


ФЕДЕРАЛЬНОЕ АГЕНТСТВО ПО РЫБОЛОВСТВУ
ГОСУДАРСТВЕННЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ НАУЧНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ
«ВСЕРОССИЙСКИЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ РЫБНОГО
ХОЗЯЙСТВА И ОКЕАНОГРАФИИ»
(ГНЦ РФ ФГБНУ «ВНИРО»)

На правах рукописи



Хорошутина Ольга Андреевна

**ИСПОЛЬЗОВАНИЕ РЕГИСТРИРУЮЩИХ СТРУКТУР ДЛЯ
ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВОЗРАСТА И ТЕМПОВ РОСТА БРЮХОНОГИХ
МОЛЛЮСКОВ**

1.5.16. Гидробиология

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук,
Дмитрий Олегович Алексеев

Москва – 2025

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	4
Актуальность темы исследования	4
Степень разработанности темы исследования	5
Цель и задачи работы	9
Научная новизна	9
Теоретическая и практическая значимость	10
Методология и методы исследования	10
Личный вклад	10
Основные положения, выносимые на защиту	11
Степень достоверности и апробация результатов	11
Публикации	12
Структура и объем диссертации	13
Благодарности	13
Глава 1. Особенности биологии и использования промыслом исследуемых видов брюхоногих моллюсков	15
1.1 Виды р. <i>Buccinum</i> (<i>B. osagawai</i> , <i>B. ectomocyna</i> , <i>B. pemphigus</i>)	15
1.2 <i>Rapana venosa</i> (Valenciennes, 1846)	20
1.3 <i>Neptunea despecta</i> (Linnaeus, 1758)	25
Глава 2. Определение возраста и изучение темпов роста животных	29
2.1 Используемые подходы к определению возраста и исследованию темпов роста	29
2.2 Определение возраста и изучение темпов роста брюхоногих моллюсков. ..	41
Глава 3. Материал и методика	62
3.1 Сбор материала	62
3.2 Биологический анализ моллюсков	67
3.3 Получение кладок и исследование эмбрионов	68

3.4 Извлечение и обработка статолитов.....	69
3.5 Определение индивидуального возраста. Кросс-валидация.....	70
3.6 Статистический анализ, моделирование темпов роста	71
Глава 4. Биологические характеристики и определение возраста исследованных видов по внешним регистрирующим структурам	74
4.1 Биологические характеристики, определение индивидуального возраста моллюсков р. <i>Buccinum</i>	74
4.2 Биологические характеристики, определение индивидуального возраста моллюсков <i>Rapana venosa</i>	83
4.3 Биологические характеристики, определение индивидуального возраста моллюсков <i>Neptunea despecta</i>	87
Глава 5. Внутренние регистрирующие структуры и их применение для определения возраста.	92
5.1 Внешнее строение, морфометрические характеристики статолитов	92
5.2 Микроструктура статолитов изучаемых видов.....	95
5.3 Определение индивидуального возраста по внутренним регистрирующим структурам. Кросс-валидация метода.	125
Глава 6. Моделирование роста брюхоногих моллюсков	136
6.1 Моделирование роста моллюсков р. <i>Buccinum</i>	140
6.2 Моделирование темпов роста <i>R. venosa</i>	157
6.3 Моделирование темпов роста <i>N. despecta</i>	161
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	168
ВЫВОДЫ.....	171
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	172
ПРИЛОЖЕНИЯ	212

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы исследования

Брюхоногие моллюски (Mollusca: Gastropoda) – наиболее крупная и разнообразная группа моллюсков, включающая в себя по различным оценкам около 80 тыс. видов (Bouchet et al., 2005). Брюхоногие моллюски освоили разные экологические ниши и являются неотъемлемым компонентом разнообразных пищевых цепей (Голиков, 1980).

Кроме того, брюхоногие моллюски являются важным промысловым объектом как в нашей стране, так и по всему миру: мировой объем промысла превышает 150 тыс. т («Мировые уловы...», 2023.). Существенный вклад в мировую добычу водных биологических ресурсов вносят представители семейств Muricidae (например, *Rapana venosa* (ICES, 2004), *Hexaplex trunculus* (Vasconcelos et al., 2006), Buccinidae (виды родов *Buccinum*, *Neptunea* (Бизиков и др., 2024), *Busycotypus canaliculatus* (Fisher, Rudders, 2017) и др. Общий объем вылова трубачей в России в последние годы в среднем составляет 6–7 тыс. т (Бизиков и др., 2024). Основные виды, используемые промыслом в Российской Федерации, это виды рода *Buccinum*: *B. osagawai*, *B. ectomocuma*, *B. pemphigus*, *B. bayani*, и некоторые другие (Егорова, Сиренко, 2010). Это одни из наиболее массовых промысловых видов брюхоногих моллюсков, добываемых на Дальнем Востоке РФ. Основные районы промысла, в котором добываются исследуемые в работе виды – Притауйский район Северо-Охотоморской подзоны и залив Шелихова Западно-Камчатской подзоны, также эти виды добываются в Восточно-Сахалинской подзоне Охотского моря и в Приморье (Пискунов, 1987; Михайлов и др., 2003; Горничных, 2008; Егорова, Сиренко, 2010; Григоров, 2013; Клитин, Смирнов, 2021; Бизиков и др. 2024). Также промысловое значение также могут иметь виды рода *Neptunea* (в Дальневосточном и Северном рыбохозяйственных бассейнах), в Азово-Черноморском бассейне единственным промысловым брюхоногим моллюском является *R. venosa* (Егорова, Сиренко, 2010; Переладов, 2013; Бизиков и др. 2024). Эти особенности упомянутых видов во многом определили их выбор в качестве объектов исследования.

Для совершенствования управления запасами крайне необходима оценка темпов роста и половозрастной структуры популяции (Золотарев, 1989; Васильев, 2016). Такая оценка неразрывно связана с возможностью определить индивидуальный возраст моллюска, которая в настоящее время затруднена. Знание возрастной структуры популяций позволяет не только оценивать текущее состояние промысловых запасов, но и

прогнозировать их динамику, устанавливать оптимальные параметры эксплуатации и своевременно выявлять признаки перелома. Особую значимость эти данные приобретают в свете наблюдаемых изменений морских экосистем и возрастающей антропогенной нагрузки.

В практике рыбохозяйственных исследований определение возраста брюхоногих моллюсков представляет значительную методологическую сложность в связи с отсутствием универсальных и надежных методов (Kideys, 1996; Васильев, 2016; Hollyman et al., 2018b). Традиционные подходы, основанные на анализе внешних структур, таких как раковины и оперкулумы, часто характеризуются недостаточной точностью и воспроизводимостью результатов (Kideys, 1996). Формирование этих структур подвержено влиянию многочисленных факторов среды, что затрудняет их однозначную интерпретацию. В этой связи разработка и совершенствование методов определения индивидуального возраста на основе анализа внутренних регистрирующих структур, таких как статолиты, представляет не только теоретический интерес, но и имеет важное прикладное значение для рационального использования промысловых ресурсов. Также имеет существенное значение оценка возможности использования разных регистрирующих структур при решении упомянутых выше задач.

Данное исследование является первой попыткой описать строение статолитов исследуемых видов и оценить их потенциал для определения возраста и реконструкции моделей роста, а также сравнить эффективность методов оценки возраста по внутренним и внешним регистрирующим структурам. Изложенные выше тезисы определяют цель и конкретные исследовательские задачи настоящей работы.

Степень разработанности темы исследования

Изучению промысловых видов брюхоногих моллюсков, добываемых в Российской Федерации, посвящен ряд работ (Пискунов, 1978, 1982, 1987; Голиков, 1980; Чухчин, 1984; Овсянников, Пономарев, 1992; Михайлов и др., 2003; Репина, 2005; Горничных, 2008; Егорова, Сиренко, 2010; Григоров, 2012, 2013; Захаров, Любин, 2012; Переладов, 2013; Васильев, 2016; Клитин, Смирнов, 2021; Бизиков и др. 2024 и др.), при этом регистрирующие структуры и проблема определения индивидуального возраста моллюсков промысловых видов освещаются слабее (Голиков, 1980; Borulya, Bregman, 2002; Овсянников, Островский, 2008; Косьян, Антипушина, 2011).

Для определения возраста брюхоногих моллюсков используются разнообразные подходы. Биостатистические, или косвенные, (например, анализ частотных распределений размерных показателей и выделение размерных классов) в основном используются для определения относительного возраста, с выделением условно принимаемых «когорт», соответствующих одному возрастному классу и называемых «поколениями», без точной привязки к абсолютному возрасту (Kideys, 1996; Almendral, Schoppe, 2005; Gendron, Sainte-Marie, 2006; Safaie et al., 2015; Saglam et al., 2015; Васильев, 2016; Бизиков и др., 2018; Kasapoğlu, 2021; Буяновский и др., 2023). Основное преимущество этого метода заключается в его относительной простоте и применимости для популяционных исследований. Важным ограничением является невозможность определения индивидуального возраста животных, поскольку соотношение размерных и возрастных классов характеризуется значительной неопределенностью (Kideys, 1996; Васильев, 2016).

Методики, опирающиеся на исследование регистрирующих структур животных (у брюхоногих моллюсков это различные части раковины, оперкулум, статолиты (Чухчин, 1961a, 1961b, 1966; Santarelli, Gros, 1985; Shigemiyu, Kato, 2001; Козминский, 2003; 2006; Plano et al, 2004; Richardson et al., 2005a; Galante-Oliveira et al., 2013; Горгиладзе и др., 2013; Hollyman et al., 2018a, 2018b, 2018в)) и использующие анализ химического и изотопного состава этих структур, а также подсчет приростов на этих регистрирующих структурах, используются для определения абсолютного возраста животных (Мина, Клевезаль, 1976; Клевезаль, 1988; Klevezal, 2017). При этом применяемые в настоящее время методики, использующие внешние регистрирующие структуры, могут страдать от недостатка точности. Для промысловых видов морских брюхоногих моллюсков практически не разработаны методы определения индивидуального возраста по внутренним регистрирующим структурам. Не удивительно, что для отдельных групп брюхоногих моллюсков вопрос установления индивидуального возраста остаётся открытым, а универсальный метод, который был бы прост в использовании, до сих пор не создан.

Основные направления исследований регистрирующих структур брюхоногих моллюсков связаны с разработкой методик определения возраста по внешним и внутренним регистрирующим структурам, моделирования процессов роста, а также использования регистрирующих структур для анализа абиотических факторов.

Среди прямых методов определения индивидуального возраста отдельных особей моллюсков наиболее доступным является анализ внешних регистрирующих структур – линий нарастания на раковине. К ним относятся как наружные линии, описанные для видов *Fissurella crassa* (Bretos, 1980), *Monodonta lineata* (Williamson, Kendall, 1981; Lewis et al., 1982) и *Peringia ulvae* (Горбушин, 2003), так и внутренние слои, наблюдаемые, например, у *Patella vulgata* (Ambrose et al., 2016), *Crepidula fornicata* (Guy et al., 2013), а также у отдельных видов рода *Haliotis* (Prince et al., 1988; Shepherd et al., 1995, 2000; Naylor, 2010). В качестве маркеров также могут выступать нерестовые метки, как у *R. venosa* (Чухчин, 1961а; Косьян, Антипушина, 2011). Для целого ряда видов отмечается годовичная периодичность формирования отметок замедления роста на оперкулуме, например, у *B. undatum* (Santarelli, Gros, 1985), *B. osagawai* (Голиков, 1980; Овсянников, Островский, 2008) и *Busycon carica* (Power et al., 2009).

Вместе с тем, наружные регистрирующие структуры со временем могут подвергаться эрозии или обрастанию, что приводит к потере читаемости и осложняет определение возраста. Более того, для некоторых видов, таких как *Nucella heyseana* (Селин, 2003) и *Gibbula cineraria* (Schöne et al., 2007), показано, что отметки на раковине или оперкулуме не обладают годовой периодичностью, что ограничивает универсальность данного подхода. Альтернативные методы, такие как анализ соотношения стабильных изотопов кислорода ($^{16}\text{O}/^{18}\text{O}$) (Epstein et al., 1951) или исследование сезонной динамики микроэлементов (Mg, Ba, Sr) (Lloyd et al., 2008; Manríquez et al., 2012), отличаются высокой точностью, но являются крайне трудоемкими.

В этом контексте статолиты – внутренние регистрирующие структуры моллюсков – представляют особый интерес. Их слоистая микроструктура, формируемая в результате периодического отложения ростовых слоев, позволяет не только оценивать возраст животного, но и реконструировать изменения важных факторов среды: температуры, химического состава воды и стрессовых воздействий (Hollyman et al., 2018a). Характерная микроструктура статолитов, представленная чередованием темных и светлых зон различной ширины вокруг темного ядра, отражает изменения скорости роста организма (Richardson et al., 2005a; Galante-Oliveira et al., 2013; Горгиладзе и др., 2013; Hollyman et al., 2018в).

Изучение статолитов брюхоногих моллюсков является относительно новым и перспективным направлением исследований. На основе данных, полученных при

изучении микроструктуры статолитов, были проведены исследования возраста и роста моллюсков (Barroso et al., 2005б; Richardson et al., 2005а, 2005б; Fisher, Rudders, 2017; Hollyman et al., 2018в), а также были описаны пути миграции и популяционная структура моллюсков (Manríquez, 2012).

Ежегодная периодичность формирования концентрических отметок замедления роста на шлифах статолитов была подтверждена в многочисленных исследованиях с использованием различных подходов: лабораторного культивирования, изотопного анализа карбонатов раковин, микроэлементного анализа статолитов и раковин, а также анализа размерной структуры популяций. Эти методы применялись для видов как с прямым (*B. undatum* (Hollyman et al., 2018в), *Busycotypus canaliculatus* (Fisher, Rudders, 2017), *Neptunea antiqua* (Richardson et al., 2005б)), так и с непрямым типом развития (*Nassarius reticulatus* (Barroso et al., 2005а, 2005б), *Polinices pulchellus* (Richardson et al., 2005а)). Лабораторные эксперименты доказали образование годовых отметок у особей в возрасте 1–2 лет, тогда как другие методики использовались для изучения моллюсков старших возрастов, включая долгоживущий вид *N. antiqua* с максимальным подтверждённым возрастом 17 лет (Richardson et al., 2005б). В частности, микроэлементный анализ статолитов *N. reticulatus* позволил достоверно отличить истинные годовые отметки от стрессовых, доля которых в исследованных образцах не превышала 5% (Galante-Oliveira et al., 2015).

Несмотря на то, что разрешающая способность метода определения возраста по статолитам может снижаться в старших возрастах из-за значительного замедления роста особей, а точность – страдать от наличия стрессовых отметок, совокупность имеющихся данных позволяет считать этот подход валидным для ранее изученных видов. Вместе с тем, остаётся актуальной задача дальнейших исследований, направленных на апробацию и применение методики определения индивидуального возраста по концентрическим отметкам статолитов для других, ещё не изученных в этом аспекте, видов брюхоногих моллюсков.

Цель и задачи работы

Цель диссертационного исследования – совершенствование подходов к определению возраста и роста брюхоногих моллюсков на основе особенностей морфологии и внутреннего строения их регистрирующих структур.

Для достижения обозначенной цели сформулированы следующие **задачи**:

1. Выполнить описание морфологии и микроструктуры внутренних регистрирующих структур (статолитов) исследуемых видов промысловых брюхоногих моллюсков.
2. Определить возраст исследуемых брюхоногих моллюсков по внешним и внутренним регистрирующим структурам.
3. Провести валидацию методики определения индивидуального возраста по отметкам роста на статолитах для промысловых видов брюхоногих моллюсков.
4. Оценить темпы и параметры роста нескольких видов морских брюхоногих моллюсков в отдельных популяциях.
5. Выполнить сравнительный анализ точности и применимости методик определения индивидуального возраста с использованием как внутренних, так и внешних регистрирующих структур; проанализировать преимущества и ограничения методик определения возраста брюхоногих моллюсков.

Научная новизна

В настоящей работе впервые описана микроструктура внутренних регистрирующих структур – статолитов для ряда видов промысловых брюхоногих моллюсков, таких как *Rapana venosa*, *Buccinum osagawai*, *B. ectomocyna*, *B. perphigus*, *Neptunea despecta*, как с использованием сканирующего электронного микроскопа, так и путем анализа препаратов шлифов статолитов. Впервые оценена применимость методики определения возраста с использованием статолитов для исследуемых видов, выявлены особенности микроструктуры, влияющие на нюансы методики у разных видов. Также для исследуемых видов промысловых брюхоногих моллюсков впервые проведен сравнительный анализ методик определения индивидуального возраста с использованием различных регистрирующих структур: внешних (раковин, оперкулумов) и внутренних (статолитов).

Теоретическая и практическая значимость

В результате проведения исследования описана микроструктура статолитов основных промысловых видов брюхоногих моллюсков, оценена применимость методики определения индивидуального возраста моллюсков с использованием отметок на

статолитах, проведен сравнительный анализ применения различных методов оценки возраста, выявлены преимущества и недостатки. Результаты работы позволят оценить индивидуальный возраст промысловых брюхоногих моллюсков, темпы роста животных отдельных популяций, разработать практические рекомендации по применению методов в промыслово-биологических исследованиях.

Материалы и методы исследования

Методология и методы исследования подробно изложены во 3 главе данной рукописи. Основой для большинства полученных результатов стали пробы, собранные в Охотском, Черном, Белом морях; биологический анализ и обработка регистрирующих структур проводились по стандартным методикам, описанным в литературе (Чухчин, 1961а, 1961б, 1961в; Голиков, 1980; Santarelli, Gros, 1985; Kideys, 1996; Barroso et al., 2005а; 2005б; Chatzinikolaou, Richardson, 2007; Овсянников, Островский, 2008; Косьян, Антипушина, 2011; Galante-Oliveira et al., 2013; Hollyman et al., 2018б, 2018в). Полученные данные анализировали с помощью стандартных статистических методов, также подробно описанных в главе 2. Статистическая обработка данных проводилась с использованием программы Microsoft Excel, программных пакетов Statistica 12.0 и Past 5.2.1, а также программной среды R.

Личный вклад

Автор лично принимала участие на всех этапах выполнения работ. Непосредственное участие автор принимала в морских (Охотское море, 2013 и 2024 гг.) и береговых (Белое море, 2024 г.) экспедициях по сбору материала (материалы 2021-2023 гг. получены от коллег: Артеменкова Д. В.; Ботнева Д. А., Ежеля А. А., Семенова А. А., Щербаковой Ю. А.). Автор лично обрабатывала как собственноручно собранные пробы, так и пробы, полученные от коллег; проводила биологический анализ и анализ регистрирующих структур (материалы по *B. osagawai* – при участии Блохиной А. С., *N. despecta* – при участии Курковой Е. С.). Статистический анализ и математическое моделирование в разделах 6.1.2 и 6.1.3 проведены автором лично, в разделах 6.1.1, 6.2, 6.3 – совместно с Лищенко Ф. В., в разделе 6.2 также при участии G. J. Pierce. Фотографии со сканирующего электронного микроскопа получены с

использованием оборудования ЦКП «Инструментальные методы в экологии» при ИПЭЭ РАН.

Основные положения, выносимые на защиту

1. Годовая периодичность возникновения отметок на статолитах *B. osagawai*, *B. ectomocuma*, *B. pemphigus*, *R. venosa* подтверждена путем кросс-валидации с внешними регистрирующими структурами.
2. Не обнаружено универсальной регистрирующей структуры для всех исследованных видов. Для *B. osagawai* и *R. venosa* методика определения индивидуального возраста по отметкам на статолитах показала наилучшие результаты, для *N. despecta* она является единственно возможной из исследованных. Для *B. ectomocuma* предпочтительнее методика определения возраста по отметкам на оперкулумах, для *B. pemphigus* методики равноправны.
3. Особенности размерно-возрастных зависимостей холодноводных высокобореальных видов (на примере *B. osagawai* и *B. ectomocuma*) указывают на вероятные сроки достижения ими половозрелости в возрасте около 5 лет.

Степень достоверности и апробация результатов

Достоверность результатов определяется совокупным использованием широкого набора методов: от классических методов биологического анализа и анализа регистрирующих структур до сканирующей электронной микроскопии и методов математического моделирования.

Результаты работы были доложены на следующих конференциях:

1. Третья научная школа молодых ученых и специалистов по рыбному хозяйству и экологии, посвященная 140-летию со дня рождения К.М Дерюгина «Перспективы рыболовства и аквакультуры в современном мире» (Звенигород, 15-21 апреля 2018 г.)
2. Международная научная конференция, посвящённая 150-летию Севастопольской биологической станции – Института биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН и 45-летию НИС «Профессор Водяницкий» «Изучение водных и наземных экосистем: история и современность» (Севастополь, 13-18 сентября 2021)

3. X Международная научно-практическая конференция молодых учёных и специалистов «Современные проблемы и перспективы развития рыбохозяйственного комплекса». (Москва, 10-11 ноября 2022).
4. Всероссийская конференция ученых и специалистов, посвященная 160-летию Н. М. Книповича «Актуальные проблемы освоения водных биологических ресурсов Российской Федерации». (Мурманск, 27-28 октября 2022 г.)
5. Всероссийская научная конференция с международным участием, посвященная 85-летию Беломорской биостанции им. Н.А. Перцова (ББС МГУ, 15-17 сентября 2023 г.).
6. XII Международная научно-практическая конференция «Морские исследования и образование» MARESEDU-2023 (Москва, 23-27 октября 2023 г.)
7. VIII Всероссийская научная конференция молодых ученых «Комплексные исследования Мирового океана» (КИМО-2024), (Владивосток, 13-17 мая 2024 года).
8. Вторая международная научная конференция, посвященная 300-летию Российской академии наук, Десятилетию науки и технологий в России и 30-летию Дальневосточного малакологического общества «Моллюски: биология, экология, эволюция и формирование малакофаун» (Архангельск, 17-20 сентября 2024 г.).
9. XII Международная научно-практическая конференция «Морские исследования и образование MARESEDU-2024» (Москва, 28 октября – 1 ноября 2024 г.).
10. XIII Международная научно-практическая конференция «Морские исследования и образование MARESEDU-2024» (Москва, 28 октября – 1 ноября 2024 г.).
11. XIV Международная научно-практическая конференция «Морские исследования и образование MARESEDU-2025» (Москва, 27-31 октября 2025 г.).
12. III Международная научно-практическая конференция памяти В.К. Бабаяна «Современные методы оценки и рационального использования водных биологических ресурсов» (Москва, 13-17 ноября 2025 г.).

Публикации

По теме диссертации опубликовано 14 работ. Из них 5 статей в изданиях, входящих в перечень рецензируемых научных изданий, определенный ВАК при Минобрнауки России и индексируемых международными базами данных научного цитирования Scopus и Web of Science Core Collection; 9 тезисов и материалов докладов.

Структура и объем диссертации

Диссертационная работа изложена на 220 страницах, состоит из введения, 6 глав, заключения, выводов и 9 приложений, иллюстрирована 46 рисунками и включает 23 таблицы. Библиографический список включает 409 источников, из которых 107 – на русском языке.

Благодарности

В первую очередь автор хотела бы выразить искреннюю и глубокую признательность своему научному руководителю, в.н.с. отдела промысловых беспозвоночных и водорослей ФГБНУ «ВНИРО», д.б.н. Дмитрию Олеговичу Алексееву, чьё чуткое руководство и неизменная заинтересованность, а также всесторонняя помощь во время подготовки диссертации и написании статей не только позволили осуществить это исследование, но и сформировали автора как малаколога.

Большое значение во время работы над диссертацией для автора имело сотрудничество с Федором Витальевичем Лищенко, которому автор также хотела бы выразить огромную благодарность: совместная работа и обсуждение результатов, обработка данных и написание статей во многом определили характер настоящей работы.

Автор также хотела бы выразить сердечную благодарность коллегам, сотрудникам Департамента промысловых гидробионтов ФГБНУ «ВНИРО», чьи глубокие замечания, конструктивная критика и ценные советы позволили сделать эту работу значительно лучше: начальнику Департамента, заместителю директора по научной работе, д.б.н. Вячеславу Александровичу Бизикову; г.н.с., д.б.н. Алексею Ильичу Буяновскому; г.н.с., д.б.н. Михаилу Георгиевичу Карпинскому; начальнику Отдела гидробионтов прибрежных экосистем, к.б.н. Михаилу Владимировичу Переладову; начальнику Отдела промысловых беспозвоночных и водорослей, к.б.н. Денису Олеговичу Сологубу; с.н.с., к.б.н. Светлане Эдуардовне Френкель.

Автор хотела бы выразить свою признательность людям, участвовавшим в сборе и обработке материала – без них эта работа не была бы возможна: к.с.-х.н. Дмитрию Владимировичу Артеменкову, Анне Сергеевне Блохиной, Дмитрию Александровичу Ботневу, Александру Александровичу Ежелю, Елене Сергеевне Курковой, к.б.н. Евгению Александровичу Метелёву, Андрею Игоревичу Поветкину, Юлии Андреевне Щербаковой, а также Graham John Pierce за участие в статистической обработке.

Часть материала собиралась на базе стационара Беломорской биологической станции им. Н. А. Перцова Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова, и автор хотела бы горячо поблагодарить людей, благодаря которым эти работы состоялись: директора Беломорской биологической станции МГУ, д.б.н. Александра Борисовича Цетлина, с.н.с., д.б.н. Татьяну Владимировну Неретину, с.н.с., к.б.н. Александру Сергеевну Савченко, водолазную группу ББС МГУ им. Н. А. Перцова в лице Александра Александровича Семёнова и примкнувшим к нему к.б.н. Георгия Артуровича Кремнёва и к.б.н. Алексея Александровича Миролюбова, а также весь коллектив биостанции за создание условий сбора и обработки материала и неизменную доброжелательность. Автор также очень благодарна с.н.с., к.б.н. Анне Николаевне Неретиной за помощь в проведении сканирующей электронной микроскопии на базе ЦКП «Инструментальные методы в экологии» при ИПЭЭ РАН.

Эта работа была бы неосуществима без поддержки семьи и друзей, которую невозможно переоценить. Автор хотела бы поблагодарить Елену Петровну Хорошутину – за обеспечение тыла и огромное содействие, Александра Игоревича Комарова и Игоря Александровича Комарова; а также отдельно к.х.н. Андрея Васильевича Хорошутину - за внимание к химической части работы. Автор также хотела бы выразить благодарность Татьяне Викторовне Кривошеевой, к.и.н. Алине Георгиевне Михайловской, Наталии Владимировне Пороховой, Максиму Александровичу Тютюнникову за создание рабочей атмосферы в нерабочее время, и особенно – к.ф.н. Ольге Александровне Неклюдовой за неоценимую помощь в корректуре текста. Глубочайшую признательность автор также хотела бы выразить Владимиру Святославовичу Лебедеву – за дружеское участие, постоянное внимание и неизменную поддержку на протяжении работы над диссертацией.

Пользуясь случаем, автор также хотела бы выразить искреннюю благодарность к.б.н. Елене Сергеевне Непринцевой, как научному руководителю дипломной работы, и д.б.н. Елене Павловне Крученковой, как научному руководителю во время обучения в аспирантуре Биологического факультета МГУ – без их научных идей, внимания и участия становление автора как исследователя не было бы возможным.

Автор также очень признательна руководству рыбопромысловых организаций и экипажам промысловых и научных судов за их работу и оказанную помощь в рейсах.

Глава 1. Особенности биологии и использования промыслом исследуемых видов брюхоногих моллюсков

1.1 Виды р. *Buccinum* (*B. osagawai* Habe & Ito, 1968, *B. ectomocyma* Dall, 1907, *B. pemphigus* Dall, 1907)

Buccinum osagawai, *B. ectomocyma*, *B. pemphigus* – крупные промысловые виды брюхоногих моллюсков рода *Buccinum* (Gastropoda: Buccinidae).

Центром видообразования рода считается бореальная область северного полушария; большинство видов и сейчас так или иначе обитают в границах холодных и умеренных вод. Ареал рассматриваемых видов включает в себя северную часть Охотского моря (Пискунов, 1978, 1982, 1987; Голиков, 1980; Кантор, Сысоев, 2005). Рассматриваемые виды в определенной степени эвритопны, встречаются на песчанисто-илистых грунтах, песчанистых грунтах с камнями и галькой, илисто-песчанистых и илистых грунтах (Голиков, 1980). Это стеногалинные морские виды, обитающие при солености 28,5 – 34‰ (Голиков, 1980).

Виды р. *Buccinum* – необлигатные некрофаги с широким спектром питания, поедающие трупы животных, детрит животного происхождения (Голиков, 1980). Благодаря хорошему обонянию моллюски быстро образуют скопления возле мертвой рыбы и других животных. Эта особенность пищевого поведения моллюсков используется в ловушечном промысле гастропод (Голиков, 1980; Михайлов и др., 2003). Широкий спектр питания позволяет моллюскам р. *Buccinum* входить в состав разнообразных биоценозов, в том числе в биоценозы с руководящими видами *Ophiura sarsi*, *Yoldia traciaeformis*, *Ophiura leptoctenia*, *Ctenodiscus crispatus* и другими (Пискунов, 1987; Хорошуткина, Метелев, 2013).

Определение возраста исследуемых моллюсков р. *Buccinum* традиционно проводится путем подсчета отметок замедления роста на внешней поверхности оперкулума (Голиков, 1980, Овсянников, Островский, 2008). Этот метод был верифицирован для *B. undatum* (Santarelli, Gros, 1980) и часто применяется для других его представителей, несмотря на определенные недостатки (Kideys, 1996).

Рост брюхоногих моллюсков р. *Buccinum* характеризуется некоторыми общими закономерностями. До наступления половозрелости (возраст от 2 до 4 лет для исследуемых видов) энергетические траты идут на соматический рост и формирование

гонады, при этом траты на обмен превышают траты на рост. (Голиков, 1980). Весовые приросты на ранних этапах онтогенеза быстро возрастают вплоть до наступления половозрелости, скорость роста увеличивается. После начала размножения большая доля энергетических трат расходуется на успешный нерест и восстановление гонад, а скорость прироста массы начинает снижаться (Голиков, 1980, Овсянников, Островский, 2008). При этом скорость роста и продолжительность жизни зависят от предельных показателей, достигаемых особями каждого вида, также скорость роста больше у тонкостенных видов. Для крупных моллюсков с хрупкой тонкостенной раковиной, к которым относятся исследованные в работе виды р. *Vissium*, скорость роста и продолжительность жизни максимальны (Голиков, 1980).

К роду *Vissium* относятся раздельнополые моллюски, половой диморфизм выражен неявно или отсутствует (Голиков, 1980). Соотношение самцов и самок в популяции обычно примерно 1:1, с возможными отклонениями от данной пропорции (Голиков, 1980). По данным Репиной (2005) для *B. verkruzeni* за 1997–2004 гг. количество самцов в популяции значительно превышало количество самок и колебалось от 1,7:1 до 3,5:1 (самцы:самки). Для другого вида рода – *B. elatior* Голиков (1980) отмечает, что самцов может быть на 20-30% меньше, чем самок.

Нерест происходит обычно в весенне-летний период, самки рассматриваемых видов откладывают яйцевые капсулы в комковидные кладки на жесткий грунт, камни, иногда раковины других моллюсков. Продолжительность эмбрионального периода обычно около двух месяцев (Голиков, 1980). Яйцевая капсула содержит 50-3200 эмбрионов, однако находящиеся в верхнем слое кладки капсулы часто не содержат оплодотворенных яиц. Не все яйца в капсуле развиваются: обычно их количество от 2 до 30 (Голиков, 1980), остальные яйца используются как пищевые. Стенки капсул двухслойные, состоят из конхиолина, внешняя оболочка плотная кожистая, внутренняя тонкая и полупрозрачная. Моллюски рода *Vissium* имеют прямое развитие, стадия пелагической личинки у них отсутствует. Велигер при этом развивается внутри капсулы, он имеет двулопастной парус (велум), зародышевую раковину (протоконх), ногу и радулу (Боруля, 2000). После окончания эмбрионального периода молодь покидает яйцевую капсулу через более тонкий участок внешней оболочки и переходит к активному образу жизни. Размеры молодых моллюсков на этом этапе – 1,5-2 мм, их раковина имеет 2,5-3 оборота (Голиков, 1980).

Исследуемые виды рода *Buccinum* (*B. osagawai*, *B. ectomocuma*, *B. pemphigus*) – одни из наиболее массовых промысловых видов брюхоногих моллюсков, добываемых на Дальнем Востоке РФ (Пискунов, 1987; Михайлов и др., 2003; Горничных, 2008; Бизиков и др. 2024). Промысел ведется коническими ловушками, объединенными в порядки, основу улова составляют особи промыслового размера (более 70 мм) (Васильев, 2016). Основные районы промысла, в котором добываются исследуемые виды, – Притауйский район Северо-Охотоморской подзоны и залив Шелихова Западно-Камчатской подзоны, также эти виды добываются в Восточно-Сахалинской подзоне Охотского моря (Михайлов и др., 2003; Горничных, 2008; Григоров, 2013; Клитин, Смирнов, 2021; Бизиков и др., 2024). При этом в структуре промысла брюхоногих моллюсков Дальнего Востока наибольшую долю улова составляют моллюски, добытые в Северо-Охотоморской подзоне: около 75% в среднем за 2000-2020 гг. (Бизиков и др. 2024).

Buccinum osagawai Habe et Ito, 1965 распространен в северной части Охотского моря, где образует значительные скопления, а также к востоку от южного Сахалина и у северо-восточных берегов о. Хоккайдо (Пискунов, 1978, 1982, 1987; Голиков, 1980).

Это крупный моллюск с хрупкой раковиной, стенки раковины тонкие, обороты умеренно выпуклые, слой периостракума тонкий, зеленовато-серый, у взрослых моллюсков обычно разрушается, цвет раковины беловатый или желтоватый цвета. Осевая скульптура представлена тонкими линиями нарастания, спиральная – тонкими, часто расположенными ребрышками (на 5 мм последнего оборота – около 12-15 ребрышек), а также слабо выраженными прерывистым киями на последнем и предпоследнем оборотах (Голиков, 1980; Алексеев, 2003). Максимальная высота раковины в северной части Охотского моря составила 140 мм для самок, 127 мм для самцов; у Западной Камчатки – 144 мм для самок, 138 мм для самцов (Михайлов и др., 2003). У юго-восточного Сахалина максимальная высота раковины 130 мм, у северо-восточного – 147 мм (без указания пола) (Клитин, Смирнов, 2021). Есть указания на то, что возраст достижения половозрелости – 2-3 года, продолжительность жизни достигает 15 лет (Голиков, 1980), Овсянников и Островский (2008) указывают как возможную продолжительность жизни 17-20 лет.

Вид эврибатный, элиторально-батиальный, обитает на глубинах от 48 до 485 м (максимальная глубина отмечена у юго-восточного Сахалина) (Хорошутина, Метелев,

2015; Клитин, Смирнов, 2021). Предпочитаемая глубина – от 100 до 250 м (Голиков, 1980; Пискунов, 1982, 1987; Михайлов и др., 2003; Хорошутина, Метелев, 2015). Несмотря на то, что ранее вид характеризовался как стенотермный холодноводный гляциально-охотоморский, обитающий только при отрицательных температурах от $-1,0^{\circ}\text{C}$ до $-1,3^{\circ}\text{C}$ (Голиков, 1980; Пискунов, 1982, 1987), согласно более поздним данным, *B. osagawai* встречается и при положительных температурах (Михайлов и др., 2003; Хорошутина, Метелев, 2015), максимальная отмеченная температура составила $+3,8^{\circ}\text{C}$ (Клитин, Смирнов, 2021). По отношению к солености вид стеногалинный, был отмечен при солености около 33 ‰ (Голиков, 1980).

Половой диморфизм выражен слабо: у *B. osagawai* до начала полового созревания различия в размерных характеристиках и морфообликах раковин практически отсутствуют, однако после начала полового созревания появляются различия, например, в отношении высоты устья к высоте раковины и высоты завитка к высоте раковины, что может быть связано со строением органов самцов и самок (Григоров, 2012). Соотношение самцов и самок *B. osagawai* в северной части Охотского моря по данным Васильева (2016) в 2006-2014 гг. колебалось от 1:0,7 до 1:1,3.

Вид *Buccinum ectomocuma* Dall, 1907 включает в себя два подвида: *B. e. ectomocuma* и *B. e. beringense* Golikov, 1980 (ареал которого находился вне области наших исследований). В настоящей работе мы рассматриваем номинативный подвид *B. e. ectomocuma*, который распространен в северной и западной частях Охотского моря (Пискунов, 1978, 1982, 1987; Голиков, 1980; Хорошутина, Метелев, 2015), в том числе в заливе Шелихова (Михайлов и др., 2003).

B. e. ectomocuma обладает крупной, однако довольно тонкостенной и хрупкой раковиной с умеренно выпуклыми оборотами и хорошо выраженным плечом. Осевая скульптура состоит из линий нарастания и широких складок, развитых только у шва и не заходящих на периферию оборота. Наблюдается выраженная спиральная скульптура: первичные ребрышки образуют вторичные ребра (на 5 мм последнего оборота – 5-7 вторичных ребер), а иногда и развитые кили (от 1 до 5). Периостракум плотный, зеленовато- или коричневатого-серый, раковина белая или желтоватая, протоконх и 1-2 верхних оборота – фиолетового цвета. Ядро крышечки немного смещено к внешнему краю (Голиков, 1980; Алексеев 2003; Михайлов и др., 2003). Это крупный моллюск:

максимальный размер раковины достигает 145 мм (Алексеев, 2003). Небольшой половой диморфизм выражен в размерах раковины: средняя высота раковины и максимальные размеры самок несколько больше, чем у самцов. На севере Охотского моря высота раковины самок достигала 140 мм, самцов – 127 мм (при средних размерах в 1994-2001 гг. 83,7 – 91,8 мм и 83,2 – 90,7 мм соответственно), а у Западной Камчатки – 144 мм у самок и 138 мм у самцов (Михайлов и др., 2003). У побережья Сахалина максимальная зарегистрированная высота раковины моллюска – 127 мм (без указания пола) (Клитин, Смирнов, 2021). Максимальный зарегистрированный возраст составил 17 лет (Явнов, Надточий, 2016), возраст половозрелости – 3 года (Голиков, 1980).

B. e. ectomocuta эврибатный сублиторально-элиторальный вид, предпочитаемые глубины – от 25 до 150 м (Голиков, 1980; Хорошутина, Метелев, 2015), однако, моллюск иногда встречается на глубинах до 282 м (Михайлов и др., 2003). Вид относится к группе умеренно-холодноводных видов (Голиков, 1980) и встречается при температуре от – 1,6 °C до +14,9 °C (Голиков, 1980; Пискунов, 1982, 1987; Михайлов и др., 2003; Хорошутина, Метелев, 2015; Клитин, Смирнов, 2021). По отношению к солености вид стеногалинный, был отмечен в водах соленостью 28,5 – 33 ‰ (Голиков, 1980).

Buccinum retphigus Dall, 1907 – тихоокеанский приазиатский высокобореальный вид, широко распространен в Охотском море, у Курильских островов, у берегов п-ова Камчатка, в Беринговом море (Пискунов, 1978, 1982, 1987; Голиков, 1980; Михайлов и др., 2003; Хорошутина, Метелев, 2015; Клитин, Смирнов, 2021; Метелев и др., 2022). Раковина крупная, хрупкая, тонкостенная, периостракум тонкий и гладкий, коричневого, бурого, оливкового или охряно-песочного цвета, раковина под периостракумом белая, серовато-белая или розовато-белая. Спиральная структура образована тонкими ребрышками (на 5 мм последнего оборота 5-7 ребрышек), разделенными широкими промежутками, некоторые из которых образуют широко расставленные кили: 3-5 на верхних оборотах и до 11-13 на последнем. Ядро крышечки немного смещено к внешнему краю (Голиков, 1980; Алексеев, 2003).

B. retphigus – один из самых крупных видов р. *Buccinum*: у моллюсков в северной части Охотского моря высота раковины достигает 180 мм (Метелев и др., 2022; Алексеев, 2003). У северо-восточного Сахалина максимальная зарегистрированная высота

раковины – 167 мм, у северных Курильских о-вов – 123 мм (Клитин, Смирнов, 2021). Максимальный зарегистрированный возраст – 18-20 лет (Явнов, Надточий, 2016).

Вид эврибатный, батимально-абиссальный, обитающий на глубинах от 148 м до 2850 м (отмечен в Камчато-Курильском желобе), скопления образует на глубинах 200-700 м (Голиков, 1980; Михайлов и др., 2003; Хорошуткина, Метелев, 2015; Клитин, Смирнов, 2021). По отношению к температуре вид stenothermный умеренно-холодноводный, обитающий в основном при положительных или близких к нулю слабоотрицательных температурах, отмечен в температурном диапазоне от $-0,7^{\circ}\text{C}$ до $+3,5^{\circ}\text{C}$ (Голиков, 1980; Пискунов, 1982, 1987; Михайлов и др., 2003; Хорошуткина, Метелев, 2015). Стеногалинный вид, обитает при солености 33,62 – 34‰ (Голиков, 1980).

Как и у остальных рассматриваемых видов, размножение происходит в весенне-летний период, кладки обычно прикрепляются к твердому субстрату. У *B. pemphigus* кладка высотой 37-52 мм и диаметром 50-54 мм содержит от 75-100 яйцевых капсул (Голиков, 1980, Овсянников, 2007). В работе Овсянникова (2007) у *B. pemphigus* отмечено развитие 1-11 моллюсков в капсуле).

1.2 *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846)

Rapana venosa (Valenciennes, 1846) (Gastropoda: Muricidae) – хищный брюхоногий моллюск, один из трех видов рода *Rapana*. Нативный ареал *Rapana venosa* простирается от Японского до Восточно-Китайского моря; на севере ареала доходит до Владивостока, на юге – до Тайваня (Chung et al., 1993; ICES, 2004; Pisor, 2005; Chandler et al., 2008; Choi, Rye, 2009; Бондарев, 2010).

В середине XX века рапана вселяется в Черное море, впервые отмечается под Новороссийском в 1947г., (Драпкин, 1953), хотя отдельные встречи, возможно, были и ранее, в первые десятилетия XX века (Голиков, Старобогатов, 1972). Затем моллюск распространяется практически по всему Черному морю (Иванов, 1961; Sahin et al., 2005; Kos'yan, 2013; Mutlu et al., 2022) и продолжает свою экспансию: в настоящее время рапана встречается в Средиземном море, у европейского побережья Северной Атлантики, в Чесапикском заливе на Атлантическом побережье США, Рио де ла Плата (между Уругваем и Аргентиной), а также у побережья Бразилии (Pastorino et al., 2000; Harding, Mann, 2005; Nieweg et al., 2005; Kerckhof et al., 2006; Savini, Occhipinti-Ambrogi, 2006; Chandler et al., 2008; Giberto, Bruno, 2014; Spotorno-Oliveira et al., 2020).

Вселение моллюска в Черное море сопровождается прохождением «бутылочного горлышка». Инвазивные популяции характеризуются сильным снижением генетического разнообразия по сравнению с нативной (со 110 гаплотипов нативной популяции до 1 гаплотипа инвазивных); предполагается, что инвазия в Черное море – результат вселения 1 самки или заноса одной кладки. (Chandler et al., 2008).

Рапана имеет крупную, толстостенную прочную раковину с сильно вздутым последним оборотом и выраженным плечом. Осевая структура представлена линиями роста и осевыми складками, которые на плече оборота образуют шиповидные выросты. Спиральная структура образована первичными ребрышками, группы которых образуют вторичные ребра. Поверхность обычно серого, бежевого или коричневого цвета, цвет устья – оранжевый (реже – от белого до красно-коричневого). Оперкулум крупный, с ядром, смещенным к внешнему краю (Алексеев, 2003, Бондарев, 2010).

Размеры раковины, которых достигает *Rapana venosa*, варьируют в зависимости от популяции. В нативном ареале раковины достигают максимальных размеров: 212,3 мм (Pisor, 2005), средний размер половозрелых особей (старше 2-х лет) в популяции, по разным данным, от 65,3 до 165,7 мм (Choi, Ryu, 2009; Бондарев, 2010). В инвазивной популяции в Черном море размерный состав отличается. По мере освоения рапаной Черного моря и истощения кормовой базы максимальные и средние размеры раковин уменьшаются. На первых этапах расселения (40-е-50-е годы XX века) рапаны достигали в среднем 90-100 мм (Чухчин, 1961а; Переладов, 2013), максимальный размер отмечен для раковины, найденной в Новороссийской бухте в 1953 г., оцененный возраст – 11 лет (Чухчин, 1961а). Размер раковины у сеголеток достигал 20-40 мм, половозрелости (возраста 2-х лет) рапаны достигали при размерах 35-78 мм, в среднем, 58 мм (Чухчин, 1966). По мере подрыва кормовой базы и стабилизации численности популяции рапаны происходило снижение темпов роста и среднего размера половозрелых особей, а также деление популяции рапаны на две группировки: «карликовых» (достигающих половозрелости при размере 25-35 мм) и «нормальных» по размеру рапан. Таким образом, основным фактором, лимитирующим рост рапаны, является кормовая база (Чухчин, 1961а, 1961б; Бондарев, 2010, 2016; Переладов, 2013).

Средние размеры половозрелых особей, отмеченные для других инвазивных популяций: в Чесапикском заливе 120-160 мм (ICES, 2004), Рио де ла Плата – 28-120 мм (Giberto et al., 2006), в Средиземном море 78-150 мм (Camus, 2001).

Возраст рапаны оценивается по нерестовым отметкам на раковине, первая отметка образуется обычно в возрасте 2 года (возраст половозрелости) (Чухчин, 1961а; Косьян, Антипушина, 2011). Максимальный оцененный возраст для рапаны как дальневосточной, так и черноморской популяции – 14 лет (Бондарев, 2010).

Это эвригалинный вид: в нативном ареале (Японское море (Чухчин, 1984)) рапана обитает как при высокой солености – 25-32 ‰ (Голиков, Скарлато, 1967), так и в распресненных эстуариях и лиманах (Разин, 1934). Mann и Harding (2003) отмечают, что рапана выдерживает соленость от 7 до 32 ‰. По отношению к температуре вид эвритермный: в нативном ареале обитает при температурах от 4°C до 27°C (Chung et al., 1993), а по некоторым данным – до 35 °C (ICES, 2004).

Рапана встречается на каменистых, гравийно-галечных, песчаных, ракушечно-песчаных, а также илисто-песчаных грунтах (Чухчин, 1984; Явнов, Надточий, 2016) на глубинах от 0 до 30 м (Чухчин, 1984; Лебедев и др., 2015), а по некоторым данным – до 70 м (Иванов, 2009). В Черном и Азовском море рапана также отмечена в различных биотопах: на скалистых, песчаных, ракушечных, илисто-песчаных и рыхлых грунтах (Чухчин, 1984; Переладов, 2013; Бондарев, 2016; Саенко, Марушко, 2018).

Rapana venosa – активный хищник, основным пищевым объектом которого являются разнообразные двустворчатые моллюски: главным образом, мидии и устрицы (Чухчин, 1984). Взрослые особи рапаны вскрывают створки двустворчатых моллюсков механическим усилием ноги, возможно, парализуя их ядом (Чухчин, 1984; Пиркова, Ладыгина, 2022), молодь рапаны до достижения определенного размера (20-25 мм) использует перфорацию створок двумя способами: механическим (с использованием радулы) и химическим (вспомогательный орган перфорации выделяет гипертонический мукоидный секрет с кислой реакцией – pH 3,8 – 4,1 (Carriker, 1981)), может быть также использована комбинация этих способов (Alyakrinkaya, 2002; Пиркова, Ладыгина, 2022).

В Черном море основными пищевыми объектами рапаны являются устрица *Ostrea edulis* (Linne 1758) и мидия *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck 1819) (Чухчин, 1984), однако при истощении устричных и мидиевых скоплений спектр питания рапаны может значительно расширяться и включать двустворчатых моллюсков родов *Anadara* (Бондарев, 2016), *Cardium*, *Pecten*, *Tapes* и *Venus* (Чухчин, 1984; Alyakrinskaya, 2002, Золотарев, Евченко, 2010). В Чесапикском заливе отмечено питание рапаны *Crassostrea virginica*, *Mya arenaria*, *Mutilus edulis*, а также другими видами двустворчатых моллюсков

(Harding, Mann, 1999). В условиях аквариума отмечено поедание рапаной брюхоногих моллюсков *Patella*, а также падали: мяса мидий, устриц, мертвых крабов и рыбы (Чухчин, 1984), питание перифитомом на стенках аквариума (Переладов, 2013), каннибализм (Пиркова, Ладыгина, 2022). Сеголетки рапаны могут питаться *Balanus improvisus* (Чухчин, 1984). Личинки рапаны – фитофаги, используют в пищу планктонные микроводоросли (Чухчин, 1966; Harding, 2006; Пиркова, Ладыгина, 2022).

Rapana venosa – раздельнополый моллюск, соотношение самцов и самок в популяциях Черного моря может быть примерно равным (Чухчин, 1966), как и у других видов черноморских гастропод (Чухчин, 1984), что подтверждается гистологическими исследованиями (Чухчин, 1961в, 1970). Для популяций западного побережья Кореи и Чесапикского залива также сообщается о паритетном соотношении полов (ICES, 2004; Mann et al., 2006). В то же время, по различным данным, в популяциях рапаны может наблюдаться диспропорция полов: так, для крымской популяции отмечается перевес в пользу самцов (в среднем 35:65%) (Бондарев, 2010, 2011, 2016, Bondarev, 2014). Напротив, в популяции банки Межводное (Черное море) отмечается преобладание самок (Бондарев, 2011). В юго-восточной части Черного моря также наблюдается примерно равное соотношение (Kasapoğlu, 2021) или изменение соотношения с глубиной (Mutlu et al., 2022): на небольших глубинах зафиксировано преобладание самцов, на глубине около 25 м соотношение выравнивалось, с увеличением глубины начинали преобладать самки. Таким образом, соотношение полов рапаны в Черном море отличается в разных районах и, по-видимому, может зависеть от таких факторов, как глубина, трофические условия и других.

По наблюдениям Чухчина (1961а) половой диморфизм отсутствует, однако Бондарев (2010) говорит о конхиологических и размерных отличиях (самцы крупнее и чаще имеют более высокую и стройную раковину, чем самки), а также отмечает различия в окраске внутреннего слоя раковины (у самцов оранжевая окраска интенсивнее). Половозрелости рапаны достигают в возрасте 2-3 лет (Чухчин, 1961а). Гаметогенез и стадии зрелости гонад описаны для корейской популяции рапаны: Chung и др. (1993) выделяют четыре стадии зрелости гонады для самцов и пять – для самок; сперматогенез и овогенез происходят между сентябрем и мартом. Копуляция у рапан корейской популяции происходит между февралем и июнем (Chung et al., 1993), для рапан в Чесапикском заливе отмечали те же сроки (Westcott, 2001), по срокам копуляции

черноморских рапан данных нет. Самки преимущественно копулируют с несколькими самцами (Chung et al., 1993). Нерест рапаны в Черном море происходит в июле-сентябре (Чухчин, 1966). Самки откладывают яйца в кожистые коконы (овотеки) размером 6-24 мм, прикрепленные к субстрату и располагающиеся плотно друг к другу, в каждой овотеке находится 200-1000 яиц (диаметр яйца 500 мкм), в кладке около 100 овотек (Чухчин, 1984). Овотеки заполнены белком, который используется развивающимися личинками как питательное вещество (Cesari, Mizzan, 1993; Harding et al., 2008), средняя плодовитость самки – 377 тыс. яиц (от 320 до 450 тыс. яиц) (Чухчин, 1966; Chung et al., 1993). Продолжительность эмбрионального развития (до выхода личинки в планктон) зависит от абиотических факторов: температуры воды и солености (Пиркова, Ладыгина, 2018) и занимает в лабораторных условиях от 12 дней ($t = 34\text{ }^{\circ}\text{C}$, солёность = 30‰) (Ban Shaojun et al., 2014) до 27 дней ($t = 25\text{ }^{\circ}\text{C}$, солёность = 15-18‰) (Sağlam, Düzgüneş, 2007). В природных условиях интракапсулярное развитие занимает 10–14 дней в Италии (Cesari, Mizzan, 1993) и 15–17 дней при температуре 20°C в Корее (Chung et al., 2002). Для черноморской рапаны Чухчин (1966) отмечает продолжительность эмбрионального развития около 1 месяца.

Велигеры выходят из коконов, имея коричневую раковину 1,25 оборота, высота личиночной раковины около 400 мкм (Чухчин, 1984) (по данным Пирковой, Ладыгиной (2022) – $382,5 \pm 15$ мкм, Harding (2006) – 406-412 мкм). Развитие личинок в планктоне занимает, по разным данным, 24-42 суток (Harding, Mann, 2005; Harding, 2006). Harding (2006) выделяет 4 стадии развития личинок. На стадии I (0-5 дней) велум раннего велигера имеет две лопасти с двумя рядами ресничек, два глазка, два статолита. На стадии II (6-9 дней), по мере роста личинки происходит раздвоение лопастей веллума, появляется небольшая нога. С 6-го дня наличествует один полный оборот раковины и плечо следующего оборота. На стадии III (10- 23 день) продолжается рост раковины и ноги, на 12-15 день личиночная раковина имеет темно-коричневый цвет, 2 оборота, хорошо развитую коллумелу и сифональный канал. С 18-21 дня начинает формироваться 3 оборот. Оперкулум начинает быть виден начиная с 18 дня. IV стадия (с 24 дня до оседания) характеризуется заметным сифоном, который выступает из сифонального канала, четырьмя лопастями велума, причем передние лопасти длиннее задних, нога увеличивается в размерах, велум уменьшается. С 27 дня в личиночной раковине отмечается три полных оборота. На момент оседания размеры раковины составляют 1.18–

1.24 мм (Harding, 2006). Личинки рапаны в планктоне Севастопольской бухты отмечались в августе-сентябре (Чухчин, 1984).

Началом использования промыслом рапаны в Черном море считается 60-е – 70-е годы XX века: в первые годы раковины рапаны использовались как сувениры, а с конца 70-х она стала приобретать популярность как пищевой объект и добываться всеми причерноморскими странами (Svennevig et al., 1996; Переладов, 2013). Промышленный лов в северо-восточной части Черного моря ведется с начала 80-х годов, однако в России рапана добывалась преимущественно для производства сувениров (до нескольких миллионов экземпляров в год) (Бизиков и др., 2024). Промысел рапаны для производства товарной продукции в России начался с 2000-х, при этом начиная с этого периода состояние популяции ухудшается, и, как следствие уловы, падают. На территории РФ в 10-е годы вылов рапаны не превышал нескольких тонн в год (Саенко, Марушко, 2018). Состояние запаса рапаны в настоящее время оценивается как 66 тыс. т. в российских водах Черного моря, 20 тыс. т. В Азовском (Бизиков и др., 2024). Среди промысловых беспозвоночных в Азово-Черноморском бассейне рапана занимает ведущее место по добыче (более 2 тыс. т в 2024-2025 гг.).

В настоящее время промысел рапаны ведут основные черноморские страны: Россия, Украина, Турция, Болгария и другие (Переладов, 2013). В то же время, как инвазивный вид, распространившийся по всему миру, рапана наносит вред колониям коммерчески важных двустворчатых моллюсков (ICES, 2004).

1.3 *Neptunea despecta* (Linnaeus, 1758)

Neptunea despecta – моллюск средних размеров, относящийся к роду *Neptunea* (Gastropoda: Buccinidae). Современное распространение рода ограничено исключительно северным полушарием и охватывает континентальный шельф Северной Пацифики, как восточной, так и западной, Северного Ледовитого океана и Северной Атлантики, от субтропических до арктических районов (Голиков, 1963; Pearce, 1967; Fraussen, Terryn, 2007). Род *Neptunea* насчитывает около 70 видов; 54 описанных вида известно из западной Пацифики, 13 – из восточной Пацифики, 6 видов – из Северного ледовитого океана и 9 видов отмечено в Северной Атлантике (Fraussen, Terryn, 2007). Северо-атлантические виды, относящиеся к группе *Neptunea despecta* (*N. despecta*, *N. antiqua*, *N. contraria*, *N. vinlandica*), отделились от видов группы *Neptunea lyrata* (*N. lyrata*, *N. decencostata*, *N.*

laticostata и др.) Северной Пацифики в течение позднего плиоцена (Fraussen, Terryn, 2007).

Neptunea despecta – атлантический северобореальный вид. Вариетет *N. despecta despecta* обитает в Белом море, в южной и юго-западной частях Баренцева моря, у берегов Гренландии, Шпицбергена, Новой Земли, а также в северо-восточной и северо-западной Атлантике (у берегов Норвегии, Исландии, Гренландии, Великобритании, Ирландии, Шетлендских и Фарерских островов, северной части Северного моря, в заливе св. Лаврентия, у берегов Новой Шотландии, п-ова Лабрадор, в заливе Мэн). Вариететы *N. despecta corinata* и *N. despecta tornata* встречаются у восточных берегов Северной Америки, у берегов Норвегии, Гренландии, о. Шпицберген, а также на юго-восточном шельфе Баренцева моря и в Мезенском заливе Белого моря. (Голиков, 1963; Кантор, Сысоев, 2005, Флора и фауна Белого моря..., 2010).

N. despecta – эврибатный вид, населяет глубины от сублиторальных (от 6 м в Белом море, 8 м у северо-западных берегов Норвегии, 20 м у западной Гренландии) до батимальных (800 м в западной части Баренцева моря) (Голиков, 1963; Pearce, 1967; Fraussen, Terryn, 2007). По отдельным данным встречается до глубины 1402 м (Friele, 1902, Thorson, 1944 – цит. по Голиков, 1963). Вид распространен как на жестких каменистых, так и на мягких заиленных, глинистых и песчанистых грунтах, предпочитаемая соленость от 27 до 35 ‰. В связи с тем, что *N. despecta* обитает как и на прогреваемой сублиторали, так и на больших глубинах, температурный диапазон для данного вида достаточно широк: от -1,2 °C до +16 °C (Голиков, 1963, Fraussen, Terryn, 2007).

Размеры моллюсков варьируют от средних до крупных: максимальный размер раковины достигает высоты 200 мм, в среднем – от 80 до 140 мм (Fraussen, Terryn, 2007). Максимальные размеры раковины *N. despecta* для Белого моря составляют 120 мм в высоту и 65,5 мм в диаметре, высота последнего оборота – 79,5 мм. (Флора и фауна Белого моря..., 2010).

Раковина прочная, умеренной толщины, имеет 7–8 умеренно выпуклых оборотов, плечо хорошо выражено, последний оборот высокий, занимает около 2/3 высоты раковины. Протоконх маленький, гладкий и выпуклый, включает два оборота белого или сероватого цвета. Осевая скульптура образована линиями нарастания, спиральная скульптура представлена приподнятыми треугольными киями и тонкими спиральными

ребрышками, покрывающими всю поверхность раковины. Цвет раковины от белого до желтоватого или светло-коричневого, периостракум тонкий, желтоватый, часто утрачен. Устье широкое, овально-грушевидное или овальное, белого либо желтовато-розового цвета с возможными оранжевыми пятнами. Оперкулум большой и продолговато-овальный, с ядром, расположенным у внешнего края (Голиков, 1963; Алексеев, 2003).

N. despecta – плотоядный моллюск, в основном детритофаг, падальщик с широким спектром питания, в отдельных случаях выступает как активный хищник, нападая на живых двустворчатых моллюсков, раков-отшельников. Моллюски ориентируются с помощью органов химического чувства, что позволяет находить пищу, даже если она находится на значительном расстоянии. (Голиков, 1963; Флора и фауна Белого моря..., 2010). По-видимому, температура воды и масса тела моллюска находятся в прямой зависимости с количеством потребляемой пищи. Также скорость потребления пищи увеличивается в репродуктивный период (Fujinaga, Nakao, 1999).

N. despecta, как и другие представители р. *Neptunea* – раздельнополые животные, соотношение между самцами и самками составляет примерно 50:50. Оплодотворение внутреннее. Нерест происходит в весенне-летний период при температуре от +0,7 до +5°C. Самки откладывают крупные желто-коричневые кладки, гроздевидной формы, которые прикрепляют к камням. В кладке может быть до 60-70 крупных (высота 17–19 мм, ширина 8-9 мм) кожистых яйцевых капсул с ячеистой структурой, каждая из которых содержит по 2-3 эмбриона. Спаривание может продолжаться в течение периода откладывания яиц самкой. В капсуле развиваются всего несколько зародышей, остальные яйца используются ими в пищу во время их эмбрионального развития. Полностью сформированные молодые моллюски покидают капсулу и переходят к самостоятельной жизни (Голиков, 1963; Pearce, 1967).

Методика определения возраста моллюсков р. *Neptunea*, применяемая в ряде работ, также использует подсчет отметок замедления роста на поверхности оперкулов (Borulya and Bregman, 2002; Miranda et al., 2008), хотя, в отличие от р. *Buccinum*, для *Neptunea* этот метод верифицирован не был. В работе по *N. antiqua* не удалось подсчитать возраст по поверхностным отметкам на оперкулуме, вместо этого исследователи использовали для определения возраста внутренние слои на гистологических срезах оперкулов (Richardson et al., 2005b).

Виды рода *Neptunea* насчитывают достаточно много ценных промысловых видов, которые используются промыслом в основном на Дальнем Востоке России в качестве прилова к основным добываемым видам (например, *Neptunea constricta*, *N. lyrata lyrata*, *N. polycostata* и другие) (Мокрецова, Боруля, 2000; Клитин, Смирнов, 2021). *N. despecta* является одним из видов трубачей, промысел которых разрешен в Баренцевом море (разрешенный вылов брюхоногих моллюсков на 2025 г. = 0,027 тыс. т). Оценки запаса трубачей Баренцевого моря составляют около 5 тыс. т, однако специализированный промысел не ведется, данных об участках высоких концентраций нет, трубачи добываются в качестве прилова при промысле гребешков и морских ежей (в 2019 г. добыто 0,5 т) (Бизиков и др., 2024). В то же время, *N. despecta* как крупный брюхоногий моллюск является потенциально промысловым видом.

Глава 2. Определение возраста и изучение темпов роста животных

2.1 Используемые подходы к определению возраста и исследованию темпов роста

Определение возраста животных и связанных с ним характеристик индивидуального и группового роста является фундаментальной проблемой, решение которой может служить ключом к пониманию их жизненных циклов и популяционной динамики. Именно возраст животных является основным параметром для определения темпов роста, периода наступления половой зрелости и общей продолжительности жизни, что позволяет установить как возрастной состав популяции, так и ее способность к воспроизводству. Именно поэтому проблема определения возраста животных остается значимой для таких фундаментальных дисциплин, как экология, сравнительная анатомия, биология развития, систематика (Клевезаль, Клейненберг, 1967).

В то же время особенное значение определение индивидуального возраста животных приобретает для прикладной науки, в том числе для научно-обоснованного управления популяциями промысловых животных. Предотвращение чрезмерного пресса изъятия и сокращения численности невозможно без понимания темпов роста и половозрастной структуры популяции, а также уровня естественной смертности в разных возрастных группах. Такое понимание неразрывно связано с возможностью определить индивидуальный возраст животного.

Методы определения возраста животных делятся на две большие группы: определение абсолютного возраста (точного количества временных отрезков, прожитых животным – так называемый «хронологический возраст») и относительного возраста (распределение особей в выборке животных по возрасту без точной его оценки). Для оценки абсолютного возраста особей в популяции необходимы дополнительные сведения о точном возрасте хотя бы одной из выделяемых возрастных групп. Распространенной методикой для определения абсолютного возраста является подсчет регулярно формирующихся слоев в минерализованных структурах организма (регистрирующих структурах).

Относительный возраст оценивается по любому признаку, однонаправленно изменяющемуся в процессе роста; часто для этого используют анализ размерного состава. При этом животные могут также классифицироваться в группы относительно их

физиологического состояния (ювенильный/незрелый/зрелый) (Мина, Клевезаль, 1976; Read et al., 2018).

2.1.1 Определение возраста с использованием биостатистических методов

Размерно-возрастная структура популяции часто исследуется с помощью косвенных биостатистических методов, основанных на определении возраста поколений путем анализа размерного состава. Возраст поколений обычно устанавливается путем выявления в размерном ряду выраженных когорт. При этом изучаемая популяция должна отвечать ряду требований: так, для формирования хорошо выделяющегося поколения пополнение популяции должно происходить дискретно (например, при сезонном размножении), а гистограмма размерного состава должна быть полимодальной (как это происходит, например, в умеренных водах). В случае, когда выделяемые возрастные когорты не пересекаются, а также нет пропущенных поколений, возраст особи можно определить просто по её размеру, применив, например, наиболее простой метод Петерсена (Peterson, 1891), который предполагает, что каждый выделяемый на гистограмме размерного состава модальный класс является возрастной когортой. При этом, чем больше когорты перекрываются, тем менее точным становится метод; это часто происходит в старших возрастных классах, когда рост замедляется, а разнообразие внутри когорты увеличивается (Grant et al., 1987).

Более сложные методы используют выделение внутри гистограммы возрастных классов с определенным распределением размеров (как правило, используется нормальное распределение) (Yakowitz, Spragins, 1968). К недостаткам таких методов можно отнести то, что при анализе не учитываются отклонения от распределения Гаусса, например, вызванные вариативностью параметров роста, обусловленной воздействием абиотических и биотических факторов среды. Для анализа размерно-возрастной структуры популяции применяются также разнообразные графические методы и их модификации (Harding, 1949; Cassie, 1954; Bhattacharya, 1967), хотя такие методы подвергаются критике за субъективность получаемых оценок возраста и слабую воспроизводимость результатов (Macdonald, Pitcher, 1979). Тем не менее в ряде случаев биостатистические методы позволяют получить достаточно точную оценку возрастного состава популяции, а также вывести параметры роста и смертности (Васильев, 2016).

Среди позвоночных методы анализа размерного состава чаще всего используют у рыб, как животных, обладающих «бесконечным» ростом: вес и линейные размеры рыб увеличиваются на протяжении всей жизни, приближаясь к асимптотическим (Мина, Клевезаль, 1976). Популяции рыб в умеренных водах, как правило, соответствуют требованиям, необходимым для применения методов анализа размерного состава: нерест происходит дискретно, в течение короткого периода в теплое время года, тогда как рост продолжается непрерывно, в результате чего формируются перекрывающиеся возрастные когорты (Macdonald, Pitcher, 1979; Macdonald, 1987). При этом, в связи с уменьшением ежегодного прироста и нарастанием изменчивости в скорости роста с возрастом, а также накоплением ошибок, связанных с возможным мультимодальным распределением в когортах, географической изменчивостью и другими факторами, у большинства видов достоверно выделяются только несколько самых молодых групп (Isely, Grabowski, 2007). Для более достоверной оценки возрастного состава популяции с учетом совпадений в распределениях по размеру и частоте возникновения разработана основанная на длине тела и данных о частоте встречаемости, структурированная по возрасту модель MULTIFAN-CL (Fournier et al., 1998).

Среди беспозвоночных разнообразные биостатистические методы применяются для ракообразных (Васильев, 2016), например, графические методы (Harding, 1949; Cassie, 1954), метод отклонений (Sund, 1930; Skuladottir, 1979). Примером такого подхода может служить анализ размерной структуры популяций крабов, крабоидов и других десятиногих ракообразных, с выделением «когорт», условно принимаемых соответствующих одному возрастному классу и называемых «поколениями», без точной привязки к абсолютному возрасту (Almendral, Schoppe, 2005; Gendron, Sainte-Marie, 2006; Safaie et al., 2015; Бизиков и др., 2018; Буяновский и др., 2023). Последнее часто оказывается невозможным в силу отсутствия, до настоящего времени, достаточно простых и точных методик определения абсолютного возраста ракообразных. (Kilada, Driscoll, 2017). Метод применяется также для анализа возрастного состава популяций моллюсков, например, двустворчатых (Золотарев, 1989; Zeichen et. al., 2002; Bagur et al., 2013) и головоногих (Arkhipkin et al., 1996).

Методика определения возрастного состава популяции путем составления размерно-возрастных ключей описана в ряде работ, в основном в исследованиях рыб

(Чугунова, 1959; Малкин, 1999; Золотов, 2024), но и для оценки возрастного состава популяций брюхоногих моллюсков (Овсянников, Островский, 2008).

2.1.2 Методы химического анализа

Для установления возраста гидробионтов применяются преимущественно два направления химического анализа: изотопный и микроэлементный методы. Первый подход, разработанный Эпштейном и соавторами (Epstein et al., 1951), основан на измерении соотношения стабильных изотопов кислорода $^{16}\text{O}/^{18}\text{O}$ в карбонатных структурах. Поскольку концентрация тяжелого изотопа ^{18}O обратно пропорциональна температуре морской воды в период минерализации, регистрация циклических колебаний этого показателя позволяет идентифицировать годовые ростовые зоны и таким образом определять возраст организма (Золотарев, 1989).

Второе направление, микроэлементный анализ, предполагает количественное определение содержания стронция, магния, бария и других элементов, а также их отношений к кальцию (Lloyd et al., 2008; Manríquez et al., 2012). Метод основан на способности ионов Ca^{2+} в кристаллической решетке карбоната кальция изоморфно замещаться катионами других двухвалентных металлов со сходными ионными радиусами. Концентрации микроэлементов в биогенных карбонатах (Sr, Mg, Na и др.) находятся под комплексным влиянием кристаллографических, экологических и физиологических факторов (Hollyman et al., 2017).

Процесс биоминерализации статолитов и других карбонатных структур моллюсков сопровождается изоморфным замещением ионов кальция двухвалентными катионами, преимущественно Mg^{2+} и Sr^{2+} (Dietzel et al., 2004). Также возможны более сложные механизмы включения одновалентных (Na^+) и трехвалентных (Al^{3+} , Fe^{3+}) катионов. Несмотря на близость ионных радиусов Na^+ (0.95 Å) и Ca^{2+} (0.99 Å), разница в зарядах требует компенсаторных замещений: либо совместного включения трехвалентных катионов (пара $\text{Na}^+ - \text{Me}^{3+}$ замещает два иона Ca^{2+}), либо образования пар Na^+ -галогенид анион (F^- , Cl^- , Br^- , I^-) вместо пары $\text{Ca}^{2+} - \text{CO}_3^{2-}$ в кристаллической решетке (Billings, Ragland, 1968; Yoshimura et al., 2017; Хорошутин, 2023б).

Фиксация натрия может регулироваться фактором с годовым циклом, например, температурой или скоростью роста моллюска (Hollyman et al., 2017). Прямых данных о влиянии внешних условий на включение Na^+ в карбонаты статолитов и другие биогенные

карбонаты нет. Так, в статолитах кальмара *Gonatus fabricii* выявлены суточные колебания Na/Ca, вероятно, связанные с ритмами роста при кормлении (Zumholz et al., 2007). В карбонатах донных осадков коралловых рифов содержание Na⁺ может зависеть от солёности воды (Billings, Ragland, 1968). Однако, согласно Yoshimura et al. (2017), для карбонатов кораллов, моллюсков и фораминифер влияние внешних (температура, солёность) и биологических факторов (микроструктура скелета, скорость кальцификации) на концентрацию внутрискелетного натрия незначительно (Хорошутина, 2023б).

2.1.3 Использование регистрирующих структур для определения возраста животных

Среди прямых методов, с помощью которых можно оценить индивидуальный возраст моллюсков разных систематических групп, наименее трудозатратными и пригодными для применения, в том числе, в полевой практике, являются методики, использующие регистрирующие структуры (Мина, Клевезаль, 1976). Это минерало-органические или органические образования, скорость роста которых изменяется в зависимости от физиологического состояния особи (Клевезаль, Смирин, 2016). Применение регистрирующих структур широко распространено в определении возраста и исследовании процессов роста как позвоночных, так и беспозвоночных животных (Клевезаль, 1988; Klevezal, 2017). Необходимым условием возможности использования твердых структур в качестве регистрирующих является их внутренняя неоднородность, обусловленная постепенным нарастанием слоев, которые могут рассматриваться как отметки, соответствующие периодичности роста. Мина, Клевезаль (1976) также отмечают, что формирование того или иного элемента регистрирующей структуры подчинено определенным закономерностям и часто приурочено к тому или иному событию. Необходимым условием использования таких образований в качестве регистрирующих структур также является их долговечность и сохранение ими в течение длительного времени возникших особенностей строения, что позволяет применять их в том числе для определения возраста. К регистрирующим структурам относятся костная и зубная ткань, чешуя, роговые образования, раковины моллюсков, отолиты позвоночных и статолиты беспозвоночных, а также некоторые другие образования позвоночных и беспозвоночных животных (Мина, Клевезаль, 1976; Клевезаль, 1988; Klevezal, 2017). Для

определения возраста используется как подсчет регулярно образующихся линий остановки роста на регистрирующих структурах, так и методы микроэлементного и изотопного анализа.

Кратко охарактеризуем основные регистрирующие структуры, применяемые для определения возраста разных групп позвоночных и беспозвоночных животных.

Среди позвоночных в возрастных исследованиях рыб в качестве регистрирующих структур могут использоваться такие кальцифицированные образования, как костные структуры, чешуя и отолиты (Брюзгин, 1969; Chilton, Beamish, 1982; Penttila, Dery, 1988; Stevenson, Campana, 1992; De Vries, Frie, 1996; Campana, 2001; Isely, Grabowski, 2007).

Чешуя – одна из первых регистрирующих структур, исторически применяемая для оценки возраста рыб (с 1890 года) (Carlander, 1987). Преимущество этой регистрирующей структуры – в относительной простоте сбора и подготовке образцов, а также в возможности прижизненного определения возраста рыбы (Isely, Grabowski, 2007). В обзоре Ван Остена (Van Oosten, 1929) были описаны методы и установлены руководящие принципы интерпретации шкалы это привело к широкому применению метода, начиная с 1930-х годов. С небольшими изменениями методы, описанные Ван Остеном (1929), используются и по сей день. Основные недостатки этой регистрирующей структуры состоят в том, что, как правило, чешуя не образуется при выклеве личинки, а только на определенной стадии развития рыбы, что затрудняет определение возраста (Ward, Leonard 1952; Sire, Arnulf, 1990; Sire et al. 1997). Кроме того, возможны ошибки в определении возраста при идентификации дополнительных отметок как годовых или при слабой различимости крайних отметок (Isely, Grabowski, 2007). Методика определения возраста рыб по отметкам роста на чешуе широко применяется в исследованиях роста рыб (например, Ogle et al., 1994; Musk et al., 2006; Cheung et al., 2007; Iliş et al., 2014; Mohammad et al., 2022).

Отолиты рыб являются более универсальной, широко используемой и, судя по всему, наиболее достоверной регистрирующей кальцинированной структурой для определения возраста рыб, хотя и более сложной в обработке, чем чешуя (Кузнецова и др., 2004), хотя и обладают определенными ограничениями. Отолиты используются для определения возраста рыбы с тех пор, как в 1899 году Райбиш впервые наблюдал кольцевидное образование у *Pleuronectes platessa* (Ricker, 1975). Многообразие видов рыб, для которых применяется методика определения возраста по отолитам, а также

химический состав, анализ обликов, структурно-функциональные взаимосвязи, нюансы обработки и оценки возраста, верификации периодичности отметок и оценка ошибки определения возраста, преимущества и недостатки этого метода подробно освещены в многочисленных статьях и обзорах (например, Beamish, 1979; Stevenson, Campana, 1992; Robillard, Marsden, 1996; Popper, Lu, 2000; Campana, 2001; Кузнецова и др., 2004; Буслов, 2009; Vignon, 2012; Walther, 2019; Avigliano, 2021).

Отметим, что для отолитов рыб показана как годовая, так и суточная периодичность образования колец нарастания (Panella, 1971; Nishimura, Yamada, 1984; Stevenson, Campana, 1992, Campana, 2005). Подсчет годовых отметок чаще используется в популяционных исследованиях и оценке запаса промысловых видов рыб, суточная шкала используется обычно в исследованиях молоди рыб и пополнения запаса (Campana, 2001).

Для определения возраста рыб используются и другие регистрирующие структуры: позвонки (Brown, Gruber, 1988), ключицы и коракоиды (Lai et al., 1987; Casselman, 1990), лучи грудных плавников (Cass, Beamish, 1983), и жаберные крышки (Baker, Timmons, 1991) – все эти структуры могут использоваться для подсчета годовых отметок и не отражают суточный рост (Campana, 2001).

У земноводных и рептилий широкое распространение получили методы определения индивидуального возраста по ростовым слоям на срезах костей конечностей (Francillon, Castanet, 1985; Castanet, 1994; Quiroga et al., 2015 и др.; Lyapkov et al., 2020), в особенности прижизненное – по окрашенным срезам декальцинированных костей фаланг пальцев (например, Кидов и др., 2024). Определение возраста этим методом у земноводных может быть затруднено наличием дополнительных линий склеивания, вызванных, по-видимому, дополнительными линиями замедления роста, например, вследствие голодовок (Кидов и др., 2022). Определение возраста по тканям зуба у рептилий также затруднено (Клевезаль, Смирин, 2016).

Костная ткань как регистрирующая структура используется для определения возраста млекопитающих, в том числе ископаемых (например, Клевезаль и др., 1986, García-Martínez et al., 2011, Martínez-Maza et al., 2014), хотя этот метод имеет ряд ограничений (Castanet, 2006). Костная ткань млекопитающих в большой степени васкуляризируется и подвергается внутренней перестройке, что гораздо меньше характерно для рептилий (Клевезаль, 2007). Активность этих процессов варьирует в

разных типах костей и группах млекопитающих, что влияет на ценность костной ткани млекопитающих как регистрирующей структуры (Клевезаль, Смирин, 2016). Тем не менее, для некоторых видов млекопитающих возраст оценивается по количеству годовых слоев в костной ткани нижечелюстной кости (например, Kryštufek et al., 2005) или трубчатых костей конечностей (Castanet et al., 2004; García-Martínez et al., 2011).

Гораздо шире у млекопитающих используются для определения возраста ткани зуба: дентин, цемент и эмаль (Klevezal, 2017). Для большинства морских и наземных млекопитающих методика определения возраста по годовым слоям дентина или цемента, образующимся в результате остановки роста или замедления роста тканей зуба в осенне-зимний период, стала широко применяться. Этот метод используется для таких групп млекопитающих, как, например, грызуны (Klevezal, 2002), хищные (Calvert, Ramsay, 1998), зубатые киты (Stewart et al. 2006, Barrett, 2023), рукокрылые (Wilkinson, Brunet-Rossinni, 2009), парнокопытные (Klevezal, Pucek, 1987) и других (Klevezal, 2017).

Среди беспозвоночных методы определения возраста с использованием регистрирующих структур применяются для разных групп. Так, у иглокожих обнаружены ростовые слои в скелетных пластинках офиур (Gage, 1990a, 1990b; Dahm, Brey, 1998), морских ежей (Ebert et al., 1999; Agatsuma, Nakata, 2004; Brady, Scheibling, 2006), морских звезд (Stump, Lucas, 1990), голотурий (Sun et al., 2019).

В последние годы появились работы, фиксирующие наличие отметок роста на отдельных хитиновых структурах ракообразных (хитиновые пластинки в желудке и глазные стебельки) и описывающие возможность их использования для определения возраста (Kilada, Driscoll, 2017). Несмотря на то, что ранее у ракообразных использование регистрирующих структур для оценки возраста считалось невозможным из-за потери всех покровных структур при линьке, в 2011 году Leland с соавторами обнаружили ростовые слои на хитиновых пластинках кутикулы кардиального отдела желудка пяти видов десятиногих ракообразных: *Cherax quadricarinatus*, *Euastacus valentulus*, *Ranina ranina*, *Scylla serrata* и *Thenus orientalis* (Leland et al., 2011). Аналогичные наблюдения были зафиксированы и у других видов ракообразных, причем ростовые слои были найдены и на срезах кутикулы глазных стебельков (Kilada et al., 2012; Kilada, Acuna, 2015; Reiss et al., 2015; Kilada, Ibrahim, 2016; Hutchinson et al., 2024). Периодичность возникновения ростовых слоев верифицирована с помощью химического мечения (Kilada et al., 2012; Leland et al., 2015), а также исследования ростовых структур животных

известного возраста (Kilada et al., 2012; Hutchinson et al., 2024). При этом в гистологических исследованиях показано, что все хитиновые пластинки кутикулы пищеварительного тракта теряются во время линьки (Sheridan et al., 2016). Таким образом, механизм образования слоев роста с верифицированной периодичностью до сих пор не объяснен (Kilada, Driscoll, 2017; Hutchinson et al., 2024).

Однако, наиболее широко регистрирующие структуры в определении возраста используются для моллюсков. Для определения возраста двустворчатых моллюсков часто используются такие регистрирующие структуры, как раковина и лигамент. Способы определения возраста по линиям нарастания на раковине, возникающим из-за изменения скорости роста в течение года, заключаются в анализе отметок на внешней и внутренней поверхности раковин, внутренних линий роста и линий микронарастания, периодически образующихся во время сезонного замедления или прекращения роста и кальцификации (Золотарев, 1989). Используются методики определения возраста как по внутренним линиям роста на шлифах раковин (например, *Arctica islandica* (Schöne et al., 2011), *Modiolus barbatus* (Peharda et al., 2006), *Donax trunculus* (Ramón et al., 1995) *Mya arenaria* (MacDonald, Thomas, 1980), *Mesodesma mactroides* (Fiori, Morsán, 2004), *Chlamys islandica* (Liu et al., 2017), так и по поверхностным линиям роста (например, *Yoldia notabilis* (Nakaoka, 1992), *Arca noae* (Peharda et al. 2002); *Callista chione* (Leontarkis, Richardson, 2005), *Mesodesma mactroides* (Fiori, Morsán, 2004), *Corbicula japonica* (Oshima et al., 2004), *Chlamys islandica* (Liu et al., 2017)). Другая методика определения возраста двустворчатых моллюсков сводится к подсчету отметок роста на лигаменте (резилиуме). Взаимосвязь между ростом раковины и лигамента выявлена у нескольких видов двустворчатых моллюсков, например *Chlamys islandica* (Liu et al., 2017), *Placopecten magellanicus* (Merrill et al., 1961), *Crassostrea gigas* (Fan et al., 2011). Для определения возраста и верификации отметок на регистрирующих структурах используется анализ элементного и изотопного ($^{16}\text{O}/^{18}\text{O}$) состава карбонатов раковины (Jones et al., 1978; Золотарев, 1989; Stecher et al., 1996; Ivany et al., 2003). Статоцисты двустворчатых моллюсков содержат статолиты, которые также могут быть использованы для определения возраста (Morton, 1985; Morton, Galante-Oliveira et al., 2019; Machado, 2021).

У головоногих моллюсков существует значительно больший набор разнообразных регистрирующих структур, которые могут использоваться для определения возраста и потенциальной скорости роста у разных отрядов: гладиус, статолиты, стилеты и клювы

осьминогов, хрусталик (Arkhipkin et al., 2018). Статолиты головоногих моллюсков (кальмаров, каракатиц, сепиолид) широко используются для определения возраста (Jackson, 1994; Arkhipkin, Bizikov, 1997; Arkhipkin, 2005; Arkhipkin et al., 2018). Для статолитов головоногих показана суточная периодичность образования слоев активного и замедленного роста, начиная с личиночной стадии (Hurley et al., 1979; Lipinski, 1980; Rosenberg et al., 1980), и подтверждена методом химического мечения (Lipinski, 1986; Nakamura, Sakurai, 1991). Особенности обработки и рекомендации по обработке статолитов различных видов головоногих представлены в обзоре Архипкина и Щербич (Arkhipkin, Shcherbich, 2012). Достаточно сложный процесс обработки статолитов является одной из причин частого использования в исследованиях небольшого размера выборки, а также животных одной стадии онтогенеза (например, только ювенильных) (Jackson 1994, 2004; Arkhipkin 2004).

В качестве регистрирующей структуры у кальмаров также используется гладиус, хитиновая скелетная структура, представляющая собой внутреннюю рудиментарную раковину и расположенная в спинной части мантии моллюсков отрядов Vampyromorpha, Oegopsida, Myopsida и Sepiolida (Arkhipkin et al., 2012, Arkhipkin et al., 2018). Линии роста проостракума, основной части гладиуса, впервые описал Naef (1922 – цит. по Bizikov, 1995). Методика определения возраста с использованием подсчета линий роста на гладиусе применялась, например, для таких видов, как *Sthenoteuthis oualaniensis* (Bizikov, 1995), *Moroteuthis robusta* (Bizikov, Arkhipkin, 1997), *Loligo plei* (Perez et al., 2006), *Berryteuthis magister* (Arkhipkin et al., 1996). Одним из преимуществ этой методики является сравнительная лёгкость сбора гладиусов, по сравнению со статолитами.

Клювы, или челюсти – хитиновые образования, которые есть у всех существующих видов головоногих моллюсков и потенциально могут быть использованы для определения возраста (Mangold, Bidder, 1989 – цит. по Arkhipkin et al., 2018; Xavier et al., 2022). Впервые методика определения возраста по этим структурам была разработана для осьминогов *Octopus vulgaris* (Perales-Raya, Hernandez-Gonzalez, 1998), предположение о суточной периодичности откладываемых отметок подтверждалось в более поздних исследованиях *Octopus vulgaris*, в том числе для личинок (Hernandez-Lopez et al., 2001; Perales-Raya et al., 2014 и др.). Методика определения возраста по клювам также верифицирована для каракатиц (например, Marrero et al., 2023) и кальмаров: суточная

периодичность образования отметок на клюве подтверждена сравнением с количеством отметок на статолитах (например, Liu et al. 2015, Agus et al., 2025).

Стилет – это твердая структура, являющаяся рудиментарной раковиной осьминогов и расположенная в дорсолатеральной части мантии (Бизиков, 2008). Стилет используется для определения возраста осьминогов (в отличие от кальмаров, каракатиц и сепиолид, у которых этой регистрирующей структуры нет). Впервые методика определения возраста по отметкам на стилетах была разработана для осьминога *Octopus vulgaris* (Reis, Fernandes, 2002). Для определения возраста используют тонкие поперечные срезы: первыми видами осьминогов, для которых была подтверждена суточная периодичность приростов с использованием этого метода, были *Octopus pallidus* (Doubleday et al. 2006), *Octopus vulgaris* (Hermosilla et al. 2010), *Octopus maya* (Rodriguez-Dominguez et al. 2013). Методика определения возраста по приростам стилетов осьминогов также успешно применена к целому ряду видов осьминогов, таких как *Bathypolypus sponsalis*, *Megaleledone setebos* (Barratt, Allcock, 2010), *Eledone cirrhosa* (Regueira et al., 2015).

2.1.4 Определение темпов роста животных

Проблема роста достаточно сложна, и включает в себя множество аспектов: экологический, морфологический, генетический, биохимический, физиологический и другие. Однако в прикладных исследованиях наиболее часто исследуемый параметр – это темп роста, или изменение весовых или линейных характеристик особи за единицу времени (Мина, Клевезаль, 1976; Кафанова, Петлина, 1984; Зотин, 2009). При этом обычно исследуется взаимосвязь между размерными или весовыми характеристиками особи и её возрастом, что обуславливает важность определения возраста животных.

В зависимости от принадлежности животного к систематической группе, его рост может быть конечным (существует предельный размер, которого может достичь животное, он обусловлен прежде всего генетически) и бесконечным, или асимптотическим (рост продолжается на протяжении всей жизни, предельный размер обусловлен не только генетически, но во многом зависит от условий жизни особи) (Мина, Клевезаль, 1976; Brett, 1979; Sebens, 1987; Дгебуадзе, 2001; Зотин, 2009).

Уравнения, описывающие рост животных на протяжении всего периода их роста, имеют общую закономерность: с увеличением возраста особи скорость роста обычно

уменьшается. Также такие уравнения включают в себя предельный размер особей: при конечном росте это реально достигаемый размер, при асимптотическом – особи реально не достигают этого размера, но в течение жизни растут, приближаясь к нему. (Мина, Клевезаль, 1976; Дгебуадзе, 2001). Важными параметрами, определяющими форму кривой роста, являются также последовательность морфологических изменений в онтогенезе (обусловленная генетически) и энергетический баланс (Sebens, 1987; Зотин, 2009).

Основные уравнения, используемые для описания процессов роста, имеют сигмоидальную форму:

1. Уравнение Берталанфи (von Bertalanffy, 1938),

$$y(t) = a \times (1 - e^{-b \times (t-c)}), \quad (2.1)$$

где y – размер животного, a – средний асимптотический размер животного, b – коэффициент темпа роста; t – возраст животного; c – теоретический возраст, когда размер равен нулю.

Уравнение фон Берталанфи (2.1) часто применяется для описания роста разных систематических групп животных (Lee et al., 2020). Это уравнение является основным в исследованиях роста рыб (Rafail, 1973; Lockwood, 1974; Pauly, 1979; Essington et al., 2001), а также применяется для описания бесконечного роста беспозвоночных, например, иглокожих (Duineveld, Jenness, 1984; Doubleday et al., 2006), двустворчатых моллюсков (Brousseau, 1979; Буяновский, 1999), головоногих моллюсков (Brickle et al., 2005; Chakraborty et al., 2013).

2. Уравнение Гомпертца (Gompertz, 1825),

$$y(t) = a \times e^{-b \times e^{-c \times t}}, \quad (2.2)$$

где y – размер животного, a – средний асимптотический размер животного, b – коэффициент темпа роста; t – возраст животного; c – теоретический возраст, когда размер равен нулю.

Модель Гомпертца (2.2) в различных модификациях также обширно применяется для описания роста и энергетического обмена животных (Tjørve, Tjørve, 2017): птиц (Tjørve, Tjørve, 2010), млекопитающих (Grandi et al., 2022), рыб (Hinrichsen, Paulsen, 2022), головоногих (Arkhipkin, Roa-Ureta, 2005) и двустворчатых моллюсков (Chícharo, Chícharo, 2001).

3. Логистическое уравнение (Verhulst, 1838):

$$y(t) = \frac{a}{1+b \times e^{c \times t}}, \quad (2.3)$$

где y – размер животного, a – средний асимптотический размер животного, b – коэффициент темпа роста; t – возраст животного; c – теоретический возраст, когда размер равен нулю.

Особенности использования логистического уравнения (2.3) для описания роста животных описал Blumberg (1968). Хотя сейчас логистическое уравнение для описания роста животных используется реже, чем уравнения фон Берталанфи и Гомпертца, тем не менее оно применяется для описания роста рыб (Буслов, 2023), млекопитающих (Teleken et al., 2017) птиц (Grossman et al., 1985).

Ряд работ посвящен проблемам выбора уравнения для описания роста животных и критериям оценки точности подбора модели (Hernandez-Llamas, Ratkowsky, 2004; Rogers-Bennett, Rogers, 2016; Teleken et al., 2017).

2.2 Определение возраста и изучение темпов роста брюхоногих моллюсков

2.2.1. Биостатистические методы в исследованиях роста и возраста брюхоногих моллюсков

Биостатистические методы определения возраста поколений брюхоногих моллюсков получили достаточно широкое распространение. Выделение модальных классов в гистограммах частотного распределения высот раковин брюхоногих моллюсков (length frequency distribution analyses) (Kideys, 1996; Saglam et al., 2015; Васильев, 2016; Kasapoglu, 2021) – наиболее часто применяемый метод. Среди его преимуществ – сравнительная простота и применимость в популяционных исследованиях.

Тем не менее этот метод дает довольно приблизительную оценку возрастной структуры, а часто возникающие трудности в его применении связаны с колебаниями численности пополнения (Kideys, 1996). В то же время, получить оценку индивидуального возраста животных с помощью биостатистических методов нельзя, потому что сопоставление размерных и возрастных классов несет в себе высокую долю неопределенности, степень смещения поколений может быть довольно высокой (кроме того, она увеличивается с возрастом в связи с высокой дисперсией линейного прироста) (Васильев, 2016; Хорошутин, 2023б). Так, при применении метода выделения

модальных классов в гистограммах частотного распределения линейных размеров и веса для моллюска *B. undatum* в работе Kideys (1996), только одна из 16 ежемесячных выборок, используемых для построения гистограмм частотности, позволила выделить относительно четкие модальные классы и была использована для дальнейшего анализа и построения кривой роста в соответствии с уравнением Берталанфи.

Kasapoglu (2021) и Saglam et al. (2015) использовали для определения возраста *Rapana venosa* в Черном море метод Бхатачарьи (Bhattacharya, 1967), основывающийся на частоте распределения высот раковин моллюсков в выборке. Этот метод часто критикуют, потому что оценки возраста, полученные с помощью него, могут быть неверными, если в популяции присутствует несколько когорт с разными паттернами роста. Более того, в отношении *R. venosa* в Черном море метод сталкивается с дополнительными ограничениями: скопления моллюсков, приуроченные к разным биотопам, могут значительно различаться морфологически. Так, *R. venosa* в Черном море представлена двумя экоморфологическими типами – карликовым и нормальным (Бондарев, 2010, 2016; Kos'yan, 2013).

2.2.2 Изотопный и микроэлементный анализ в определении возраста брюхоногих моллюсков

Для восстановления циклов ежегодных температур образцы карбоната берутся по всему плечу оборота раковины с использованием бура диаметром 1 мм и меньше с шагом 2-4 мм (Jones, Quitmyer, 1996; Косьян, Антипушина, 2011). Определение индивидуального возраста с использованием этого метода применялось для нескольких видов брюхоногих моллюсков (*Conus ermineus* (Gentry et al. 2008), *Gibbula cineraria* (Schöne et al. 2007), *Olivancillaria deshayesiana* (Arrighetti et al. 2012), *Haliotis tuberculata* (Roussel et al. 2011), *Rapana venosa* (Косьян, Антипушина, 2011), и *Buccinum undatum* (Hollyman et al. 2018a)).

Включение замещающих кальций микроэлементов напрямую определяется кристаллической модификацией карбоната кальция. Ромбоэдрическая решётка кальцита более предрасположена к включению иона магния (Mg^{2+}), который имеет меньший ионный радиус. В противоположность этому, орторомбическая структура арагонита способна инкорпорировать ион стронция (Sr^{2+}), обладающий бóльшим радиусом (Hollyman et al., 2017). Следовательно, корректная интерпретация данных

микроэлементного анализа возможна только при точном знании минерального состава статолитов, поскольку профили распределения Mg^{2+} и Sr^{2+} будут существенно различаться в кальцит-арагонитовых и чисто арагонитовых статолитах. В регистрирующих структурах брюхоногих моллюсков была выявлена отрицательная корреляция циклов натрия (Na^+) с циклами магния (Mg^{2+}), причём периодичность Na^+ соответствовала годовым меткам на статолитах. (Хорошутина, 2023б).

Существенное влияние на захват микроэлементов биогенными карбонатами оказывают факторы внешней среды. Исследования демонстрируют, что концентрации Mg^{2+} и Sr^{2+} как в кальците, так и в арагоните статолитов коррелируют с температурой морской воды в период их формирования (Zacherl et al., 2003a, 2003б; Lloyd et al., 2008; Manríquez et al., 2012; Hollyman et al., 2017). Эта зависимость открывает возможность для палеотемпературных реконструкций и выявления сезонных циклов.

Несмотря на высокую точность, методы химического анализа являются относительно дорогостоящими и требуют сложной пробоподготовки, что ограничивает их применение для рутинного массового определения возраста. Тем не менее они представляют большую ценность как верификационный инструмент. Анализ сезонной динамики микроэлементов или изотопного состава может эффективно использоваться для проверки и подтверждения результатов, полученных альтернативными методами, такими как подсчёт меток замедления роста на раковинах, оперкулах или статолитах.

2.2.3. Внешние регистрирующие структуры брюхоногих моллюсков

Для определения возраста брюхоногих моллюсков наиболее часто используемые внешние регистрирующие структуры – это раковина и (для некоторых групп брюхоногих моллюсков) оперкулум (Hollyman, 2018б). Для этих структур, в большинстве случаев, характерна периодичность роста, вследствие чего на них имеются отметки, образованные участками сгущения элементарных приростов. Ярко выраженная сезонность в условиях среды обитания видов умеренных и холодных вод, к которым относятся виды, которые были исследованы в рамках настоящей работы, способствует таким периодичным изменениям темпов роста.

Основной недостаток внешних регистрирующих структур связан с их подверженностью разнообразным воздействиям окружающей среды: эрозии, обрастаниям и другим, в результате чего отметки, позволяющие определить возраст

моллюска, могут стираться и определение индивидуального возраста животного по ним может быть затруднено. Напротив, травмы моллюска могут приводить к возникновению дополнительных травматических отметок. При этом методика определения возраста по отметкам на внешних регистрирующих структурах нуждается в верификации отдельно для каждого нового вида гастропод, так как у некоторых видов не образуются периодические отметки замедления роста, и регистрирующие структуры не пригодны для определения возраста (например, *Nucella heyseana* (Селин, 2003); *Gibbula cineraria* (Schöne et al., 2007) и другие) (Хорошутина, 2023б)).

Раковина. Определение возраста по внешним линиям нарастания на поверхности раковины используется и для ряда видов гастропод. Ежегодное образование отметок показано для таких видов как *Fissurella crassa* (Bretos, 1980), *Monodonta lineata* (Williamson, Kendall 1981, Lewis et al., 1982), и *Clithon retropictum* (Shigemiy, Kato, 2001), *Haliotis australis* (Poore, 1972). Среди брюхоногих российской фауны этот метод применяется к *Bithynia tentaculata* (Козминский, 2003) *B. troschelii* (Сербина, 2008), *Hydrobia ulvae* (Горбушин, 2003), *Littorina obtusata* (Козминский, 2006) и другим. Остановка роста во время нереста наблюдается, например, у *Rapana venosa*: определение возраста по нерестовым отметкам для этого вида описано Чухчиным (1961а, 1961б, 1966), ежегодное образование нерестовых отметок верифицировано с помощью анализа содержания стабильных изотопов кислорода (Косьян, Антипушина, 2011). Однако для ряда других видов использовать линии нарастания на внешней поверхности раковины для определения возраста не представляется возможным (например, у *Nucella heyseana* отметки замедления роста хорошо различимы только у молодых особей с интенсивным ростом (Селин, 2003)). Верификация с помощью изотопов кислорода не подтверждает годовую периодичность отметок у *Gibbula cineraria* (Schöne et al. 2007).

Для определения возраста используются также внутренние линии нарастания раковины (Richardson, 2001). Для некоторых видов брюхоногих моллюсков показана годовая периодичность роста внутренних линий нарастания (морского блюдечка *Patella vulgata* (Ambrose et al., 2016), морской туфельки *Crepidula fornicata* (Guy et al. 2013) и разных видов морских ушек (Prince et al. 1988, Shepherd et al. 1995, 2000, Naylor 2010), хотя для последних надежность этого метода может меняться в зависимости от вида и местонахождения (Shepherd, Triantafillos 1997, Shepherd, Turrubiates-Morales 1997)). Периодические линии роста выявляются на срезе колумеллы некоторых видов (*Terebralia*

palustris, приливно-отливная периодичность (Tojoa, Ohnob, 1999)), а также на срезе губы устья раковины *Nassarius reticulatus* (Barroso et al., 2005a), толщина которой у этого вида также достаточно надежно коррелирует с возрастом (Chatzinikolau, Richardson, 2007).

Оперкулум. Оперкулум, или крышечка – это плоская, как правило, роговая пластина, закрывающая устье раковины некоторых групп брюхоногих моллюсков. Chesa и Jimenez-Jimenez (1998) выделяют три типа оперкулумов: мягкие спиральные, жесткие спиральные и концентрические, при этом для определения возраста используются концентрические. Крышечка концентрического типа растет по мере увеличения размеров моллюска за счет нарастания новых роговых слоев, поэтому может использоваться как регистрирующая структура. Было показано, что крышечки с концентрическими линиями нарастания имеют два набора таких линий: на дорсальной (внешней) и на вентральной сторонах. Линия нарастания дорсальной стороны образуются по краю оперкулума, их образование зависит от сезонных колебаний роста. Вентральные слои, по-видимому, имеют другой механизм нарастания и служат для укрепления крышечки (Chesa, Jimenez-Jimenez, 1998, Hollyman et al. 2018b).

Определение возраста брюхоногих моллюсков методом подсчета колец нарастания на дорсальной поверхности оперкулума (крышечки) – наиболее распространен для большинства видов, используемых промыслом. Этот простой и не требующий специального оборудования метод определения возраста использовали Santarelli и Gros (1985) для *Buccinum undatum*: они показали согласованность количества колец на дорсальной (внешней) стороне крышечки и данных анализа стабильного изотопа кислорода (^{18}O) в карбонатах раковины. Определение возраста по количеству колец на дорсальной стороне крышечки широко применяется для других видов рода *Buccinum* (*B. osagawai* – Голиков, 1980; Овсянников, Островский, 2008; *Buccinum isaotakii* – Plano et al, 2004), а также других систематических групп, в том числе *Busycotypus canaliculatus* (Fisher, Rudders, 2017), *Busycon carica* (Power, 2009).

У ряда видов брюхоногих моллюсков для определения возраста используются линии нарастания на вентральной стороне оперкулума (например, *Buccinanops globulosum* (Bökenhans et al, 2016), *Neptunea arthritica* (Miranda et al. 2008)). Для *Neptunea antiqua* отмечено, что поверхностные отметки не пригодны для определения возраста, однако с успехом применен метод подсчета слоев нарастания на продольном срезе оперкулума (Richardson et al. 2005b). В то же время Vasconcelos с соавторами (2006),

сравнив оценки возраста по линиям нарастания на дорсальной и вентральной сторонах крышечки для *Hexaplex trunculus*, обнаружил, что ни дорсальные, ни вентральные отметки не дают надёжной оценки возраста. При этом определение возраста по вентральной стороне оперкулума приводит к завышению оценки. В работе Hollyman с соавторами (2018в) схожие результаты получены также в отношении *B. undatum*. Таким образом, можно заключить, что линии нарастания вентральной стороны оперкулума при определении возраста должны использоваться после дополнительной верификации для конкретного вида.

Определение возраста брюхоногих моллюсков по кольцам нарастания на крышечках может быть затруднено из-за плохой читаемости образцов. Kideys (1996) отмечал, что только 16% из 10975 крышечек, использованных для определения возраста у моллюсков с острова Мэн (Великобритания), имели «четкие и читаемые» кольца. Ещё 32% крышечек были охарактеризованы как «читаемые». Это привело к тому, что оценка возраста проводилась всего по 48% крышечек. Подобные низкие показатели читаемости встречались и в других местах отбора проб по всей Великобритании (Lawler, 2013). Исключение из анализа большей части выборки из-за плохой читаемости колец на крышечке, вероятно, привело к искажению данных. Построенные графики роста показывали сильную изменчивость, предположительно в результате неоднозначности результатов определения возраста по отметкам на оперкулуме и смещения выборки.

Hollyman с соавторами (2018а) отдельно провели исследование согласованности оценок при определении индивидуального возраста *B. undatum* по крышечкам. Согласованность оценок между двумя специалистами по дорсальной стороне крышечки составила 45,1%, по вентральной – 75,7% (тогда как для статолитов согласованность достигла 89,2%).

Для некоторых видов определение возраста по крышечкам неприменимо. Например, Чухчин (1961а) говорит о постоянном количестве (5-6) колец на крышечках половозрелых особей *Rapana venosa* (старые кольца зарастают). Также о неприменимости крышечек для определения возраста *R. venosa* говорят Косьян, Антипушина (2011) и Бондарев (2010). Тем не менее некоторые авторы применяют этот метод (Camus, 2001).

2.2.4 Внутренние регистрирующие структуры брюхоногих моллюсков. Статолиты

Внутренние регистрирующие структуры – это морфологически неоднородные структуры, располагающиеся в тканях животного и не подвергающиеся воздействиям окружающей среды. У брюхоногих моллюсков к таким структурам относятся прежде всего статолиты, располагающиеся в органах равновесия –статоцистах.

У брюхоногих моллюсков статоцисты, имеющие сферическую форму, локализованы в непосредственной близости от педальных ганглиев, входящих в состав подглоточного нервного комплекса, ответственного за иннервацию ноги. (Budelmann, 1988; Зайцева, 1990; 2000; Зайцева и др., 2015; Hollyman et al., 2018в). Они лежат в массе соединительной ткани и соединены эластичными тяжами как друг с другом, так и с тканями ноги (Горгиладзе и др., 2013). Статоцист имеет внутреннюю полость, заполненную статолимфой, а его внутренняя поверхность несет первично-чувствующие волосковые клетки (механорецепторы), лежащие асимметрично (Зайцева, 2000). Статоцисты иннервируются церебральными ганглиями (хотя анатомически расположены вблизи педальных ганглиев); церебральные ганглии, в свою очередь, соединены коннективами с педальными ганглиями (Голиков, 1980).

Статоцисты как органы гравирецепции содержат инерциальную массу, которая у брюхоногих моллюсков может состоять из одного относительно крупного статолита или нескольких более мелких элементов –статоконий (Винников и др., 1971; Зайцева, 2000). Статоконии могут срастаться друг с другом, поэтому их число в статоцисте может меняться (Горгиладзе и др., 2010; Горгиладзе, 2020), что делает определение возраста по ним невозможным. Наличие в статоцисте множественных кристаллов (статоконий) считается примитивным признаком, характерным для более древних групп брюхоногих моллюсков, таких как археогастроподы. Напротив, наличие единственного статолита рассматривается как более прогрессивная эволюционная черта (Fretter, Graham, 1994; Richardson et al., 2005a). У двустворчатых моллюсков также встречаются оба варианта, однако в их случае это различие, вероятно, не несет филогенетического значения (Morton, 1985; Morton, Machado, 2021).

Статолиты. Статолиты брюхоногих моллюсков — это парные образования, состоящие в основном из карбоната кальция (CaCO_3), однако их кристаллическая структура может различаться. Обычно в составе статолитов присутствуют две полиморфные модификации карбоната кальция — кальцит и арагонит (Galante-Oliveira et

al., 2014). Однако у некоторых видов статолиты могут состоять лишь из одной формы; например, у вида *B. undatum* они образованы исключительно арагонитом (Hollyman et al., 2018в). Эти согласуются с результатами работы Горгиладзе с соавторами (2013), которые методом рентгенофазового анализа установили арагонитовый состав статолитов у моллюска *Pomatias rivularis* (Хорошутина, 2023б).

Согласно данным элементного анализа, выполненного Горгиладзе и соавторами (2013) на системе микроанализа "ISIS" (Oxford, Великобритания), статолиты *P. rivularis* в основном состоят из Ca, C, O и N. Помимо этого, в их составе обнаружены Sr и Mg, способные замещать кальций в карбонатах, а также более сложные соединения, включающие Fe, Al, Na, K, P, S и Si.

Закладка статолитов происходит на самых ранних этапах развития моллюска, и их наличие регистрируется уже у личинок внутри яйцевых капсул (Bell, 1982, 1983, 1984; Zacherl et al., 2003a; Lloyd et al., 2008; Manríquez et al., 2012). Рост этих образований осуществляется за счёт последовательного формирования слоёв. Однако скорость этого процесса непостоянна и напрямую связана с интенсивностью метаболизма животного (Richardson et al., 2005a; Galante-Oliveira et al., 2013; Hollyman et al., 2018в). Морфологическая неоднородность структуры статолита делает его ценным инструментом для исследований, позволяя использовать его в качестве естественной регистрирующей структуры (Хорошутина, 2023б).

Основным преимуществом статолитов как регистрирующих структур служит их расположение внутри организма, что обеспечивает защиту от внешних воздействий, искажающих данные при использовании раковин или оперкулумов. Исследования подтверждают, что у многих видов чтение слоев на статолитах дает более надежные результаты, чем анализ оперкулумов (Fisher, 2015; Hollyman, 2018a). Важно отметить, что микроструктура и химический состав статолитов формируются под комплексным влиянием не только химизма морской воды, но и ряда физических и биологических факторов, таких как соленость, температура и ключевые события в индивидуальном развитии особи (Hollyman et al., 2018б, Хорошутина, 2023а, 2023б).

Внешний вид и морфометрические характеристики

Статолиты брюхоногих моллюсков обладают геоидной, близкой к сферической форме и гладкой поверхностью (Hollyman et al., 2018б). Их морфометрические параметры

демонстрируют изменчивость, которая зависит от видовой принадлежности, возраста и индивидуальных особенностей особи. Исследование 12 видов моллюсков у побережья Португалии выявило значительную межвидовую вариабельность как абсолютных, так и относительных диаметров статолитов (Galante-Oliveira et al., 2013). Средние значения основных морфометрических характеристик для отдельных видов приведены в табл. 1. (Хорошутина, 2023б).

Таблица 2.1. Средние значения основных измерений статолитов и высоты раковины некоторых видов брюхоногих моллюсков (Хорошутина, 2023б)

Вид	Диаметр выклевого кольца/кольца оседания, мкм	Диаметр статолита, мкм	Высота раковины, мм	N	Источник
<i>Peringia ulvae</i> (Littorinimorpha, Hydrobiidae)	—	41.2 ± 2.6	7.44 ± 0.61	6	Galante-Oliveira et al., 2013
<i>Aporrhais pespelecani</i> (Littorinimorpha, Aporrhaidae)	—	187.7 ± 28.8	33.63 ± 2.92	6	Galante-Oliveira et al., 2013
<i>Ranella olearium</i> (Littorinimorpha, Ranellidae)	—	327.4 ± 25.7	136.50 ± 16.28	6	Galante-Oliveira et al., 2013
<i>Charonia lampas</i> (Littorinimorpha, Charoniidae)	—	344.0 ± 39.9	168.67 ± 39.46	6	Galante-Oliveira et al., 2013
<i>Nassarius reticulatus</i> (Neogastropoda, Nassariidae)	36.38 ± 1.98	157.28 ± 9.97	29.39 ± 1.67	22	Barroso et al., 2011
<i>Buccinum morchianum</i> (Neogastropoda, Buccinidae)	82.13 ± 16.49	323.13 ± 30.19	87.96 ± 15.04	8	Хорошутина, Лищенко, 2018; Хорошутина, Лищенко, неопубликованные данные
<i>Buccinum polare</i> (Neogastropoda, Buccinidae)	77.36 ± 7.72	294.09 ± 16.45	60.04 ± 6.14	11	Хорошутина, Лищенко, 2018; Хорошутина, Лищенко, неопубликованные данные
<i>Rapana venosa</i> (Neogastropoda, Muricidae)	33.67 ± 2.89	234.18 ± 32.08	59.08 ± 13.08	59	Хорошутина, Лищенко, 2022

Примечание. Для каждого параметра указаны среднее \pm стандартная ошибка. N – количество проанализированных животных.

Согласно данным большинства исследований, парные статолиты брюхоногих моллюсков обычно демонстрируют высокую степень симметрии без существенных морфометрических различий между левым и правым статолитом (Richardson et al., 2005a; Galante-Oliveira et al., 2013; Hollyman et al., 2018в; Хорошутина, Лищенко, 2018). Однако существуют и исключения: например, для вида *P. rivularis* зафиксированы статистически значимые различия, выражающиеся в больших размерах левого статолита и отклонении его формы от правильной сферической (Горгиладзе и др, 2013), также подчеркивается выраженная индивидуальная изменчивость в проявлении такой асимметрии (Хорошутина 2023).

Феномен асимметрии инерциальной массы статолитов и аналогичных структур не является уникальным для брюхоногих моллюсков. Он наблюдается у различных групп животных – от гребневилов (Винников и др., 1971) до кальмаров (Zimina, 2024) и рыб (Hilbig et al., 2003). У позвоночных, в частности у меченосцев *Xiphophorus helleri* и цихлид *Oreochromis mossambicus*, была установлена прямая корреляция между асимметрией отолитов и нарушениями координации движений, такими как петлеобразное плавание, неестественная ориентация тела вниз головой и беспорядочное вращение, что является проявлением болезни движения (Hilbig et al., 2003).

Между размером статолита и линейными параметрами раковины у брюхоногих моллюсков наблюдается устойчивая положительная корреляция в пределах вида – по мере увеличения размеров раковины происходит пропорциональное увеличение диаметра статолита. Однако характер этой зависимости отличается сложной нелинейной природой. Рост статолитов демонстрирует выраженную отрицательную аллометрию, что проявляется в их относительно крупных размерах у молоди и прогрессирующем замедлении темпов роста по сравнению с раковинной у взрослых особей (Хорошутина, 2023б).

Исследование, проведенное Холлиманом и коллегами (2018в) на виде *Vuccinum undatum*, показало, что взаимосвязь между диаметром статолита и высотой раковины с высокой точностью аппроксимируется степенной функцией. Для особей с длиной раковины до 60 мм наблюдается практически идеальное соответствие

экспериментальных данных теоретической кривой, что позволяет точно предсказывать размер раковины по диаметру статолита и наоборот. У более крупных моллюсков (свыше 60 мм) регистрируется значительный разброс значений диаметров статолитов, что, вероятно, обусловлено возрастным снижением темпов роста раковины и усилением индивидуальных вариаций скорости роста. Логарифмическое преобразование данных дополнительно подтверждает выявленную закономерность. Авторы также установили, что зависимость диаметра статолита от возраста удовлетворительно описывается кривой Берталанфи ($R^2 = 0.90$) (Hollyman et al., 2018в, fig. 3).

Микроструктура статолитов

При микроскопии шлифов статолитов наблюдается характерная слоистая структура: центральное ядро окружено концентрическими кольцами разной прозрачности и ширины. Ядро имеет наиболее темный оттенок, а чередующиеся светлые и темные кольца соответствуют годовым циклам роста. Дополнительно отмечается радиальная исчерченность (Barroso et al., 2005а; 2005б; Chatzinikolaou, Richardson, 2007; Hollyman et al., 2017; Hollyman et al., 2018в; Хорошутина, 2023б).

Подобная организация статолитов описана в работах различных авторов (Richardson et al., 2005а; Горгиладзе и др., 2013; Galante-Oliveira et al., 2013; Hollyman et al., 2018в) и подтверждена нашими исследованиями видов *Buccinum morchianum*, *B. polare*, других видов р. *Buccinum*, а также *Rapana venosa* (Хорошутина, Лищенко, 2018; Хорошутина, 2021; Хорошутина, Лищенко, 2022; Хорошутина и др., 2023; Хорошутина, Лищенко, 2024; Khoroshutina et al., 2024). Основу структуры составляет органический матрикс, который сохраняет кольцевидный рисунок после растворения карбонатов статолита в кислоте (Горгиладзе и др., 2013).

Концентрический рисунок формируется в результате циклов роста и включает несколько типов отметок: периодические отметки, маркеры онтогенетических событий (нерест, оседание) и стрессовые отметки (Barroso et al., 2005а; 2005б; Chatzinikolaou, Richardson, 2007; Hollyman et al., 2017; Hollyman et al., 2018в). У *Nassarius reticulatus* формирование стрессовых отметок связано с остановками роста, вызванными как антропогенными, так и естественными факторами. К ним относятся штормовые явления, репродуктивные циклы, воздействие рыболовных орудий и хищничество (Richardson, 2001; Galante-Oliveira et al., 2015). Исследования демонстрируют пространственную

вариабельность частоты встречаемости таких колец: в лагуне Риа-де-Авейру, характеризующейся нестабильными условиями среды, их количество статистически значительно превышает показатели относительно стабильных прибрежных морских участков (Barroso et al., 2005a). Микроэлементный анализ подтвердил достоверность этих наблюдений, выявив важную особенность: визуальное различение стрессовых маркеров и ежегодных линий роста часто невозможно (Galante-Oliveira et al., 2015).

Развитие статолитов брюхоногих моллюсков в онтогенезе

Развитие статоцист у моллюсков инициируется впячиванием эктодермального слоя. У большинства видов образовавшаяся полость впоследствии изолируется, однако у некоторых представителей сохраняется проток, соединяющий её с внешней средой (Markl, 1974). Закладка статолитов внутри этих структур происходит на личиночной стадии ещё до выхода из яйцевой капсулы (Bell, 1982, 1983, 1984; Zacherl et al., 2003a, 2003b; Lloyd et al., 2008; Manríquez et al., 2012). У брюхоногих и других моллюсков ядро статолита преимущественно формируется эндогенно на ранних этапах индивидуального развития. В качестве исключения можно привести наблюдения Винникова (1995), который описал у личинок устрицы (*Ostrea edulis*) специализированные поры в статоцистах, связанные с келликеровым каналом. Такая анатомическая особенность теоретически допускает инкорпорацию экзогенного материала. Основную роль в процессе кристаллизации статолитов у брюхоногих, как и у прочих животных, играет фермент карбоангидраза (Винников, 1995).

Статолиты присутствуют уже на самых ранних стадиях онтогенеза, независимо от типа развития (прямого или с личиночной стадией). Ряд исследований подтверждает их наличие у велигеров непосредственно после выхода из капсул (Richardson et al., 2005a; Barroso et al., 2005a; Chatzinikolaou, Richardson, 2007). Белл также отмечал, что статолиты можно наблюдать сквозь прозрачные раковины личинок различных групп брюхоногих моллюсков (Bell, 1982, 1983, 1984). У молоди видов с прямым развитием, например, *B. undatum* (Hollyman et al., 2018b) и *Busycotypus canaliculatus* (Fisher, Rudders, 2017), эти структуры идентифицируются ещё на эмбриональной стадии, до вылупления (Хорошутина, 2023b).

В онтогенезе моллюсков рост статолитов осуществляется за счет последовательного формирования слоев, соответствующих периодам активного и замедленного роста,

которые визуализируются на шлифах в виде концентрического рисунка. Исследования демонстрируют видовую специфичность периодичности формирования отметок. Например, у личинок *Littorina scabra* зафиксировано образование суточных колец роста (Bell, 1982), тогда как у взрослых особей других видов основные видимые отметки формируются в период сезонных остановок роста (Hollyman et al., 2018б). При этом для целого ряда видов наличие суточных ритмов в образовании колец не подтверждено (Richardson et al., 2005a; Galante-Oliveira et al., 2013; Hollyman et al., 2018в).

Особый интерес представляют концентрические отметки, связанные с онтогенетическими событиями. Интерпретация природы наиболее чёткой первой метки, расположенной вокруг ядра статолита, варьирует в зависимости от жизненной стратегии вида. У моллюсков с пелагическими личинками, к которым относится, например, *N. reticulatus*, данная структура рассматривается как «кольцо метаморфоза» или «кольцо оседания». Считается, что она формируется в период трансформации личинки и её перехода к донному образу жизни (Barroso et al., 2005a, 2005б; Chatzinikolaou, Richardson, 2007). Сходные маркеры роста описаны у вида *Polinices pulchellus* (Richardson et al., 2005a) и у других представителей с планктонной стадией развития (Galante-Oliveira et al., 2013).

В работе Chatzinikolaou и Richardson (2007) динамика формирования статолитов в онтогенезе *N. reticulatus*, вида с непрямым типом развития, была подробно исследована в условиях лабораторного эксперимента. Благодаря прозрачности личиночной раковины исследователи могли непосредственно наблюдать парные статолиты в тканях ноги и проводить их точные измерения. Анализ концентрических отметок на шлифах статолитов особей известного возраста позволил установить время формирования основных структур: ядра статолита диаметром 5 мкм, образующегося на ранних эмбриональных стадиях, "кольца поселения" ($33,19 \pm 0,13$ мкм), связанного с оседанием пелагической личинки, и отметки первого года жизни ($82,7 \pm 0,6$ мкм).

У видов с прямым развитием первая отчетливая концентрическая отметка соответствует выходу моллюска из яйцевой капсулы. Исследования *Buccinum undatum* (Hollyman et al., 2017; 2018в) и *Busycotypus canaliculatus* (Fisher, Rudders, 2017) показали, что формирование этой отметки происходит не в момент выклева, а в течение 7-14 дней после него, в период адаптации к донному образу жизни, о чем свидетельствует разница

между средним диаметром первой отметки (72,4 мкм) и размером статолита при выклеве (69,6 мкм).

Таким образом, как "кольца выклева" у видов с прямым развитием, так и "кольца поселения" у видов с непрямым развитием маркируют единое онтогенетическое событие – переход к ювильной стадии и адаптацию к донному образу жизни (Hollyman et al., 2018в), что подчеркивает универсальность данной закономерности в развитии брюхоногих моллюсков (Хорошутина, 2023б).

Определение индивидуального возраста по статолитам. Верификация метода

Точность определения возраста моллюсков по периодическим отметкам на шлифах статолитов зависит преимущественно от двух факторов: времени формирования первой концентрической отметки и регулярности образования последующих (Galante-Oliveira et al., 2015).

У видов с непрямым развитием первая отметка соответствует моменту оседания личинки (Barroso et al., 2005а; 2005б; Richardson et al., 2005а; Chatzinikolaou, Richardson, 2007; Galante-Oliveira et al., 2013), поэтому ее появление варьирует в зависимости от продолжительности личиночной стадии. У моллюсков с прямым развитием первая отметка связана с выклевом: у *B. undatum* она формируется непосредственно при выходе из капсулы (Hollyman, 2017; Hollyman et al., 2018в), тогда как у *Busycotypus canaliculatus* этот процесс может занимать от 7 до 14 дней (Fisher, Rudders, 2017). Таким образом, метод фактически позволяет оценить длительность постэмбрионального периода развития. Однако потенциальная погрешность в определении времени появления первой отметки (несколько суток) существенно меньше интервала формирования последующих отметок, что делает эту ошибку статистически незначимой (Хорошутина, 2023б).

Годовая периодичность возникновения отметок замедления роста верифицирована для ряда видов, включая *B. undatum* (Hollyman et al., 2018в), *N. reticulatus* (Barroso et al., 2005а, 2005б), *Polinices pulchellus* (Richardson et al., 2005а), *Neptunea antiqua* (Richardson et al., 2005б) и *Busycotypus canaliculatus* (Fisher, Rudders, 2017). Валидация метода проводилась различными способами: изучением статолитов моллюсков, выращенных в лабораторных условиях, анализом стабильных изотопов кислорода в карбонатах раковины, микроэлементным составом статолитов (включая изменения соотношений Sr/Ca и Mg/Ca), а также исследованием размерного состава (Hollyman et al., 2018б).

Несмотря на успешную верификацию для перечисленных видов, метод требует осторожного применения к другим видам моллюсков, для которых годовая периодичность образования отметок не была подтверждена (Хорошутина, 2023а, 2023б).

Методы верификации. Лабораторное выращивание. В эксперименте с моллюсками *B. undatum*, которых содержали до двухлетнего возраста в аквариумах с проточной водой из пролива Менай (Великобритания), были созданы условия, максимально приближенные к естественной среде. Параметры температуры и солености воды соответствовали природным значениям, фотопериод составлял 10 часов света и 14 часов темноты, а кормление осуществлялось три раза в неделю скумбрией *Scomber scombrus*.

Таблица 2.2 Верификация метода определения возраста моллюсков по периодическим концентрическим отметкам на статолитах (Хорошутина, 2023б).

Вид	Метод	Источник	Примечание
<i>Buccinum undatum</i>	Лабораторное выращивание	Hollyman et al., 2018в	Выращивание до двухлетнего возраста ($N = 240$, прямое развитие, первая отметка – выклев)
<i>Buccinum undatum</i>	Анализ $^{16}\text{O}/^{18}\text{O}$ в карбонатах раковины	Hollyman et al., 2018в	$N = 2$, прямое развитие, возраст моллюсков 3 и 4 года
<i>Buccinum undatum</i>	Микроэлементный анализ карбонатов статолита (масс-спектрометрия вторичных ионов (SIMS), концентрации ^{27}Al , ^{44}Ca , ^{23}Na , ^{88}Sr и ^{24}Mg)	Hollyman et al., 2017; 2018в	$N = 30$, прямое развитие, возраст – до четырех лет
<i>Nassarius reticulatus</i>	Лабораторное выращивание	Chatzinikolaou, Richardson, 2007	Выращивание до одного года ($N = 320$, не прямое развитие, первая отметка – оседание личинки)
<i>Nassarius reticulatus</i>	Микроэлементный анализ карбонатов статолита (масс-спектрометрия с индуктивно связанной плазмой LA-ICP-MS, отношение Sr/Ca , а также Mg/Ca и Ba/Ca)	Galante-Oliveira et al., 2015	$N = 20$, возраст до девяти лет, не прямое развитие
<i>Nassarius reticulatus</i>	Анализ размерного состава	Barroso et al., 2005	$N = 31$, возраст до четырех лет, не прямое развитие

<i>Neptunea antiqua</i>	Микроэлементный анализ карбонатов раковины (индукционно-плазменный атомно-эмиссионный спектрометр (ICP-AES), отношение Mg/Ca)	Richardson et al., 2005b	$N = 4$, прямое развитие, возраст моллюсков до 17 лет
<i>Polinices pulchellus</i>	Анализ размерного состава	Richardson et al., 2005a	$N = 79$, возраст 1–2 года, не прямое развитие
<i>Busycotypus canaliculatus</i>	Анализ размерного состава	Fisher, Rudders, 2017	$N = 213$, возраст 4–8 лет, прямое развитие

Примечание. N – количество проанализированных животных.

При исследовании шлифов статолитов (Hollyman et al., 2018в) были идентифицированы четкие периодические отметки, соответствующие первому и второму году жизни, а также "кольцо выклева", окружающее зону эмбрионального роста, характеризующуюся относительно гомогенной микроструктурой. Помимо этого, были зафиксированы дополнительные стрессовые отметки, четко отличимые от годовых по своей интенсивности и резкости границ (Хорошуткина, 2023б).

Процесс формирования ранних отметок замедления роста был тщательно исследован на примере личинок и молоди *N. reticulatus*, культивируемых в лаборатории. Результаты показали, что первая отчетливая концентрическая линия роста соотносится с моментом оседания пелагических личинок на субстрат, в то время как вторая соответствует завершению первого годового цикла жизни особи (Chatzinikolaou, Richardson, 2007).

Изотопный анализ. Метод определения возраста, основанный на анализе соотношения стабильных изотопов кислорода ($^{16}\text{O}/^{18}\text{O}$) в карбонате раковины, используется как для установления индивидуального возраста, так и для проверки достоверности других методов (Santarelli, Gros, 1985; Schöne et al., 2007; Косьян, Антипушина, 2011; Roussel et al., 2011). Так, группа исследователей под руководством Холлимана (Hollyman et al., 2018в) проверила точность подсчёта годовых отметок на шлифах статолитов *B. undatum*, используя изотопный анализ карбоната раковин. В исследовании использовались взрослые особи (самец и самка) с высотой раковины более 5 см, собранные у побережья Великобритании (Hollyman et al., 2018в).

Для восстановления изотопного профиля ^{18}O и расчёта скорости роста в течение всего онтогенеза был выполнен последовательный отбор проб карбоната с шагом 1 мм по всей длине плеча оборота раковины. Сравнение выявленных циклических изменений в скорости роста и максимального возраста особи с количеством и расположением отметок в статолитах показало высокую степень соответствия. Авторы зафиксировали, что число концентрических отметок на статолитах совпадает с количеством пиков содержания тяжёлого изотопа ^{18}O : у самки наблюдалось 3 пика и 3 годовых отметки, у самца – 4 пика и 4 отметки. Учитывая, что повышение концентрации ^{18}O коррелирует с сезонным понижением температуры воды, формирование кольцевых отметок в статолитах обоснованно связывают с зимними периодами замедления роста. На основе этих данных был определён возраст исследованных особей: 3 года для самки и 4 года для самца (Hollyman et al., 2018в).

Микроэлементный анализ. Исследование элементного состава статолитов и раковины, как правило, проводится методом масс-спектрометрии, который позволяет определять концентрации элементов, их соотношения и изотопный состав. Для подтверждения годовой периодичности формирования колец замедленного роста в статолитах традиционно анализируют колебания содержания Sr, Mg и Ba. С помощью масс-спектрометрии с индуктивно-связанной плазмой и лазерной абляцией (LA-ICP-MS) была продемонстрирована годовая цикличность образования отметок в статолитах *N. reticulatus* (Galante-Oliveira et al., 2015). Методика основана на выявлении циклов стронция (через отношение Sr/Ca) в карбонатной матрице статолитов и их сопоставлении с сезонной динамикой параметров окружающей среды, в частности, с годовым ходом температур. Параллельно контролировались отношения Mg/Ca и Ba/Ca. Этот подход также позволил отличить дополнительные «кольца возмущения», осложняющие интерпретацию возраста, от истинных годовых колец. Установлено, что отметки, совпадающие с пиками отношения $^{88}\text{Sr}/^{48}\text{Ca}$, формируются ежегодно в холодный сезон, в то время как стрессовые отметки, вызванные неблагоприятными условиями, не проявляют такой устойчивой сезонной привязки (Galante-Oliveira et al., 2015). Авторы констатируют отсутствие визуальных различий между истинными годовыми отметками и артефактами роста, однако совпадение пиков $^{88}\text{Sr}/^{48}\text{Ca}$ с 95,2% видимых колец

позволяет считать метод их подсчета валидным для определения индивидуального возраста *N. reticulatus* (Хорошутина, 2023б).

Холлиман с коллегами (Hollyman et al., 2017), используя масс-спектрометрию вторичных ионов (SIMS), исследовали распределение ^{27}Al , ^{44}Ca , ^{25}Na , ^{88}Sr и ^{24}Mg в статолитах *B. undatum*. Исследовались как статолиты особей из природных популяций Великобритании, так и выращенные в лабораторных условиях при естественных значениях температуры и солености. Наиболее чёткие циклические изменения были зафиксированы для соотношения Mg/Ca , чьи минимальные значения соответствовали тёмным отметкам замедления роста и совпадали с сезонным похолоданием воды. Хотя абсолютные величины Mg/Ca оказались в 10–15 раз ниже, чем у отношений Na/Ca и Sr/Ca , обнаруженная закономерность стабильно повторялась во всех исследованных образцах, включая полученные в лабораторных условиях. Динамика Na/Ca также коррелировала с годовым температурным циклом, тогда как изменения Sr/Ca лишь частично следовали этой тенденции, а в ряде случаев наблюдалась обратная зависимость. При этом во всех статолитах взрослых особей отмечен рост отношения Sr/Ca по направлению к краю структуры, что, по-видимому, связано с возрастным снижением метаболизма и скорости роста.

Сезонные изменения Mg/Ca в карбонатах раковин моллюсков, минимумы которых синхронизированы с концентрическими метками на статолитах, были также описаны для вида *Neptunea antiqua*, что стало дополнительным подтверждением их годовой периодичности. Максимальный возраст особи в этой работе составил 17 лет, однако авторы отмечают методические сложности при подсчёте колец на периферийных участках статолита (Richardson et al., 2005б).

Анализ размерных рядов раковин моллюсков. Метод анализа распределения размерных частот с последующим выделением модальных классов широко используется в исследованиях популяционной динамики брюхоногих моллюсков, в том числе для вида *Buccinum undatum* (Kideys, 1996). Значительное число исследований демонстрирует использование анализа размерно-частотных распределений высот раковин в качестве инструмента верификации годовой периодичности формирования концентрических отметок в статолитах. Так, обнаружена выраженная корреляционная зависимость между количеством регистрируемых отметок в статолитах *N. reticulatus* и принадлежностью

моллюсков к определенным размерным классам (Barroso et al., 2005a). При изучении *Polinices pulchellus* (Richardson et al., 2005a) сравнительный анализ размерной структуры популяции показал высокую степень соответствия между расчетными значениями высот раковин в возрасте 1 и 2 года, определенными на основе диаметров видимых колец на шлифах статолитов, и эмпирическими данными частотного распределения. Полученные результаты статистически подтвердили гипотезу о годовой периодичности образования отметок на статолитах. В случае с видом *Busycotypus canaliculatus* (Fisher, Rudders, 2017) установлена высокая степень согласованности между оценками возраста, полученными методом подсчета колец статолитов, и результатами когортного анализа (Bhattacharya, 1967), выполненного на основе анализа распределения частот встречаемости различных высот раковин (Хорошутина, 2023б).

Использование статолитов для анализа влияния абиотических факторов на рост моллюсков. Такие регистрирующие структуры, как статолиты, также открывают возможности для реконструкции динамики морской среды. Химический состав этих структур напрямую зависит от элементного состава морской воды, что позволяет использовать их в качестве естественных маркеров географического происхождения моллюсков. Исследование Manríquez et al. (2012), анализировавшее микроэлементный профиль статолитов личинок *Concholepas concholepas* из трёх чилийских регионов методом лазерной масс-спектрометрии, выявило статистически значимые межпопуляционные различия, позволившие с высокой точностью атрибутировать происхождение особей (Хорошутина, 2023).

Однако потенциал статолитов как индикаторов температуры морской воды имеет определенные ограничения. Хотя исследования подтверждают корреляцию между соотношением Mg/Ca в статолитах *B. undatum* и сезонными температурными колебаниями (Hollyman et al., 2017), физиологически обусловленная вариабельность включения ионов магния создаёт существенные препятствия для точной количественной реконструкции температур. Особенно проблематичным становится установление абсолютных температурных значений для отдельных периодов онтогенеза, поскольку амплитуда концентраций хищических веществ заметно снижается по мере старения моллюска (Хорошутина, 2023б).

2.2.5 Определение темпов роста брюхоногих моллюсков.

Основные функции, используемые для описания роста брюхоногих моллюсков, – это асимптотические сигмовидные функции Берталанфи и Гомпертца, иногда также логистическая функция. Эти, а также некоторые другие функции (например, Перл-Рида, степенное уравнение и др.), обычно тестируются при подборе кривой, наиболее точно описывающей рост моллюсков в выборке. При этом строгого алгоритма для выбора аппроксимирующей функции не существует, в большинстве работ обычно используют значение информационного критерия Акаике (Akaike, 1974), метод наименьшей суммы квадратов (анализ остатков) и другие критерии (Овсянников, Островский, 2008; Miranda et al., 2008; Borsetti et al., 2021).

Так, в работе, посвященной росту *Buccinum osagavai*, сравнили показатели нескольких уравнений роста: функции Берталанфи, Гомперца, уравнение Перла-Рида, параболу 2-го порядка и степенное уравнение. При применении анализа остатков модели не показали значимых расхождений в качестве описания, поэтому авторы выбрали уравнение Берталанфи исходя из частоты его применимости и биологического значения его коэффициентов (Овсянников, Островский, 2008). Функция Берталанфи была также использована для описания роста таких видов, например, как *Buccinum undatum* (Santarelli, Gros, 1985; Kideys, 1996; Plano et al. 2003; Lawler, 2013; Borsetti et al., 2021), *Busycotypus canaliculatus* (Fisher, 2015), *Nucella freycinetii* (Kawai, 2000), *Turbinella pyrum* (Panda et al., 2011), *Monodonta lineata* (Williamson, Kedall, 1981).

В свою очередь, функция Гомпертца применялась для описания роста *Haliotis rubra* (Troynikov et al., 1998), *Odontocymbiola magellanica* (Bigatti et al., 2007), *Neptunea arthritica* (Miranda et al., 2008), *Buccinum undatum* (Hollyman et al., 2018a, Emmerson et al., 2020), *Triplofusus giganteus* (Herbert et al., 2022) и других.

Выбор предпочтительной функции для описания роста брюхоногих моллюсков может зависеть от паттерна роста, характерного для вида. Так, если для вида моллюсков характерна стадия замедленного роста на ранних этапах онтогенеза, кривая роста будет более точно описываться функцией Гомперца (Hollyman et al., 2018a). Напротив, функция Берталанфи отражает быстрый начальный рост, за которым следует постепенное замедление темпов роста в процессе онтогенеза (Borsetti et al., 2021).

Как уже отмечено выше, кривая роста моллюсков одного вида может аппроксимироваться разными функциями. Так, для описания роста *Buccinum undatum* в

упомянутых выше работах может использоваться и функция Берталанфи, и функция Гомпертца. В исследовании Борсетти (Borsetti et al., 2021) кривая роста Берталанфи, описывающая изменение высоты раковины с возрастом, показала лучшие результаты, чем кривая роста Гомпертца. Однако Холлиман и др. (Hollyman et al., 2018a), а также Эммерсон и др. (Emmerson et al., 2020) обнаружили, что уравнение роста Гомпертца намного лучше согласуется с данными, полученными в ходе исследований. Предположительно на выбор аппроксимирующей функции может влиять недостаток в выборке младших возрастных групп (Hollyman et al., 2018a).

Логистическая функция используется реже: например, для описания роста *Bulimulus bonariensis* (Díaz, Martin, 2024). Также применяется модель Ричардса, например, для *Buccinanops globulosum* (Bökenhans et al., 2018).

Глава 3. Материал и методика

3.1 Сбор материала

Материалом для работы послужили сборы пяти видов брюхоногих моллюсков, имеющих промысловое или потенциально промысловое значение, обитающих в разных регионах и относящихся к разным фаунистическим комплексам: виды р. *Buccinum* – *B. osagawai* Habe et Ito, 1965, *B. ectomocyta* Dall, 1907, *Buccinum pemphigus* Dall, 1907, а также *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846), *Neptunea despecta* (Linnaeus, 1758). Исследуемые виды р. *Buccinum* являются основными промысловыми видами в Дальневосточном рыбохозяйственном бассейне (вылов этих видов в Северо-Охотморской подзоне составляет не менее 75% по бассейну в среднем за 2000-2020 гг. (Бизиков и др., 2024). *Rapana venosa* является важным промысловым объектом в Азово-Черноморском бассейне, занимающим ведущее место среди промысловых беспозвоночных по объёмам вылова. *Neptunea despecta* – крупный брюхоногий моллюск, являющийся потенциально промысловым в Северном рыбохозяйственном бассейне.

Предварительная оценка области распространения, предпочитаемых глубины, грунтов и температурных диапазонов изучаемых видов р. *Buccinum* проведена в летне-осенний период 2013 года в ходе донной траловой съемки в северо-западной части Охотского моря, в районе с координатами 142°52' – 152°50' в.д. и 56°30' – 58°55'с.ш. При разборах уловов тралений определились биомасса и численность каждого вида промысловых беспозвоночных и прилова (Хорошутина, Метелев, 2015).

Пробы *B. osagawai* собирались в 2021 (32 экземпляра на 9 станциях) и 2024 годах (84 экземпляра на 27 станциях) в ходе донных траловых съемок, а также в 2023 году (100 экземпляров на 13 станциях) в ходе промысла ловушками в северной части Охотского моря (рисунок 3.1). Глубины отбора проб: от 118 до 289 м (таблица 3.1).

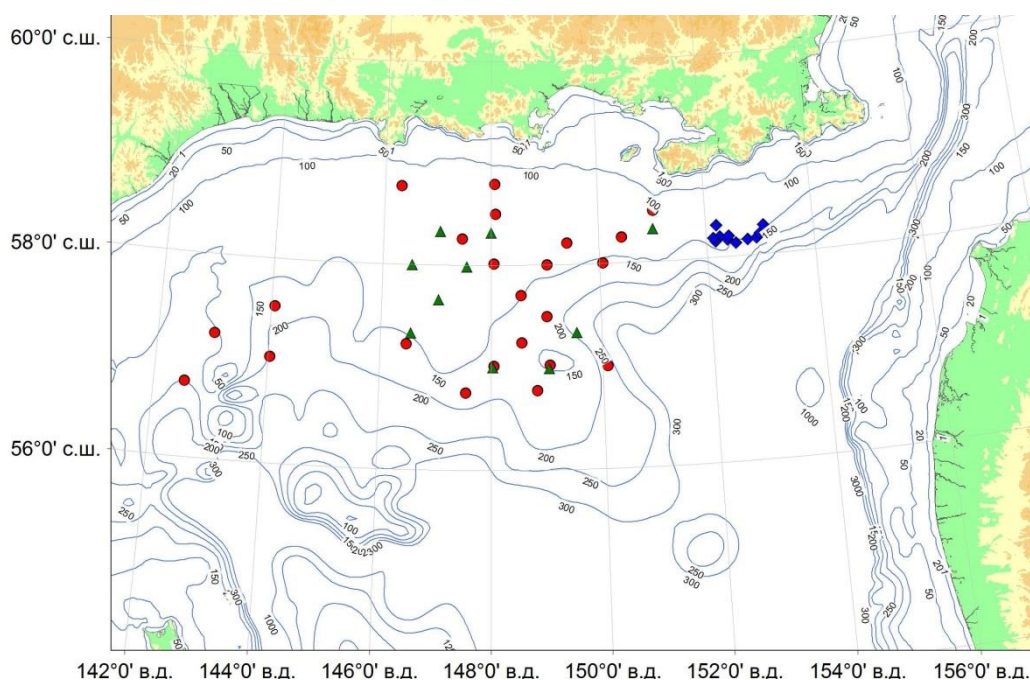


Рисунок 3.1 – Карта-схема станций отбора проб *V. osagawai* в северной части Охотского моря: ▲ – отбор проб в 2021 году; ◆ – отбор проб в 2023 году; ● – отбор проб в 2024 году.

Пробы *V. ectomosuta* были собраны в 2022 и 2023 годах. В октябре 2022 года материал собирался в ходе ловушечной съемки (рисунок 3.2). Брюхоногие моллюски *V. ectomosuta* в ловушках отмечались в качестве прилова, собран 21 экземпляр на 3 станциях (таблица 3.1). В 2023 году моллюски *V. ectomosuta* собирались в ходе мониторинга промысловых работ, собрано 104 экземпляра на 17 станциях.

29 экземпляров *V. petrophilus* были собраны в 2021 году в северной части Охотского моря на 4 станциях на глубине 193 – 234 м в ходе ловушечной съемки (рисунок 3.2, таблица 3.1).

Подробная информация о собранных и обработанных материалах представлена в таблице 3.1.

Пробы *R. venosa* были собраны водолазным методом в марте 2021 года на Черном море вблизи мыса Большой Утриш (рисунок 3.3). Грунт каменистый с включениями песка, глубина 30-35 метров, расстояние до берега 300-500 м. Было собрано 73 моллюска и транспортированы в лабораторию ВНИРО (таблица 3.1).

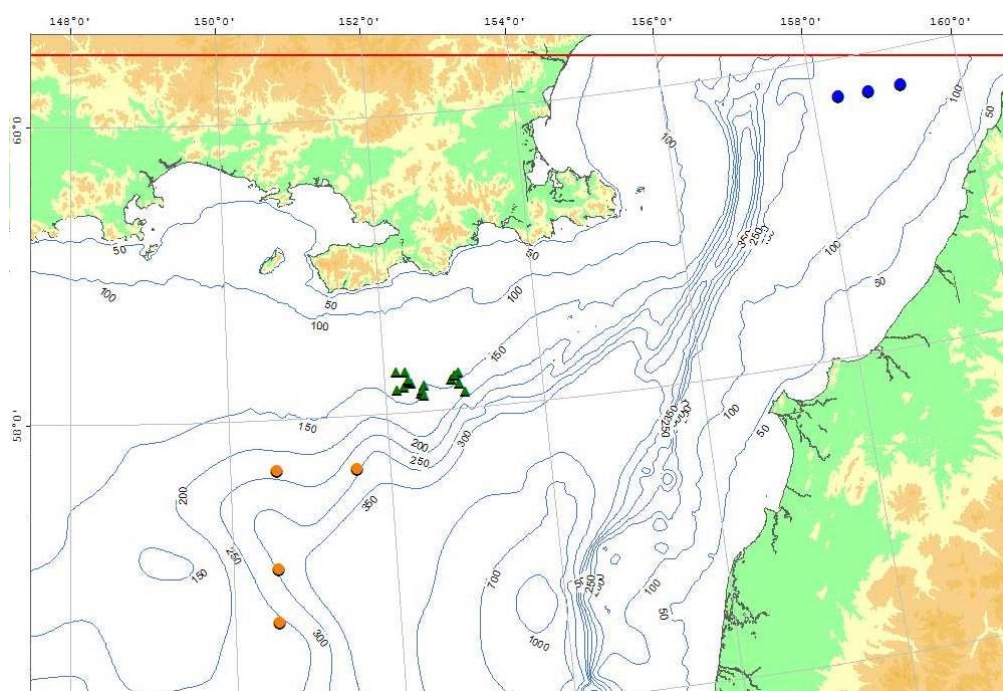


Рисунок 3.2 – Карта-схема станций отбора проб *B. ectomocuta*, *B. remphigus* в северной части Охотского моря. ■ – отбор проб *B. ectomocuta* в 2022 году; ▲ – отбор проб *B. ectomocuta* в 2023 году; ● – отбор проб *B. remphigus* в 2021 году.

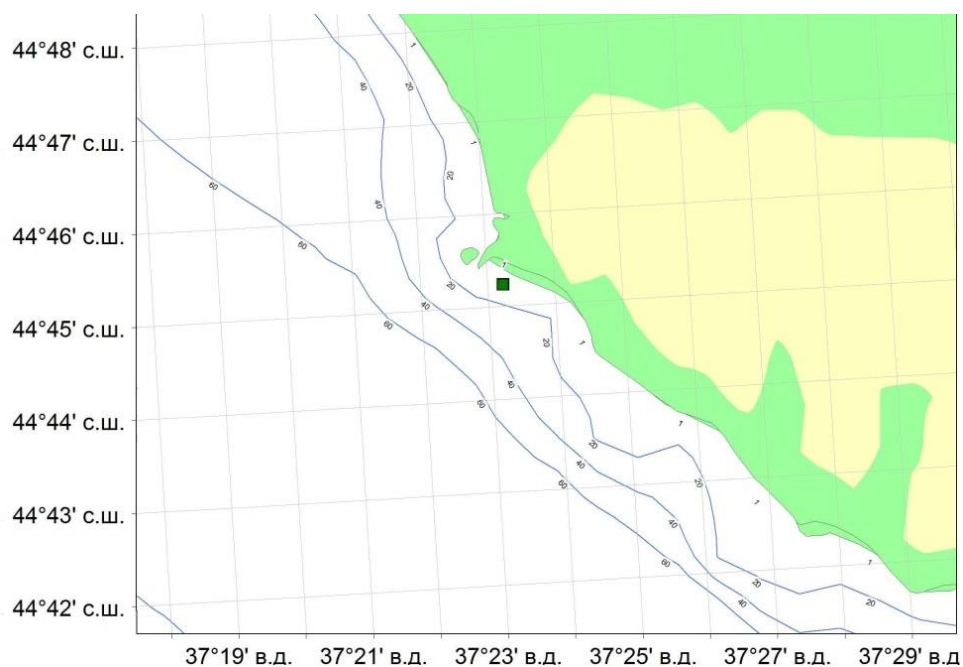


Рисунок 3.3 – Карта-схема места отбора проб *R. venosa* у м. Большой Утриш в Черном море. ■ – точка отбора проб.

Пробы *N. despecta* были собраны на Беломорской биологической станции (ББС) им. Н. А. Перцова водолажным методом в трех точках (рисунок 3.4, таблица 3.1). Всего собрано 127 экземпляров *Neptunea despecta*, 31 экземпляр были выловлены в августе-сентябре 2023 года, а 96 экземпляров были отобраны в июне 2024 года на глубине 7-20 м (таблица 3.1).

Отбор моллюсков велся таким образом, чтобы количество моллюсков разных размерных классов было по возможности равным. После сбора образцов производилась их фиксация с целью последующего извлечения статолитов путем заморозки (спирт затрудняет препарирование из-за сильной дегидратации тканей, а формалиновые фиксаторы растворяют CaCO_3 – основной компонент статолита).

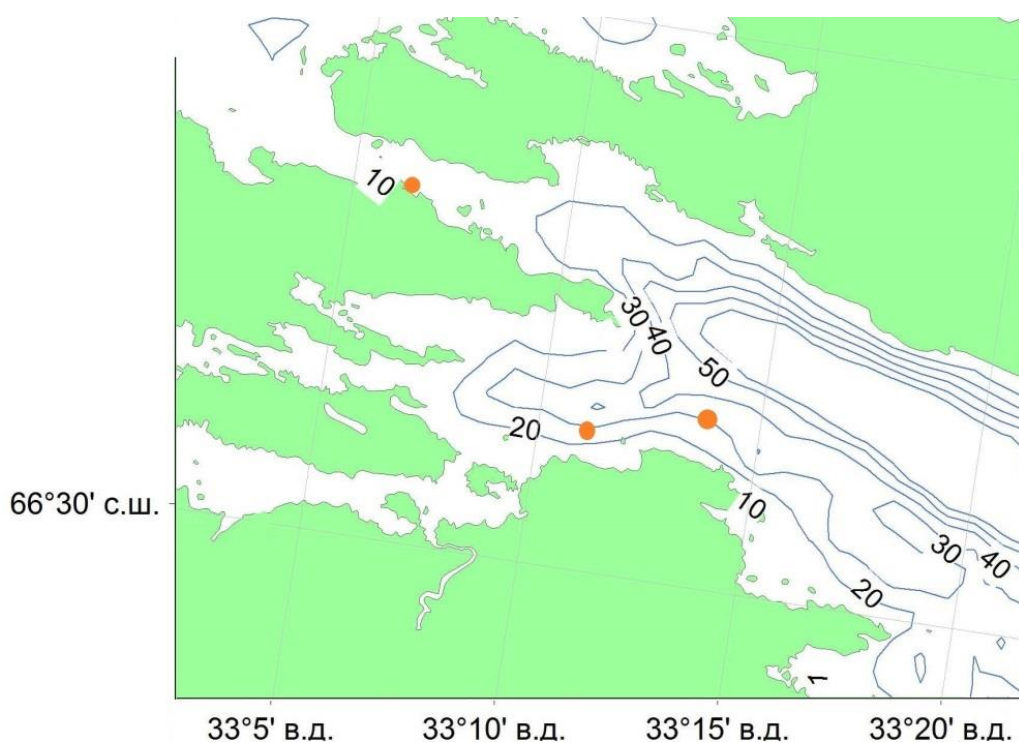


Рисунок 3.4 – Карта-схема места отбора проб *N. despecta* в Белом море. ● – точки отбора проб.

Таблица 3.1 – Объем собранных и использованных в работе материалов

Вид	Год и месяц сбора	Место сбора	Координаты места сбора	Метод сбора	Глубина, м	Количество собранных экземпляров, шт	Количество проанализированных внешних регистрирующих структур, шт	Количество проанализированных статолитов, шт
<i>Buccinum osagawai</i>	Сентябрь 2021	Северная часть Охотского моря	56° 2' – 58° 2' с. ш.; 146° 3' – 150° 6' в. д.	Донная траловая съемка	174 – 289	32	30	32
	Июнь 2023		58° 4'41" – 58° 11'14" с. ш.; 152° 7'44" – 153° 4'44" в. д.	Ловушечный промысел	137 – 160	100	97	90
	Июль 2024		56° 26'31" – 58° 28'33" с. ш.; 142° 18'43" – 150° 35'38" в. д.	Донная траловая съемка	118 – 225	84	72	104
<i>Buccinum ectomocuta</i>	Октябрь 2022	Северная часть Охотского моря	59° 45'2" с. ш.; 158° 19'9" – 159° 11'2" в. д.	Ловушечная съемка	129 – 149	20	20	22
	Май-июнь 2023		58° 5'38" – 58° 10'2" с. ш.; 152° 5'13" – 152° 33'46" в. д.	Ловушечный промысел	141 – 178	1 04	92	111
<i>Buccinum remphigus</i>	Август-сентябрь 2021	Северная часть Охотского моря	56°39,5 - 57 ° 40,1 с.ш.; 150°31,3 - 151°34,3 в.д	Ловушечная съемка	193 – 234	29	29	29
<i>Rapana venosa</i>	Март 2021	Черное море, м. Большой Утриш	44°45'25" с.ш.; 37°23'1" в.д.	Водолазный сбор	30 – 35	73	18	84
<i>Neptunea despecta</i>	Сентябрь 2023	Белое море, ББС МГУ им. Н. А. Перцова	66° 55' с.ш., 33°11' в.д., 66° 32' с.ш., 33°14' в.д., 66° 31' с.ш., 33°11' в.д.	Водолазный сбор	7 – 20	31	25	38
	Июнь 2024					96	73	72

3.2 Биологический анализ моллюсков

Перед началом обработки моллюски размораживались при комнатной (около 20 °С) температуре. Для каждого брюхоногого моллюска был произведен биологический анализ, включавший определение вида, пола моллюска, измерение высоты и ширины раковины, высоты последнего оборота, высоты устья, длины и ширины оперкулума, взвешивание всего моллюска и отдельно раковины (рисунок 3.5). Пол моллюска определялся анатомически. Все линейные промеры измерялись штангенциркулем с точностью до 0,1 мм, вес определялся с точностью до 0,1 г.

Для определения высоты раковины во время выхода моллюска из яйцевой капсулы были измерены размеры протоконха *N. despecta* (зародышевой раковины). Протоконх отличается от раковины, образовавшейся в постэмбриональном периоде, отсутствием скульптуры, поэтому видимая часть протоконха определялась по отсутствию скульптуры и измерялась от вершины до последнего выступа завитка протоконха.

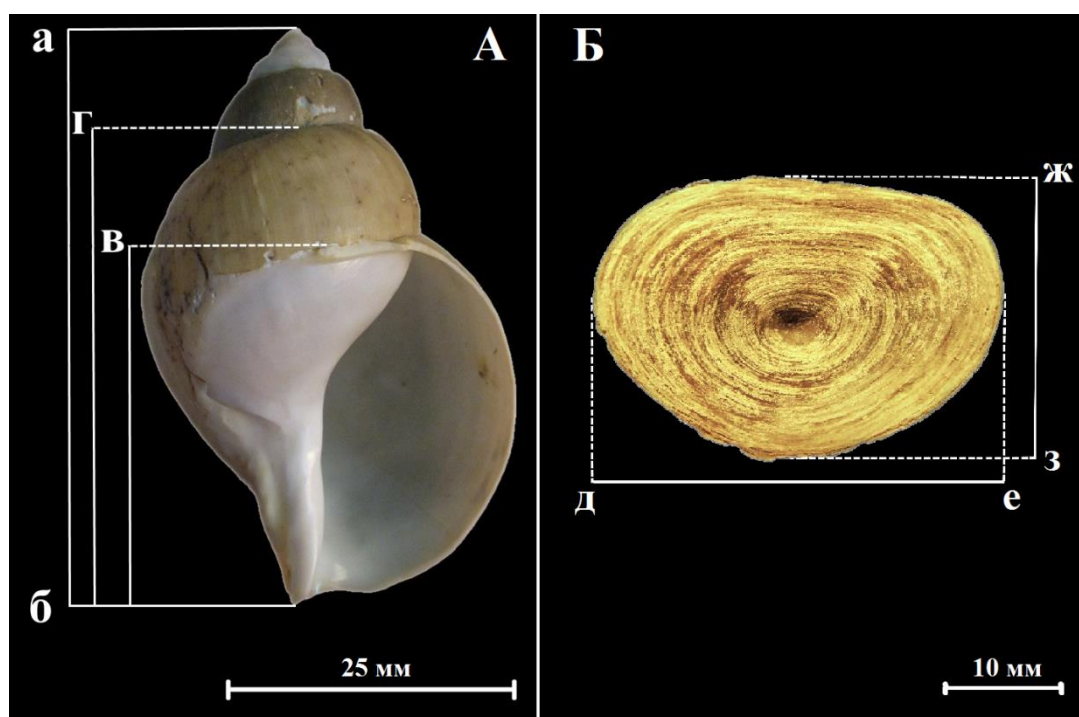


Рисунок 3.5 – Схема измерения А – раковины, Б – оперкулума на примере *B. osagawai*. Промеры: **а-б** – высота раковины, **б-в** – высота устья, **б-г** – высота последнего оборота, **д-е** – длина оперкулума, **ж-з** – ширина оперкулума.

Для измерения “истинной” высоты протоконха (расстояния от вершины до нижнего края отверстия протоконха) три раковины были распилены в сагиттальной

плоскости на уровне появления скульптуры раковины. Затем была измерена «истинная» высота раковины протоконха: за нижнюю точку было принято пересечение эмбрионального отверстия с колумеллой (рисунок 3.6). Путем сравнения с видимой высотой протоконха было выявлено соответствие видимой и истинной высоты для распиленных раковин и экстраполировано на остальные измеренные протоконхи.

3.3 Получение кладок и исследование эмбрионов

В марте 2021 года 13 особей *R. venosa*, доставленных живыми в лабораторию ВНИРО, были высажены в аквариум с целью получения кладок. Моллюски содержались в морской воде (соленость 17 – 18‰, температура 23 – 25 °C) до получения кладок.

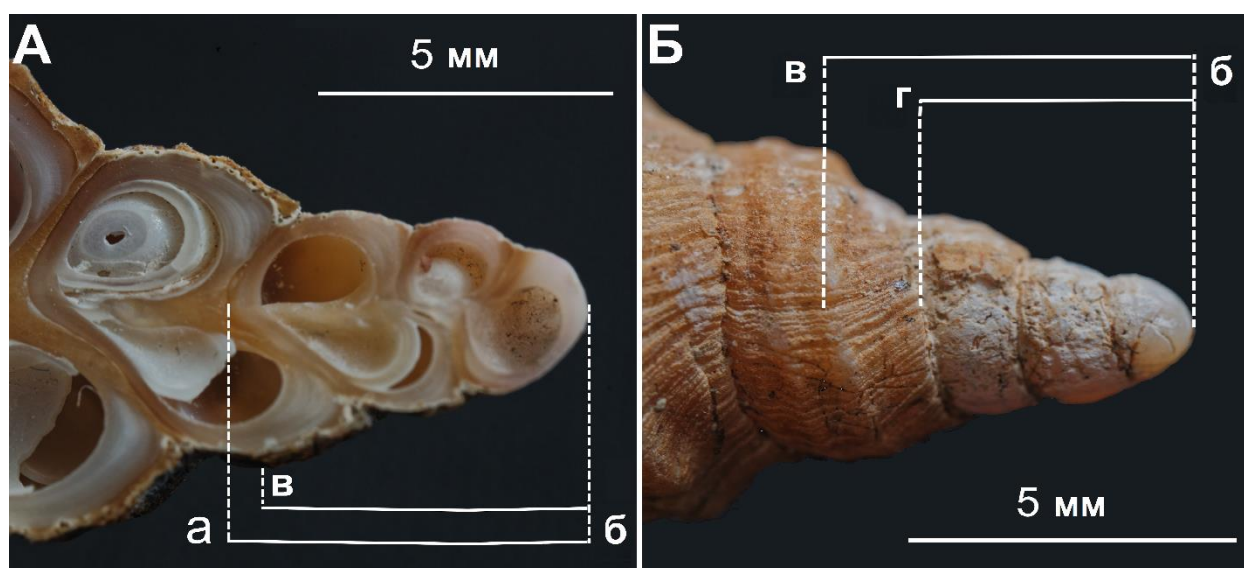


Рисунок 3.6 – Схема измерения протоконха (на примере протоконха *N. despecta*). **А** – распил протоконха в саггитальной плоскости, **Б** – видимая часть протоконха. **а-б** – «истинная» высота протоконха, **в-г** – видимая высота протоконха + 1,5 оборота, **б-в** – видимая высота протоконха.

В течение недели после помещения в аквариум самки рапан отложили кладки. Через две недели кладки с эмбрионами были извлечены и зафиксированы в 96%-ном растворе этанола для дальнейшего измерения и извлечения статолитов. Затем яйцевые капсулы были рассечены, из них были извлечены эмбрионы и измерены с точностью до 0,1 мкм. Затем из эмбрионов были извлечены статолиты и измерены их диаметры, также с точностью до 0,1 мкм. Было обработано 33 эмбриона, из 5 были извлечены и измерены статолиты (10 статолитов).

3.4 Извлечение и обработка статолитов

Статолиты извлекались и обрабатывались согласно методике, описанной в ряде работ (Richardson et al., 2005a; Galante-Oliveira et al., 2013; Hollyman et al., 2018в). Тело извлеченного из раковины моллюска рассекалось в сагиттальной плоскости, затем под стереоскопическим микроскопом (Olympus SZH-ILLB) в отраженном свете на срезе или в толще тканей локализовались статоцисты и извлекались статолиты. Статоцисты вскрывали с помощью препаровальных игл, затем из каждого извлекали по одному статолиту, очищали их от статолимфы и посторонних тканей. Для очистки также может использоваться 20% NaOH (экспозиция от 30 до 60 минут) или 15%-ный раствор перекиси водорода с последующей промывкой дистиллированной водой и просушиванием (Galante-Oliveira et al., 2013). Извлеченные статолиты хранились в 70% или 96%-ном растворе этанола. Также для отдельных особей применялся альтернативный метод извлечения статолитов, применяемый для мелких моллюсков: ткани тела растворяют в NaOH, предварительно возможна обработка 15%-ным раствором перекиси водорода (Zacherl et al., 2003a).

Внешнее строение статолитов исследовалась в сканирующем электронном микроскопе (TESCAN MIRA 3 LMN). Для изучения внутренней структуры статолита в сканирующем электронном микроскопе статолиты раскалывались механически.

Также поверхность статолитов изучали под оптическим микроскопом (Ломо Микмед-6) в отраженном свете. В отдельных случаях (для небольших статолитов) микроструктуру можно исследовать без шлифовки в проходящем свете (Galante-Oliveira et al, 2013; Hollyman et al., 2018в). В остальных случаях для изучения микроструктуры и определения возраста статолиты шлифуют. Статолиты изучаемых видов фиксировали на предметном стекле термопластичной смолой Crystalbond™ 509 и шлифовали наждачной бумагой мелкой зернистости (1200/4000) до центральной плоскости. После шлифовки статолиты промывали водой и высушивали при комнатной температуре. Затем статолиты исследовали в проходящем свете под оптическим микроскопом, фотографировали, проводили морфометрические измерения и выявляли периодические отметки. Диаметр статолита, ядра и периодических отметок, ширину приростов измеряли с точностью до 0,1 мкм. Для определения возраста и изучения морфометрических характеристик статолитов, как правило, обрабатывался один статолит из пары (правый), а левые

статолиты фиксировались для дальнейшей обработки. Однако для сравнения левых и правых статолитов для 15 животных каждого вида (кроме *B. perphigus*) было обработано оба статолита.

Обработка статолитов проводилась с использованием стереоскопического микроскопа Olympus SZH-ILLB, микроскопа Ломо Микмед-6, видеосистемы Tourtek Photonics FMA050 и программного обеспечения TourTec TopView (3.7.2774).

3.5 Определение индивидуального возраста. Кросс-валидация

Подсчет периодических отметок проводился не менее двух раз независимо. Прецизионность (степень близости друг к другу независимых результатов измерений) оценивалась с помощью коэффициента вариации (CV) (Campana, 2001):

$$CV = \frac{\sqrt{(R_1 - R)^2 + (R_2 - R)^2}}{R}, \quad (3.1)$$

где R_1 – количество отметок при первом подсчете,

R_2 – количество отметок при втором подсчете,

R – среднее между этими показателями.

Если результаты не совпадали, то есть коэффициент вариации (CV) превышал 15%, образец исключался из анализа.

По количеству концентрических отметок на шлифе статолита определялся возраст моллюска: первая отметка ограничивает ядро и считается отметкой выклева, по количеству последующих отметок определяли количество прожитых лет. Для определения пропущенных отметок диаметры отметки каждого года сравнивались со средним по выборке для отметки этого года.

Также возраст определяли путем подсчета отметок на внешних регистрирующих структурах: раковине (*R. venosa*) и оперкулуме (*B. osagawai*, *B. ectomocuma*, *B. perphigus*, *N. despecta*). Для определения возраста на раковине *R. venosa* подсчитывают нерестовые метки, которые образуются только во время нереста, начиная с возраста 2 года (для Черного моря). Таким образом, индивидуальный возраст моллюска оценивался как количество нерестовых отметок + 2 (Чухчин, 1961а; Косьян, Антипушина, 2011).

Для остальных видов производился подсчет отметок замедления роста на дорсальной поверхности оперкулума. Оперкулум отделялся от тела моллюска, промывался и высушивался. Подсчет отметок проводился с использованием

стереомикроскопа (Olympus SZH-ILLB); количеству отметок соответствовало количество прожитых лет. Подсчет также проводился независимо не менее двух раз, если коэффициент вариации (CV (3.1)) между двумя подсчетами превышал 15%, образец исключался из анализа. Если раковина или оперкулум были сильно травмированы или истерты, они так же исключались из анализа. Общий объем проанализированного материала см. в таблице 3.1.

Проведение кросс-валидации заключалось в сравнении оценок, полученных по внутренним и внешним регистрирующим структурам путем расчета коэффициента вариации (CV (3.1)), а также с использованием GAM (обобщенной линейной модели). Если значение коэффициента вариации не превышало 15%, оценки считались согласованными (Campana, 2001).

3.6 Статистический анализ, моделирование темпов роста

Анализ данных проводился с помощью общепринятых статистических методов, используемых в биологических исследованиях (Рокицкий, 1973; Hollander, Wolfe, 1999). Нормальность распределения данных в выборке проверялась тестом Колмогорова-Смирнова (при $p > 0.05$ распределение считалось нормальным), гомогенность распределения проверялась F-тестом (Фишера). Соответствие соотношения самок и самцов в выборках моллюсков теоретическому соотношению 50:50 устанавливалось с помощью теста χ^2 (Agresti, Franklin, 2013).

Различия между правыми и левыми статолитами, самцами и самками, выборкам разных лет выявляли непараметрическим тестом Манна-Уитни (в случае ненормального распределения) и критерием Стьюдента (в случае нормального распределения). Для обнаружения статистически значимых различий между выборками разных лет также применялся непараметрический тест Краскела-Уолеса (Hollander, Wolfe, 1999). Также оценка степени связанности количества отметок на левых и правых статолитах производилась с помощью рангового коэффициента корреляции Спирмена. Относительный размер статолита рассчитывался как отношение диаметра статолита к высоте раковины.

Взаимосвязь между возрастом, оцененным по количеству приростов на статолитах и возрастом, оцененным по внешним регистрирующим структурам, исследуется с помощью обобщенной аддитивной модели (GAM). В случае, если взаимосвязь между

двумя переменными была линейной, был также проведен простой регрессионный анализ. Оценки возраста считались сходными, если наклон регрессии составлял около 1. Также в некоторых случаях взаимосвязь между количеством отметок на статолитах и оперкулах оценена с помощью коэффициента корреляции Спирмена. Взаимосвязь высоты раковины с количеством отметок на статолите и полом также оценивалась с помощью обобщенной аддитивной модели (GAM) (Zuur et al., 2009).

Для построения модели роста, основанной на высоте раковин моллюсков, была проведена процедура исключения выбросов. Для этого сравнивались эмпирические и расчетные показатели высоты раковин для выборок моллюсков разных лет; модели для получения рассчитанной высоты раковин были выбраны согласно наименьшему значению информационного критерия Акаике AIC (Akaike, 1974). В качестве независимой переменной использовали средний диаметр статолита. Значения высот раковин исключались методом перцентилей.

Для подбора наилучшей модели роста тестировались несколько основных функций: линейная функция, уравнение Берталанфи (Bertalanffy, 1938), модифицированное уравнение Гомперца (Tjørve, Tjørve, 2017), логистическая функция (Verhulst, 1838). Несмотря на то, что функция Берталанфи разрабатывалась для описания индивидуального роста животного, а функция Гомперца – для моделирования численности популяции, все эти модели с успехом применяются для описания роста смешанной выборки животных (например, Brousseau, 1979; Santarelli and Gros, 1985; Kideys, 1996; Буяновский, 1999; Chícharo, Chícharo, 2001; Ilano et al. 2003; Bigatti et al., 2007; Miranda et al., 2008; Овсянников, Островский, 2008; Lawler, 2013; Fisher, 2015; Hollyman et al., 2018a; Стратаненко, 2020; Emmerson et al., 2020; Borsetti et al., 2021; Herbert et al., 2022; Khoroshutina et al., 2024; Хорошутина и др., 2025). Оценка качества модели, аппроксимирующей зависимость, происходила на основе значений информационного критерия Акаике (AIC) (Akaike, 1974) и коэффициента детерминации (R^2). В качестве нулевой точки для построения моделей роста использовались размеры эмбриональных раковин (*R. venosa*), размеры протоконхов (*N. despecta*) или литературные данные (виды р. *Vissium* (Голиков, 1980)).

Таблица 3.2 – Основные функции, используемые для построения моделей роста моллюсков.

Модель	Функция
Линейная функция	$L_t = k \times t + l$
Уравнение Берталанфи	$L_t = L_{\infty} \times (1 - \exp^{-k \times (t - t_0)})$
Уравнение Гомперца	$L_t = L_{\infty} \exp(-\exp(-e \times k_U(t - T_i)))$
Логистическая функция	$L_t = \frac{L_{\infty}}{1 + (\frac{L_{\infty} - L_0}{L_0}) \exp(-k_t)}$

где L_t – размер раковины; t – возраст особи; L_{∞} – средний асимптотический (предельный) размер особи; k — коэффициент темпа роста; l – размер животного в момент выклева; t_0 – теоретический возраст, когда размер равен нулю; k_U – максимальная относительная скорость роста в точке перегиба кривой роста; T_i – время в точке перегиба кривой роста.

Качество аппроксимации полученных для разных выборок моделей сравнивалось как по значению коэффициента детерминации (R^2), так и по значениям коэффициента корреляции (R) и суммы наименьших квадратов. Также оценивались абсолютные значения остатков.

Предварительные размерно-возрастные ключи на основе результатов определения возраста с учетом выбора оптимальной регистрирующей структуры по принятой в рыбохозяйственных исследованиях методике (Чугунова, 1959; Малкин, 1999; Овсянников, Островский, 2008; Золотов, 2024).

Статистическая обработка данных проводилась с использованием программы Microsoft Excel, программных пакетов Statistica 12.0 и Past 5.2.1, а также программной среды R (пакеты «ggplot2» (Wickham, 2016) и «mgcv» (Wood, 2011)).

Глава 4. Биологические характеристики и определение возраста исследованных видов по внешним регистрирующим структурам

4.1 Биологические характеристики, определение индивидуального возраста моллюсков р. *Buccinum*

4.1.1 *Buccinum osagawai*

В ходе работы проанализированы выборки моллюсков *B. osagawai* за три года: 2021 год (32 экземпляра), 2023 год (100 экземпляров) и 2024 год (80 экземпляров) (рисунок 4.1).

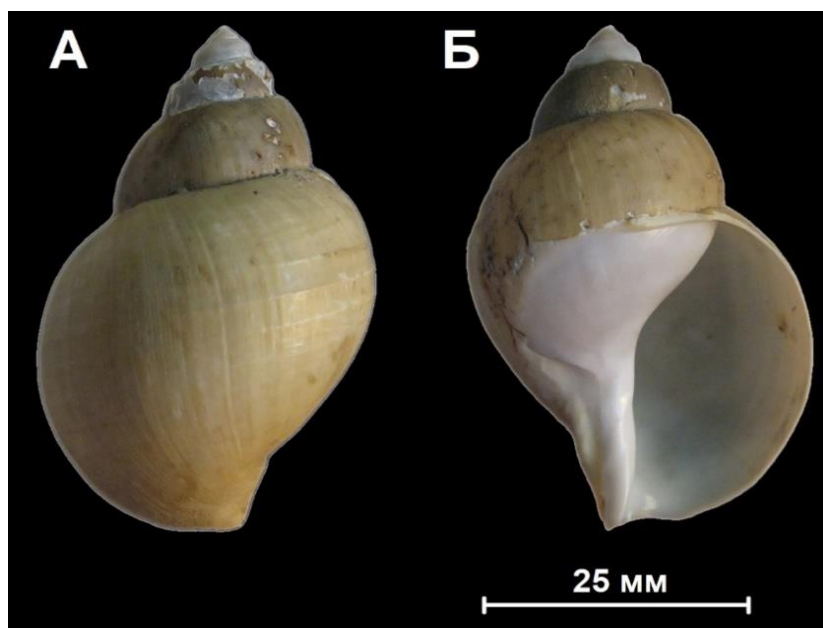


Рисунок 4.1 – Раковина *Buccinum osagawai*: А. Дорсальная сторона. Б. Вентральная сторона (Хорошутина и др., 2025, с изменениями).

В выборках всех трех лет самки преобладали над самцами: в выборке 2021 года соотношение самок и самцов составило 21:11 (65,6% самок), при этом статистически соотношение самок и самцов не отличалось от теоретического 50:50 (χ^2 -тест, $p = 0,21$). В выборке 2023 года самки *B. osagawai* также преобладали и составили 66% ($n=66$), соотношение самок и самцов значимо отличалось от теоретического 50:50 (χ^2 -тест, p

$= 0,02$). В 2024 году соотношение самок и самцов составило 53:27 (66,3% самок), также соотношение самок и самцов значимо отличалось от теоретического 50:50 (χ^2 -тест, $p = 0,04$). Соотношение самок и самцов между годами статистически не различалось (χ^2 -тест, $p = 0,97$). В объединенной выборке 2021–2024 гг соотношение самцов и самок составило 140:72 ($N = 212$) и значимо отличалось от теоретического 50:50 (χ^2 -тест, $p = 0,0008$).

В выборке 2021 года высота раковины *B. osagawai* изменялась от 43,0 мм до 131,0 мм (средняя высота раковины = $82,13 \pm 4,02$ мм), а масса моллюска варьировала от 8,9 г до 188,0 г (средняя масса = $72,2 \pm 8,4$ г). Не обнаружено статистически достоверных различий между самцами и самками по высоте раковины (критерий Манна-Уитни: $U =$

79,5, $Z = 1,05$, $p = 0,29$) и массе моллюска (критерий Манна-Уитни: $U = 73,0$, $Z = 1,33$, $p = 0,18$). По остальным промерам половой диморфизм также не обнаружен, поэтому в дальнейшем анализе была использована смешанная выборка из самцов и самок *B. osagawai* 2021 года.

В выборке 2023 года высота раковины *B. osagawai* составляла от 41,0 мм до 115,0 мм (средняя высота раковины = $81,71 \pm 1,74$ мм), данных по массе получено не было. Между самцами и самками найдены статистически значимые различия по высоте раковины (критерий Манна-Уитни: $U = 617,0$, $Z = 2,02$, $p = 0,04$), поэтому в дальнейшем выборки самцов и самок *B. osagawai* 2023 года анализировались отдельно. Также обнаружен половой диморфизм по размерам оперкулума: длине (критерий Манна-Уитни: $U = 511,0$, $Z = 2,98$, $p = 0,003$) и ширине (критерий Манна-Уитни: $U = 571,5$, $Z = 2,43$, $p = 0,015$).

В выборке 2024 года высота раковины *B. osagawai* варьировала от 32,2 мм до 124,5 мм (в среднем $78,38 \pm 2,73$ мм), а масса — от 4,3 г до 175,0 г (в среднем = $59,24 \pm 5,01$ г). Как и в выборке 2021 года, не было выявлено статистически значимых различий между самцами и самками по высоте раковины (критерий Манна-Уитни: $U = 519,0$, $Z = 1,66$, $p = 0,1$) и массе (U-критерий Манна-Уитни: $U = 502,5$, $Z = 1,84$, $p = 0,07$).

Не обнаружено статистически значимых различий между выборками разных лет по высоте раковины (тест Краскела-Уолиса, $H = 1,35$, $p = 0,52$). Также не выявлены различия в массе моллюсков выборок 2021 и 2024 года. Краткие результаты биологического анализа представлены в Приложении 1.

Для определения индивидуального возраста брюхоногих моллюсков как внешние регистрирующие структуры обычно используются раковина и оперкулум, на которых у ряда видов образуются отметки замедления роста (Hollyman et al., 20186). В исследованиях, посвященных определению возраста моллюсков рода *Vissium*, раковина традиционно не рассматривается в качестве надежной внешней регистрирующей структуры. Это связано с тем, что на ее поверхности не формируются четкие морфологические отметки, соответствующие годовым циклам замедления роста, что делает невозможным проведение прямого и достоверного склерохронологического анализа. В связи с этим, основным объектом для склерохронологических исследований у данного рода моллюсков служит оперкулум, или крышечка (*B. undatum* – Santarelli, Gros,

1985; Kideys, 1996; *B. osagawai* – Голиков, 1980; Овсянников, Островский, 2008; *Vissinum isaotakii* – Plano et al, 2004).

Подсчет годовых отметок на его поверхности проводится с соблюдением строгого протокола для обеспечения точности: анализ выполняется дважды, независимыми исследователями, и в случае, если коэффициент вариации (CV) между этими измерениями превышает пороговое значение в 15%, соответствующий образец исключается из дальнейшего анализа как не удовлетворяющий критериям воспроизводимости результатов.

Из выборки, собранной в 2021 году, всего было обработано 30 оперкулумов от 32 животных (рисунок 4.2), у двоих моллюсков оперкулумы утрачены. В целом читаемость

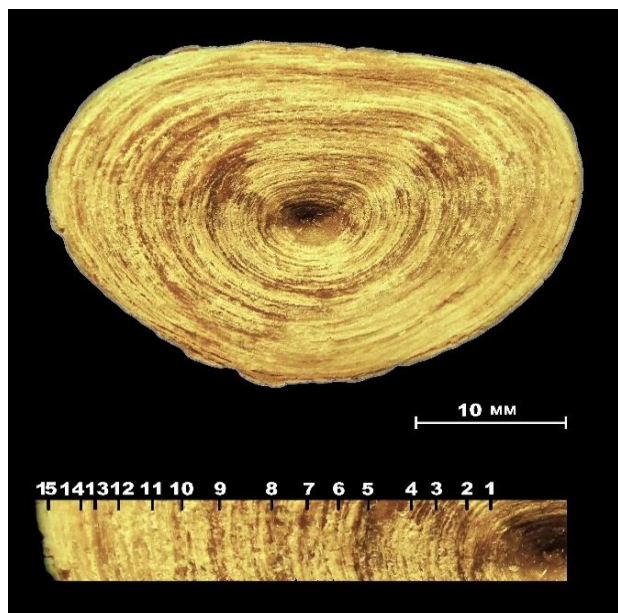


Рисунок 4.2 – Дорсальная поверхность оперкулума *Vissinum osagawai*. На выноске отмечены отметки остановки роста (Хорошутина и др., 2025, с изменениями).

оперкулумов была невысокой: 33% оперкулумов отмечены как плохо читаемые. Коэффициент вариации между подсчетами (CV) варьировал от 0% до 14,63%, в среднем составив $5,52 \pm 0,72\%$, таким образом ни один оперкулум не был исключен из анализа из-за низкой прецизионности. Количество отметок на оперкулуме составило от 7 до 16, в среднем $11,95 \pm 0,41$ (Хорошутина, Ботнев, 2024; Хорошутина и др., 2025).

В выборке 2023 года проанализировано 97 оперкулумов от 100 животных, у трех животных отсутствовали оперкулумы. 21 животное (21,6 %) имели крышечки, отмеченные как плохо читаемые. CV изменялся в пределах от 0% до 37,22% (в среднем $11,22 \pm 0,93\%$). Количество отметок на оперкулуме составило от 6 до 18 (в среднем $11,23 \pm 0,23$). У 23 животных CV был выше 15%, следовательно, эти животные были исключены из дальнейшего анализа применимости методик определения возраста.

В выборке 2024 года было обработан 81 оперкулум от 84 животных, у 3 оперкулумы были непригодны для анализа. 31 оперкулум (38,2%) отмечен как плохо

читаемый. Коэффициент вариации для независимых оценок возраста по оперкулумам находился в пределах от 0% до 23,5% (в среднем $9,1 \pm 0,58\%$). Для 6 оперкулумов СВ превысил пороговое значение 15%. Количество отметок на оперкулуме составило от 5 до 22 (в среднем $12,41 \pm 0,45$).

4.1.2 *Buccinum ectomocuta*

Выборка 2022 года сбора состояла из 20 проанализированных экземпляров, выборка 2023 года – из 104 экземпляров моллюсков *B. ectomocuta* (рисунок 4.3). В обоих случаях самки преобладали над самцами, но соотношение полов не отличалось статистически достоверно от теоретического 50/50: в выборке 2022 года присутствовало 14 самок и 6 самцов (χ^2 -тест, $p = 0,2$), в выборке 2023 года – 58 самок и 46 самцов (χ^2 -тест, $p = 0,41$) (Хорошутина и др., 2024).

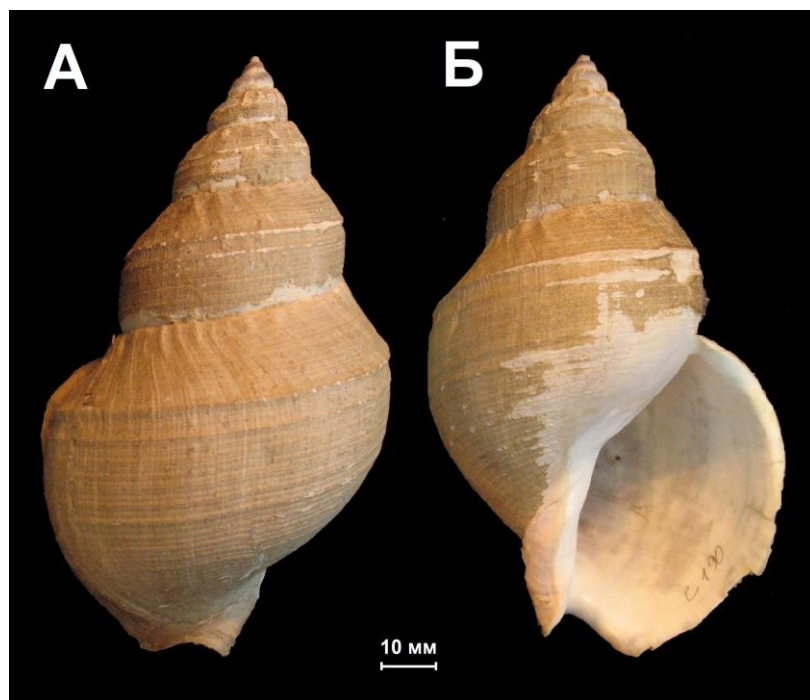


Рисунок 4.3 – Раковина *Buccinum ectomocuta*: **А.** Дорсальная сторона. **Б.** Вентральная сторона

27,0, $Z = -1,20$, $p = 0,23$), ни по остальным промерам (критерий Манна-Уитни: $p > 0,05$) (Хорошутина и др., 2024).

В выборке 2023 года высота раковины *B. ectomocuta* варьировала от 34,0 мм до 116,0 мм (средняя высота раковины = $85,63 \pm 1,74$ мм), статистически значимых различий между самками и самцами не выявлено (критерий Манна-Уитни: $U = 38,5$, $Z = -0,25$, $p =$

В выборке 2022 года высота раковины *B. ectomocuta* изменялась от 92,0 мм до 117,0 мм (средняя высота раковины = $104,78 \pm 1,41$ мм), а масса – от 94,0 г до 182,0 г (средняя масса = $136,4 \pm 6,01$ г). Достоверных различий между самками и самцами выборки 2021 года не было выявлено ни по высоте раковины (критерий Манна-Уитни: $U = 38,5$, $Z = -0,25$, $p = 0,80$), ни по массе моллюсков (критерий Манна-Уитни: $U =$

0,80). Данные по массе моллюсков отсутствуют. По остальным измеряемым промерам различий также не выявлено, следовательно, в дальнейшем анализе использовалась вся выборка. Краткие результаты биологического анализа представлены в Приложении 2.

Обнаружены статистически достоверные различия по высоте раковины между 2022 и 2023 годами (критерий Манна-Уитни: $U = 271,5$, $Z = 5,21$, $p = 1.79E-07$), которые могут объясняться особенностями отбора проб.

В выборке 2022 года обработано 20 оперкулумов от 20 животных, 3 оперкулума (15%) отмечены как плохо читаемые. Коэффициент вариации между подсчетами отметок на оперкулумах (CV) находился в пределах от 0% до 11,78% (в среднем $5,12 \pm 0,76\%$). Количество отметок на оперкулумах составило от 11 до 20, в среднем $15,32 \pm 0,55$.

В выборке 2023 года было обработано 92 оперкулума от 104 животных, остальные оперкулумы были сломаны или утрачены. 20,6% статолитов (19 экземпляров) отмечены как плохо читаемые, коэффициент вариации между подсчетами отметок на оперкулумах (CV) варьировал от 0% до 14,14%, в среднем составив $5,87 \pm 0,39\%$. Количество отметок на оперкулумах составило от 5 до 22, в среднем $14,64 \pm 0,37$.

Так как CV ни в 2022, ни в 2023 году не превышал 15%, для дальнейшего анализа использовались все оперкулумы.

4.1.3 *Buccinum perphigus*

В ходе работы проанализировано 34 экземпляра *B. perphigus* (рисунок 4.4). Самки преобладали: отношение самцов к самкам составило 12:22, однако не отличалось достоверно от ожидаемого соотношения 50/50 (χ^2 -тест, $p = 0,22$).

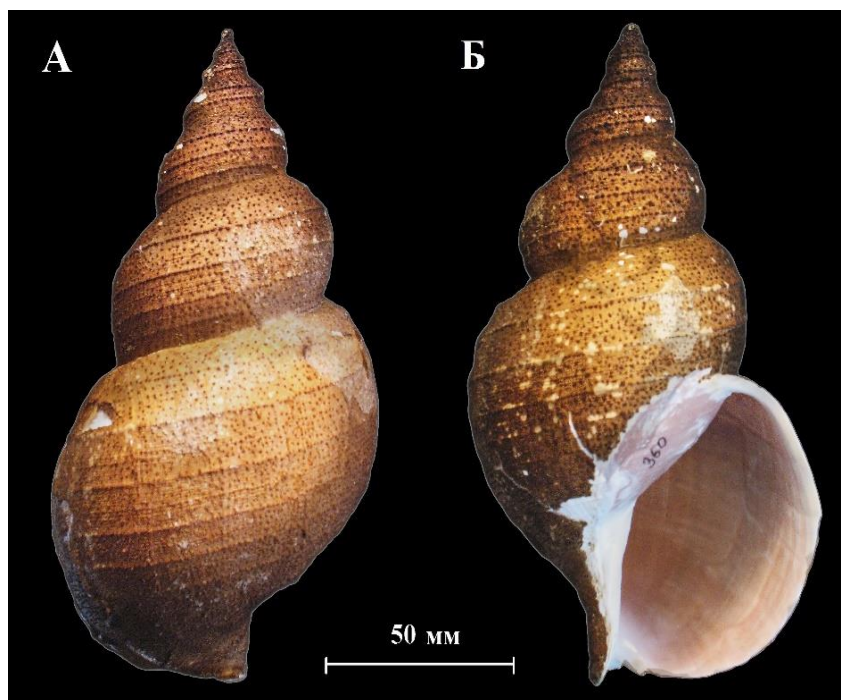


Рисунок 4.4 – Раковина *Vuccinum remphigus*: **А.** Дорсальная сторона. **Б.** Вентральная сторона

96,0, $Z = -0,75$, $p = 0,45$) и массе моллюска (критерий Манна-Уитни: $U = 79,5$, $Z = -1,4$, $p = 0,16$) не выявлено. Также половой диморфизм не обнаружен по другим промерам, поэтому в дальнейшем анализе была использована смешанная выборка из самцов и самок *V. remphigus*.

В ходе проведенного исследования для вида *V. remphigus* было проанализировано 25 оперкулумов от 29 моллюсков. Следует отметить, что значительная часть образцов, а именно 11 оперкулумов (44%) отмечены как плохо читаемые (отметки замедления роста были слабо различимы, оперкулумы несли следы эрозии и травм).

Однако, несмотря на выраженные трудности визуальной интерпретации, оценка прецизионности метода продемонстрировала высокую воспроизводимость результатов независимых подсчетов. Коэффициент вариации между подсчетами (CV) колебался в диапазоне от 0% до 5,66%, в среднем составив $3,65 \pm 0,40\%$. Таким образом, ни один оперкулум не был исключен из анализа из-за низкой прецизионности, что свидетельствует о надежности проведенных измерений, даже для образцов с низкой читаемостью. Количество отметок на оперкулумах изменялось от 11 до 21 (в среднем составив $16,08 \pm 0,68$).

Высота раковины в выборке *V. remphigus* 2021 года находилась в пределах от 100,0 мм до 141,0 мм (средняя высота раковины = $118,78 \pm 1,70$ мм), а масса моллюска варьировала от 105,0 г до 365,0 г (средняя масса = $192,03 \pm 9,12$ г). Краткие результаты биологического анализа представлены в Приложении 2.

Статистически значимых различий между самцами и самками по высоте раковины (критерий Манна-Уитни: $U =$

Проведенный анализ выборок моллюсков *B. osagawai*, собранных в 2021, 2023 и 2024 годах, выявил ряд закономерностей в соотношении самок и самцов и размерной структуре популяции. Наиболее стабильной характеристикой является устойчивое преобладание самок над самцами во всех исследованных годах, причем в объединенной выборке это преобладание является статистически значимым ($p = 0,0008$). Интересно отметить, что хотя в 2021 году отклонение от гипотетического соотношения 50:50 не было статистически подтверждено ($p = 0,21$), в последующие годы (2023 и 2024) оно стало значимым, при этом межгодовых различий в самом соотношении полов обнаружено не было ($p = 0,97$). Следует отметить, что Голиков (1980) также отмечает возможное преобладание самок над самцами для отдельных видов р. *Buccinum* (например, *B. elatior*). Кроме того, для *B. osagawai* изучаемой северо-охотоморской популяции Васильев (2016) отмечает колебание соотношения самцов к самкам от 1:0,7 до 1:1,3. Это позволяет предположить, что наблюдаемый перекоп в соотношении полов является устойчивой характеристикой данной популяции, возможно, связанной с биологическими особенностями вида или спецификой среды обитания.

Что касается морфологических характеристик раковин *B. osagawai*, анализ не выявил значимых межгодовых различий в размерах моллюсков, что свидетельствует об относительной стабильности размерной структуры на исследуемом временном промежутке. Максимальные размеры моллюсков, зафиксированные нами, соответствуют литературным данным (Голиков, 1980, Михайлов и др., 2003; Клитин, Смирнов, 2021).

Однако результаты по половому диморфизму оказались неоднозначными. В выборках 2021 и 2024 годов достоверных различий между самцами и самками *B. osagawai* по высоте раковины и массе обнаружено не было, что позволило рассматривать эти выборки как смешанные для последующего анализа. Напротив, в выборке 2023 года был выявлен выраженный половой диморфизм, проявившийся не только в достоверно большей высоте раковины у самок, но и в размерах оперкулума (длине и ширине). При этом литературные данные (например, Григоров, 2012) указывают на появление полового диморфизма в морфометрических характеристиках *B. osagawai* после начала полового созревания; также половой диморфизм отмечается для других видов рода, например, *B. undatum* (Kenchington, Glass, 1998; Borsetti et al., 2021). Такая противоречивость результатов для разных выборок *B. osagawai* может указывать на влияние неучтенных

факторов, таких как неоднородность распределения моллюсков разного размера и пола на грунте или влияние особенностей сбора материала.

Анализ соотношения самок и самцов и морфометрических характеристик двух других видов рода *Vuccinum* – *V. ectomocuta* и *V. remphigus* – выявил как общие черты, так и существенные различия между ними. Для обоих видов характерна тенденция к преобладанию самок в исследованных выборках, однако, в отличие от *V. osagawai*, ни в одном случае это преобладание не достигло уровня статистической значимости по сравнению с теоретическим соотношением 50:50. Это позволяет сделать вывод, что изучаемым видам в данных временных промежутках и местообитаниях не свойственно выраженное преобладание одного из полов. Максимальные размеры *V. ectomocuta* и *V. remphigus*, зарегистрированные нами, также не выходят за пределы, указанные в литературе (Голиков, 1980; Алексеев, 2003; Михайлов и др., 2003; Клитин, Смирнов, 2021). Кроме того, у обоих видов отсутствует статистически значимый половой диморфизм по всем исследованным промерам, включая высоту раковины и массу тела, что свидетельствует о сходной стратегии роста у самцов и самок и позволяет использовать в дальнейшем анализе объединенные выборки без разделения по полу.

Проведенный анализ качества оперкулумов как внешних регистрирующих структур выявил существенные межвидовые и межгодовые различия в их пригодности для определения индивидуального возраста моллюсков р. *Vuccinum*. Для вида *V. osagawai* наблюдались различия в читаемости оперкулумов между годами, а в целом читаемость была довольно низкой: доля плохо читаемых образцов колебалась от 33,0 % в 2021 году до 38,2 % в 2024 году, что указывает на потенциальное влияние условий формирования внешних регистрирующих структур или методов сбора материала. Эти результаты схожи с оценками читаемости, полученными для близкого вида *V. undatum*: 41-52% хорошо читаемых образцов (Kideys, 1996; Lawler, 2013). В работе Холлимана с соавторами (Hollyman et al., 2018a) процент оперкулумов *V. undatum* с хорошей читаемостью ещё ниже: 25-40%, при этом также отмечается большая вариабельность между выборками, собранными в разных локациях, что, возможно, отражает популяционную изменчивость или различия в условиях обитания.

Несмотря на низкие оценки читаемости в настоящей работе, прецизионность подсчета годовых отметок (оцениваемая по коэффициенту вариации (CV) между двумя независимыми оценками) в большинстве случаев оставалась высокой. Однако в

обширной выборке 2023 года для 23,7 % особей (23 из 97) CV превысил пороговое значение в 15 %, что потребовало их исключения из дальнейшего анализа. Этот факт свидетельствует о том, что даже при формальной сохранности оперкулума его внутренняя структура может быть неоднородной и сложной для интерпретации, что ограничивает применимость метода для *B. osagawai*.

В отличие от *B. osagawai*, виды *B. ectomocuma* и *B. pemphigus* продемонстрировали исключительно высокую прецизионность подсчетов. Ни для одного из проанализированных оперкулумов этих видов коэффициент вариации не превысил 15%, а средние значения CV были стабильно низкими (3,65% – 5,87%). Это позволяет сделать вывод о высокой надежности оперкулумов данных видов в качестве регистрирующих структур для определения индивидуального возраста. В то же время именно для *B. pemphigus* отмечена крайне высокая доля (44,0%) плохо читаемых оперкулумов. Для *B. ectomocuma* этот показатель был заметно ниже (15,0% – 20,6%).

Полученные результаты подчеркивают, что валидность метода определения возраста по оперкулумам может иметь видоспецифичность и, в то же время, зависеть от условий окружающей среды, влияющих на формирование отметок замедления роста. Для получения надежных данных необходим строгий контроль на этапе интерпретации, включая оценку коэффициента вариации между повторными подсчетами. Оценку точности определения возраста, по-видимому, нужно проводить каждый раз при работе в новом местообитании. Также, по возможности, необходимо привлекать несколько специалистов для оценки возраста по оперкулумам, чтобы иметь возможность проконтролировать адекватность оценок.

4.2 Биологические характеристики, определение индивидуального возраста моллюсков *Rapana venosa*

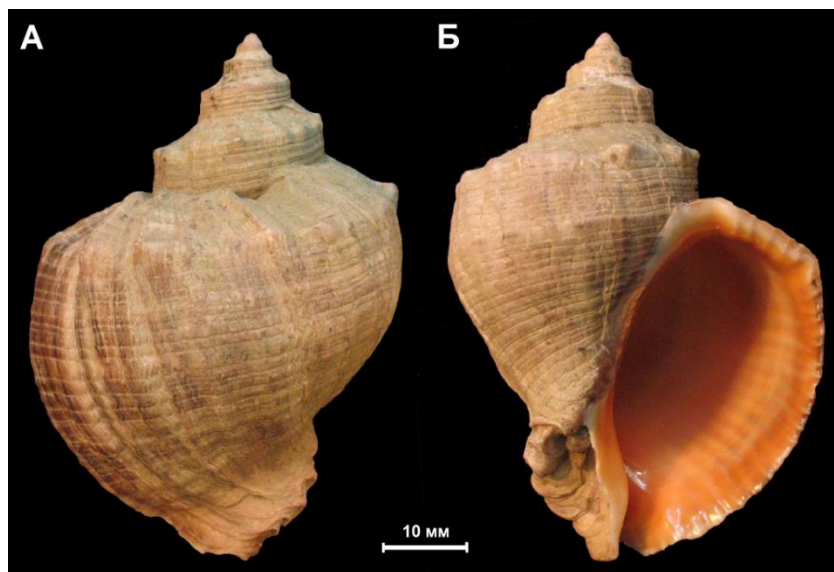


Рисунок 4.5 – Раковина *R. venosa*. А – Дорсальная сторона. Б – Вентральная сторона.

Проанализировано 59 экземпляров дефинитивных моллюсков *R. venosa* (рисунок 4.5). Соотношение самцов и самок у дефинитивных моллюсков составило 31:28 и не отличалось достоверно от соотношения 50:50 (χ^2 -тест, $p = 0,78$).

Высота раковины моллюска изменялась в пределах от 31,2 мм до 89,2 мм (средняя высота раковины

составила $59,1 \pm 1,8$ мм), масса моллюсков варьировала от 6,3 г до 114,5 г (в среднем $43,3 \pm 3,7$ г). Статистически достоверных различий между самцами и самками *R. venosa* по высоте раковины (критерий Манна-Уитни: $U = 394,5$, $Z = -0,59$, $p = 0,55$) и массе моллюска (критерий Манна-Уитни: $U = 403,5$, $Z = -0,46$, $p = 0,65$) обнаружено не было.

Также проанализировано 33 эмбриона *R. venosa*, полученных при культивировании кладок в искусственных условиях в течении двух недель. Высота раковины эмбрионов варьировала в пределах от 321,1 мкм до 389,6 мкм (в среднем $346,4 \pm 3,41$ мкм) (рисунок 4.6). Пол эмбрионов не определялся. Краткие результаты биологического анализа раковин и оперкулумов дефинитивных моллюсков и эмбриональных раковин представлены в Приложении 3.

Полового диморфизма не обнаружено ни по одному из измеренных параметров (тест Манна-Уитни, $p > 0,05$), поэтому в дальнейшем анализе была использована смешанная выборка из самцов и самок.

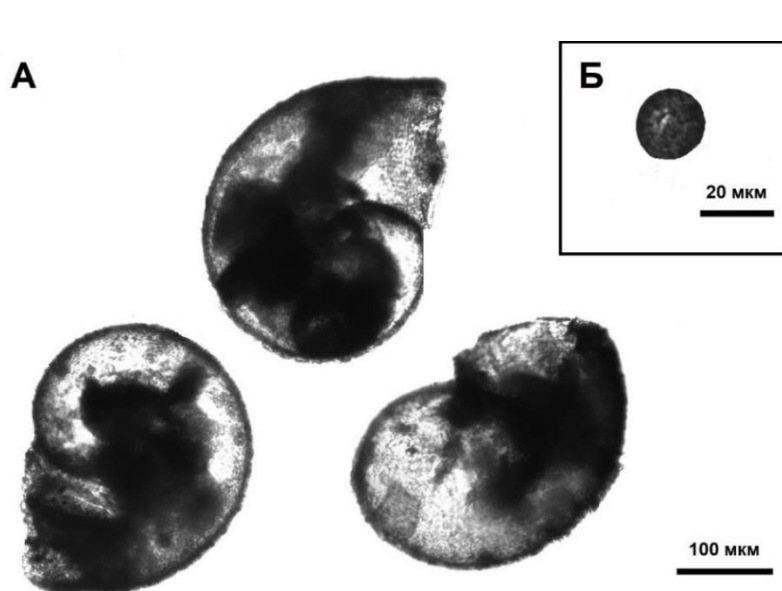


Рисунок 4.6 – А. Эмбриональные раковины *R. venosa*.
Б – Статолиты эмбрионов *R. venosa*. Световая
микроскопия.

Проведенный биологический анализ дефинитивных особей и эмбрионов моллюска *R. venosa* позволил охарактеризовать основные морфометрические параметры моллюсков. Полученные данные свидетельствуют об отсутствии статистически значимых различий между самцами и самками по всем исследованным показателям, включая высоту и массу

раковины, а также массу тела. Сравнивая эти результаты с литературными данными, можно отметить, что последние несколько противоречивы. Чухчин (1961a) также отмечает отсутствие полового диморфизма у рапаны в Черном море, тогда как более поздние исследования (Бондарев, 2010; Mutlu et al., 2022) свидетельствуют о имеющихся различиях в размере раковины между полами (у самцов высота раковины больше).

Тем не менее отсутствие выраженного полового диморфизма у дефинитивных особей в исследованной выборке является основанием для использования объединенной выборки в дальнейшем анализе.

Соотношение полов в выборке не отклонялось достоверно от ожидаемого соотношения 50:50, что также отмечал для рапаны Черного моря Чухчин (1961b, 1966, 1970). Паритетное соотношение полов у рапаны зафиксировано также для рапаны у о. Змеиный (Snigirov et al., 2013), бухте Круглая (Бондарев, 2016) и в юго-восточной части Черного моря (Kasapoglu, 2021). Несмотря на то, что для других районов Черного моря зафиксированы различные отклонения от паритетного соотношения полов (Бондарев, 2010, 2011, 2016; Bondarev, 2014; Mutlu et al., 2022), можно утверждать, что равное соотношение полов характеризует изучаемую субпопуляцию как здоровую и устойчивую.

Широкий диапазон вариаций размерно-весовых характеристик definitivoных моллюсков отражает существенную возрастную и, возможно, индивидуальную неоднородность выборки. Зафиксированный нами размерный диапазон соответствует указанному для Черного моря у других авторов *R. venosa* (Чухчин, 1961a, 1961b; Бондарев, 2010, 2016; Переладов, 2013). В последние десятилетия из-за снижения обеспеченности кормом размеры рапаны в Черном море не достигают максимальных для вида; в среднем половозрелые моллюски находятся в размерном классе 40-90 мм, хотя есть и существенные межпопуляционные различия (Бондарев, 2010). Размерный состав изучаемой выборки моллюсков также находится в указанных пределах.

Отдельный интерес представляют данные по эмбриональным раковинам, полученным в условиях лабораторного культивирования. Небольшой разброс размеров эмбриональных раковин (321,1 – 389,6 мкм) и низкая величина стандартной ошибки (3,41 мкм) указывают на синхронность развития эмбрионов. Следует отметить, что средний размер эмбриональной раковины в исследовании $346,40 \pm 19,57$ мкм близок к

приведенным в работах других авторов размерам эмбриональной раковины при выходе велигера из яйцевой капсулы (Чухчин (1984): около 400 мкм; Пиркова, Ладыгина (2022): 382.5 ± 15 ; Harding (2006): 406-412 мкм), несмотря на то, что инкубация заняла всего две недели, что позволяет использовать эти данные в качестве нулевой точки при дальнейшем построении модели роста.

Традиционным методом определения индивидуального возраста *R. venosa* является метод подсчета отметок замедления роста на раковине (рисунок 4.7), образующихся во время нереста, начиная с возраста 2-х лет рапан Черного моря (Чухчин, 1961a; Косьян, Антипушина, 2011). Для всех

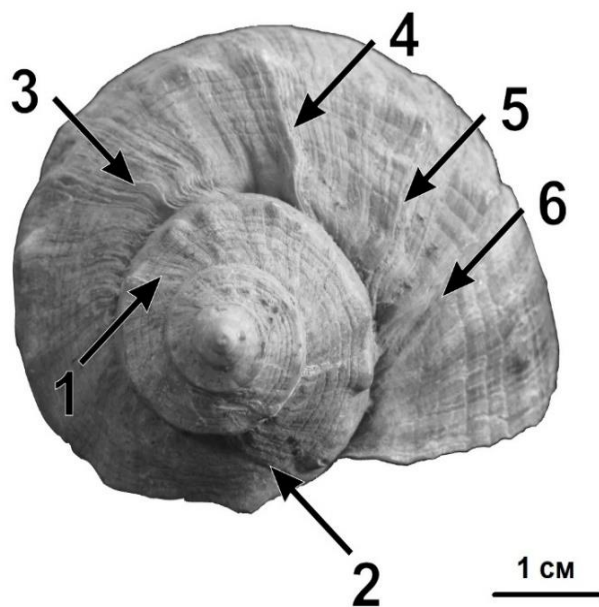


Рисунок 4.7 – Поверхность раковины *R. venosa*, вид сверху. Стрелками обозначены нерестовые отметки с порядковыми номерами (Khoroshutina et al., 2024, fig. 1)

используемых в исследовании моллюсков было подсчитаны нерестовые отметки на поверхности раковин (рисунок 4.7). Количество нерестовых отметок на раковинах варьировало от 2 до 10 (в среднем составляя $4,85 \pm 0,31$), достоверных различий между самцами и самками не обнаружено (тест Манна-Уитни, $U = 352,5$; $Z = 0,4$; $p = 0,69$). При этом среднее значение CV (коэффициента вариации) между подсчетами нерестовых отметок составило 21,4%. Следует отметить, что в случае с раковинами значения CV охватывали достаточно широкий диапазон, достигая 78,6%. В общей сложности 70% раковин были исключены из анализа из-за плохой читаемости отметок или больших различий между подсчетами ($CV > 15\%$). Оценка возраста моллюсков по нерестовым меткам на раковинах варьировала от 4 до 12 лет (в среднем составляя $7,13 \pm 0,32$ лет).

Из приведенных данных следует, что применение традиционного метода определения индивидуального возраста у *R. venosa* по нерестовым отметкам на раковине выявило ряд существенных методических ограничений. Несмотря на теоретическое обоснование метода, согласно которому каждая отметка, начиная с достижения половой зрелости, соответствует нересту, проходящему раз в год, (Чухчин, 1961а; Косьян, Антипушина, 2011), практическая реализация этого метода столкнулась с проблемой низкой прецизионности.

Основным индикатором ненадежности метода является высокий средний коэффициент вариации ($CV = 21.4\%$) между повторными подсчетами нерестовых отметок на одной и той же раковине, что значительно превышает общепринятый в исследованиях регистрирующих структур порог в 15% (Campana, 2001). Более того, разброс значений CV достигал 78,6%, а 70% образцов были исключены из окончательного анализа из-за плохой читаемости или низкой прецизионности. Этот факт свидетельствует о высокой субъективности визуального подсчета нерестовых отметок, что делает метод крайне зависимым от опыта исследователя.

Полученные оценки возраста (от 4 до 12 лет при среднем значении 7.13 ± 0.32 года) следует интерпретировать с определенной осторожностью. Учитывая, что в анализ вошли лишь 30% раковин с наиболее четкими отметками и низким коэффициентом вариации между подсчетами, существует высокий риск появления систематической ошибки отбора, при которой итоговая возрастная структура отражает не реальную структуру, а лишь поднабор особей с наиболее читаемыми раковинами. Отсутствие полового

диморфизма в количестве отметок хотя и является ожидаемым, не компенсирует перечисленных недостатков метода.

Таким образом, проведенный анализ демонстрирует, что метод подсчета нерестовых отметок на раковине *R. venosa* обладает низкой воспроизводимостью и высокой степенью субъективности. Полученные с его помощью возрастные данные не могут считаться полностью достоверными для построения точных моделей роста и анализа динамики популяции. Следовательно, для такого важного промыслового вида, которым является *R. venosa*, неизбежно требуется разработка более точного метода определения индивидуального возраста.

4.3 Биологические характеристики, определение индивидуального возраста моллюсков *Neptunea despecta*

В ходе работы было проанализировано 31 экземпляр дефинитивных моллюсков *N. despecta* (рисунок 4.8), выловленных в 2023 году и 96 экземпляров, выловленных в 2024

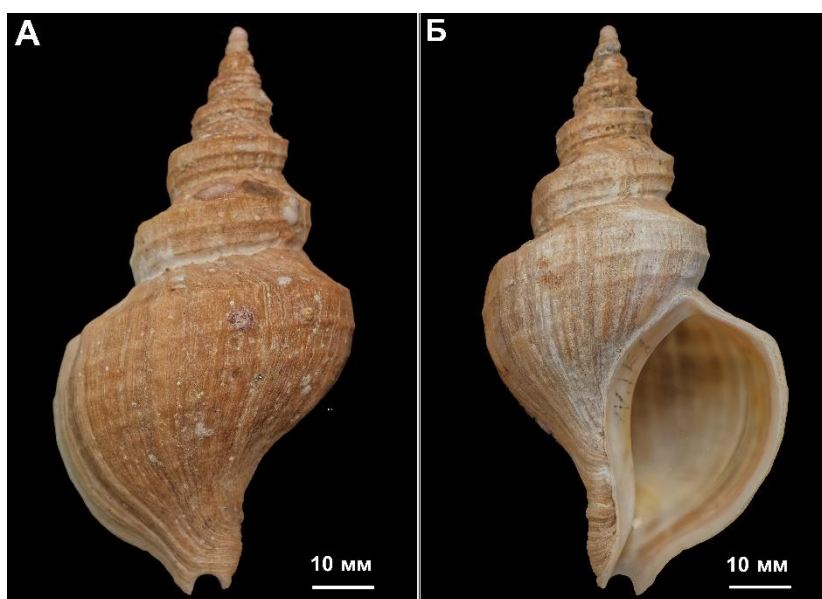


Рисунок 4.8 – Раковина *N. despecta*. А – Дорсальная сторона. Б – Вентральная сторона.

году (Куркова и др., 2025). Самки немного преобладали над самцами: в 2023 году они составили 58% ($n = 18$) от общего числа собранных особей, при этом соотношение полов не отличалось значительно от ожидаемого 50/50 (χ^2 -тест, $p = 0,52$). В 2024 году доля самок также была выше – 56% ($n = 54$), но соотношение полов не отличалось от теоретического 50/50 (χ^2 -тест, $p = 0,39$).

Соотношение полов также не различалось между годами (χ^2 -тест, $p = 0,86$).

В 2023 году высота раковины *N. despecta* составляла от 46,3 до 92,4 мм (средняя высота раковины = $67,5 \pm 2,34$ мм), а масса моллюска варьировала от 3,8 до 65,3 г (средняя масса = $27,2 \pm 2,88$ г). Статистически достоверных различий между самцами и самками

по высоте раковины (критерий Манна-Уитни: $U = 90,0$, $Z = 1,13$, $p = 0,26$) и массе моллюска (критерий Манна-Уитни: $U = 61$, $Z = 1,90$, $p = 0,06$) обнаружено не было.

В 2024 году высота раковины *N. despecta* варьировала от 15,3 до 96,1 мм (в среднем $64,8 \pm 13,8$ мм), а масса — от 0,32 до 80,7 г (в среднем $= 24,9 \pm 1,52$ г). Как и в 2023 году, статистически значимых различий между самцами и самками по высоте раковины (критерий Манна-Уитни: $U = 707,0$, $Z = 0,44$, $p = 0,65$) и массе (U-критерий Манна-Уитни: $U = 957,5$, $Z = 0,33$, $p = 0,74$) выявлено не было.

Между особями, собранными в 2023 и 2024 годах, не обнаружено статистически значимых различий ни по высоте раковины (критерий Манна-Уитни: $U = 1110,5$, $Z = 0,85$, $p = 0,40$), ни по массе (критерий Манна-Уитни: $U = 1215,0$, $Z = 0,80$, $p = 0,42$).

При расчете размерно-возрастных зависимостей для *N. despecta* в качестве нулевой точки был использован размер эмбриональной раковины. Для определения высоты эмбриональной раковины *N. despecta* измеряли протоконхи. Видимая высота протоконхов составила от 2,9 до 5,0 мм (в среднем $3,9 \pm 0,18$ мм). Измерения на срезах раковин, сделанных в сагиттальной плоскости, показали, что видимая высота протоконха составляет 74% от его реальной высоты, которая измерялась от вершины протоконха до точки, где нижний край устья протоконха пересекает колумеллу в дефинитивной раковине. Также установлено, что реальная высота протоконха примерно соответствует видимой высоте плюс половина высоты следующего оборота. Суммарное измерение (видимая высота протоконха + половина следующего оборота) варьировало от 3,0 до 6,7 мм (среднее $= 5,4 \pm 0,29$ мм).

Наш анализ показал, что высота протоконхов *N. despecta*, полученная с помощью этого метода, близка к ожидаемым реальным значениям. Значимых различий между фактической высотой протоконха и оценкой на основе видимой высоты плюс половина оборота не выявлено (критерий Манна-Уитни: $U = 12,0$, $Z = 1,07$, $p = 0,28$).

Краткие результаты биологического анализа раковин и оперкулов *N. despecta* приведены в Приложении 4.

Таким образом, исследуемая субпопуляция *N. despecta* обладает следующими характеристиками: полученные соотношения полов (60:40 в 2023 г. и 58:42 в 2024 г.) близки к ожидаемому теоретическому соотношению 50:50; полового диморфизма в размерах раковины не наблюдалось, что согласуется с основными литературными

данными (Голиков, 1963; Алексеев, 2003). Средняя длина раковины *N. despecta* в 2023 и 2024 годах была весьма сходной. Тем не менее почти все промеры размеров в 2024 году демонстрировали значительно большую дисперсию по сравнению с 2023 годом, что потенциально может быть связано с различиями в объеме выборок. Сравнительный анализ выявил явные различия в длине раковины между *N. despecta* Белого моря и другими популяциями. Захаров и Любин (2012) сообщают, что у 170 экземпляров *N. despecta* из юго-западной части Баренцева моря (прибрежные воды восточного Мурмана и западного Шпицбергена) длина раковины варьировала от 18,4 до 124,7 мм. В то же время наши данные по беломорской популяции демонстрируют более узкий размерный диапазон (15,3 – 96,1 мм по всей совокупности данных), причем как максимальные, так и минимальные значения оказались ниже, чем зарегистрированные для Баренцевого моря. При этом средняя длина раковины сходна в обеих выборках: $62,5 \pm 3,1$ мм (Баренцево море) и $65,8 \pm 1,31$ мм (Белое море). Существует устоявшаяся биогеографическая тенденция: ряд беломорских моллюсков, особенно мелководные виды, отличаются меньшими размерами тела по сравнению с популяциями того же вида, обитающими за пределами Белого моря (Федяков, 1986). Белое море представляет собой мелководный полузамкнутый бассейн, соединенный с Мировым океаном через узкий пролив. Эта ограниченная связь затрудняет водообмен с открытым океаном, что приводит к гидрографическим условиям, формирующимся в основном под влиянием речного стока (Зимин, 2018). Следовательно, наблюдаемое уменьшение размера раковины, вероятно, обусловлено субоптимальными и сильно варьирующими условиями среды, включая колебания температуры и солености, выходящие за пределы физиологического оптимума вида. Таким образом, параметры роста беломорской популяции должны отличаться от роста *N. despecta* остальной части ареала и в связи с этим вызывают особый интерес.

Одним из традиционных методов определения возраста брюхоногих моллюсков является метод подсчета отметок на замедления роста, образующихся на поверхности оперкулума. Этот метод верифицирован для моллюсков р. *Buccinum* и применяется в некоторых работах по моллюскам р. *Neptunea* (Borulya, Bregman, 2002; Miranda et al., 2008), однако верификация этого метода для р. *Neptunea* не проводилась.

В ходе работы было проанализировано 25 оперкулумов моллюсков *N. despecta* выборки 2023 года и 73 оперкулума моллюсков выборки 2024 года. Читаемость

оперкулумов оказалась невысокой — в выборках обоих лет 27% образцов были классифицированы как плохо читаемые. Для оперкулумов выборки 2023 года коэффициент вариации (CV) составил 4,6% – 38,6% (в среднем $14,37 \pm 1,85$). Для выборки 2024 года CV составил 0% - 28,28% (в среднем $9,96 \pm 0,83\%$). Те оперкулумы, для которых коэффициент вариации составил более 15%, были исключены из дальнейшего анализа.

Количество отметок замедления роста на оперкулумах выборки моллюсков 2023 года изменялось от 8 до 20 (в среднем $13,41 \pm 0,50$). Для моллюсков 2024 года количество отметок составило от 8 до 25 (в среднем $9,96 \pm 0,83$).

Важным методическим результатом работы с видом *N. despecta* стала разработка подхода к определению размеров моллюска при выклеве из яйцевой капсулы. Установлено, что реальный размер эмбриональной раковины (протоконха) может быть надежно оценен расчетным путем как сумма его видимой высоты и половины высоты следующего оборота. Это упрощает дальнейшие исследования и позволяет использовать размеры протоконха в качестве нулевой точки при дальнейшем построении моделей роста моллюсков.

Что касается традиционного метода подсчета отметок замедления роста на оперкулуме, то его применимость для данного вида оказалась сопряжена с определенными трудностями. В ходе исследования обнаружен высокий процент плохо читаемых образцов (27%) и коэффициент вариации между измерениями, изменяющийся в широких пределах, что указывает на субъективность метода и необходимость строгого отбора данных для обеспечения достоверности.

Несмотря на то, что некоторые исследователи использовали отметки на оперкулумах для определения возраста различных видов рода *Neptunea* (Borulya, Bregman, 2002; Miranda et al., 2008), данный метод не был валидирован для этого рода. Для других таксонов, напротив, метод определения индивидуального возраста моллюсков по оперкулумам был успешно валидирован и внедрен (например, для *Buccinum undatum* (Santarelli, Gros, 1985)). Ричардсон и др. (2005b), работая с *N. antiqua*, также сочли анализ отметок на дорсальной поверхности оперкулума неточным и вместо этого использовали подсчет слоев роста в гистологических срезах, что требует значительных трудозатрат.

Анализ результатов определения возраста *N. despecta* по оперкулумам выявил два потенциальных ограничения. Во-первых, появление дополнительных отметок на

поверхности оперкулума (вероятно, индуцированных стрессом, нерестом или другими факторами, вызывающими прекращение роста). Во-вторых, влияние на читаемость отметок возможной эрозии поверхности оперкулов вследствие абразивного воздействия среды или физических повреждений. Ни механизмы образования этих дополнительных колец, ни закономерности их эрозии в настоящее время не понятны. Следовательно, мы не можем установить надежные поправочные коэффициенты, что делает определение возраста с помощью оперкулов *N. despecta* проблематичным.

Глава 5. Внутренние регистрирующие структуры и их применение для определения возраста

5.1 Внешнее строение, морфометрические характеристики статолитов

Статолиты расположены в парных образованиях — статоцистах, выполняющих функцию органов равновесия у брюхоногих моллюсков. Статоцисты брюхоногих моллюсков всех изучаемых видов расположены в соединительных тканях между центральным и pedalным ганглиями, соединены эластичными тяжами между собой, а также с мускулатурой ноги. В статолимфе, заполняющей статоцист, располагается единственный статолит. Статолиты изучаемых видов моллюсков р. *Vissium* (рисунок 5.1), *R. venosa*, *N. despecta* (рисунок 5.2) имеют геоидную, близкую к сферической, форму, поверхность статолита гладкая. Неровности поверхности, видимые при изучении статолита с использованием сканирующего электронного микроскопа, объясняются, по-видимому, остатками тканей, окружающих статолит.

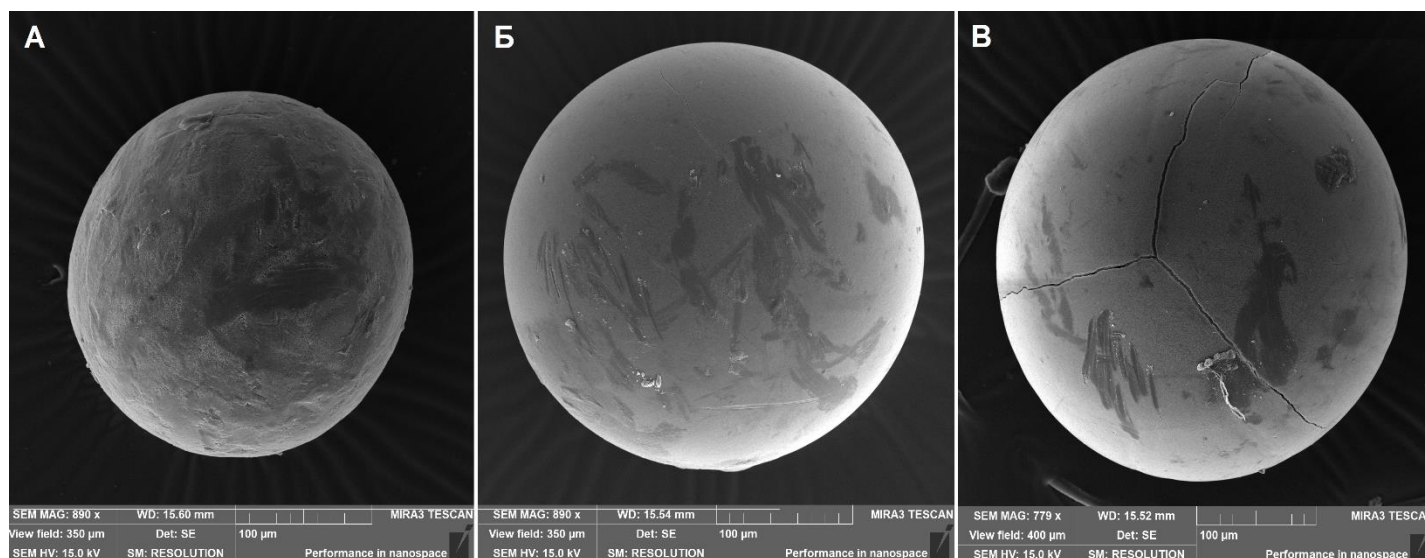


Рисунок 5.1 – Внешний вид статолитов: А – *B. osagawai*, Б – *B. ectomocuma*, В – *B. petrophigus*. Сканирующая электронная микроскопия.

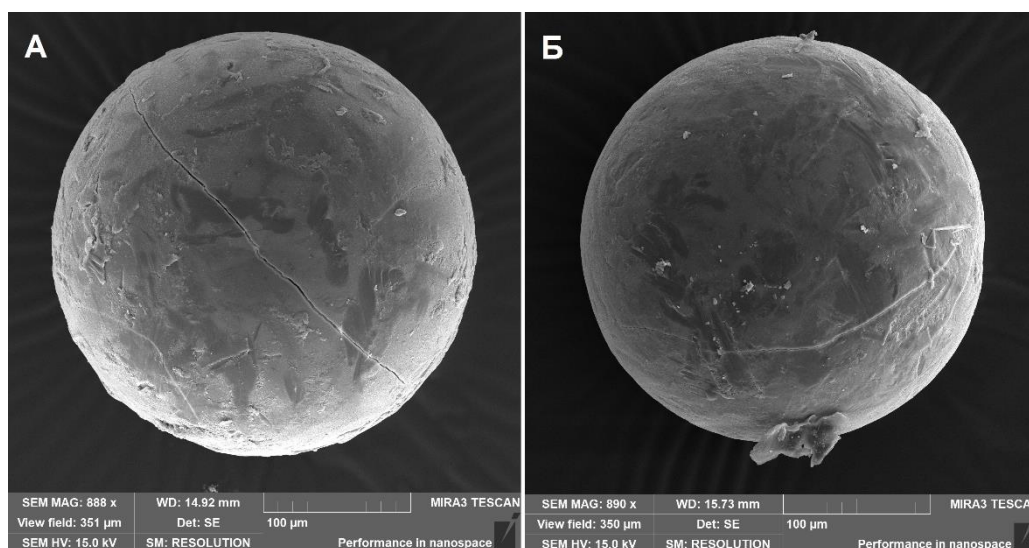


Рисунок 5.2 – Внешний вид статолитов: А – *R. venosa*, Б – *N. despecta*. Сканирующая электронная микроскопия.

В ходе работы были проанализированы статолиты от 199 дефинитивных моллюсков *B. osagawai*, 116 дефинитивных моллюсков *B. ectomocuma*, 29 дефинитивных моллюсков *B. pemphigus*, 59 дефинитивных моллюсков и 13 эмбрионов *R. venosa*, 95 дефинитивных моллюсков *N. despecta*.

Диаметр статолитов у взрослых особей варьировал: самый крупный из проанализированных статолитов принадлежал моллюску *B. pemphigus*: 395,7 мкм при высоте раковины 141,0 мм (относительный размер статолита составил 0,28%). Самый мелкий статолит дефинитивного моллюска принадлежал *N. despecta*: 139,2 мкм при высоте раковины 15,3 мм (относительный размер статолита составил 0,91%) (таблица 5.1). В целом относительные размеры статолитов дефинитивных моллюсков изменялись от 0,20% (*B. osagawai*) до 0,91% (*N. despecta*), в то время как относительные размеры эмбриональных статолитов *R. venosa* были больше примерно на порядок (от 4,0% до 5,3%, в среднем $4,87\% \pm 0,14\%$), что говорит об нелинейном характере роста статолита.

В этом исследовании впервые описана морфология статолитов таких видов брюхоногих моллюсков р. *Buccinum*, как *B. osagawai*, *B. ectomocuma*, *B. pemphigus*, а также *R. venosa* и *N. despecta* (данные частично опубликованы: Хорошутина, Лищенко, 2018, 2022; Хорошутина и др., 2023, 2024; Хорошутина, Ботнев, 2024; Хорошутина, Лищенко, 2024; Khoroshutina et al., 2024, Куркова и др, 2025; Хорошутина и др., 2025). Проведенное исследование морфологии статолитов и статоцистов у этих видов позволяет констатировать общность их положения и строения. Аналогичные данные об

анатомическом положении, форме и характере поверхности статолита известны для ряда видов брюхоногих моллюсков, обладающих единичным статолитом в статоцисте (например, *Pomatias rivularis* (Горгиладзе и др., 2013); *Buccinum morchianum*, *B. polare* (Хорошутина, Лищенко, 2018); *Polinices pulchellus* (Richardson et al., 2005a); *Neptunea antiqua* (Richardson et al., 2005b); *B. undatum* (Hollyman et al., 2018в) и др.).

Статолиты исследуемых видов относительно крупные и пригодны для обработки. Анализ размерных характеристик выявил значительную вариабельность абсолютных диаметров статолитов у дефинитивных особей (таблица 5.1).

Таблица 5.1 – Диаметры эмбриональных и дефинитивных статолитов брюхоногих моллюсков, а также их относительные диаметры (рассчитанные как отношение диаметра статолита к высоте раковины).

Вид	Диаметр статолита, мкм			Относительный диаметр статолита, %		
	Мини мум	Макси мум	Среднее \pm станд. ошибка	Мини мум	Макси мум	Среднее \pm станд. ошибка
<i>B. osagawai</i>	168,0	360,6	286,42 \pm 1,92	0,20%	0,80%	0,37 \pm 0,01%
<i>B. ectomocyta</i>	246,9	361,2	294,06 \pm 2,10	0,24%	0,73%	0,34 \pm 0,01%
<i>B. pemphigus</i>	301,6	395,7	338,5 \pm 4,58	0,25%	0,33%	0,28% \pm 0,004%
<i>R. venosa</i>	182,2	299,0	234,18 \pm 4,18	0,31%	0,60%	0,41% \pm 0,01%
<i>R. venosa</i> , эмбриональные статолиты	15,15	20,15	17,72 \pm 0,53	4,00%	5,30%	4,87% \pm 0,14%
<i>N. despecta</i>	139,2	328,6	261,26 \pm 2,55	0,28%	0,91%	0,41% \pm 0,01%

Максимальные, минимальные и средние диаметры статолитов (таблица 5.1) сопоставимы с диаметрами статолитов других брюхоногих моллюсков, например, *Buccinum morchianum*: средний диаметр статолита = 323 \pm 30 мкм, средняя высота раковины = 87,9 \pm 15,0 мм; *Ranella olearium*: средний диаметр статолита = 327 \pm 26 мкм, средняя высота раковины = 136,5 \pm 16,3 мм; *Charonia lampas*: средний диаметр статолита

= $344,0 \pm 39,9$, средняя высота раковины = $168,7 \pm 39,5$ мм (Galante-Oliveira et al., 2013; Хорошутина, 2023б).

Однако более информативным показателем является относительный диаметр статолита, выраженный в процентах от высоты раковины. У дефинитивных моллюсков средние значения этого показателя варьировали в относительно узком диапазоне от 0,28% до 0,41%, что свидетельствует о стабильности данного морфометрического соотношения у половозрелых особей разных видов брюхоногих моллюсков, относящихся к одному размерному классу.

Наиболее значимое наблюдение касается онтогенетических изменений. Относительный размер эмбриональных статолитов у *R. venosa* оказался на порядок выше (в среднем 4,87%), чем у взрослых особей не только этого, но и всех прочих изученных видов. Этот факт подтверждает нелинейный характер роста статолита в течение жизни моллюска, отмеченный в исследованиях других авторов, например, для *B. undatum* (Hollyman et al., 2018в). На ранних стадиях онтогенеза формирование статолита происходит опережающими темпами по отношению к общему росту тела, тогда как у взрослых особей скорость роста статолита и, как следствие, его относительный размер снижаются.

5.2 Микроструктура статолитов изучаемых видов

Статолиты изучаемых видов брюхоногих моллюсков имеют слоистую микроструктуру, которая представлена располагающимся в центре ядром и окружающими его концентрическими приростами. Для более подробного изучения микроструктуры статолитов были получены изображения сколов и фрагментов в сканирующем электронном микроскопе (*B. osagawai* – рисунок 5.3, *B. ectomocuma*, *B. petrophigus* – рисунок 5.4, *R. venosa* – рисунок 5.5, *N. despecta* – рисунок 5.6). Все изученные статолиты обладают схожей микроструктурой. На сломах статолитов заметны радиально расходящиеся от центра кристаллические структуры, которые образуются в результате перекристаллизации статолита в процессе роста.

На сколах статолитов моллюсков р. *Vissinum*, а также *R. venosa*, сделанных вблизи центральной плоскости, заметна структура в форме «песочных часов», образованная кристаллическими структурами, которые расходятся от вытянутого ядра, расположенного в центре статолита (рисунок 5.3 А,Г; 5.4 А; 5.5 А,В – выделено жёлтыми

линиями). Строгая радиальная симметрия при этом нарушается. Однако такая особенность микроструктуры не выделяется на статолитах *N. despecta* (рисунок 5.6 А, Б).

На отколовшихся участках статолитов моллюсков заметно, что помимо радиальных структур кристаллы карбоната кальция образуют также пластины, заходящие друг на друга (рисунки 5.4 Б; 5.5 Б; 5.6 А, В). Однако при большом увеличении (рисунки 5.3 В, Е) заметно, что в составе статолита кристаллы карбоната кальция образуют довольно рыхлую агломерацию без четкой структуры. Ещё более рыхлой выглядит структура, окружающая ядро, что, по-видимому, и привело к его выпадению при раскалывании у *N. despecta* (рисунок 5.6 Г).

У всех изученных видов брюхоногих моллюсков на ровных сколах статолитов наблюдаются концентрические периодические отметки, образующиеся в процессе замедления роста моллюска (рисунки 5.3 В, Е; 5.4 Г; 5.5 Г; 5.6 В). Откалывающиеся слои нарастания, образующие эти отметки, видны на сколе статолита *R. venosa* (рисунок 5.5 Б).

Для более подробного изучения периодических отметок и дальнейшего определения возраста изготавливались шлифы всех исследуемых дефинитивных статолитов. На полированных шлифах выделяется тёмная центральная зона — ядро статолита, обычно ограниченное первой отметкой — отметкой выклева/оседания (в зависимости от типа развития моллюска: прямого или с планктонной личинкой) (рисунок 5.7, 5.8).

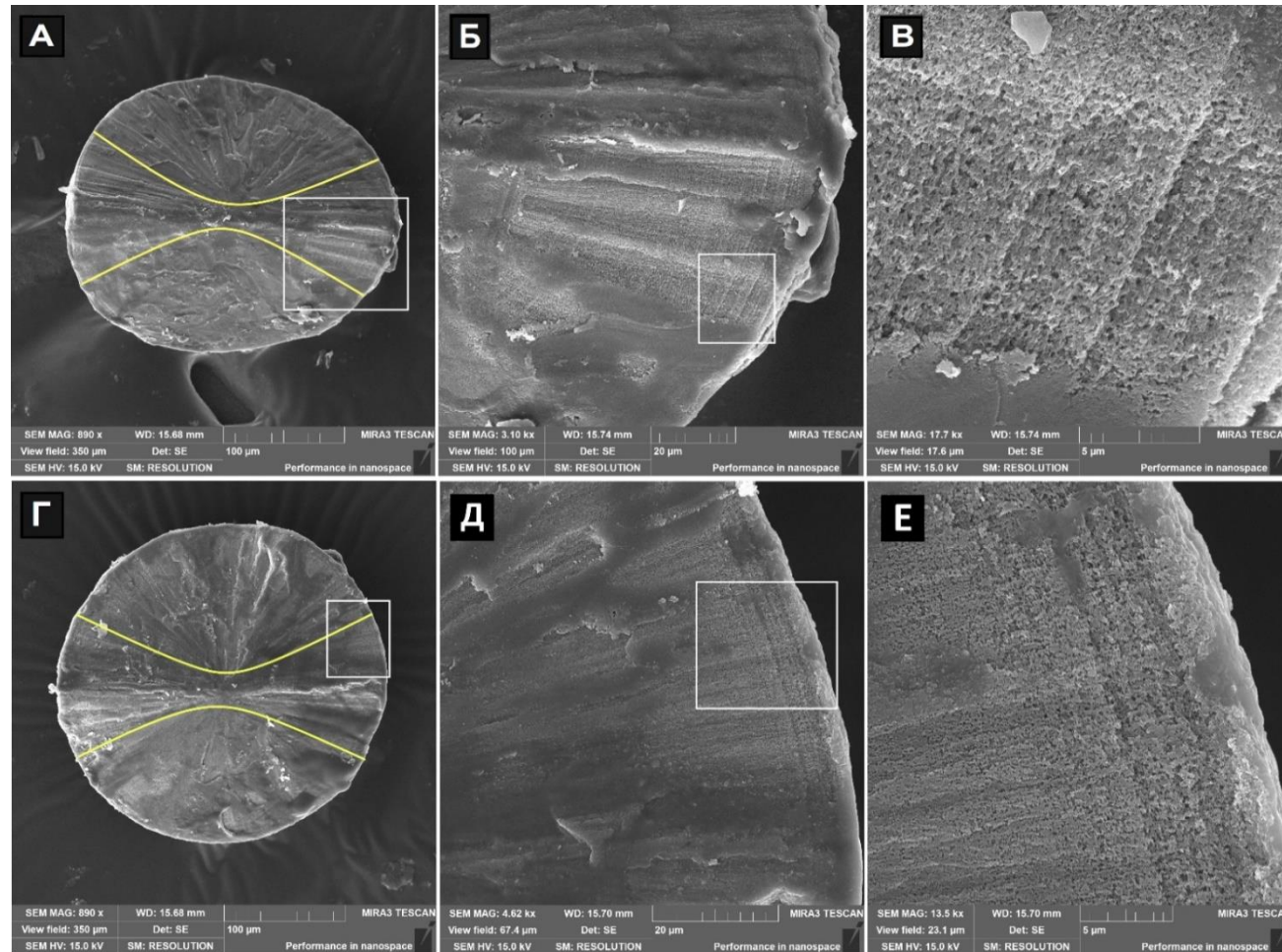


Рисунок 5.3 – Микроструктура статолитов *B. osagawai*. А, Г – Статолит, расколотый вблизи центральной плоскости. Желтые линии подчеркивают микроструктуру в форме «песочных часов». Белым прямоугольником выделен увеличенный фрагмент. Б – увеличенный фрагмент рисунка А, видны концентрические периодические приросты, белым прямоугольником выделен увеличенный фрагмент. В – увеличенный фрагмент рисунка Б, видны периодические приросты и кристаллическая структура статолита. Д – увеличенный фрагмент рисунка Г, видны концентрические периодические приросты, белым прямоугольником выделен увеличенный фрагмент. Е – увеличенный фрагмент рисунка Д, видны периодические приросты и кристаллическая структура статолита. Сканирующая электронная микроскопия.

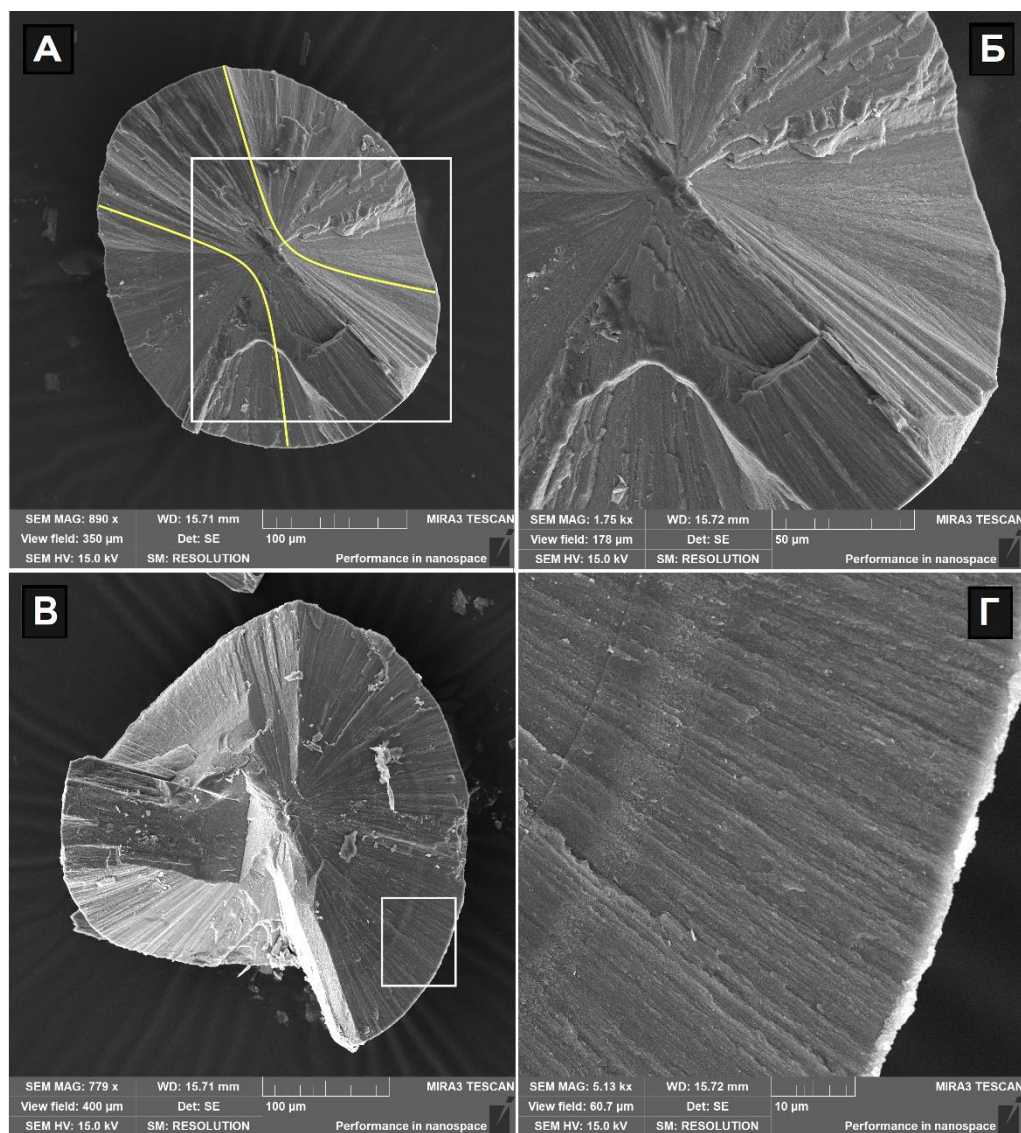


Рисунок 5.4 – Микроструктура статолитов видов р. *Buccinum*. **А** – статолит *B. ectomocuma*, расколотый вблизи центральной плоскости, белым прямоугольником выделен увеличенный фрагмент. Желтые линии подчеркивают микроструктуру в форме «песочных часов». **Б** – увеличенный фрагмент рисунка **А**, видна кристаллическая структура. **В** – статолит *B. remphigus*, расколотый вблизи центральной плоскости, белым прямоугольником выделен увеличенный фрагмент, **Г** – увеличенный фрагмент рисунка **В**, видны отметки на поверхности скола. Сканирующая электронная микроскопия.

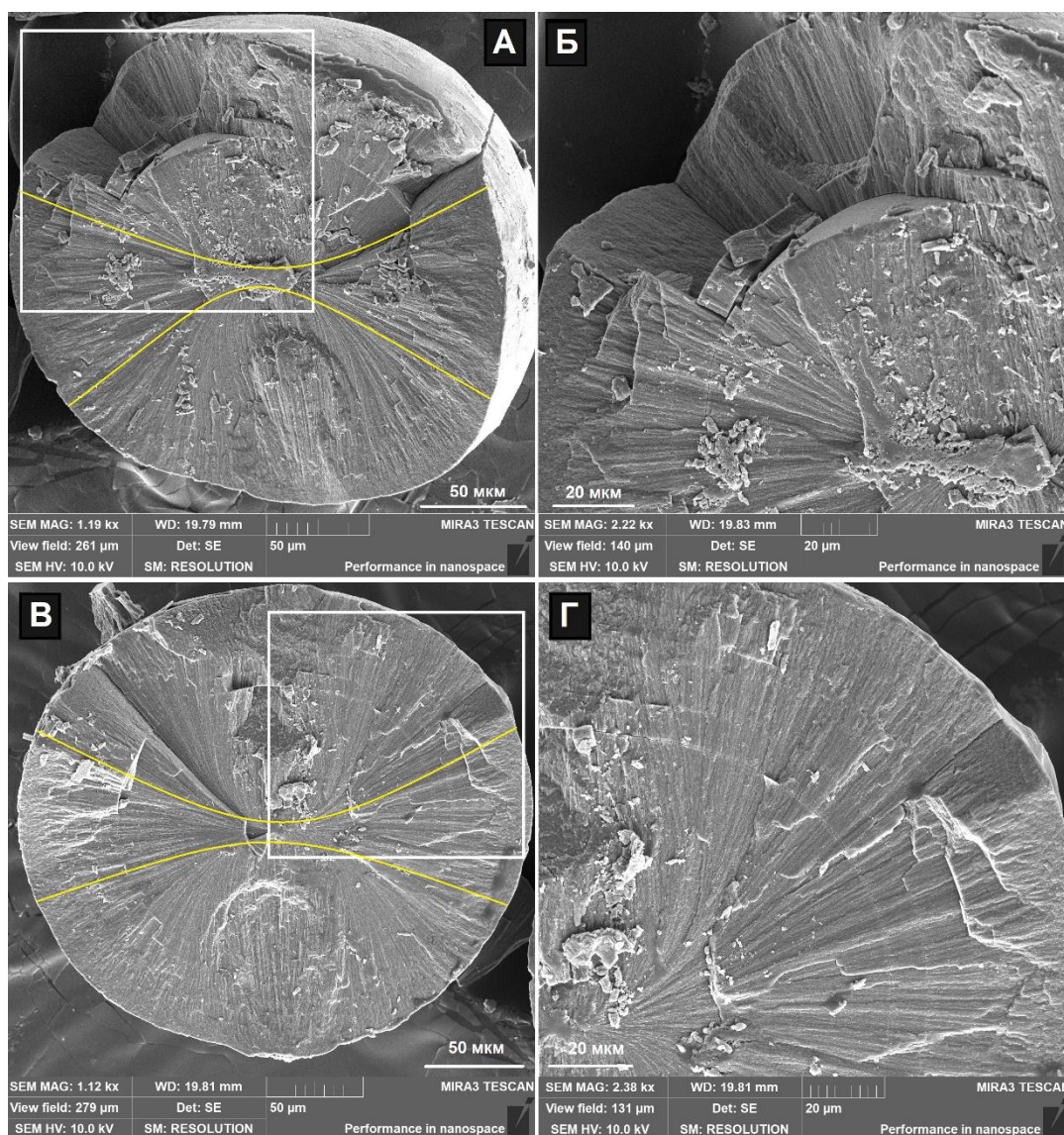


Рисунок 5.5 – Микроструктура статолита *R. venosa*. **А, В** – статолиты, расколотые вблизи центральной плоскости, белым прямоугольником выделены увеличенные фрагменты. **Б** – увеличенный фрагмент рисунка **А**, видны откалывающиеся слои нарастания. **Г** – увеличенный фрагмент рисунка **В**, видны отметки на поверхности скола. Желтые линии подчеркивают микроструктуру в форме «песочных часов». Сканирующая электронная микроскопия.

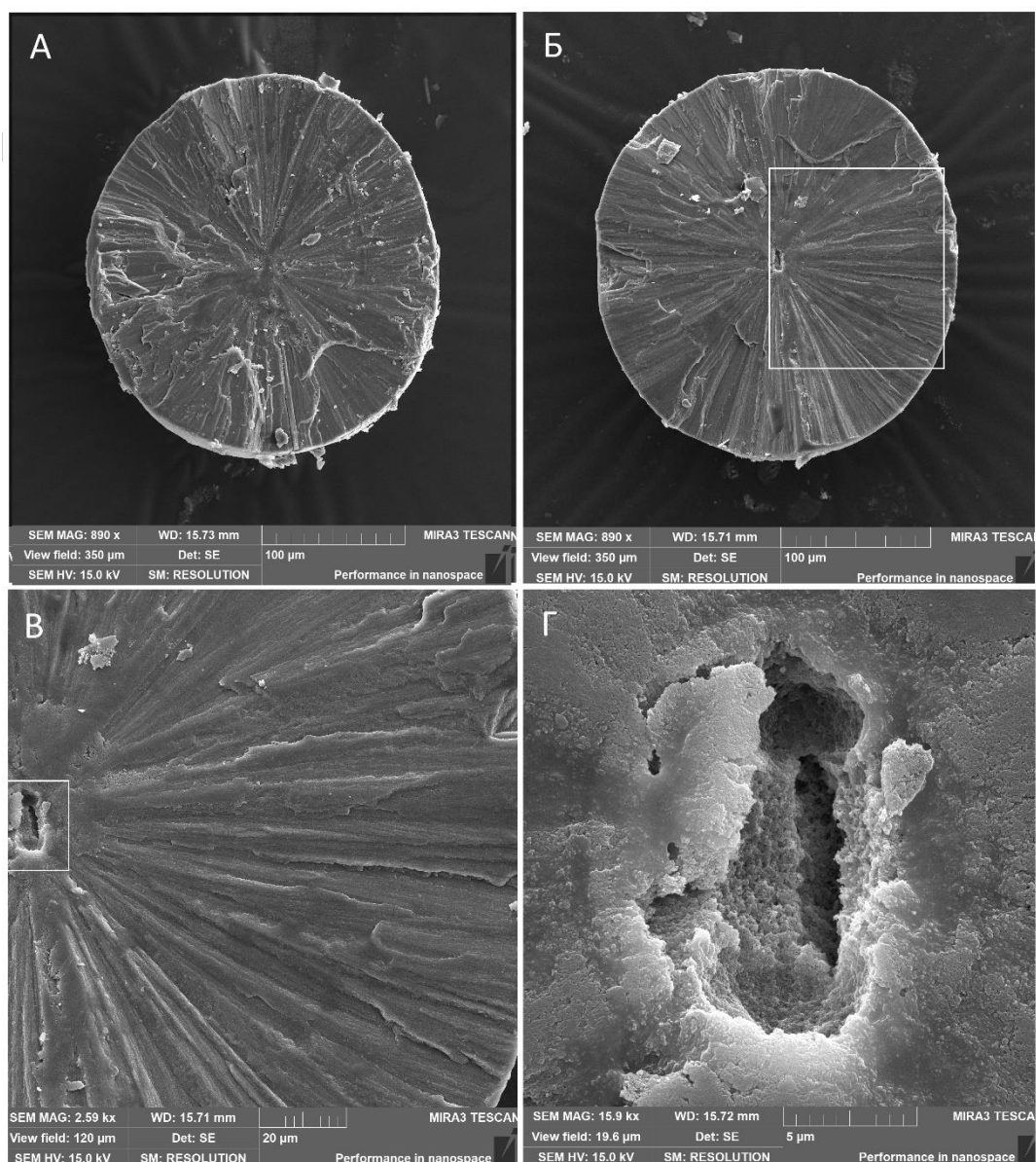


Рисунок 5.6 – Микроструктура статолита *N. despecta*. **А, Б** – Статолит, расколотый вблизи центральной плоскости, белым прямоугольником выделен увеличенный фрагмент. **В** – увеличенный фрагмент рисунка **Б**, видна радиальная кристаллическая структура и концентрические периодические приросты, белым прямоугольником выделен увеличенный фрагмент. **Г** – увеличенный фрагмент рисунка **В**, центральное углубление образовано отколовшимся ядром. Сканирующая электронная микроскопия.

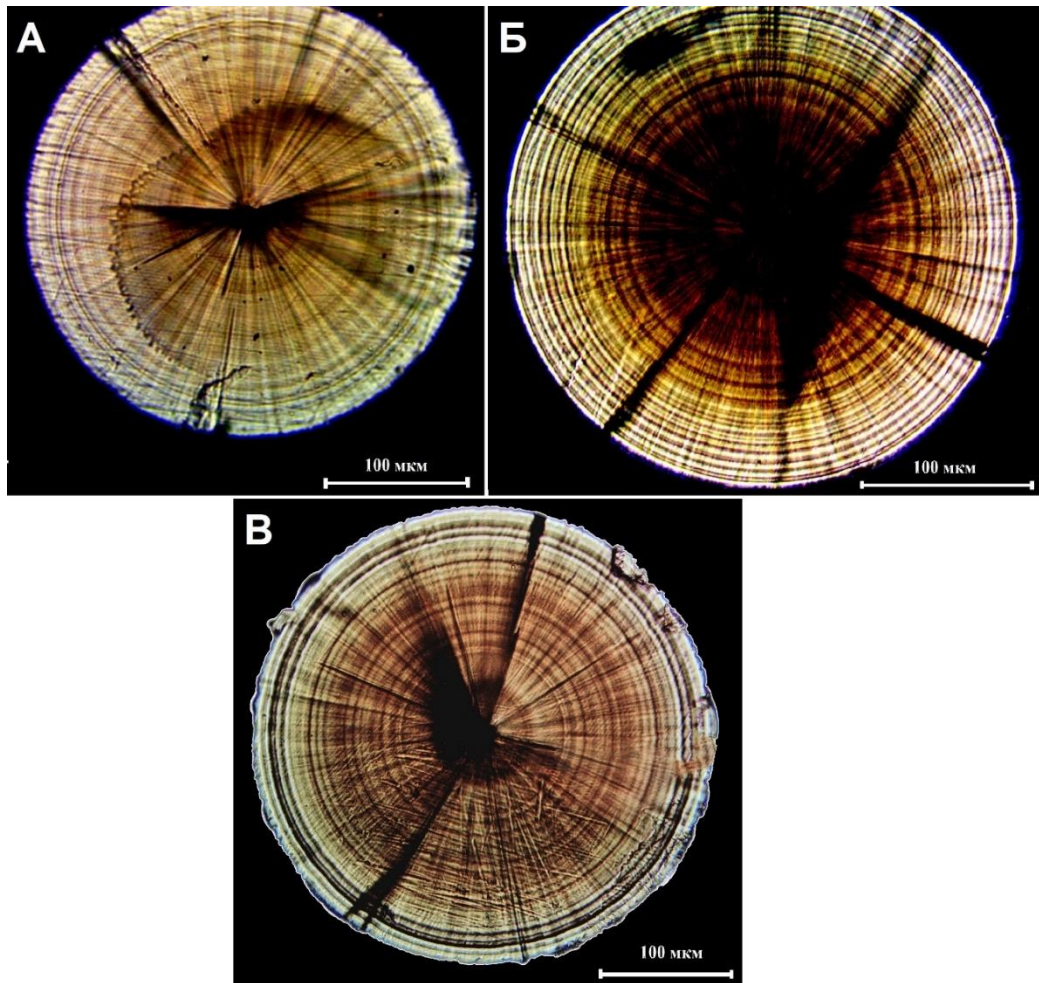


Рисунок 5.7 – Шлифы дефинитивных статолитов моллюсков р. *Buccinum*.
А. *B. osagawai*. **Б.** *B. ectomocyna*. **В.** *B. penphigus*. Световая микроскопия.

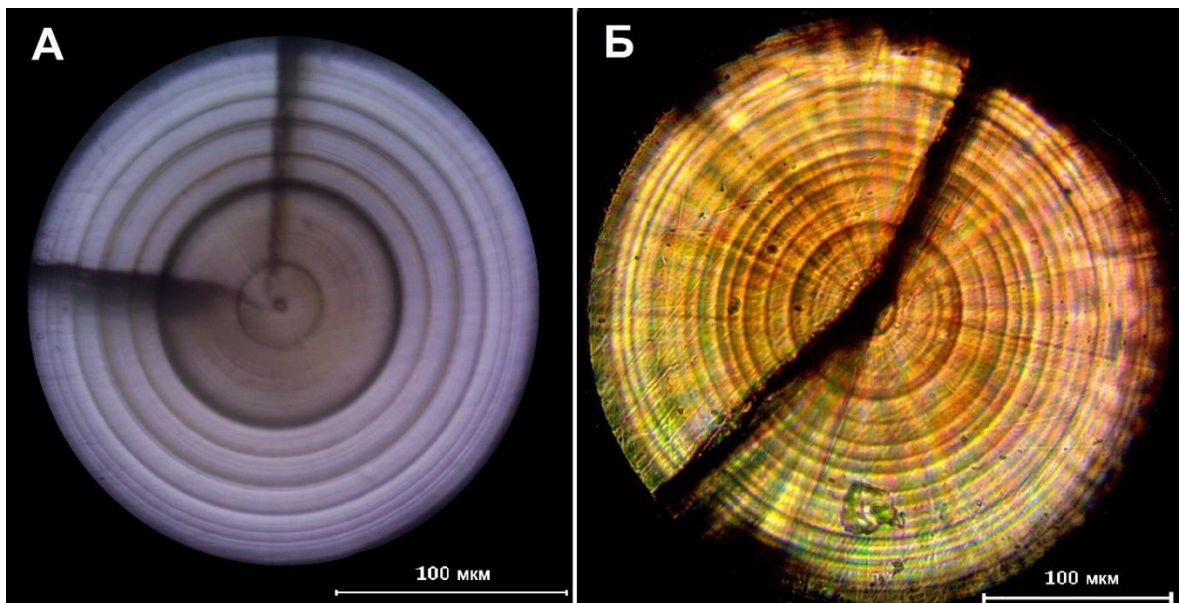


Рисунок 5.8 – Шлифы дефинитивных статолитов моллюсков. **А.** *R. venosa*. **Б.** *N. despecta*.
 Световая микроскопия.

Ядро окружают сферические слои нарастания, которые на шлифе имеют вид концентрических линий. Эти линии состоят из чередующихся широких светлых (прозрачных) и узких тёмных (непрозрачных) зон. Тёмные/светлые зоны соответствуют фазам замедленного/интенсивного роста соответственно, при этом каждая пара светлой и тёмной зон представляет полный цикл роста (один прирост). Ширина концентрических приростов постепенно уменьшается от ядра к периферии, что отражает онтогенетические изменения скорости роста. Также на полированных шлифах заметна радиальная исчерченность, образовавшаяся в процессе кристаллизации, которая соответствует видимым в сканирующий электронный микроскоп радиальным кристаллическим структурам.

На шлифах статолитов иногда отмечались также менее выраженные отметки, не являющиеся периодическими – стрессовые отметки. Возникновение этих отметок вызвано замедлением роста, связанным с неким стрессовым событием в жизни животного, которое может быть как абиотического характера (резкое изменение характеристик среды – температуры, солености и др.), так и биотического (нападение хищника, влияние человеческой деятельности). Так, например, у *N. despecta*, в отличие от других проанализированных видов моллюсков, часто наблюдались отчетливые стрессовые отметки, окружающие ядро статолита – на 46 проанализированных образцах (рисунок 5.9А).

Некоторые статолиты, исследованные в ходе работы, имели различные aberrации строения. Чаще всего аномальные статолиты встречались у *N. despecta* (11 статолитов из 96 проанализированных, или 11,5%), но отмечались и у других видов. В основном такие аномалии структуры представляли собой деформацию статолита, что на шлифе выглядело как искажение линий роста, затрагивающее приросты нескольких лет (рисунок 5.9Б). Эти отклонения от нормальной сферической формы предположительно могут быть связаны с паразитарными инвазиями, значительными травмами моллюска или с другими нарушениями развития.

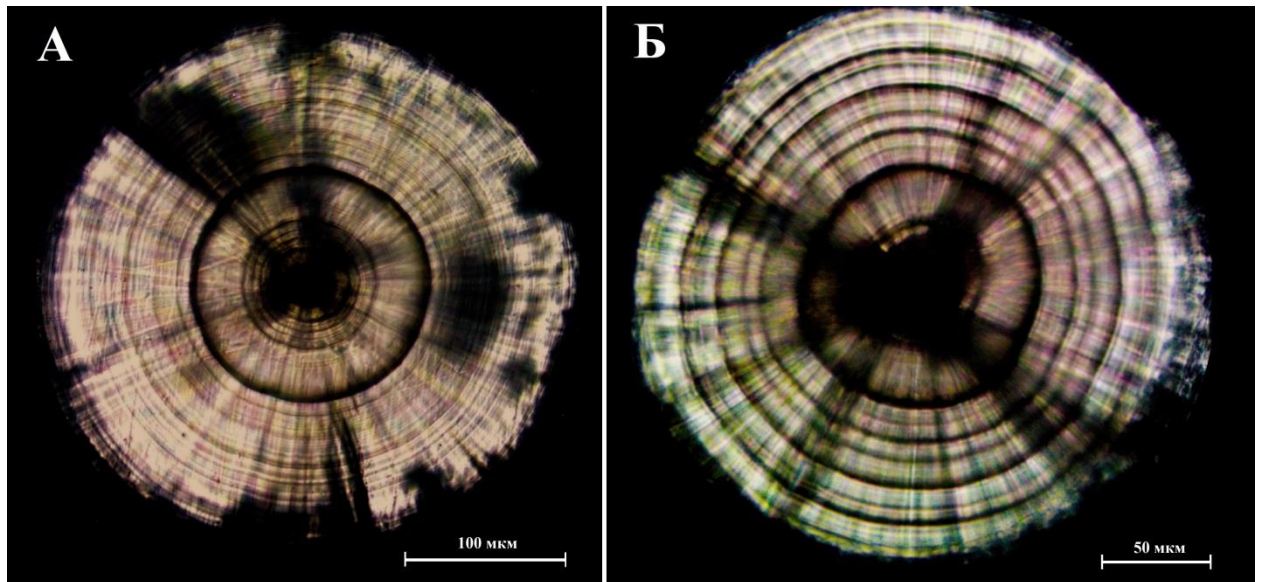


Рисунок 5.9 – Статолиты *N. despecta* с особенностями микроструктуры. **А.** Статолит со стрессовыми отметками, окружающими ядро. **Б.** Аберрантный статолит с искаженными приростами. Световая микроскопия.

Ещё один пример аномалии, отмеченный у одного из экземпляров *B. ectomocuta* выборки 2022 года, выраженная асимметрия левого и правого статолита (рисунок 5.10).

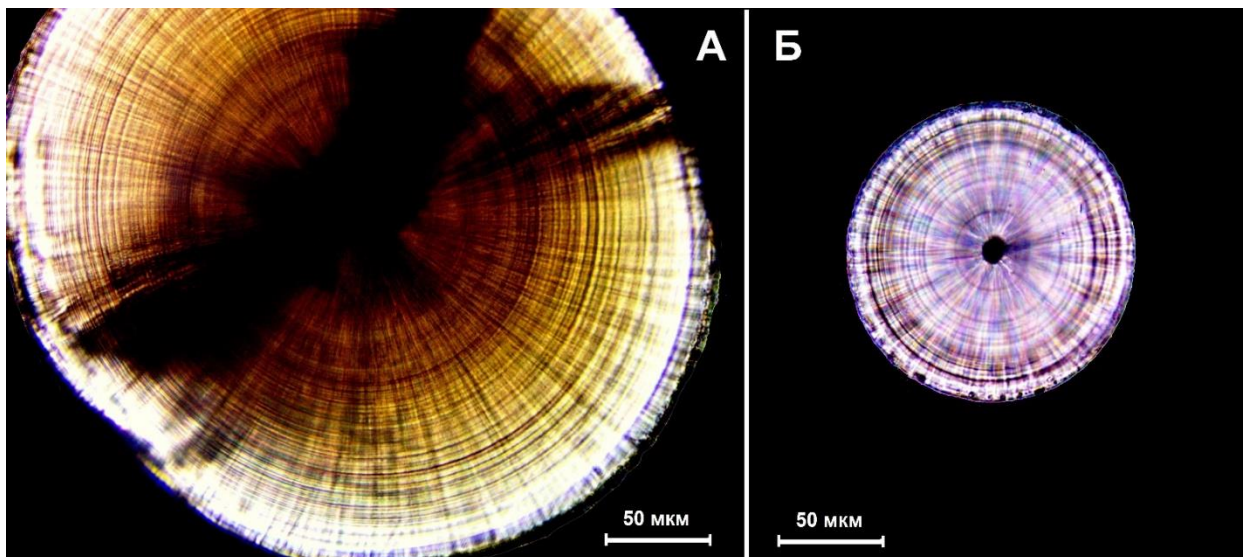


Рисунок 5.10 – Статолиты с выраженной асимметрией, обнаруженные у моллюска *B. ectomocuta*. **А.** Правый статолит. **Б.** Левый статолит. Световая микроскопия.

Как правило, размеры левого и правого статолитов, а также количество отметок и их диаметры достоверно не различаются (см. п. 5.2.1 – 5.2.3). Размеры статолитов обнаруженного нами экземпляра *B. ectomocuta* различались более, чем в 2 раза: диаметр

правого статолита составил 361,2 мкм, левого – 152,7 мкм; количество периодических отметок также различалось: 18 отметок на правом статолите и 9 отметок на левом.

Зафиксированные аномалии строения статолитов представляют собой несомненный интерес. Уникальным случаем является выраженная асимметрия левого и правого статолитов у особи *B. ectomocuma*. Этот факт свидетельствует о возможности серьезных нарушений в функции одного изстатоцистов, не затрагивающих противоположный орган, и подчеркивает необходимость осторожности при интерпретации данных только по одному статолиту из пары.

Свидетельства асимметрии инерциальной массы в литературе немногочисленны: о некоторой разнице в размерах правого и левого статолита *P. rivularis* сообщается в работе Горгиладзе с соавторами (2013), также среди беспозвоночных зафиксирована асимметрия у гребневиков (Винников и др., 1971) и кальмаров (Zimina, 2024). Неизвестно, приводит ли такая асимметрия к функциональным нарушениям у беспозвоночных; очевидно, что если такие нарушения и есть, они незначительно снижают приспособленность животных, так как асимметрия отмечена у взрослых успешно развивающихся особей. В то же время, асимметрия отолитов у рыб связана с проявлениями болезней движения (Hilbig et al., 2003).

Проведенное исследование микроструктуры статолитов выявило общие принципы их организации у изученных видов брюхоногих моллюсков, а также ряд аномальных особенностей. Микроструктура всех статолитов характеризуется слоистостью, образованной центральным ядром и периодическими приростами, что принципиально сходно со строением других твердых регистрирующих структур позвоночных и беспозвоночных (Мина, Клевезаль, 1970; Клевезаль, 1988; Klevezal, 2017), таких как отолиты рыб (Stevenson, Campana, 1992; Campana, 2001 и др.; Кузнецова и др., 2004), раковины брюхоногих и двустворчатых моллюсков (Peharda et al., 2002, 2006; Schöne et al., 2011; Liu et al., 2017 и др.), статолиты, гладиусы, стилеты и клювы головоногих (Bizikov, Arkhipkin, 1997; Arkhipkin et al., 2012; Arkhipkin, Shcherbich, 2012; Perales-Raya et al., 2014, 2020; Arkhipkin et al., 2018 и др.), а также других структур (см. п. 1.2.3). На сколах, изученных с помощью сканирующей электронной микроскопии, видно, что рост статолита осуществляется за счет формирования радиально расходящихся от центра кристаллических структур карбоната кальция, что является следствием процесса

перекристаллизации в ходе онтогенеза. Такая микроструктура также соответствует наблюдающейся у других видов брюхоногих моллюсков (Galante-Oliveira et al., 2014; Hollyman et al., 2017). На более детальном уровне кристаллы карбоната кальция формируют пластинчатую, чешуйчатую структуру, однако при большом увеличении видно, что они образуют довольно рыхлую агломерацию, особенно в области вокруг ядра, что, вероятно, объясняет его легкое выпадение при подготовке образцов. Схожее выпадение отмечено при механическом разламывании статолитов *P. rivularis* (Горгиладзе и др., 2013).

Важной микроструктурной особенностью, наблюдаемой у представителей рода *Buccinum* и у *R. venosa*, является форма «песочных часов», образованная кристаллами, расходящимися от вытянутого ядра. Такая же микроструктура обнаружена у других видов брюхоногих моллюсков: *B. undatum* (Hollyman et al., 2017) и *Nassarius reticulatus* (Galante-Oliveira et al., 2014). Такой рисунок предполагает изменение ориентации кристаллических структур в процессе роста статолита от ядра к внешнему краю. Процесс кристаллизации статолитов брюхоногих моллюсков не исследован детально, однако структуры, образующие рисунок «песочных часов», могут возникать в результате таких сложных процессов, как сферолитический рост, когда каждый зародышевый кристалл образует поликристаллическую частицу (Gránásy et al., 2005; Beck, Andreassen, 2010; Galante-Oliveira et al., 2014). В то же время, отсутствие четко выраженной структуры «песочных часов» у *N. despecta* указывает на возможные видоспецифичные различия в процессе биоминерализации.

Основными элементами микроструктуры, имеющими важное значение с точки зрения определения индивидуального возраста, являются концентрические периодические отметки, наблюдаемые как на сколах, так и на полированных шлифах. На шлифах статолитов эти отметки представлены чередованием широких светлых (зоны интенсивного роста) и узких темных (зоны замедленного роста) зон, каждая пара которых соответствует одному годовому циклу. Такая микроструктура статолитов в целом аналогична микроструктуре других видов брюхоногих моллюсков, описанной в литературе (Barroso 2005a, 2005b; Richardson et al., 2005a, 2005b; Galante-Oliveira et al., 2013; Fisher, Rudders, 2017; Hollyman et al., 2018a, б и др.). Постепенное сужение ширины приростов от ядра к периферии отражает общее онтогенетическое замедление роста моллюска.

Помимо периодических отметок, на шлифах идентифицированы стрессовые отметки, связанные с воздействием неблагоприятных факторов. Примечательно, что для *N. despecta* было характерно наличие как статолитов с многочисленными стрессовыми отметками, окружающими ядро, так и аберрантных статолитов (рис. 5.9). Стрессовые воздействия обычно связаны с факторами окружающей среды (например, штормами, резкими колебаниями температуры или солености, приливными колебаниями), биологическими факторами (например, нерестом, травмами) или антропогенными воздействиями (например, рыболовством). Эти факторы могут вызывать временное замедление роста организма, которое приводит к отложению непериодических приростов в регистрирующих структурах, включая статолиты (Richardson, 2001; Richardson et al., 2005b). Моллюски, обитающие в эстуарных системах с нестабильной окружающей средой, демонстрируют более высокую частоту стрессовых отметок в своих статолитах по сравнению с популяциями морских моллюсков (Galante-Oliveira et al., 2013).

Схожим образом, стрессовые отметки могли образовываться на статолитах моллюсков *N. despecta*. Места отбора проб были расположены в пределах эстуарной системы Ругозерская губа – пролив Большая Салма, характеризующейся экологической нестабильностью (Maksimova, 2003; Stolyarov, 2013; Зимин, 2018). Обилие стрессовых отметок, окружающих ядро, указывает на то, что моллюски испытывали многочисленные неблагоприятные воздействия окружающей среды на ранних стадиях постларвального онтогенеза. Эти эффекты, вероятно, были вызваны колебаниями температуры и солености в августе и сентябре, связанными с колебаниями речного стока (Maksimova, 2003; Максимова, Чугайнова, 2014).

5.2.1 Особенности микроструктуры статолитов моллюсков р. *Vissinum*

Для описания взаимосвязи диаметров отметок и их порядковым номером были протестированы несколько функций, показывающих наиболее высокое качество аппроксимации данных: квадратичная, степенная и функция фон Берталанфи, которые сравнивались с линейной функцией по значениям информационного критерия Акаике (AIC) и коэффициента детерминации (R^2) (таблица 5.2).

Таблица 5.2 – Результаты тестирования функций, использованных для моделирования взаимосвязи между диаметрами отметок и их порядковыми номерами. Красным цветом выделены значения AIC и R^2 , характеризующие наиболее высокое качество моделей.

Вид, характеристики выборки		Линейная функция		Квадратичная функция		Степенная функция		Функция фон Берталанфи	
		AIC	R ²	AIC	R ²	AIC	R ²	AIC	R ²
B. osagawai, 2021 г		171760	0,886	126330	0,916	134150	0,911	128130	0,915
B. osagawai, 2023 г		378670	0,932	164570	0,970	154460	0,972	148650	0,973
B. osagawai, 2024 г	♀	196230	0,938	88019	0,972	65659	0,979	73598	0,977
	♂	77082	0,943	36625	0,973	31552	0,977	33091	0,976
B. ectomocyma, 2023 г.		339760	0,935	152210	0,972	136570	0,975	137010	0,974
B. pemphigus, 2021 г.		178060	0,923	76159	0,967	78667	0,966	69925	0,970
R. venosa, 2021 г		165880	0,928	55688	0,976	43630	0,981	46253	0,98
N. despecta, 2023 г		320280	0,816	17230	0,901	164690	0,905	156730	0,910
N. despecta, 2024 г		546990	0,843	328620	0,906	324470	0,907	313400	0,910

Наилучшие результаты для разных выборок показали степенная функция (*B. osagawai*, 2024 г., *B. ectomocyna*, 2023 г., *R. venosa*, 2021 г.), функция фон Берталанфи (*B. osagawai*, 2023 г., *B. pemphigus*, 2021 г., *N. despecta*, 2023, 2024 г.), а также квадратичная функция (*B. osagawai*, 2021 г.). Принимая во внимание тот факт, что значения AIC и R^2 для этих функций близки, а рост статолитов как внутренних регистрирующих структур довольно консервативен, можно сделать предположение, что процесс роста статолита в онтогенезе исследуемых видов можно описать одним типом функций. Вследствие этого принято решение использовать только степенную функцию для описания взаимосвязи диаметров отметок и их порядковым номером.

***B. osagawai*.** Измерены и проанализированы диаметры приростов у всех исследованных статолитов 2021, 2023 и 2024 годов. (Приложение 5). Не было отмечено статистически достоверной разницы между диаметрами статолитов в выборках разных лет (тест Краскела-Уолиса, $H = 1,02$, $p = 0,60$).

Проанализированы различия между самцами и самками в диаметрах статолитов и отдельных отметок, при этом для выборок 2021, 2023 и 2024 годов анализ показал отличающиеся результаты. Не было найдено статистически значимых различий между полами для выборок 2021 и 2023 года, что позволило использовать смешанную выборку самцов и самок *B. osagawai* для анализа взаимосвязи диаметров приростов и их порядковых номеров (Хорошутин и др., 2025). При этом для выборки 2024 года

обнаружены различия между самками и самцами как в диаметрах статолитов, так и в диаметрах 3 – 9 отметок (Приложение 6). С учетом обнаруженного полового диморфизма *B. osagawai* в выборке 2024 года взаимосвязь диаметра отметок и их порядкового номера для самок и самцов анализировалась по отдельности.

Для выборки 2021 года *B. osagawai* такая взаимосвязь описывается такой степенной функцией (рисунок 5.11А):

$$D_{\text{inc}} = 66,94 \times N_{\text{inc}}^{0,54} + 15,41, \quad (5.1)$$

где D_{inc} - диаметр периодического прироста;

N_{inc} – порядковый номер отметки.

Взаимосвязь диаметра отметок и их порядкового номера для смешанной выборки самцов и самок выборки 2023 года описывается функцией (рисунок 5.11Б):

$$D_{\text{inc}} = 47,25 \times N_{\text{inc}}^{0,62} + 55,64. \quad (5.2)$$

В выборке 2024 года самки и самцы анализировались отдельно ввиду установленного полового диморфизма по диаметрам отметок. Для самок взаимосвязь описывалась следующей степенной функцией (рисунок 5.12А):

$$D_{\text{inc}} = 46,27 \times N_{\text{inc}}^{0,62} + 64,58. \quad (5.3)$$

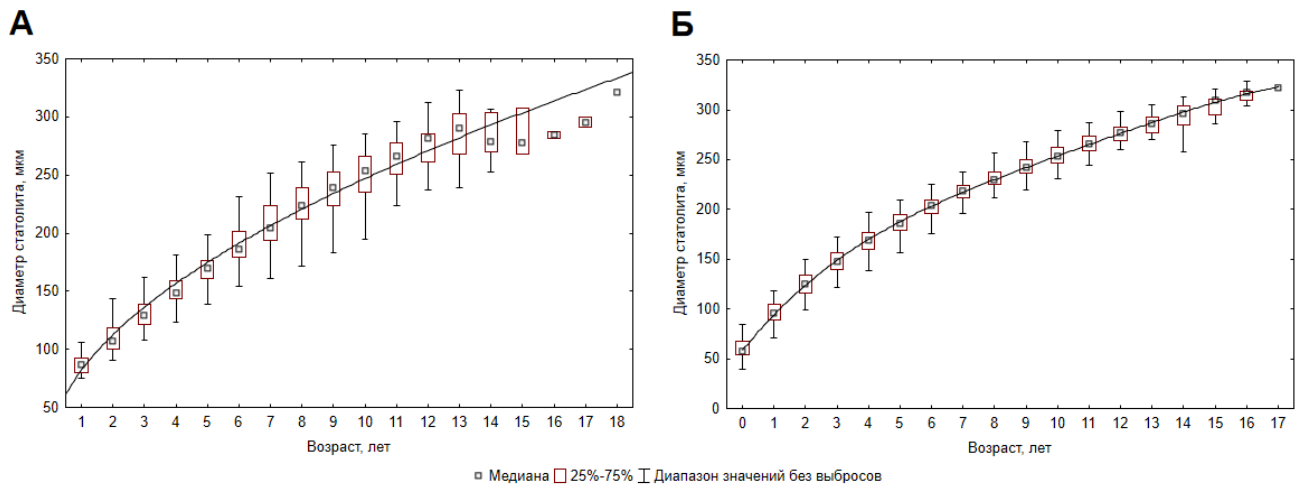


Рисунок 5.11 – Диаметры периодических приростов на статолитах *B. osagawai*. Линия тренда показывает взаимосвязь между порядковым номером прироста и его диаметром. **А** – выборка 2021 года (Хорошутина и др., 2025; рис. 4, с изменениями). **Б** – выборка 2023 года

Взаимосвязь диаметра отметок и их порядкового номера для самцов *B. osagawai* в выборке 2024 года описывалась схожей степенной функцией (рисунок 5.12Б):

$$D_{\text{inc}} = 46,46 \times N_{\text{inc}}^{0,65} + 64,57. \quad (5.4)$$

Для выявления возможной асимметрии проведено также сравнение диаметров левых и правых статолитов выборки 2024 года, а также сравнение их периодических приростов. Тест Манна-Уитни не показал достоверных различий между диаметрами левых и правых статолитов (тест Манна-Уитни, $U = 105,0$; $Z = 0,29$; $p = 0,77$), а также между диаметрами отметок (Приложение 6). Дополнительно был проведен тест Спирмана для того, чтобы оценить корреляцию между диаметрами отметок правых и левых статолитов. Тест показал крайне высокий положительный коэффициент корреляции ($R_s = 0.994$), то есть диаметры правого и левого статолитов одного животного тесно связаны друг с другом. Проанализированы диаметры 1-13 отметок, количество последующих отметок становится недостаточным для анализа.

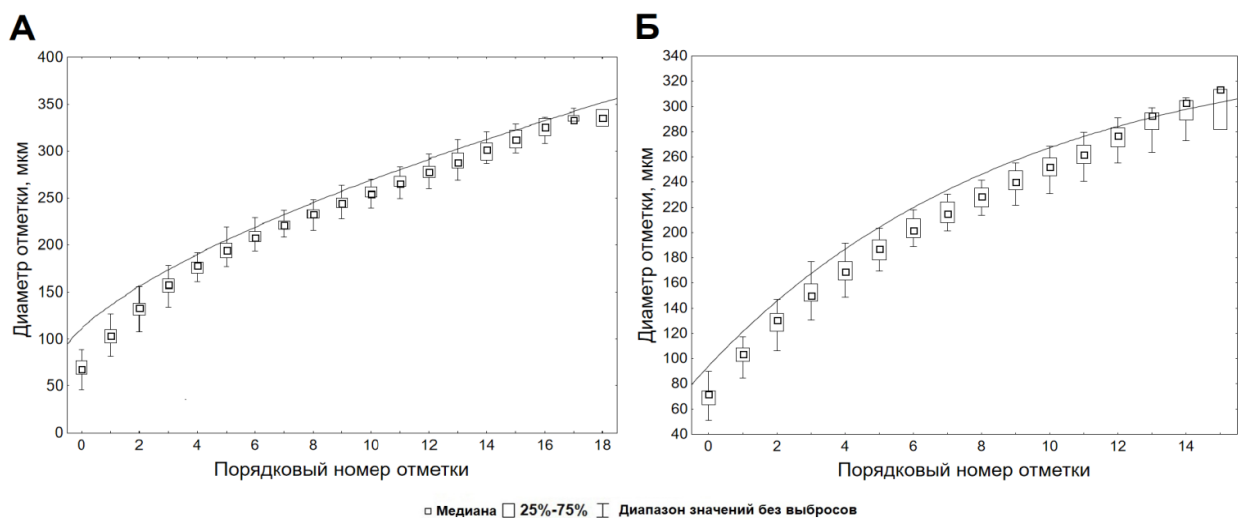


Рисунок 5.12 – Диаметры периодических приростов на статолитах *B. osagawai* выборки 2024 года. Линия тренда показывает взаимосвязь между порядковым номером прироста и его диаметром. **А** Самки. **Б** Самцы.

Ширина периодических приростов заметно снижается по направлению от ядра статолита к его краю статолита, что происходит в основном за счет сужения светлых зон активного роста статолита. Так, если ширина светлой зоны первого периодического прироста в среднем составляет 14,25 мкм, то средняя ширина светлой зоны 10 прироста

не превышает 3,57 мкм. Вариабельность ширины темных зон ниже: средняя ширина темной зоны первого прироста составляет 2,59 мкм, 10 прироста – 1,70 мкм. Результаты измерения светлых и темных зон приростов статолитов *B. osagawai* представлены в таблице 5.3 (до 10 отметки).

Таблица 5.3 – Краткие результаты измерения светлых и темных зон приростов статолитов *B. osagawai*.

	Светлые зоны приростов, мкм			Темные зоны приростов, мкм		
	Минимум	Максимум	Среднее ± станд. ошибка	Минимум	Максимум	Среднее ± станд. ошибка
1 отметка	10,0	23,6	14,24 ± 0,68	1,3	4,3	2,59 ± 0,14
2 отметка	7,0	26,7	12,45 ± 0,77	1,1	4,3	2,57 ± 1,14
3 отметка	3,8	21,8	10,35 ± 0,71	1,3	3,6	2,53 ± 0,19
4 отметка	1,9	15,2	8,08 ± 0,56	1,4	4,9	2,47 ± 0,34
5 отметка	4,1	10,8	7,11 ± 0,35	1,2	3,8	2,26 ± 0,11
6 отметка	2,3	11,2	6,14 ± 0,39	1,0	4,1	2,20 ± 0,15
7 отметка	2,3	9,1	5,16 ± 0,35	1,2	3,6	2,01 ± 0,11
8 отметка	2,0	7,5	4,37 ± 0,25	0,8	3,0	1,81 ± 0,10
9 отметка	2,1	6,1	3,65 ± 0,26	1,0	3,5	1,83 ± 0,11
10 отметка	1,5	6,5	3,57 ± 0,16	0,9	2,9	1,7 ± 0,10

***B. ectomocyna*.** Подсчитано количество приростов, измерены и проанализированы диаметры приростов всех исследованных статолитов 2022 и 2023 годов (Приложение 7). Для диаметров статолитов выборок 2022 и 2023 годов обнаружены статистически значимые различия (тест Манна-Уитни, $U = 539,50$; $Z = 3,07$; $p = 0,002$), что, возможно, связано с объемом выборки. В то же время не было обнаружено достоверных различий между диаметрами статолитов и диаметрами периодических отметок у самцов и самок ни в выборке 2022, ни в выборке 2023 года (за исключением диаметра 11 отметки в выборке 2023 года – обнаружены статистически значимые межполовые различия: тест Манна-Уитни, $U = 455,50$; $Z = -2,05$; $p = 0,04$) (Приложение 8). В связи с найденными различиями в дальнейшем анализе не объединялись выборки 2022 и 2023 года, однако использовались смешанные выборки самцов и самок *B. ectomocyna*.

Взаимосвязь диаметра отметок статолитов и их порядкового номера была оценена только для выборки 2023 года и описывалась степенной функцией (рисунок 5.13):

$$D_{inc} = 45,51 \times N_{inc}^{0,63} + 64,44 \quad (5.5),$$

где D_{inc} - диаметр периодического прироста;

N_{inc} – порядковый номер отметки.

Не обнаружено статистически значимых отличий между диаметрами статолитов *B. ectomocuma* (тест Манна-Уитни, $U = 105,0$; $Z = -0,29$; $p = 0,77$) и диаметрами периодических отметок для левых и правых статолитов в выборке 2023 года (Приложение 8). Тест Спирмана, примененный для оценки связанности диаметров отметок левых и правых статолитов, показал высокий коэффициент корреляции ($R_s = 0,990$), что говорит о том, что левые и правые статолиты практически не отличаются друг от друга, не только по абсолютным размерам, но и по темпам годовых приростов.

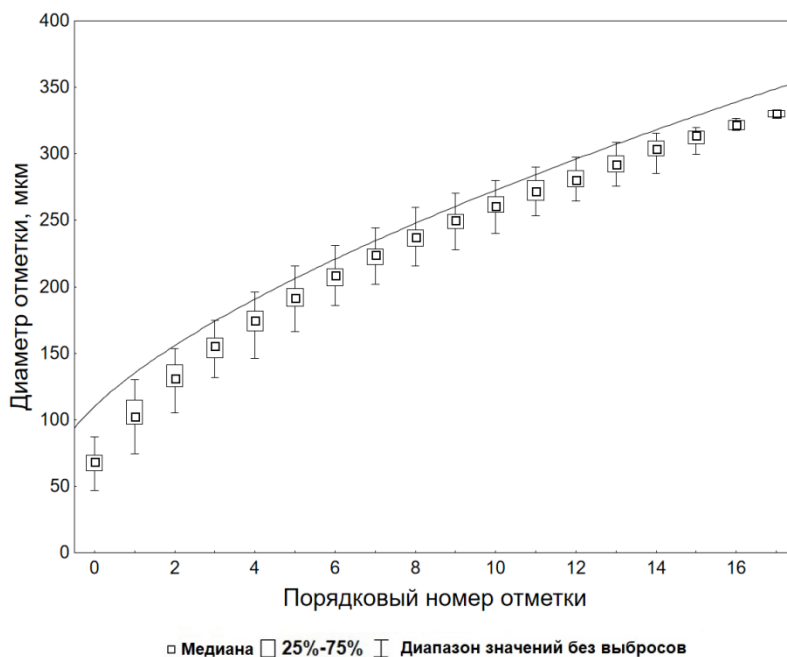


Рисунок 5.13 – Диаметры периодических приростов на статолитах *B. ectomocuma*. Линия тренда показывает взаимосвязь между порядковым номером прироста и его диаметром.

Проанализирован характер изменения ширины приростов статолитов *B. ectomocuma*: ширина светлых зон (зон активного роста) уменьшается по направлению от ядра к краю статолита. Так, средняя ширина светлой зоны первого прироста составила $16,42 \pm 1,29$ мкм, 10-го прироста – $3,83 \pm 0,23$ мкм (таблица 5.4). Ширина темных зон (зон замедления роста) практически не изменялась: от $3,5 \pm 0,27$ мкм (1-ый прирост) до $2,06 \pm 0,11$ (10-й прирост).

***B. pemphigus*.** В ходе работы измерены диаметры статолитов *B. pemphigus* подсчитаны отметки замедления роста на шлифах статолитов и измерены диаметры отметок. Статистически значимых отличий между самцами и самцами не обнаружено как для диаметров статолитов (тест Манна-Уитни, $U = 71,0$; $Z = -0,24$; $p = 0,81$), так и для диаметров отдельных отметок (Приложение 9).

Таблица 5.4 – Краткие результаты измерения светлых и темных зон приростов статолитов *B. ectomocuma*.

	Светлые зоны приростов, мкм			Темные зоны приростов, мкм		
	Минимум	Максимум	Среднее ± станд. ошибка	Минимум	Максимум	Среднее ± станд. ошибка
1 отметка	9,8	31,2	16,42 ± 1,29	1,7	5,3	3,5 ± 0,27
2 отметка	6,5	23,9	11,76 ± 0,88	1,2	6,7	3,22 ± 0,29
3 отметка	5,	12,7	7,92 ± 0,46	1,3	4,5	2,78 ± 0,18
4 отметка	3,8	14,2	7,60 ± 0,58	1,7	4,6	3,02 ± 0,18
5 отметка	3,3	10,5	6,30 ± 0,44	1,1	4,0	2,87 ± 0,17
6 отметка	3,2	9,8	5,58 ± 0,36	1,1	4,1	2,68 ± 0,18
7 отметка	3,2	8,9	5,80 ± 0,41	1,6	3,8	0,66 ± 0,15
8 отметка	3,1	8,5	4,92 ± 0,31	1,3	4,1	2,44 ± 0,17
9 отметка	2,8	6,5	4,54 ± 0,23	1,2	3,7	2,24 ± 0,16
10 отметка	2,4	6,7	3,83 ± 0,23	1,3	2,9	2,06 ± 0,11

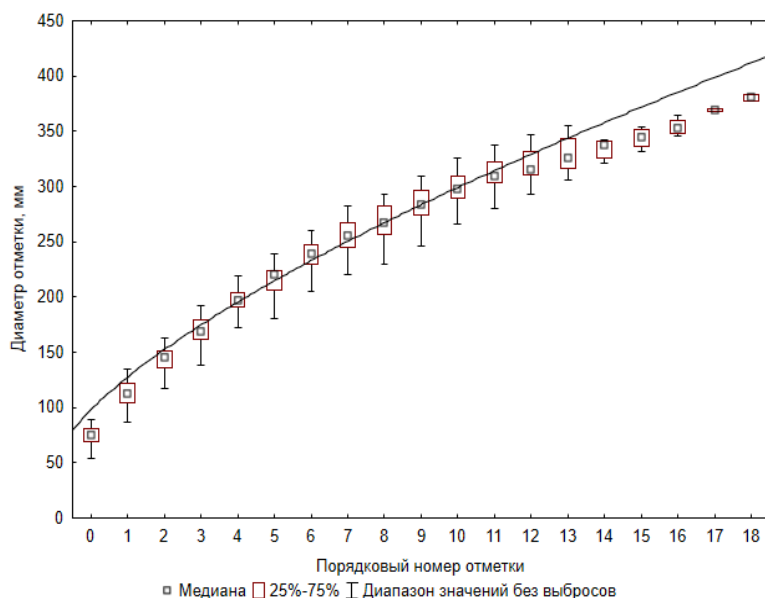


Рисунок 5.14 – Диаметры периодических приростов на статолитах *B. remphigus*. Линия тренда показывает взаимосвязь между порядковым номером прироста и его диаметром.

Таким образом, для дальнейшего анализа использовалась смешанная выборка самцов и самок *B. remphigus*. Взаимосвязь диаметра отметок статолитов *B. remphigus* и их порядкового номера описывалась степенной функцией (рисунок 5.14):

$$D_{inc} = 53,70 \times N_{inc}^{0,62} + 67,68 \quad (5.6)$$

где D_{inc} – диаметр периодического прироста;

N_{inc} – порядковый номер отметки.

Итак, в ходе обобщения данных по микроструктуре статолитов р. *Buccinum* можно выявить некоторые особенности. Анализ микроструктуры статолитов *B. osagawai* выявил как стабильные закономерности роста, так и изменчивость, связанную с половой принадлежностью и временными рамками выборки. Исследование показало отсутствие статистически достоверных различий в диаметрах статолитов между выборками 2021, 2023 и 2024 годов, что свидетельствует о

стабильности процесса биоминерализации у данного вида в течение наблюдаемого периода.

Однако анализ полового диморфизма *B. osagawai* дал неоднозначные результаты. В то время как для выборок 2021 и 2023 годов значимых различий в диаметрах статолитов и отметок замедления роста между самцами и самками не обнаружено, в выборке 2024 года выявлен достоверный диморфизм как в общем диаметре статолитов, так и в диаметрах приростов с 3-й по 9-ю отметки, в связи с чем процессы изменения диаметра статолита у самцов и самок для выборки 2024 года были проанализированы отдельно.

Анализ микроструктуры статолитов видов *B. ectomocuma* и *B. pemphigus* выявил как общие для рода закономерности роста, так и специфические особенности. Для *B. ectomocuma* и *B. pemphigus* не найдено статистически значимых различий в диаметрах статолитов между самцами и самками, что позволило анализировать объединенную выборку.

Для математического описания зависимости диаметра прироста от его порядкового номера статолитов исследуемых видов, в том числе видов р. *Vissium* было протестировано несколько функций. Хотя наилучшая функция варьировала для разных выборок, близкие значения AIC и R^2 для нелинейных моделей позволили унифицировать подход. В качестве базовой была выбрана степенная функция, которая адекватно отражает замедление характера роста статолита с увеличением возраста моллюска. Полученные степенные уравнения для разных лет и полов демонстрируют высокое сходство параметров, что подтверждает консервативность общего тренда.

Для самцов и самок *B. osagawai* значения параметров модели получены хотя и близкие, но отличающиеся, в связи с чем можно говорить о половом диморфизме в характере роста статолитов *B. osagawai*. Взаимосвязь диаметра прироста статолита от его порядкового номера для объединенных по полам выборок *B. ectomocuma* 2023 года и *B. pemphigus* 2021 года также адекватно описывается степенными функциями, демонстрирующими высокое качество аппроксимации. Параметры функций, описывающих рост всех выборок исследуемых видов моллюсков р. *Vissium* очень близки, из чего можно сделать вывод о консервативности общей модели роста статолитов в пределах рода *Vissium*, несмотря на видовые различия в абсолютных размерах.

Исследование симметрии роста парных статолитов не выявило достоверных различий между левыми и правыми статолитами ни по общим диаметрам, ни по

диаметрам отдельных приростов для всех выборок исследуемых видов моллюсков р. *Buccinum*, что характерно и для других видов брюхоногих моллюсков (например, Richardson et al., 2005a; Galante-Oliveira et al., 2013; Hollyman et al., 2018в; Хорошутина, Лищенко, 2018). Более того, анализ выявил чрезвычайно высокую положительную корреляцию (*B. osagawai*: $r_s = 0,994$; *B. ectomocuma*: $r_s = 0,990$) между размерами соответствующих приростов левого и правого статолита, что свидетельствует о строго синхронном и симметричном росте парных органов равновесия.

Детальный анализ ширины приростов подтвердил онтогенетическое замедление роста статолитов исследуемых видов моллюсков р. *Buccinum*. Наблюдается закономерное уменьшение ширины как светлых (активный рост), так и темных (замедленный рост) зон от ядра к периферии. Однако снижение скорости роста происходит в основном за счет сужения светлых зон, ширина темных зон более стабильна. Эта динамика отражает общее возрастное снижение метаболической активности и скорости роста моллюска.

Таким образом, микроструктура статолитов исследуемых видов моллюсков р. *Buccinum* является высокоинформативным архивом (Richardson, 2001), фиксирующим как индивидуальные особенности роста, так и общие онтогенетические тенденции. Рост статолитов исследуемых видов характеризуется симметричностью, отсутствием выраженного полового диморфизма и подчинением общей нелинейной модели, отражающей онтогенетическое замедление роста. Анализ микроструктуры статолитов *B. osagawai*, *B. ectomocuma* и *B. pemphigus* демонстрирует сходные результаты, подтверждающие консервативность статолита как регистрирующей структуры.

5.2.2 Особенности микроструктуры статолитов моллюсков *R. venosa*

В ходе работы измерены и проанализированы диаметры всех исследованных статолитов *R. venosa*, а также диаметры периодических отметок остановки роста (таблица 5.5). Средний диаметр первой отметки больше, чем средний диаметр эмбрионального статолита (таблица 5.6), что подтверждает предположение о формировании первой отметки в постэмбриональном онтогенезе.

Проанализированы возможные различия в морфометрических характеристиках самцов и самок *R. venosa*: статистически достоверно не различались ни диаметры статолитов (тест Манна-Уитни, $U = 417,0$; $Z = 0,25$; $p = 0,8$), ни диаметры отдельных

отметок (таблица 5.6). Таким образом, в дальнейшем анализе использовалась смешанная выборка самцов и самок *R. venosa*.

Таблица 5.5 – Морфометрические характеристики и диаметры отметок эмбриональных статолитов и статолитов дефинитивных особей *R. venosa*

	Минимум	Максимум	Среднее	Стандартное отклонение	Стандартная ошибка
Диаметр эмбрионального статолита, мкм	15,15	20,15	17,72	1,67	0,53
Диаметр ядра, мкм	27,40	41,10	33,67	2,89	0,39
Диаметр 1 отметки, мкм	62,50	97,90	82,12	8,05	1,08
Диаметр 2 отметки, мкм	102,20	140,40	116,37	7,55	1,06
Диаметр 3 отметки, мкм	123,20	169,40	141,37	9,41	1,27
Диаметр 4 отметки, мкм	146,90	190,00	164,22	10,40	1,40
Диаметр 5 отметки, мкм	160,40	208,30	183,13	10,57	1,47
Диаметр 6 отметки, мкм	178,30	225,00	200,23	11,38	1,63
Диаметр 7 отметки, мкм	189,60	233,70	214,88	11,22	1,80
Диаметр 8 отметки, мкм	209,20	248,90	232,26	9,55	1,81
Диаметр 9 отметки, мкм	231,50	261,60	248,08	7,43	1,58
Диаметр 10 отметки, мкм	251,40	274,60	260,11	5,95	1,49
Диаметр 11 отметки, мкм	261,70	280,10	269,04	5,48	1,58
Диаметр 12 отметки, мкм	270,20	281,70	275,42	5,70	2,55
Диаметр 13 отметки, мкм	278,20	292,00	285,10	9,76	6,90
Диаметр статолита, мкм	182,20	299,00	234,18	32,09	4,18

Взаимосвязь диаметра отметки и ее порядкового номера описывается степенной функцией (рисунок 5.15):

$$D_{inc} = 55,94 \times N_{inc}^{0,61} + 31,636, (5.7),$$

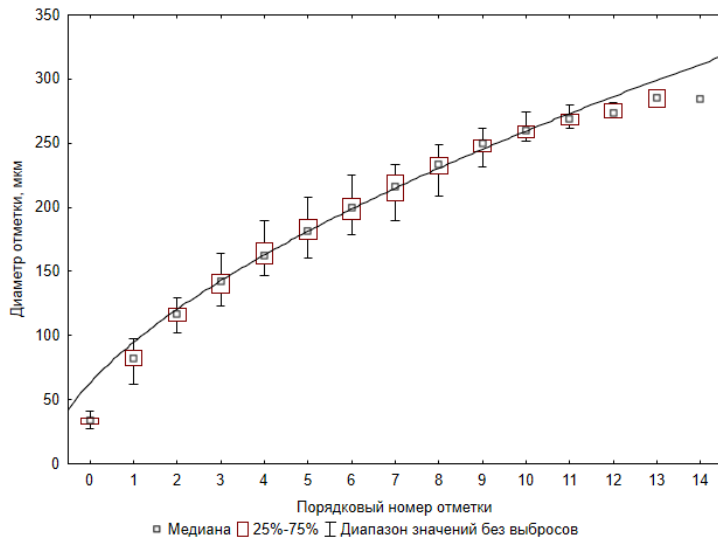


Рисунок 5.15 – Диаметры периодических приростов на статолитах *R. venosa*. Линия тренда показывает взаимосвязь между порядковым номером прироста и его диаметром.

(таблица 5.6).

Также дополнительно был проведен тест Спирмана на оценку степени связанности между диаметрами отметок правых и левых статолитов. Тест показал высокий положительный коэффициент корреляции ($R_s = 0,84$), то есть диаметры правого и левого статолитов одного животного тесно связаны друг с другом.

Каждый прирост статолита *R. venosa*, как и приросты статолитов других видов моллюсков, состоит из более светлой и широкой зоны быстрого роста и более темной и узкой зоны замедления роста (рисунок 5.5), ширина приростов уменьшается от ядра к краю статолита (результаты измерения светлых и темных зон для первых девяти приростов представлены в таблице 5.7). Разница в диаметрах между соседними приростами, таким образом, уменьшается также по направлению к краю в основном за счет уменьшения ширины светлых зон (зон активного роста): от $29,4 \pm 1,41$ мкм (1-ая отметка) до $2,81 \pm 0,70$ мкм (9-я отметка). В то же время ширина темных зон (зон замедленного роста) практически не меняется: от $2,73 \pm 0,16$ мкм (1-ая отметка) до $1,80 \pm 0,33$ мкм (9-ая отметка).

где D_{inc} – диаметр периодического прироста;

N_{inc} – порядковый номер отметки.

В ходе работы проведено сравнение диаметров левых и правых статолитов, а также сравнение их периодических приростов для выявления возможной ассиметрии.

Тест Манна-Уитни не показал достоверных различий между диаметрами левых и правых статолитов, (тест Манна-Уитни, $U = 111,5$; $Z = 0,32$; $p = 0,75$), а также между диаметрами отметок

Таблица 5.6 - Достоверность различий диаметров отметок на статолитах между самками и самцами, левыми и правыми статолитами *R. venosa*

	самки/самцы			левые/правые статолиты		
	U	Z	P	U	Z	P
Отметка выклева	322,0	-0,03	0,98	95,0	-0,97	0,33
1 отметка	315,0	-0,58	0,57	95,0	-0,97	0,33
2 отметка	374,0	0,49	0,63	97,0	-0,89	0,37
3 отметка	313,0	1,46	0,14	94,0	-1,01	0,31
4 отметка	259,0	1,79	0,07	109,0	-0,42	0,68
5 отметка	246,0	1,64	0,10	112,0	0,00	1,00
6 отметка	134,0	1,95	0,05	105,0	0,00	1,00
7 отметка	56,0	1,03	0,30	37,0	-0,26	0,79
8 отметка	27,0	0,80	0,43	16,0	-0,24	0,81
9 отметка	4,0	0,50	0,62	4,0	0,00	1,00
Диаметр статолита	417,0	0,25	0,8	111,5	0,32	0,75

Проведенный анализ микроструктуры статолитов *R. venosa* выявил ряд закономерностей, имеющих значение для валидации этой структуры в качестве надежного инструмента для определения возраста.

Полученные данные, как и для исследованных статолитов других видов, демонстрируют четкую зависимость диаметра отметки (прироста) от ее порядкового номера, которая с высокой точностью описывается степенной функцией. Нелинейный характер этого уравнения свидетельствует о постепенном замедлении темпов роста статолита с возрастом моллюска. Это подтверждается и прямыми измерениями ширины приростов: наблюдается выраженное уменьшение ширины светлых зон (активного роста) от периферии к центру, в то время как ширина темных зон (замедленного роста) остается относительно постоянной. Подтверждение того факта, что первая периодическая отметка формируется уже в постэмбриональный период (поскольку ее средний диаметр достоверно превышает таковой у эмбрионального статолита), является важным уточнением для корректной интерпретации возрастных данных.

Таблица 5.7 – Краткие результаты измерения светлых и темных зон приростов
статолитов

Номер отметки	Светлые зоны приростов			Темные зоны приростов		
	Минимум	Максимум	Среднее \pm станд. ошибка	Минимум	Максимум	Среднее \pm станд. ошибка
1 отметка, МКМ	20,6	52,6	$29,4 \pm 1,41$	1,1	4,8	$2,73 \pm 0,16$
2 отметка, МКМ	6,2	28,5	$16,7 \pm 1,13$	1,3	11,0	$3,8 \pm 0,44$
3 отметка, МКМ	1,9	16,0	$8,04 \pm 0,71$	1,6	5,5	$2,75 \pm 0,19$
4 отметка, МКМ	1,5	16,2	$6,18 \pm 0,62$	1,1	5,3	$2,48 \pm 0,19$
5 отметка, МКМ	1,9	6,7	$4,29 \pm 0,22$	0,8	3,6	$2,12 \pm 0,13$
6 отметка, МКМ	1,7	6,9	$3,74 \pm 0,24$	0,9	4,0	$2,05 \pm 0,14$
7 отметка, МКМ	1,8	10,1	$3,72 \pm 0,41$	0,9	3,6	$1,89 \pm 0,21$
8 отметка, МКМ	1,6	6,3	$2,95 \pm 0,51$	0,9	2,5	$1,68 \pm 0,18$
9 отметка, МКМ	1,3	6,2	$2,81 \pm 0,70$	0,7	2,7	$1,80 \pm 0,33$

Статистический анализ не выявил достоверных различий в диаметрах статолитов и их отдельных отметок между самцами и самками. Это позволяет в дальнейшем использовать объединенную выборку для построения общих моделей роста, что существенно увеличивает объем данных и статистическую мощность применяемых тестов. Схожим образом отсутствие статистически значимых различий между диаметрами левых и правых статолитов, а также между их соответствующими отметками, свидетельствует о высокой степени симметрии в системе статолитов *R. venosa*, как и у исследованных ранее статолитов моллюсков р. *Viccinum*. Этот вывод дополнительно подтверждается выявленной сильной положительной корреляцией ($R_s = 0,84$) между диаметрами парных статолитов.

Обнаруженная морфология приростов (наличие парных светлых и темных зон, образующихся, вероятно, в результате сезонных изменений темпа роста) является типичной для статолитов многих брюхоногих моллюсков (Barroso et al., 2005a; 2005b; Richardson et al., 2005a, б; Chatzinikolaou, Richardson, 2007; Горгиладзе и др., 2013;

Hollyman et al., 2017; Hollyman et al., 2018в). Стабильность и воспроизводимость наблюдаемой микроструктуры, а также установленные количественные закономерности роста делают метод анализа статолитов чрезвычайно перспективным для точного определения возраста данного вида. Альтернативный метод, такой, как подсчет нерестовых отметок на раковинах *R. venosa*, обладает существенными недостатками, как было описано выше (см. глава 4, п. 4.2).

5.2.3 Особенности микроструктуры статолитов моллюсков *N. despecta*

У всех исследованных статолитов *N. despecta* в выборках 2023 и 2024 годов измерены и проанализированы диаметры приростов (таблица 5.8). Не было отмечено статистически достоверной разницы между диаметрами статолитов в выборках разных лет (тест Манна-Уитни: $(U = 840,0; Z = -0,95; p = 0,34)$). Также статистически значимых различий не выявлено как между самками и самцами в диаметрах статолитов (тест Манна-Уитни: $U = 1195,0, p = 0,97, Z = 0,03$) и размерах приростов (таблица 5.9), что позволило для дальнейшего анализа использовать смешанную выборку самцов и самок, а при необходимости – правых и левых статолитов (Куркова и др., 2025). Взаимосвязь диаметров приростов и их порядковых номеров на шлифах статолитов *N. despecta* выборок 2023 и 2024 годов описывается следующими степенными функциями (рисунок 5.16):

$$D_{\text{inc}} = 66,99 \times N_{\text{inc}}^{0,52} + 29,19 - \text{для 2023 года, (5.8)}$$

$$D_{\text{inc}} = 58,65 \times N_{\text{inc}}^{0,58} + 31,89 - \text{для 2024 года, (5.9)}$$

где D_{inc} - диаметр периодического прироста;

N_{inc} – порядковый номер отметки.

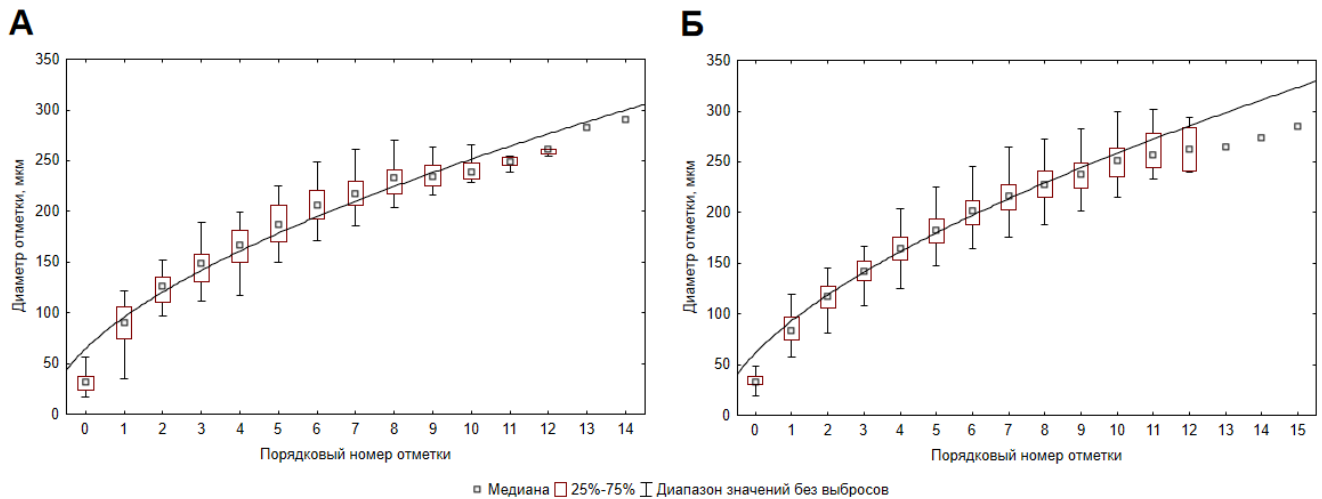


Рисунок 5.16 – Диаметры периодических приростов на статолитах *N. despecta*. Линия тренда показывает взаимосвязь между порядковым номером прироста и его диаметром. **А** – график для выборки 2023 года, **Б** – 2024 года.

Также проанализированы различия между правыми и левыми статолитами *N. despecta*. Статистически значимых различий не найдено как между диаметрами правых и левых статолитов ($U = 1336,0$, $p = 0,76$, $Z = 0,3$), так и между диаметрами соответствующих приростов правых и левых статолитов (таблица 5.9). Для оценки степени связанности между диаметрами левых и правых статолитов мы применили тест Спирмана. Анализ показал сильную положительную корреляцию ($R_s = 0,935$), указывающую на то, что увеличение диаметров парных статолитов у отдельных животных тесно связано.

Характер изменения диаметров приростов статолитов *N. despecta* соответствует паттернам, наблюдаемым у других исследованных нами видов: по направлению от ядра к краю статолита наблюдается уменьшение ширины прироста, в основном за счет сокращения ширины зоны активного роста. Так, для прироста первого года ширина зоны активного роста в среднем составила $22,8 \pm 1,19$ мкм, зоны замедленного роста – $2,29 \pm 0,2$ мкм, а для прироста 10-го года $4,18 \pm 0,33$ мкм и $1,17 \pm 0,10$ мкм соответственно (таблица 5.10).

Таким образом, в ходе исследования микроструктуры статолитов *N. despecta* не выявил статистически достоверных различий в диаметрах статолитов выборок 2023 и 2024 годов, что свидетельствует о стабильности роста этих структур в популяции. Более того, для *N. despecta* также было установлено, что морфометрические параметры статолитов не

различаются достоверно между самцами и самками. Данная закономерность согласуется с отсутствием полового диморфизма в размерах раковины, отмеченным ранее (см. глава 4, п. 4.3), и подтверждает, что рост статолита не зависит от половой принадлежности моллюска.

5.8 – Морфометрические характеристики и диаметры отметок статолитов дефинитивных особей *N. despecta*.

	2023 год, N = 25					2024 год, N = 66				
	Минимум	Максимум	Среднее	Стандартное отклонение	Стандартная ошибка	Минимум	Максимум	Среднее	Стандартное отклонение	Стандартная ошибка
Диаметр ядра, мкм	16,6	55,9	32,62	9,56	1,62	19,1	52,7	33,67	6,27	0,78
Диаметр 1 отметки, мкм	34,9	117,6	88,8	20,13	3,40	57,1	119,4	84,14	13,42	1,68
Диаметр 2 отметки, мкм	96,7	143,3	120,36	13,24	2,27	93,9	140,7	115,81	11,45	1,43
Диаметр 3 отметки, мкм	111,7	168,0	142,51	15,86	2,64	116,6	162,7	139,86	10,23	1,27
Диаметр 4 отметки, мкм	134,4	188,7	161,31	15,86	2,76	140,7	179,1	160,58	9,65	1,25
Диаметр 5 отметки, мкм	157,0	200,1	179,45	12,11	2,33	157,3	198,1	181,66	9,08	1,14
Диаметр 6 отметки, мкм	168,8	214,2	198,81	9,43	1,67	176,4	210,3	199,46	5,97	0,83
Диаметр 7 отметки, мкм	197,5	242,7	216,30	7,83	1,36	199,8	231,4	215,58	6,60	0,88
Диаметр 8 отметки, мкм	210,7	246,2	227,56	6,69	1,17	216,9	246,1	228,58	6,49	0,97
Диаметр 9 отметки, мкм	228,25	250,7	240,0	5,42	1,03	231,1	250,0	241,51	4,70	0,71
Диаметр 10 отметки, мкм	246,9	262,9	254,58	4,01	0,82	246,9	262,9	254,58	4,01	0,82
Диаметр 11 отметки, мкм	259,4	268,1	263,34	2,30	0,61	259,4	268,1	263,34	2,30	0,61
Диаметр 12 отметки, мкм	270,0	279,9	274,14	3,0	1,0	270,0	279,9	274,14	3,0	1,0
Диаметр 13 отметки, мкм	279,1	282,6	281,23	1,87	1,08	280,4	284,5	283,14	1,65	0,74
Диаметр статолита, мкм	177,5	299,0	256,33	22,63	3,72	137,9	318,2	255,03	29,25	3,60

Таблица 5.9 – Достоверность различий диаметров отметок на статолитах и диаметров статолитов между самками и самцами, левыми и правыми статолитами *N. despecta*.

	2023 год, самки/самцы			2024 год, самки/самцы			2023 год, левые/правые статолиты		
	U	Z	P	U	Z	P	U	Z	P
Отметка выклева	431,5	128,0	0,62	431,5	-1,15	0,25	79,0	0,26	0,80
1 отметка	492,0	97,0	0,10	492,0	-0,36	0,72	83,0	0,05	0,96
2 отметка	488,5	90,0	0,10	488,5	0,41	0,68	64,0	- 1,03	0,30
3 отметка	409,0	127,0	0,34	409,0	1,45	0,15	78,0	- 0,3	0,76
4 отметка	389,0	127,0	0,84	389,0	1,57	0,12	66,0	- 0,92	0,36
5 отметка	371,5	81,0	0,75	371,5	1,81	0,07	68,0	- 0,82	0,41
6 отметка	470,5	119,5	0,82	470,5	-0,48	0,63	62,0	- 1,13	0,26
7 отметка	349,0	124,5	0,85	349,0	1,62	0,10	48,0	- 1,85	0,06
8 отметка	304,5	118,0	0,67	304,5	0,38	0,70	31,0	- 1,4	0,16
9 отметка	201,0	85,5	0,60	201,0	1,56	0,12	18,0	-1,42	0,16
10 отметка	104,0	16,0	0,83	104,0	-0,15	0,88	10,0	0,26	0,80
Диаметр статолита	135,5	- 0,9	0,37	505,5	0,18	0,85	1336,0	0,30	0,76

Таблица 5.10 – Ширина светлых и темных зон статолитов *N. despecta*

Номер отметки	Светлые зоны			Темные зоны		
	Мини мум	Макс имум	Среднее \pm станд. ошибка	Мини мум	Макс имум	Среднее \pm станд. ошибка
1 отметка, мкм	7,10	40,30	$22,8 \pm 1,19$	0,80	6,30	$2,29 \pm 0,2$
2 отметка, мкм	4,70	35,60	$12,96 \pm 0,78$	0,70	7,10	$1,91 \pm 0,15$
3 отметка, мкм	4,60	20,80	$9,70 \pm 0,53$	0,70	5,0	$1,70 \pm 0,13$
4 отметка, мкм	4,30	18,10	$8,03 \pm 0,39$	0,70	3,90	$1,72 \pm 0,12$
5 отметка, мкм	3,10	16,80	$7,74 \pm 0,49$	0,60	3,40	$1,43 \pm 0,92$
6 отметка, мкм	3,40	14,0	$6,37 \pm 0,35$	0,60	4,70	$1,43 \pm 0,12$
7 отметка, мкм	2,30	12,50	$5,93 \pm 0,37$	0,60	4,30	$1,42 \pm 0,12$
8 отметка, мкм	1,80	12,10	$5,22 \pm 0,30$	0,60	3,30	$1,38 \pm 0,97$
9 отметка, мкм	0,60	15,60	$4,76 \pm 0,35$	0,50	3,0	$1,29 \pm 0,09$
10 отметка, мкм	11,0	11,11	$4,18 \pm 0,33$	0,50	2,70	$1,17 \pm 0,10$

Зависимость диаметра прироста от его порядкового номера у *N. despecta* также с высокой точностью описывается степенной функцией, что указывает на нелинейное,

замедляющееся с возрастом увеличение размеров статолита. Важным результатом является отсутствие статистически значимых различий между диаметрами левых и правых статолитов, между диаметрами их соответствующих приростов, а также наличие сильной положительной корреляции ($R_s = 0,935$) между размерами парных статолитов, говорящее о высокой степени симметрии. С практической точки зрения это означает, что для анализа возраста может быть использован любой статолит, что существенно упрощает методику.

Исследование микроструктуры подтвердило, что каждый прирост у *N. despecta*, как и у других видов, состоит из пары зон: широкой светлой (зона активного роста) и узкой темной (зона замедленного роста). Установлено, что уменьшение общей ширины приростов от ядра к периферии статолита происходит преимущественно за счет значительного сокращения ширины светлых зон, в то время как, ширина темных зон остается относительно постоянной, демонстрируя лишь незначительную тенденцию к уменьшению.

Подводя итоги изучения особенностей микроструктуры статолитов, можно отметить как общие закономерности роста статолитов, так и видоспецифичность, что подтверждает высокую ценность статолитов как регистрирующих структур для возрастных и экологических исследований.

Статолиты всех исследованных видов имеют слоистую структуру с центральным ядром и концентрическими приростами, наблюдаемую у других брюхоногих и головоногих моллюсков, а также в таких регистрирующих структурах, как отолиты рыб (Stevenson, Campana, 1992; Campana, 2001; Горгиладзе и др., 2013; Galante-Oliveira et al., 2014; Hollyman et al., 2018в; Arkhipkin et al., 2018; Lishchenko, Jones, 2021).

Для всех исследованных видов выявлена высокая степень симметрии между правым и левым статолитом: продемонстрировано отсутствие достоверных различий и сильная положительная корреляция между диаметрами как целых статолитов, так и отдельных отметок. Отсутствие выраженного диморфизма и асимметрии повышает надежность методики, так как позволяет использовать для определения возраста как правый, так и левый статолит, что особенно ценно при возможных повреждениях или потере одного из них.

Для большинства видов (*B. ectomocyta*, *B. pemphigus*, *R. venosa*, *N. despecta*) статистически значимых различий в размерах статолитов, а также диаметрах отметок

между самцами и самками не выявлено. Это позволяет объединять данные по разным полам для увеличения мощности статистического анализа и построения общих регрессионных моделей, описывающих рост.

В то же время, для статолитов *B. osagawai* обнаружен выраженный половой диморфизм в диаметрах отметок и статолитов для выборки 2024 года (но не в выборках 2021 и 2023 годов). Эти результаты подтверждают необходимость тщательной проверки выборок на возможное наличие полового диморфизма и дальнейший анализ роста *B. osagawai* отдельно для самцов и самок.

Зависимость диаметра прироста от его порядкового номера у всех исследованных видов описывается степенной функцией. Для ряда выборок (*B. osagawai* 2021 г., *B. pemphigus*, *R. venosa*, *N. despecta* 2023 и 2024 гг.) наши данные показали, что степенная функция хорошо описывает изменение диаметра прироста до 10-12, в отдельных случаях до 14 отметки (рисунки 5.11А, 5.14, 5.15, 5.16) Однако после этой отметки соответствие модели данным ухудшается. Мы предполагаем, что это связано с недостаточным количеством животных старших возрастных групп в выборке.

Приведенные графики роста статолитов исследованных видов отражают общее онтогенетическое замедление роста и свидетельствует об общей консервативности процессов роста у исследуемых видов брюхоногих моллюсков. Возрастное снижение метаболической активности и скорости роста моллюска проявляется в сужении приростов статолита от ядра к периферии, которое происходит в основном за счет резкого уменьшения ширины светлых зон (ширина темных зон остается относительно стабильной). При этом происходит сокращение именно периодов интенсивного прироста, в то время как продолжительность фаз замедленного роста изменяется не так заметно. Такая картина согласуется с общебиологическими принципами роста, характерными для многих видов моллюсков, когда наибольшие абсолютные приросты наблюдаются на ранних стадиях онтогенеза (Richardson et al., 2005a; Galante-Oliveira et al., 2013; Hollyman et al., 2018в).

Таким образом, изучение микроструктуры статолитов демонстрирует большую стабильность и надежность этого метода по сравнению с альтернативными (например, анализом оперкулумов *N. despecta* или подсчетом нерестовых отметок *R. venosa*). Исследование закладывает прочную основу для использования статолитов в качестве точного и надежного инструмента для определения возраста, реконструкции роста и

оценки состояния популяций промысловых видов моллюсков. Однако для подтверждения строгой годовой периодичности концентрических отметок, выявляемых на шлифах статолитов, необходима дополнительная валидация метода.

5.3 Определение индивидуального возраста по внутренним регистрирующим структурам. Кросс-валидация метода

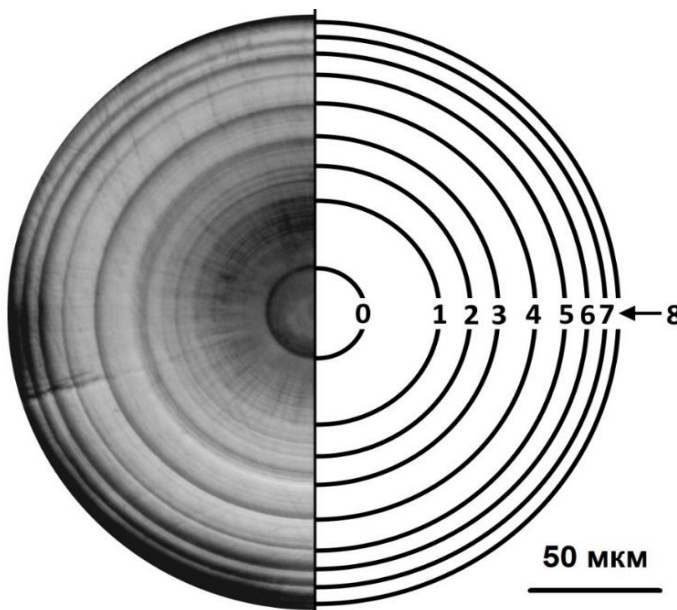


Рисунок 5.17 – Микроструктура статолита *R. venosa* (односторонний шлиф статолита). Ежегодные приросты обозначены концентрическими линиями и пронумерованы. Световая микроскопия (Khoroshutina et al., 2024, fig. 2).

Для определения индивидуального возраста по шлифу статолита подсчитывали количество приростов (рисунок 5.17). Оценки возраста, полученные для выборок исследуемых видов брюхоногих моллюсков, приведены в таблице 5.11. На эмбриональных статолитах *R. venosa* приростов не обнаружено.

У всех исследуемых видов статолиты показывали высокую читаемость: так, для выборок *B. osagawai* 2021, 2023 и 2024 годов отмечены как плохо читаемые 10%, 17% и 2,6% статолитов соответственно (повышенное количество нечитаемых статолитов в 2023 году, по-видимому, связано и с особенностями сбора проб). В выборке *B. ectomocuma* 2022 года все статолиты были читаемы, в выборке 2023 года как плохо читаемые отмечены 14,6% статолитов. В выборке *B. petrophigus* 2021 года также все статолиты хорошо читались. Для выборки *R. venosa* доля нечитаемых статолитов составила 3,4%. Статолиты *N. despecta* характеризовались высокой читаемостью: лишь один статолит в 2023 г. (3,7%) и два статолита в 2024 г. (3,9%) были отнесены к плохо читаемым. Все плохо читаемые статолиты были в дальнейшем исключены из анализа.

Таблица 5.11. Возраст брюхоногих моллюсков исследуемых видов для отдельных выборок.

Вид, год сбора	Размер выборки (N)	Минимум, лет	Максимум, лет	Среднее \pm станд. ошибка, лет
<i>B. osagawai</i> , 2021 г.	32	8	18	12,5 \pm 0,43
<i>B. osagawai</i> , 2023 г.	90	5	17	12,3 \pm 0,23
<i>B. osagawai</i> , 2024 г.	84	8	18	12,2 \pm 0,24
<i>B. ectomocyna</i> , 2022 г.	22	11	18	14,5 \pm 0,42
<i>B. ectomocyna</i> , 2023 г.	96	7	16	11,8 \pm 0,20
<i>B. pemphigus</i> , 2021 г.	29	10	17	13,19 \pm 0,37
<i>R. venosa</i> , 2021 г.	69	4	14	8,0 \pm 0,32
<i>N. despecta</i> , 2023 г.	27	5	14	9,4 \pm 0,36
<i>N. despecta</i> , 2024 г.	66	3	15	9,3 \pm 0,22

Кросс-валидация метода определения индивидуального возраста брюхоногих моллюсков по внутренним регистрирующим структурам (статолитам) проводилась путем сравнения с методами определения возраста по внешним регистрирующим структурам (оперкулам и раковинам). Для моллюсков р. *Vissium* проводилось сравнение с оценками возраста по оперкулуму путем вычисления коэффициента вариации (CV).

Для выборки *B. osagawai* 2021 года оценки возраста моллюсков по количеству отметок на статолите и отметок на оперкулуме оказались схожими: коэффициент вариации CV_{ср} составил 6,2%, при этом CV изменялся в пределах от 2,6% до 47,1% (для одного животного количество отметок на оперкулуме вдвое превышало количество отметок на статолите). Для выборки 2023 года CV_{ср} между оценками возраста по статолитам и оперкулам = 10,1 %, изменяясь в пределах от 0% до 32,6%. В выборке *B. osagawai* 2024 года CV_{ср} = 12,35 %, при этом CV изменялся в пределах от 2,3% до 47,1%. Пороговое значение коэффициента вариации, после которого образец исключался из анализа, принималось за 15% (Campana, 2001), таким образом, для дальнейшей кросс-валидации из выборок 2021, 2023 и 2024 годов были исключены 1, 9 и 11 животных соответственно.

Для выборок *B. ectomocyta* 2022 и 2023 годов коэффициенты вариации между оценками возраста по статолитам и оперкулумам составили $CV_{cp} = 6,64\%$ (от 0% до 24,01%) и $CV_{cp} = 14,85\%$ (от 0% до 45,14%) (Хорошутин и др., 2024). Из дальнейшего анализа исключались образцы, CV которых было выше 15%: в выборках 2022 и 2023 годов были исключены 1 и 34 животных соответственно. В выборке *B. pemphigus* CV_{cp} между оценками возраста по статолитам и оперкулумам составил 14,88% (от 0% до 38,6%). CV превысил 15% у 9 образцов. Животные, у которых CV оказался выше 15%, были исключены из дальнейшего анализа.

Для сопоставления оценок индивидуального возраста, полученных методами подсчета отметок на статолитах и оперкулумах, использовался также регрессионный анализ. Выборки моллюсков р. *Vissium* разных годов сбора были проанализированы по отдельности, коэффициенты наклона (a) и смещения (b) для линейных моделей ($y = ax + b$) и доли описанной изменчивости для каждой выборки приведены в таблице 5.12.

Анализ показал достаточно высокие значения R^2 , что, в сочетании с низкими средними значениями коэффициентов вариации для разных выборок, подтверждает согласованность методов. Также применен для оценки связанности оценок применен критерий ранговой корреляции Спирмена, который также показал высокие значения корреляции (таблица 5.12).

Таблица 5.12. Параметры моделей линейной регрессии ($y = ax + b$) для видов р. *Vissium*

Вид, год	a (коэффициент наклона)	b (коэффициент смещения)	R^2 скорректи- рованный	R_s (коэффициент корреляции Спирмена)
<i>B. osagawai</i> , 2021	1.05	- 0.22	0.90	0,89
<i>B. osagawai</i> , 2023	0,69	4,31	0,55	0,62
<i>B. osagawai</i> , 2024	0,68	3.66	0.72	0,92
<i>B. ectomocyta</i> , 2022	0.74	3.43	0.78	0,68
<i>B. ectomocyta</i> , 2023	0.67	3.57	0.73	0,77
<i>B. pemphigus</i> , 2021	0.80	2.44	0.54	0,73

Для проведения кросс-валидации метода определения возраста, основанного на подсчете приростов статолитов для *R. venosa*, мы сравнили результаты, полученные при использовании статолитов с оценками возраста по нерестовым отметкам на раковинах моллюсков. Как плохо читаемые отмечены 3,3% статолитов *R. venosa*.

Обобщенная линейная модель, примененная для проверки соответствия оценок возраста двумя методами, имела скорректированный R^2 (коэффициент детерминации, учитывающий количество предикторов в модели), равный 77,8%. Это высокий показатель, свидетельствующий о сильной связи между этими методами.

Эффективные степени свободы для этой зависимости были равны 1,0, что указывает на линейную зависимость. Наклон составил 1,03 ($p < 0,001$), что означает увеличение оценки вторым методом на 1,03 года при увеличении оценки первым на 1 год. При $p < 0,001$ нулевая гипотеза (наклон = 0, т.е. отсутствие связи) отвергается. Свободный коэффициент = 0,52 ($p = 0,6$) отражает систематическое смещение между методами. В данном случае он статистически не отличается от нуля ($p = 0,6$), то есть смещение отсутствует. Таким образом, анализ подтверждает, что методы согласованы и могут считаться взаимозаменяемыми для оценки возраста в рамках изученной выборки.

Статолиты *N. despecta* также характеризовались высокой читаемостью: лишь один статолит в 2023 г. (3,7%) и два статолита в 2024 г. (3,9%) были отнесены к плохо читаемым.

Для оценки взаимосвязи между определениями возраста двумя методами был проведен регрессионный анализ, который не выявил статистически значимой зависимости как для данных 2023 г. ($p = 0,43$), так и для данных 2024 г. ($p = 0,26$). Критерий ранговой корреляции Спирмена показал очень низкие значения корреляции между количеством линий прироста на статолитах и оперкулумах как для 2023 г. ($R_s = 0,059$), так и для 2024 г. ($R_s = -0,131$). С учетом высоких коэффициентов вариации для оценок возраста по оперкулумам, по-видимому, метод подсчета отметок на оперкулумах не применим для *N. despecta*.

Оценка возраста путем подсчета периодических приростов на внутренних регистрирующих структурах – статолитах – применяется к брюхоногим (Hollyman, 2018b), головоногим (Arkhipkin et al., 2018) и двустворчатым моллюскам (Morton, 1985; Galante-Oliveira et al., 2019). Годовая периодичность этих приростов была подтверждена для нескольких видов брюхоногих моллюсков: *B. undatum* (Hollyman et al., 2018a), *N. reticulatus* (Barroso et al., 2005a, 2005b), *Polinices pulchellus* (Richardson et al., 2005a), *Busycotypus canaliculatus* (Fisher, Rudders, 2017), несмотря на различные экологические условия (температура, глубина, тип питания).

В ходе настоящей работы впервые были получены оценки индивидуального возраста моллюсков рода *Buccinum*, *R. venosa* и *N. despecta* на основе отметок замедления роста на шлифе статолита. Резюмируя результаты определения возраста исследуемых видов брюхоногих моллюсков по статолитам, можно сделать вывод, что данный метод демонстрирует применимость и высокую надежность. Возрастные оценки, полученные для всех видов, варьировали в ожидаемых диапазонах: от 3 до 18 лет у представителей рода *Buccinum*, от 4 до 14 лет у *R. venosa* и от 3 до 15 лет у *N. despecta*. Одним из показателей эффективности метода стала высокая читаемость статолитов: доля нечитаемых образцов не превышала 17% даже в наиболее проблемных выборках, а для многих выборок (*B. ectomocuma* 2022 г., *B. pempheus* 2021 г.) все статолиты были полностью читаемы.

Следует отметить, что в исследованиях, посвященных возрасту животных, важное значение имеют показатели, характеризующие соответствие измеренного значения истинному значению величины. Даже в тех случаях, когда оценка возраста характеризуется высокой точностью (accuracy), низкая прецизионность (precision), (степень близости друг к другу независимых результатов измерений, полученных в конкретных установленных условиях (ГОСТ Р ИСО 5725-1-2002)) может означать, что применение метода бесполезно. Согласно литературным данным, в исследованиях брюхоногих моллюсков отмечено использование нескольких подходов для проверки прецизионности применяемого метода оценки возраста.

В частности, Бокенханс и др. (Bökenhans et al., 2016) оценивали прецизионность определения возраста по меткам на раковинах и отметкам на оперкулумах морского брюхоногого моллюска *Buccinanops globulosum* с помощью коэффициента вариации и сочли оценки достаточно надежными, если CV не превышал 13,3%. Грана-Раффукки и Аппелдорн (Grana-Raffucci, Appeldoorn, 1997) рассчитали стандартную ошибку среднего значения (SE), чтобы проверить прецизионность определения возраста на основе количества отметок статолитов *Strombus gigas* Linnaeus, 1758 и *Strombus costatus* Gmelin, 1791. В этом исследовании ни один статолит не был исключен из анализа, хотя для некоторых статолитов SE был около 15% от среднего значения.

В других таксонах, в которых определение возраста на основе регистрирующих структур применяется более регулярно, применяются два основных подхода к определению прецизионности. В исследованиях рыб Бимиш и Фурнье (Beamish, Fournier,

1981) предложили использовать среднюю процентную ошибку (APE) в качестве показателя прецизионности оценки возраста, в то время как другие авторы (Chang, 1982; Campana, 2001) предложили использовать коэффициент вариации (CV). В последней работе также указаны значения APE и CV, которые могут рассматриваться в качестве целевого уровня для исследований по определению возраста. Согласно Campana (2001), в исследованиях по определению возраста рыб CV не должен превышать 7,6% (что соответствует APE = 5,5%). В исследованиях по определению возраста головоногих моллюсков CV является наиболее часто применяемым показателем прецизионности (Arkhipkin et al., 2018). Применяемый целевой уровень варьируется от 7,6% до более чем 13,5% (Perales-Raya et al., 2014; Guerra-Marrero et al., 2023). В настоящем исследовании целевой уровень CV для оценки возраста на основе прироста статолитов был установлен на уровне 15%, поскольку это была первая попытка оценить возраст исследуемых видов с использованием статолитов.

В настоящее время основные причины формирования приростов статолитов остаются неясными: являются ли они результатом замедления роста из-за нереста, снижения температуры, изменения трофических условий или других факторов. Например, у *R. venosa* количество нерестовых отметок на раковине (n) обычно на 2-3 меньше, чем количество линий роста на статолитах ($n + 2-3$), что соответствует 2-3-летнему периоду созревания. Это свидетельствует в пользу того, что статолиты формируют годовые приросты, в то время как раковины регистрируют только события нереста.

Надежность оценки возраста, основанная на подсчете периодических приростов статолитов, определяется путем валидации двух основных показателей: возраста образования первой отметки замедления роста (Campana, 2001) и периодичности образования отметок (Galante-Oliveira et al., 2015).

У брюхоногих моллюсков с планктонными личинками, таких как *R. venosa*, образование первого прироста статолита обычно связано с оседанием личинок (Barroso et al., 2005; Richardson et al., 2005a; Chatzinikolaou, Richardson, 2007; Galante-Oliveira et al., 2013). Было показано, что в статолитах *Nassarius reticulatus* первая концентрическая отметка (средний диаметр $33,19 \pm 0,13$ мкм) образовалась во время оседания планктонной личинки, а следующий прирост пришелся на первый год жизни (Chatzinikolaou, Richardson, 2007).

Проверка времени образования первой отметки в ходе данного исследования была осуществлена только для *R. venosa*, причем эту проверку следует считать предварительной. Эмбрионы *R. venosa* развиваются в яйцевых капсулах в течение 12-26 дней (Chung et al., 1993; Harding, 2006; Sağlam, Düzgüneş, 2007; Harding et al., 2008; Пиркова, Ладыгина, 2018), планктонная личиночная стадия составляет 22-42 дня (Harding, Mann, 2005; Harding, 2006; Пиркова и Ладыгина, 2022). Согласно некоторым исследованиям, планктонная стадия может длиться всего несколько дней (Переладов, 2013). Поскольку в развитии *R. venosa* существует стадия планктонной личинки, формирование первого прироста должно происходить во время заселения, как это наблюдалось у *N. reticulatus* (Chatzinikolaou, Richardson, 2007). В настоящем исследовании использовались эмбрионы до выклева, что привело к невозможности однозначно указать время формирования первой отметки замедления роста. С другой стороны, в эмбриональных статолитах отметок обнаружено не было, что подтверждает тот факт, что на стадиях эмбрионального развития рост статолита происходит равномерно. Более того, диаметры первых отметок, зафиксированных у статолитов взрослых особей, были аналогичны диаметрам эмбриональных статолитов. Это означает, что первая отметка должна сформироваться в течение короткого времени после оседания/выклева.

Существует несколько распространенных подходов к определению периодичности образования отметок. Один из них – подсчет отметок на статолитах моллюсков известного возраста, выращенных в неволе. У статолитов *N. reticulatus* образование первой и второй концентрических меток было подтверждено с использованием выращенных в лабораторных условиях личинок и молоди (Chatzinikolaou, Richardson, 2007). Другой подход – подтверждение ежегодной периодичности формирования прироста статолита путем анализа микроэлементного состава карбонатов твердых структур моллюска был применен в нескольких исследованиях (Barroso et al., 2005; Richardson et al., 2005b; Galante-Oliveira et al., 2015; Hollyman et al., 2017; Hollyman et al., 2018b). Количество циклов Mg/Ca в карбонатах раковин *Neptunea antiqua* (Richardson et al., 2005b) было таким же, как и количество отметок на шлифах статолитов, при этом минимальное соотношение Mg/Ca было связано с темными зонами приростов. Аналогичная картина наблюдалась у *B. undatum* (Hollyman et al., 2017). В других исследованиях авторы продемонстрировали связь между темной частью прироста и

максимальными значениями содержания ^{18}O (Hollyman et al., 2017; Hollyman et al., 2018в), или минимумом температуры окружающей среды (Косьян, Антипушина, 2011). Проверка достоверности определения возраста на основе подсчета отметок на шлифе статолита была также проведена путем перекрестной валидации с применением анализа частотного распределения высоты раковин моллюсков *N. reticulatus* (Barroso et al., 2005). Выявлена взаимосвязь между количеством годовичных колец в статолитах *N. reticulatus* и размерным классом животного.

Примененный нами способ кросс-валидации метода определения возраста по статолитам путем сопоставления оценок с оценками по внешним регистрирующим структурам подтвердил его согласованность с альтернативными методами для большинства видов. Для моллюсков рода *Vissium* сравнение оценок возраста по статолитам и оперкулумам показало удовлетворительное соответствие: средние коэффициенты вариации находились в диапазоне 6,2-14,88%, а регрессионный анализ выявил статистически значимые линейные зависимости с коэффициентами детерминации R^2 от 0,54 до 0,90, что позволяет говорить о предположительной годовой периодичности возникновения отметок на статолитах моллюсков рода *Vissium*.

Сравнивая две методики определения возраста, можно отметить, что традиционный подход к установлению индивидуального возраста моллюсков рода *Vissium* на основе подсчета отметок на оперкулуме характеризуется рядом существенных ограничений. Исследования показывают, что интерпретация таких меток у вида *B. undatum* часто сопряжена со значительными трудностями (Kideys, 1996; Lawler, 2013). При сравнительном анализе двух методик для *B. undatum* было установлено, что читаемость меток на статолитах существенно выше (Hollyman et al., 2018a). Аналогичные результаты для *B. osagawai* были получены в ходе настоящего исследования. Будучи внешними регистрирующими структурами, оперкулумы в большей степени подвержены механическим повреждениям, что может затруднять или полностью исключать возможность оценки возраста. Кроме того, в настоящее время отсутствуют однозначные данные о степени снижения читаемости оперкулумов по мере старения особей. Таким образом, методика анализа отметок на статолитах, несмотря на ее трудоемкость и малую пригодность для полевых условий, обладает рядом неоспоримых преимуществ.

В ходе кросс-валидации метода определения возраста по отметкам на статолитах особенно убедительные результаты получены для *R. venosa*, где сравнение с методом

нерестовых отметок на раковинах показало практически полное соответствие ($R^2 = 77,8\%$, наклон 1,03 при $p < 0,001$).

Оценка частоты образования приростов на статолитах *R. venosa*, проведенная в рамках настоящего исследования, имела некоторые ограничения. Наиболее важное ограничение связано с тем, что кросс-валидация периодичности образования отметок на статолитах *R. venosa* была проведена с использованием нерестовых отметок на раковинах. Раковины моллюсков представляют собой регистрирующие структуры, подверженные воздействию внешней среды, что может повлиять на возникновение или читаемость отметок. Поскольку даже в рамках этого исследования только 30% раковин оказались пригодными для оценки возраста, мы считаем, что раковины являются ненадежным инструментом для оценки возраста и не подходят для рутинного мониторинга. Тем не менее раковины являются единственной регистрирующей структурой *R. venosa*, верифицированной для определения индивидуального возраста до настоящего исследования (Косьян, Антипушина, 2011), поэтому мы использовали их для проведения сравнительного анализа.

Чтобы снизить негативное влияние плохой читаемости нерестовых отметок на поверхности раковин, мы отобрали те из них, которые характеризовались низким коэффициентом вариации между отдельными подсчетами отметок, отсутствием эрозии или обрастаний и т.д. Это позволило достоверно проверить соответствующие статолиты. Второе ограничение неразрывно связано с первым: поскольку большинство раковин было отбраковано, итоговая выборка для кросс-валидации была относительно небольшой. Имеющийся материал не позволяет увеличить объем выборки, и для будущих исследований по валидации мы можем предложить отбирать особей с хорошо читаемыми нерестовыми отметками на поверхности раковин.

В отличие от других видов, для *N. despecta* в ходе кросс-валидации выявлена принципиальная неприменимость метода подсчета отметок на оперкулах для определения возраста. Регрессионный анализ не показал статистически значимой зависимости между оценками возраста по статолитам и оперкулам ($p = 0,43$ для 2023 г., $p = 0,26$ для 2024 г.), а коэффициенты корреляции Спирмена оказались близки к нулю. Это свидетельствует о том, что для данного вида статолиты являются единственной надежной регистрирующей структурой для определения индивидуального возраста.

Ричардсон с соавторами (2005б) провели валидацию метода оценки возраста с помощью статолитов для *Neptunea antiqua*. Основываясь на этом подходе, мы предполагаем, что оценка возраста по статолитам может быть применима и к *N. despecta*. Однако читаемость отметок замедления роста на статолитах *N. despecta* была хуже по сравнению с другими видами (*N. antiqua* (Richardson et al., 2005б), *B. undatum* (Hollyman et al., 2018а), а также *R. venosa* и *B. osagawai* в настоящем исследовании). Метод также имеет определенные ограничения, связанные со сложностью обработки.

В рамках данного исследования прямая или косвенная валидация (с использованием других регистрирующих структур) метода оценки возраста по статолитам оказалась невозможной. Наша попытка оценки возраста *N. despecta* с помощью оперкулумов выявила ограничения, которые не позволяют установить надежные поправочные коэффициенты и провести валидацию периодичности отметок на статолитах.

Поэтому, несмотря на текущие ограничения, анализ линий роста в статолитах представляется более перспективным для определения возраста у *N. despecta*. На основании результатов оценки возраста с использованием оперкулумов можно заключить, что статолиты обеспечивают более точное определение возраста, несмотря на существующие ограничения.

Несмотря на в целом положительные результаты кросс-валидации, мы считаем, что все еще необходимы некоторые исследования для полной валидации метода. Прежде всего, необходимо точно определить время образования первой концентрической отметки, согласно подходу, примененному другими авторами (Chatzinikolaou, Richardson, 2007; Hollyman et al., 2018в). Во-вторых, периодичность отложения, по крайней мере, первых трех ежегодных приростов должна быть подтверждена путем подсчета отметок на шлифе статолита у моллюсков известного возраста или путем анализа микроэлементного или изотопного состава.

Таким образом, метод определения индивидуального возраста по статолитам подтвердил свою валидность для всех исследуемых видов брюхоногих моллюсков. Высокая читаемость структур, воспроизводимость результатов в межгодовом аспекте и согласованность с независимыми методами оценки возраста позволяют рекомендовать данный подход в качестве основного для дальнейших популяционных исследований. Наблюдаемые уровни точности и прецизионности оценок возраста, основанных на

подсчете отметок на шлифе статолита, подтверждают применимость этого метода для оценки возраста брюхоногих моллюсков исследуемых видов. Данный метод может применяться для камеральной оценки индивидуального возраста исследованных видов брюхоногих моллюсков, а также составления размерно-возрастных ключей.

Глава 6. Моделирование роста брюхоногих моллюсков

В результате того, что выше установлено соответствие между количеством периодических приростов на поверхности внешних регистрирующих структур: оперкулумов для р. *Buccinum* и раковин для *R. venosa* и на шлифах статолитов у этих видов моллюсков, можно сделать вывод о возможности применения статолитов в качестве надежного инструмента для реконструкции роста исследуемых видов моллюсков. Исходя из этого, для видов р. *Buccinum* были построены модели роста с использованием данных по оценке возраста как по отметкам на внутренних регистрирующих структурах (статолитах), так и на внешних структурах – оперкулумах. Для *R. venosa* сравнение моделей, построенных на основании данных по внутренним и внешним регистрирующим структурам, не проводилось из-за большого количества раковин, исключенных из анализа по причине низкой читаемости.

Для *N. despecta* соответствия между оценками возраста, полученными с использованием внешних и внутренних регистрирующих структур, установить не удалось по причине того, что отметки на поверхности оперкулумов оказались непригодны для определения возраста. Тем не менее, принимая во внимание, что для близкого вида *N. antiqua* подтверждено ежегодное образование отметок на статолитах (Richardson, 2005б), мы считаем, что у *N. despecta* отметки замедления роста на статолитах так же образуются ежегодно и пригодны для определения возраста и исследования характера роста моллюсков.

В основе метода реконструкции роста лежит утверждение, что каждый ежегодно формируемый прирост на регистрирующей структуре соответствует одному году онтогенеза брюхоногого моллюска. Таким образом, подсчет приростов позволяет с высокой точностью установить возраст моллюска в годах.

В ходе исследования была предпринята попытка математического моделирования роста раковины на основе полученных данных. В качестве результирующего параметра (зависимой переменной) использовалась высота раковины (L), а в качестве предиктора (независимой переменной) — возраст особи, определенный по отметкам на регистрирующих структурах (t). Для описания роста моллюсков был применен метод нелинейной регрессии. Тестировались линейная функция и основные сигмоидальные функции: модель Берталанфи, модель Гомпертца и логистическая функция, традиционно

используемые для описания роста животных (таблица 6.1, 6.2), для которых значения информационного критерия Акаике (AIC) и коэффициенты детерминации (R^2) сравнивались со значениями для линейной функции и между собой.

Таблица 6.1 – Результаты тестирования основных функций, использованных для моделирования роста брюхоногих моллюсков, с использованием метода определения возраста путем подсчета отметок на внутренних регистрирующих структурах (статолитах). Красным цветом выделены значения AIC и R^2 , характеризующие наиболее высокое качество моделей.

Вид, характеристики выборки		Линейная функция		Функция фон Берталанфи		Функция Гомпертца		Логистическая функция	
		AIC	R^2	AIC	R^2	AIC	R^2	AIC	R^2
<i>B. osagawai</i> , 2021 г		6724	0,625	6610	0,632	6658	0,639	6753,2	0,624
<i>B. osagawai</i> , 2023-2024 г	♀	13782	0,805	13682	0,807	12332	0,834	12260	0,830
	♂	5199,3	0,851	4500,6	0,871	4119,9	0,882	4117	0,882
<i>B. ectomocyta</i> , 2023 г.	♀+	18820	0,173	15012	0,341	15060	0,338	15110	0,336
	♂								
	♀	12915	0,248	9238,6	0,462	9237,9	0,462	9235,7	0,463
	♂	6560,5	0,442	4303,5	0,634	4386,7	0,627	4484,5	0,619
<i>B. pemphigus</i> , 2021 г.		5233,8	0,665	1897,4	0,879	1974	0,874	2082,3	0,867
<i>R. venosa</i> , 2021 г.		6807,8	0,832	4529	0,888	4561,9	0,888	4904,9	0,879
<i>N. despecta</i> , 2023 г.		925,99	0,976	745,29	0,981	770,04	0,980	840,31	0,979
<i>N. despecta</i> , 2024 г.		4037,6	0,907	1877,1	0,957	1674,1	0,961	1724,5	0,960

Таблица 6.2 – Результаты тестирования основных функций, использованных для моделирования роста брюхоногих моллюсков, на основе подсчета отметок на внешних регистрирующих структурах (оперкулумах). Красным цветом выделены значения AIC и R^2 , характеризующие наиболее высокое качество моделей.

Вид, характеристики выборки		Линейная функция		Функция фон Берталанфи		Функция Гомпертца		Логистическая функция	
		AIC	R^2	AIC	R^2	AIC	R^2	AIC	R^2
<i>B. osagawai</i> , 2021 г		5979,7	0,697	5985,5	0,697	6086,4	0,692	6180,4	0,687
<i>B. osagawai</i> , 2023-2024 г	♀	11627	0,66	9873,2	0,712	9707,5	0,716	9884,1	0,711
	♂	5952,1	0,681	5022,5	0,731	4814,3	0,742	4875,7	0,739
<i>B. ectomocuma</i> , 2023 г.	♀+	8247,7	0,741	6521,7	0,795	6539,7	0,794	6747,9	0,788
	♂								
	♀	5808,5	0,814	4123,7	0,868	4047,3	0,871	4278,2	0,863
	♂	3345	0,764	2334,7	0,835	2425	0,829	2605,6	0,816
<i>B. pemphigus</i> , 2021 г.		5344,9	0,651	1706	0,889	1743,7	0,887	1814,3	0,882

Результаты тестирования моделей, построенных с использованием метода определения возраста путем подсчета отметок на статолитах (таблица 6.1) показали, что для большинства выборок (*B. osagawai*, 2021, смешанная выборка; *B. ectomocuma*, 2023 (смешанная выборка; ♂); *B. pemphigus*, 2021, смешанная выборка; *R. venosa*, 2021, смешанная выборка; *N. despecta*, 2023; 2024) лучшим образом аппроксимируют зависимости функции фон Берталанфи и Гомпертца, при этом значения AIC и R^2 для этих функций слабо различаются. Для некоторых других выборок (*B. osagawai* 2023-2024 (♀, ♂) и *B. ectomocuma* (♀)) наименьшее значение AIC и наибольшее – R^2 показывают модели, построенные на основе логистической функции.

При тестировании моделей, построенных с использованием оценок возраста на основании подсчета отметок на оперкулумах (таблица 6.2), была получена сходная картина: практически для всех выборок наиболее высокое качество модели показывают модели Гомпертца и Берталанфи. Исключением является только выборка *B. osagawai*, 2021 г., где линейная функция показала самое высокое качество аппроксимации.

Принимая во внимание, что основные отличия в функциях, аппроксимирующих зависимости высоты раковины и возраста наблюдаются внутри видов рода *Buccinum*, которые обитают в схожих условиях и занимают схожие экологические ниши, найденные

отличия, по-видимому, можно объяснить скорее особенностями выборок и особенностями регистрирующих структур (разной степени пригодности для определения возраста внешних и внутренних структур у разных видов), чем реальными различиями в характере роста моллюсков.

Большинством авторов рост брюхоногих моллюсков описывается с использованием функций фон Берталанфи (например, Panda et al., 2011; Fisher, 2015; Kawai, 2000 и др., в том числе *Buccinum undatum* – Lawler, 2013; Borsetti et al., 2021) и Гомпертца (например, Bigatti et al., 2007; Miranda et al., 2008; Herbert et al., 2022 и др.; в том числе *Buccinum undatum* – Hollyman et al., 2018a; Emmerson et al., 2020). Эти модели по-разному описывают рост животных на ранних этапах развития: функция Гомпертца используется для описания роста животных с этапом замедленного роста на ранних стадиях, который затем сменяется стадией быстрого роста, а после полового созревания опять замедляется. Модели, построенные на основе функции фон Берталанфи, описывают рост животных без стадии замедленного роста на ранних этапах онтогенеза.

Так как обе этих функции используются при описании роста в том числе близкого вида *B. undatum*, а для наших выборок дают близкие результаты при оценке качества моделей, решение о выборе функции для описания роста исследуемых видов брюхоногих моллюсков было принято на основании возможности сравнения паттернов роста и отдельных параметров, характеризующих рост моллюсков как в настоящей работе, так и на основании литературных данных. Для описания роста исследуемых видов моллюсков была выбрана функция Гомпертца в модифицированной форме (Tjørve, Tjørve, 2017):

$$L_t = L_{\infty} \times \exp^{-\exp^{-k_U \times (t - T_i)}} \quad (6.1),$$

где L_t – размер раковины;

t – возраст особи;

L_{∞} — асимптотический размер раковины;

k_U – максимальная относительная скорость роста в точке перегиба кривой роста;

T_i – возраст в точке перегиба кривой роста.

Параметры этой функции позволяют сравнить не только асимптотический размер животного и максимальную относительную скорость роста в точке перегиба, но и возраст в точке перегиба, который, связан с возрастом полового созревания животного.

6.1 Моделирование роста моллюсков р. *Buccinum*

6.1.1 *Buccinum osagawai*

Для каждой из трех выборок *B. osagawai* (2021, 2023 и 2024 гг.) проводился как предварительный статистический анализ для оценки различий в характере роста, обусловленных половым диморфизмом, так и дальнейшее моделирование роста с использованием сигмоидальных функций.

Предварительный анализ характера и темпов роста *B. osagawai* был осуществлен на выборке 2021 года. Статистический анализ промеров раковины и морфометрический характеристик статолитов (см. глава 4, 5) продемонстрировал отсутствие достоверно значимых различий между разнополыми особями (уровень значимости $p < 0,05$). Вследствие отсутствия выраженного полового диморфизма и небольшого размера выборки было принято решение о построении единой обобщающей модели, описывающей рост вида *B. osagawai* без разделения на самцов и самок на основании подсчета количества отметок на статолитах. Для этой выборки было проведено сравнение моделей, построенных с использованием функций фон Берталанфи и Гомпертца.

Наилучшее соответствие эмпирическим данным было достигнуто с использованием классической модели фон Берталанфи ($R^2 = 0,631$), которая описывает асимптотический рост с замедлением по мере достижения организмом предельных размеров (таблица 6.1). Параметризация модели с использованием этой функции представлена следующим уравнением:

$$L_t = 253,60 \times (1 - \exp^{-0,03 \times (t - 0,26)}) \quad (6.2),$$

где:

L_t — прогнозируемая высота раковины (в мм) в возрасте t ,

t — возраст особи, установленный по статолитам (в годах).

При биологической интерпретации параметров модели (6.2) можно заметить, что значение теоретического предельного размера (L_∞) слишком высокое для вида (253,6 мм). В то же время модель, построенная с использованием функции Гомпертца (6.3), имеет схожую долю объясненной дисперсии ($R^2 = 0,629$), но значительно более реалистичные биологические коэффициенты (рисунок 6.1):

$$L_t = 129,03 \times \exp^{-\exp^{-0,06 \times (t - 6,8)}} \quad (6.3)$$

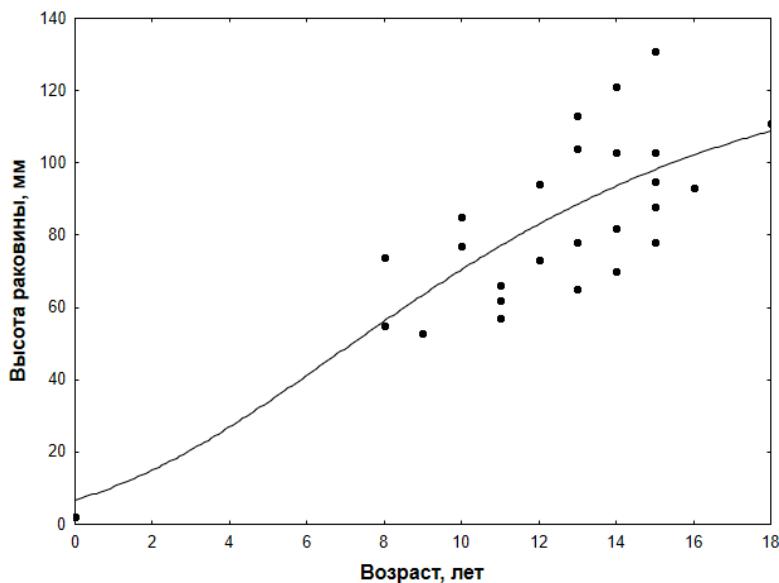


Рисунок 6.1 – Модель роста, описывающая рост *B. osagawai* выборки 2021 года с использованием функции Гомпертца, на основе количества отметок на статолитах, смешанная выборка.

Модель (6.3) объясняет 62,88% общей вариабельности данных, при этом корреляция между размером раковины и возрастом сильная $R = 0,79$. Следует отметить, что значительная доля изменчивости роста моллюсков *B. osagawai* (37,12%) обусловлена факторами, не учтенными в данной модели.

Значение среднего предельного размера модели (6.3) ($L_{\infty} = 129,03$ мм) является биологически реалистичным и соответствует ожидаемым

размерам *B. osagawai*. Коэффициент, характеризующий скорость роста, также имеет довольно низкое значение ($k_u = 0,06$), что может быть характерно для холодноводных и глубоководных моллюсков, к которым относится *B. osagawai*. В то же время, значение коэффициента точки перегиба, который обычно связывают с наступлением половой зрелости, имеет довольно высокое значение ($T_i = 6,8$). Коэффициенты L_{∞} и T_i статистически значимы.

Для выборки *B. osagawai*, 2021 г. была также построена модель роста на основании оценок возраста, полученных с использованием оперкулумов. Несмотря на то, что для этой выборки наилучшее качество аппроксимации имели модели, построенные с использованием линейной функции и функции фон Берталанфи (таблица 6.2), нами была выбрана модифицированная функция Гомпертца, использование которой давало немного более низкое качество модели, но позволяло в дальнейшем сравнивать параметры роста. Полученная модель (6.4) имела следующий вид (рисунок 6.2):

$$L_t = 197,37 \times \exp^{-\exp^{-0,04 \times (t-9,36)}} \quad (6.4)$$

При сравнении двух моделей роста *B. osagawai* выборки 2021 года (с использованием оценок возраста по статолитам (6.3) и оперкулумам (6.4)) следует отметить, что качество модели, построенной с использованием оценок возраста по оперкулумам (6.4) выше: коэффициент детерминации $R^2 = 0,69$, а коэффициент корреляции высоты раковины и возраста моллюска $R = 0,83$ (для модели с использованием оценок возраста по статолитам (6.3) $R^2 = 0,629$, $R = 0,79$). Однако, для модели (6.4) рассчитанные коэффициенты статистически недостоверны ($p > 0,05$), а также их можно оценить как менее биологически реалистичные. Средний предельный размер ($L_\infty = 197,37$), полученный моделью, слишком высокий для вида *B. osagawai*. Завышено также и значение точки перегиба ($T_i = 9,36$).

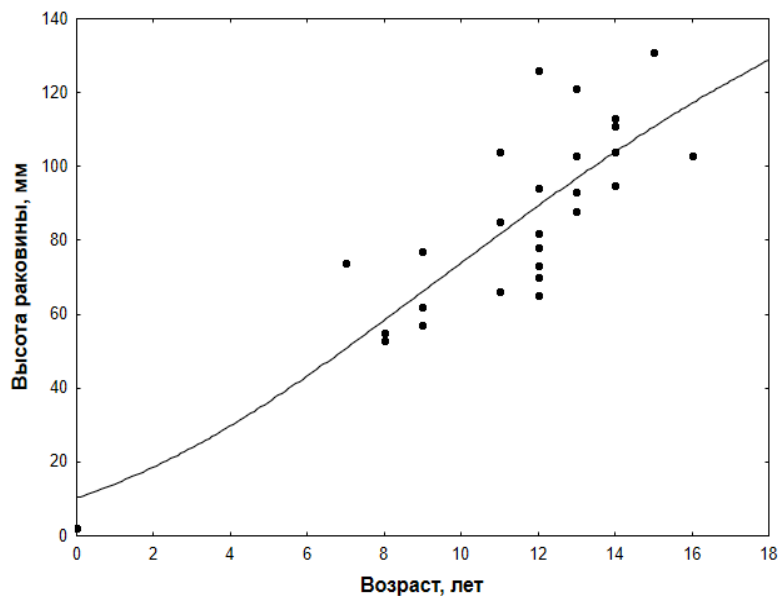


Рисунок 6.2 – Модель роста, описывающая рост *B. osagawai* выборки 2021 года с использованием функции Гомпертца, на основе количества отметок на оперкулумах, смешанная выборка.

Для дальнейшего анализа роста брюхоногого моллюска *B. osagawai* использовались выборки 2023 и 2024 года. Для выборки 2023 года *B. osagawai* предварительный статистический анализ (см. глава 4) показал наличие полового диморфизма по высоте раковины длине и ширине оперкулума, но отсутствие диморфизма по морфометрическим характеристикам статолитов (см. глава 5). В то же время у моллюсков выборки 2024 года обнаружены различия между самцами и самками

по морфометрическим характеристикам статолитов (см. глава 5), при этом половой диморфизм по промерам раковины отсутствовал (см. глава 4).

Таким образом, по данным предварительного статистического анализа, по-видимому, можно сделать вывод о наличии устойчивых различий между самцами и самками *B. osagawai* и по промерам раковин, и по морфометрическим характеристикам статолитов, которое не всегда можно уловить применяемыми статистическими методами вследствие ограниченного размера выборки и ненормального распределения данных.

Вследствие этого моделирование роста *B. osagawai* осуществлялось отдельно для выборок самцов 2023 и 2024 гг. и самок 2023 и 2024 гг. как с использованием статолитов, так и с использованием оперкулумов. Модели, построенные на основании модифицированной функции Гомпертца на основе оценок возраста, полученных с использованием статолитов, имели следующий вид (рисунок 6.3):

$$L_t = 120,16 \times \exp^{-\exp^{-0,10 \times e \times (t-8,47)}} \quad (6.5) \text{ – для самок,}$$

$$L_t = 90,06 \times \exp^{-\exp^{-0,14 \times e \times (t-6,54)}} \quad (6.6) \text{ – для самцов.}$$

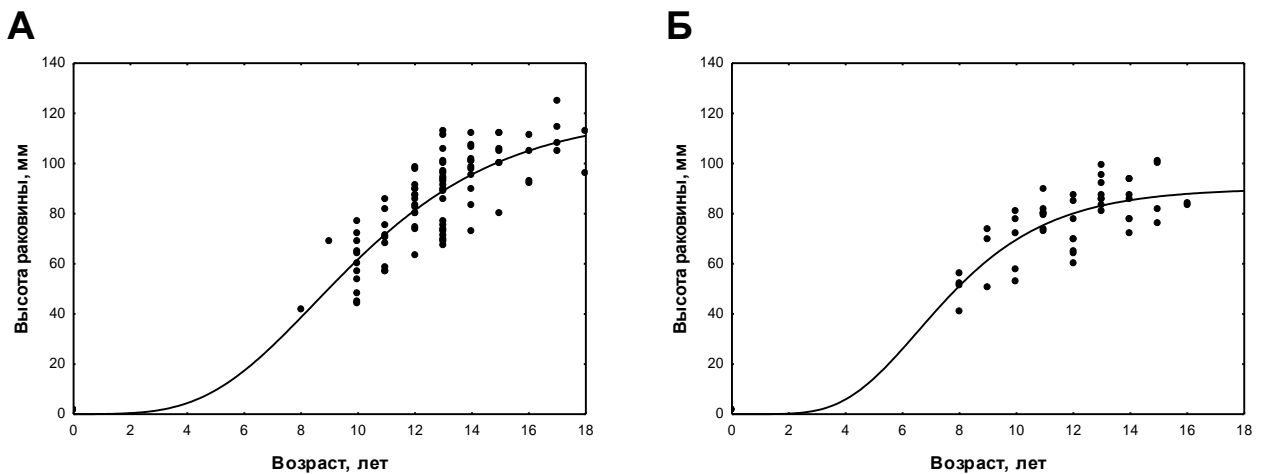


Рисунок 6.3 – Модель роста, описывающая рост *B. osagawai* смешанной выборки 2023 и 2024 года с использованием функции Гомпертца, на основе количества отметок на статолитах. А – самки, Б – самцы.

Интерпретируя параметры модели, можно оценить половой диморфизм в характере роста моллюсков *B. osagawai* как сильно выраженный. Значения среднего теоретического предельного размера L_∞ заметно и статистически значимо отличаются: для самок $L_\infty = 120,16$ мм, для самцов $L_\infty = 90,06$ мм, т. е. самки значительно крупнее самцов. Коэффициент, отражающий относительную максимальную скорость роста особи в точке перегиба (k_u) показывает незначительно отличающиеся значения, характерные для вида с низким уровнем метаболизма: для самок $k_u = 0,10$, для самцов $k_u = 0,14$. Значения коэффициента, определяющего положение точки перегиба кривой роста (T_i), также отражают наблюдаемый половой диморфизм: для самок $T_i = 8,47$, для самцов $T_i = 6,54$. Полученные коэффициенты статистически значимы ($p < 0,05$). Остаточные значения (по

абсолютной величине) для самок варьировали от 0,10 до 23,63 мм, в среднем составляя 8,65 мм, для самцов – от 0,05 до 20,11 мм (в среднем 7,15 мм).

Полученные модели роста самок и самцов выборки 2023-2024 гг. (5.5, 5.6) демонстрируют значительно более высокий коэффициент детерминации, чем показывает выше смешанная выборка 2021 года ($R^2 = 0,629$): для самок выборки 2023-2024 гг. $R^2 = 0,834$, для самцов $R^2 = 0,882$. Коэффициент корреляции также показывает сильную связь высоты раковины и возраста: для самок $R = 0,913$, для самцов $R = 0,939$. Таким образом, можно сделать вывод, что в характере роста *B. osagawai* наблюдается выраженный половой диморфизм: самцы обладают несколько менее вариабельным и более предсказуемым ростом.

Для сравнения пригодности для моделирования роста *B. osagawai* внутренних и внешних регистрирующих структур были также построены модели на основании оценок возраста по отметкам на оперкулумах для выборок самок и самцов 2023-2024 годов сбора с использованием модифицированной функции Гомпертца. Параметризация моделей с использованием этой функции представлена следующими уравнениями:

$$L_t = 115,14 \times \exp^{-\exp^{-0,07 \times e \times (t-5,15)}} \quad (6.7) \text{ – для самок,}$$

$$L_t = 95,42 \times \exp^{-\exp^{-0,10 \times e \times (t-5,04)}} \quad (6.8) \text{ – для самцов.}$$

Графики моделей имели следующий вид (рисунок 6.4):

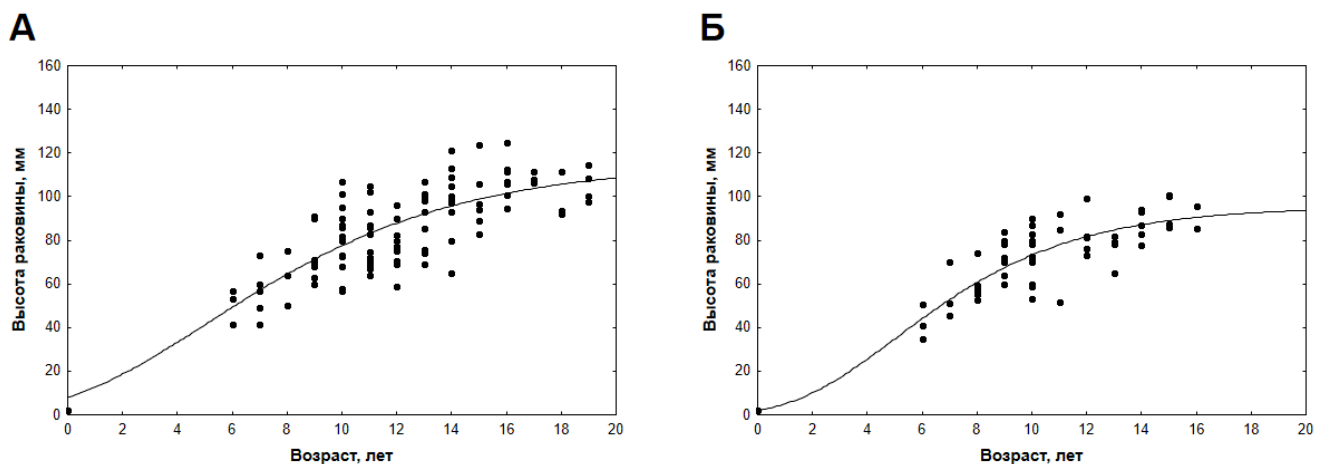


Рисунок 6.4 – Модель роста, описывающая рост *B. osagawai* смешанной выборки 2023 и 2024 года с использованием функции Гомпертца, на основе количества отметок на оперкулах. А – самки, Б – самцы.

Модели роста самок (6.7) и самцов (6.8) *B. osagawai*, построенные на основании данных о возрасте моллюсков по отметкам на оперкулах, характеризуются значениями коэффициентов, схожими с таковыми у моделей на основе количества отметок на статолитах (6.5 и 6.6 соответственно). Модели демонстрируют схожий асимптотический размер: для самок $L_{\infty} = 120,16$ (6.5) и $115,14$ (6.7), для самцов $L_{\infty} = 90,06$ (6.6) и $95,42$ (6.8). Форма кривой в младших возрастных группах более реалистична в моделях, построенных по оперкулам (6.7 и 6.8). Относительная максимальная скорость роста особи в точке перегиба (k_n) для моделей, построенных по данным по оперкулам (6.7 и 6.8) ниже, чем для моделей на основе данных по статолитам (6.5 и 6.6), так же, как и коэффициент, определяющий положение точки перегиба кривой роста (T_i). Полученные коэффициенты статистически значимы ($p < 0,05$). Остаточные значения (по абсолютной величине) для самок варьировали от $0,002$ мм до $30,73$ мм, в среднем составляя $10,59$ мм, для самцов – от $7,67$ до $26,07$ мм (в среднем $7,67$ мм).

Сравнение качества полученных моделей показывает, что несмотря на сравнительно высокие значения коэффициентов детерминации и коэффициентов корреляции моделей, построенных на основании данных по оперкулам (6.7 и 6.8) (для самок $R^2 = 0,649$, $R = 0,805$, для самцов $R^2 = 0,723$, $R = 0,850$), модели, построенные на данных по статолитам (6.5 и 6.6), лучше аппроксимируют зависимость (для самок $R^2 = 0,834$, $R = 0,913$, для самцов $R^2 = 0,882$, $R = 0,939$).

Таким образом, можно сделать вывод, что модель, использующая данные по статолитам, лучше описывает зависимость высоты раковины от возраста моллюсков *B. osagawai*. Это позволяет составить предварительный размерно-возрастной ключ (Чугунова, 1959; Малкин, 1999; Овсянников, Островский, 2008; Золотов, 2024), несмотря на небольшой объем выборки. С учетом выявленного полового диморфизма, таблицы размерно-возрастного состава для *B. osagawai* составлены отдельно для самок (таблица 6.3) и самцов (таблица 6.4).

Полученные размерно-возрастные ключи построены на ограниченных выборках, что уменьшает их точность для окончательной оценки размерно-возрастной структуры:

это заметно, например, по выпадению некоторых размерно-возрастных групп. Также следует отметить нехватку младших возрастных групп. Однако эти результаты позволяют получить представление о размерно-возрастном составе исследуемой выборки. Для составления полного ключа, который бы позволил оценивать возрастной состав уловов, необходимо увеличение выборки.

Таблица 6.3 Возрастной состав самок *B. osagawai* (на основе данных по статолитам) в размерных группах по высоте раковины (Н), %

Н, мм	40-49	50-59	60-69	70-79	80-89	90-99	100-109	110-119	120-129
N Воз- раст, лет	7	7	10	15	13	20	19	9	3
8	28,57%	14,29%	0%	0%	0%	0%	0%	0%	0%
9	28,57%	14,29%	20,00%	6,67%	0%	5,00%	0%	0%	0%
10	28,57%	28,57%	10,00%	6,67%	0%	5,00%	0%	0%	0%
11	0%	28,57%	20,00%	26,67%	23,08%	10,00%	10,53%	0%	0%
12	14,29%	0%	50,00%	6,67%	46,15%	20,00%	10,53%	0%	33,33%
13	0%	14,29%	0%	26,67%	15,38%	30,00%	15,79%	0%	33,33%
14	0%	0%	0%	26,67%	7,69%	5,00%	15,79%	44,44%	0%
15	0%	0%	0%	0%	0%	15,00%	26,32%	22,22%	0%
16	0%	0%	0%	0%	0%	0%	5,26%	0%	0%
17	0%	0%	0%	0%	7,69%	10,00%	10,53%	0%	33,33%
18	0%	0%	0%	0%	0%	0%	0%	22,22%	0%
19	0%	0%	0%	0%	0%	0%	0%	0%	0%
20	0%	0%	0%	0%	0%	0%	5,26%	11,11%	0%

Таблица 6.4 Возрастной состав самцов *B. osagawai* (на основе данных по статолитам) в размерных группах по высоте раковины (Н), %

Н, мм	40-49	50-59	60-69	70-79	80-89	90-99	100-109	110-119
N Воз- раст, лет	3	10	6	14	16	7	2	3
8	33,33%	10,00%	0%	0%	0%	0%	0%	33,33%
9	33,33%	20,00%	0%	14,29%	0%	0%	0%	33,33%
10	0%	10,00%	0%	14,29%	0%	0%	0%	0%
11	0%	10,00%	16,67%	14,29%	6,25%	28,57%	0%	0%
12	33,33%	30,00%	33,33%	7,14%	12,50%	0%	0%	33,33%
13	0%	10,00%	33,33%	21,43%	18,75%	0%	0%	0%
14	0%	10,00%	16,67%	14,29%	18,75%	28,57%	0%	0%
15	0%	0%	0%	7,14%	12,50%	42,86%	0%	0%

16	0%	0%	0%	0%	18,75%	0%	0%	0%
17	0%	0%	0%	7,14%	6,25%	0%	100,00%	0%
18	0%	0%	0%	0%	6,25%	0%	0%	0%

Приведем также средний, минимальный и максимальный размер моллюсков в соответствующих возрастных классах для самок и самцов (таблица 6.5):

Таблица 6.5 Размерный диапазон высоты раковины (Н) моллюсков *B. osagawai* в соответствующих возрастных классах (на основе данных по статолитам) для самок и самцов, мм

Возраст, лет	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	20
Самки (N = 106)												
Мин., мм	41,6	32,0	41,8	56,7	41,0	58,0	70,0	91,9	105,0	83,0	111,5	104,7
Сред. ±	48,77	60,43	60,80	78,95	82,88	89,18	95,15	102,23	105,0	101,87	113,05	108,65
станд. ±	±	±	±	± 4,09	±	±	± 4,95	± 2,07		± 5,87	± 1,55	± 3,95
ошибка, мм	4,38	6,99	6,78		4,09	3,81						
Макс., мм	56,7	93,0	91,0	107,0	121,2	123,7	115,0	111,7	105,0	124,5	114,6	112,6
Самцы (N = 58)												
Мин., мм	41,0	34,6	50,6	53,3	45,4	52,6	58,6	72,0	83,0	76	83,0	—
Сред. ±	46,4	57,16	65,53	76,04	64,54	72,13	75,61	87,95	85,27	90,15 ±	83,0	
станд. ±	± 5,4	±	±	± 5,28	±	±	± 3,95	± 4,17	±	6,08		—
ошибка, мм		7,05	7,47		5,77	4,29			1,30			
Макс., мм	51,8	74,0	73,3	93,0	82,0	87,0	94,0	99,0	87,5	100,6	83,0	—

Полученные показатели средних размеров для возрастных групп самок и самцов *B. osagawai* меньше указанных в литературе: по данным Овсянникова и Островского (2008), средние размеры в возрастных группах от 8 до 11 лет изменяются от $95,45 \pm 0,41$ мм до $110,00 \pm 4,0$ мм соответственно (без деления по полу). Васильев (2016) сообщает о следующих средних размерах в возрастных группах от 8 до 10 лет: для самок от 8,55 см до 9,2 см соответственно и для самцов от 8,2 см до 9,3 см соответственно. Максимальный возраст, зафиксированный нами (до 20 лет) также выше, чем в указанных работах: Васильев (2016) оценивает возраст моллюсков до 10 лет, по данным Овсянникова и Островского (2008) максимальный возраст в выборке – 11 лет.

6.1.2 *Buccinum ectomocuta*

Для моделирования роста *B. ectomocuta* использована только выборка 2023 года как наиболее полная. По результатам предварительного статистического анализа в выборке *B. ectomocuta* 2023 не обнаружено межполовых различий ни по промерам раковины, ни в морфометрических характеристиках статолитов (см. глава 4, 5). Поэтому для дальнейшего анализа была использована смешанная выборка самцов и самок.

Модель, наилучшим образом аппроксимирующая зависимость (6.9), была построена на основании модифицированной функции Гомпертца (рисунок 6.5):

$$L_t = 91,46 \times \exp^{-\exp^{-0,16 \times e \times (t-2,67)}} \quad (6.9),$$

где L_t — прогнозируемая высота раковины (в мм) в возрасте t ,

t — возраст особи, установленный по статолитам (в годах).

Оцененные параметры имеют следующую биологическую интерпретацию: теоретический средний предельный размер (асимптотическую длину) (L_∞) = 91,46 мм, относительная максимальная скорость роста особи в точке перегиба (k_u) = 0,16, коэффициент, определяющий положение точки перегиба кривой роста (T_i) = 2,67. Коэффициенты L_∞ и T_i статистически значимы ($p < 0,05$). Абсолютные значения остатков колебались от 0,52 до 30,52 мм, в среднем составляя 10,85 мм.

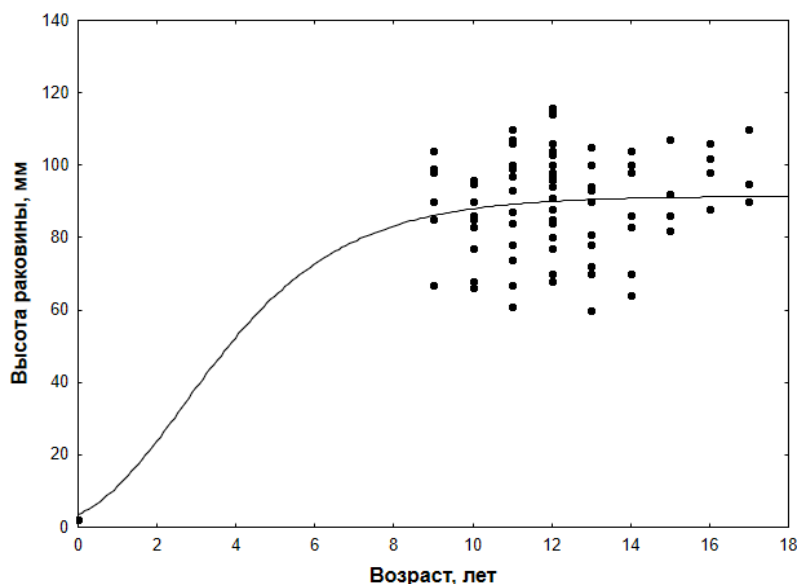


Рисунок 6.5 – Модель роста, описывающая рост *B. ectomocuta* с использованием функции Гомпертца, на основе количества отметок на статолитах, смешанная выборка.

Полученная модель (6.9) демонстрирует статистически значимую, но умеренную способность описывать вариабельность роста у данного вида: коэффициент детерминации $R^2 = 0,334$. Такое значение указывает на то, что значительная часть вариативности роста (около 66%) обусловлена факторами, не учтенными в данной модели.

Коэффициент корреляции $R = 0,582$ показывает наличие средней

связи между возрастом и размером раковины. Для оценки качества модели был также проанализирован показатель суммы квадратов остатков (SS), который составил 15053,81 мм, что свидетельствует о наличии существенных отклонений.

Низкое значение R^2 позволяет предположить, что на рост *B. ectomosuta* оказывают сильное влияние факторы, не включенные в модель. С учетом проведенного анализа модели выборка была разделена на самцов и самок с целью проверить, не улучшит ли это качество аппроксимации зависимости. Для выборок самок и самцов также были протестированы линейная и основные сигмоидальные функции (таблица 6.1), при этом наименьшие значения информационного критерия Акаике (AIC) и наибольшие значения R^2 также соответствовали модели Гомпертца.

Модели на основе данных по статолитам, построенные для выборок, разделенных по полу, имеют следующий вид (рисунок 6.6):

$$L_t = 92,31 \times \exp^{-\exp^{-0,23 \times \exp(t-2,13)}} \quad (6.10) \text{ – для самок,}$$

$$L_t = 92,57 \times \exp^{-\exp^{-0,13 \times \exp(t-3,14)}} \quad (6.11) \text{ – для самцов.}$$

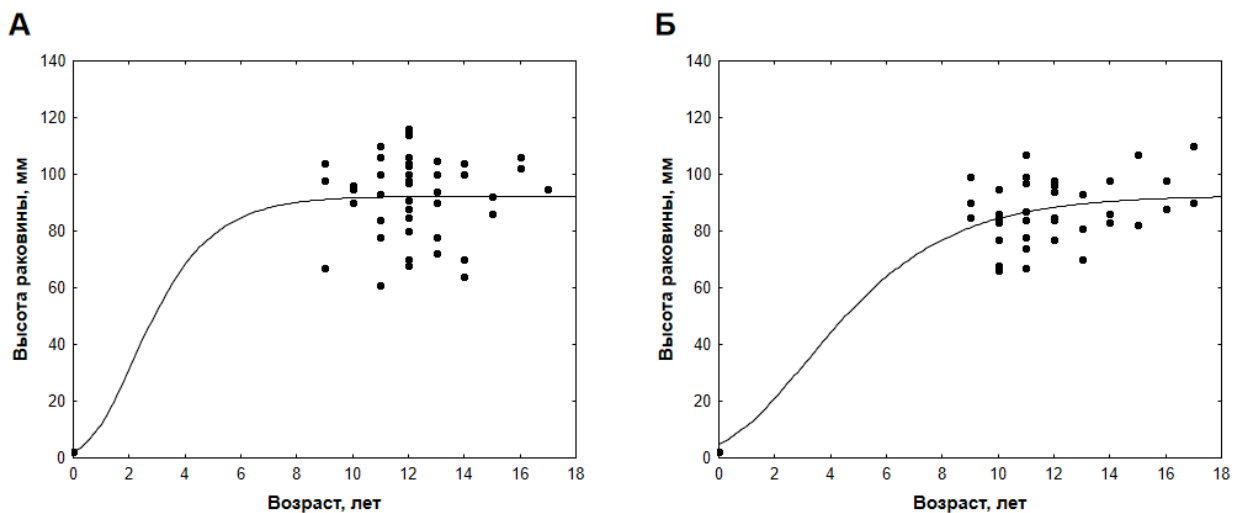


Рисунок 6.6 – Модель роста, описывающая рост *B. ectomosuta* с использованием функции Гомпертца, на основе количества отметок на статолитах. А – самки, Б – самцы.

Значения R^2 для моделей, построенных отдельно для самок (6.10) и самцов (6.11), значительно выросли относительно смешанной выборки (6.9), что позволило сделать вывод о наличии полового диморфизма, не улавливаемого при сравнении выборок непараметрическим критерием Манна-Уитни, используемым в главах 3 и 4. Доля

объясненной депрессии (R^2) модели роста самок составила 0,46, для самцов – 0,63 соответственно. Коэффициент корреляции (R) между высотой раковины и возрастом для моделей, построенных отдельно для самцов и самок также выше: для самок $R = 0,67$, для самцов $R = 0,79$. Показатель суммы квадратов остатков (SS) составил 9231,3 и 4380,1 для самок и самцов соответственно. Значения остатков в абсолютном выражении варьировали от 0,05 до 30,97 мм (в среднем 11,29 мм) для самок и от 0,30 до 20,30 мм (в среднем 8,70 мм) для самцов. Параметры модели статистически достоверны.

Анализируя параметры модели, можно заметить, что значения теоретического предельного размера (L_∞) для самок и самцов отличаются незначительно как между собой, так и от соответствующего параметра смешанной выборки. Более значительные различия можно наблюдать как для коэффициента k_u , характеризующего скорость роста особи (0,23 для самок и 0,13 для самцов), так и для значения T_i – точки перегиба (2,13 лет для самок и 3,14 лет для самцов). Таким образом, выявлен выраженный половой диморфизм в динамике роста: самцы характеризуются более предсказуемым и продолжительным ростом, в то время как самки достигают сходных размеров с более высокой скоростью.

Как и при описании роста *B. osagawai*, для моделирования роста *B. ectomocuta* также были построены модели на основании данных о возрасте животных, полученных по отметкам на оперкулумах. В этом случае так же была проанализирована сначала смешанная выборка без разделения по полам, модель построена с использованием модифицированной функции Гомпертца. Получена следующая модель (6.12):

$$L_t = 110,24 \times \exp^{-\exp^{-0,07 \times e \times (t-5,18)}} \quad (6.12)$$

Следует отметить, что качество аппроксимации зависимости высоты раковины от возраста *B. ectomocuta*, полученных с использованием данных по оперкулумам (6.12) значительно выше, чем для модели, построенной по данным по статолитам (6.9): $R^2 = 0,794$, $R = 0,891$ (в то время как для модели (6.9) $R^2 = 0,334$, $R = 0,582$). По аналогии с моделированием роста с использованием данных по статолитам и с учетом найденного выше полового диморфизма, смешанная выборка была также разделена на выборки самцов и самок, для построения модели также использована модифицированная функция Гомпертца (рисунок 6.7):

$$L_t = 107,03 \times \exp^{-\exp^{-0,08 \times e \times (t-5,25)}} \quad (6.13) \text{ – для самок,}$$

$$L_t = 107,33 \times \exp^{-\exp^{-0,07 \times e \times (t-5,19)}} \quad (6.14) - \text{для самцов.}$$

Анализ качества моделей, аппроксимирующих зависимости для выборок *B. ectomocuta* разделенных по полам, демонстрирует, что значения коэффициента детерминации и коэффициента корреляции для моделей 6.13 и 6.14 выше, чем для модели, описывающей смешанную выборку (6.12): для самок (6.13) $R^2 = 0,90$, $R = 0,949$, для самцов (6.14) $R^2 = 0,862$, $R = 0,929$, что подтверждает наличие полового диморфизма параметров роста. Для этих моделей всего 10% изменчивости роста для самок и 14% – для самцов описываются неучтенными факторами. Абсолютные значения остатков для модели 6.13 (самки) составили от 0,09 мм до 29,47 мм (в среднем 6,77 мм); для модели 6.14 (самцы) – от 0,13 мм до 18,68 мм (в среднем 6,11 мм).

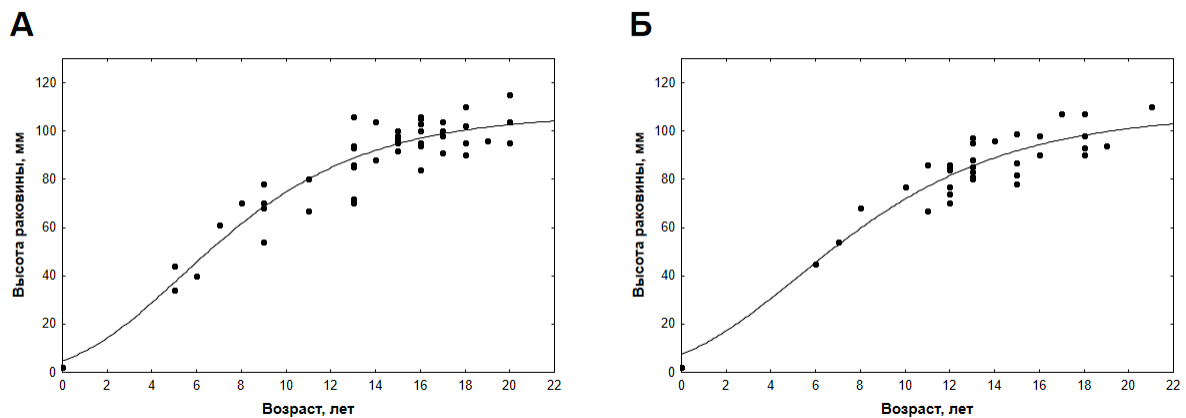


Рисунок 6.7 – Модель роста, описывающая рост *B. ectomocuta* с использованием функции Гомпертца, на основе количества отметок на оперкулумах. А – самки, Б – самцы.

Нельзя не обратить внимание на то, что значения R^2 и R для моделей 6.13 и 6.14 также значительно выше, чем для аналогичных моделей, использующих данные по статолитам: для самок (6.10) $R^2 = 0,46$, $R = 0,67$, для самцов (6.11) $R^2 = 0,63$, $R = 0,79$. Таким образом, можно сделать вывод, что для вида *B. ectomocuta* оперкулумы дают более точные и правдоподобные оценки возраста.

В пользу этого вывода свидетельствуют также более реалистичные и слабо различающиеся для самцов и самок коэффициенты моделей по сравнению с оценкой по статолитам: например, более высокий, чем по результатам параметризации моделей 6.10 и 6.11 средний предельный размер (L_∞), схожий для самок и самцов: 107,03 и 107,33

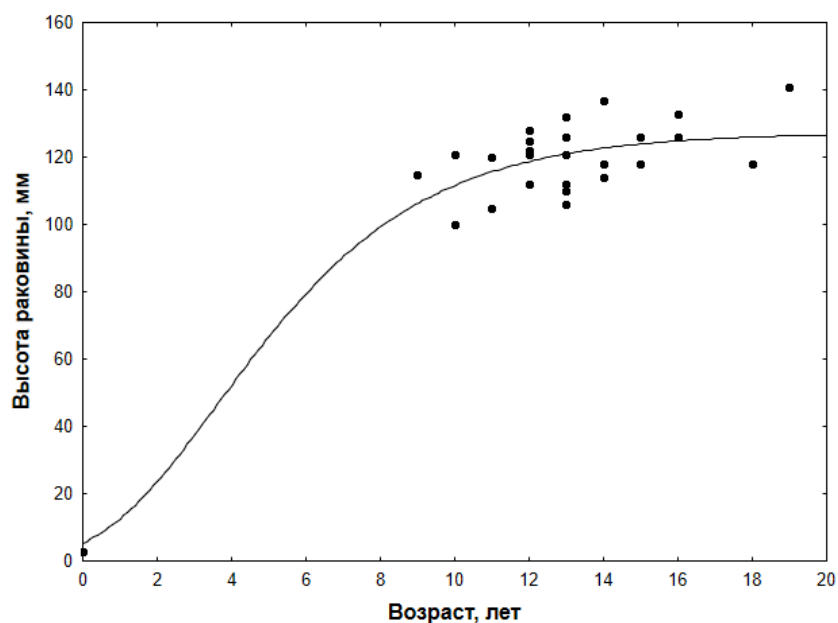
соответственно. При этом самки растут быстрее: максимальная относительная скорость роста в точке перегиба (k_u) у самок больше, чем у самцов (0,08 и 0,07 соответственно). Такие значения k_u характерны для медленно растущих холодноводных видов, каким является *B. ectomosuta*. Значения возраста точки перегиба (T_i) также сходны между собой ($T_i = 5,25$ для самок и 5,19 для самцов) и близки к результатам, полученным для *B. osagawai* ($T_i = 5,15$ и 5,04 соответственно). Полученные коэффициенты для моделей 6.13 и 6.14 статистически достоверны ($p > 0,05$).

6.1.3 *Buccinum retphigus*

Учитывая, что результаты анализа межполовых различий (глава 3, глава 4) показали отсутствие полового диморфизма у *B. retphigus* как в промерах раковины, так и в морфометрических характеристиках статолитов, для анализа роста моллюска *B. retphigus* использовалась смешанная выборка из самцов и самок. Для описания роста моллюсков была построена модель с использованием модифицированной функции Гомпертца (рисунок 6.8):

$$L_t = 127,27 \times \exp^{-\exp^{-0,11 \times e \times (t-3,64)}} \quad (6.15),$$

где L_t – высота раковины моллюска,



t – возраст моллюска.

Параметры модели (6.15) можно интерпретировать следующим образом: $L_\infty = 127,27$ мм – теоретический средний предельный размер, которого может достигнуть особь (асимптотическая длина). Параметр, характеризующий скорость роста моллюска $k_u = 0,11$ – имеющееся значение k_u говорит о достаточно умеренной скорости роста, характерной для брюхоногих

Рисунок 6.8 – Модель роста, описывающая рост *B. retphigus* с использованием модифицированной функции Гомпертца, на основе количества отметок на статолитах, смешанная выборка

моллюсков. Параметр $T_i = 3,64$ лет характеризует возраст в точке перегиба кривой роста, которая определяется возрастом полового созревания. Абсолютные значения остатков изменяются от 0,02 до 14,96 мм, в среднем составив 7,51 мм. Полученные коэффициенты статистически значимы ($p < 0,05$). Модель (6.15) демонстрирует исключительно высокое качество аппроксимации эмпирических данных. Коэффициент детерминации $R^2 = 0,874$, таким образом, модель объясняет 87,4% общей вариации высоты раковины моллюсков. Так как на рост моллюсков влияет множество стохастических факторов (условия среды, питание, конкуренция), это является очень высоким показателем, свидетельствующим о том, что возраст является главным фактором, определяющим размер особи. Коэффициент корреляции $R = 0,935$ подтверждает наличие очень сильной положительной связи между возрастом и размером раковины.

Для *B. petrophigus* также построена модель с использованием данных о возрасте моллюсков, полученных по оперкулумам (рисунок 6.9):

$$L_t = 126,46 \times \exp^{-\exp^{-0,10 \times e \times (t-4,48)}} \quad (6.16)$$

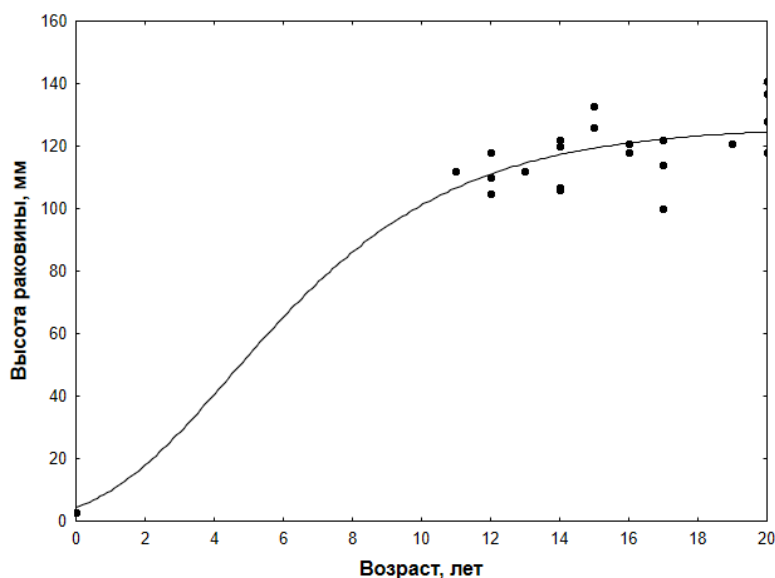


Рисунок 6.9 – Модель роста, описывающая рост *B. petrophigus* с использованием модифицированной функции Гомпертца, на основе количества отметок на оперкулумах, смешанная выборка

Качество аппроксимации данных модели, построенной с использованием отметок на оперкулумах (6.16)

незначительно выше, чем для таковой по статолитам (6.15): коэффициент детерминации $R^2 = 0,887$, коэффициент корреляции $R = 0,942$. Абсолютные значения остатков находились в пределах от 0,26 до 13,83 мм, в среднем составив 5,93 мм. Полученные коэффициенты для модели 6.16 (коэффициенты модели достоверны, $p > 0,05$)

незначительно отличаются от коэффициентов модели 6.15, что позволяет сделать вывод о равнозначности методик определения возраста для описания роста вида *B. petrophigus*.

На основании проведенного моделирования роста моллюсков рода *Buccinum* с использованием модифицированной функции Гомпертца (6.1) выявлены как общие закономерности, так и видоспецифичные особенности их онтогенеза. Полученные модели демонстрируют различную эффективность применения статолитов и оперкулумов в качестве регистрирующих структур для определения индивидуального возраста моллюсков, причем оптимальный метод варьирует в зависимости от вида.

Для *B. osagawai* моделирование выявило выраженный половой диморфизм в характере роста. Модели, построенные на основе статолитов для разделенных по полу выборок 2023-2024 гг., показали высокое качество аппроксимации ($R^2 = 0,834$ для самок (6.5) и $R^2 = 0,882$ для самцов (6.6)) и статистически значимые различия параметров: самки характеризуются более высоким асимптотическим размером ($L_\infty = 120,16$ мм для самок (6.5) против $L_\infty = 90,06$ мм для самцов (6.6)) и более поздним достижением точки перегиба кривой роста ($T_i = 8,47$ лет для самок (6.5) против $T_i = 6,54$ лет для самцов (6.6)). Модели, основанные на оперкулумах, демонстрировали сходные значения L_∞ ($L_\infty = 115,14$ для самок (6.7) и $L_\infty = 95,42$ для самцов (6.8)), но более низкое качество аппроксимации ($R^2 = 0,649$ для самок (6.7) и $R^2 = 0,723$ для самцов (6.8)), что свидетельствует о преимуществе статолитов для исследования возраста этого вида.

Рост *B. osagawai* северной части Охотского моря на основании данных по оперкулумам исследовался в работе Овсянникова и Островского (2008). Параметры, полученные для модели на основе функции Гомпертца, близки к параметрам, полученным в настоящей работе, хотя авторы использовали смешанную выборку без деления на самцов и самок (например, $L_\infty = 125,48$; в то время как в настоящей работе для выборки 2021 года $L_\infty = 129,03$ (6.3); для выборки 2023-2024 года $L_\infty = 120,16$ мм для самок (6.5), $L_\infty = 90,06$ мм для самцов (6.6)).

Половой диморфизм в характеристиках роста, по литературным данным, встречается у брюхоногих моллюсков (например, Riascos, Guzman, 2010; Fisher, Rudders, 2017; Sutton, et al., 2017 и др.), в том числе и у других моллюсков рода *Buccinum*. Например, у *B. undatum* наблюдаются различия в параметрах модели роста, построенной на основании функции Гомпертца, для самок и самцов популяции пролива Менай: для самок $L_\infty = 79,14$ мм, $K = 0,87$; для самцов $L_\infty = 83,57$ мм, $K = 0,74$ – для этого вида, в отличие от *B. osagawai*, обнаружено превышение среднего асимптотического размера

самцов над таковым самок (Hollyman et al., 2018a). Половой диморфизм у *B. osagawai* обнаружен также в работе Васильева (2016), с небольшим превышением среднего асимптотического размера самок (хотя данные по средним значениям высоты раковины в различных возрастных группах в этой работе показали неоднозначные результаты). В работе, посвященной росту моллюска *B. isaotakii*, также обнаружен половой диморфизм в параметрах модели роста с использованием функции Берталанфи: для самок $L_{\infty} = 150,52$ мм, $K = 0,117$; для самцов: $L_{\infty} = 129,99$ мм, $K = 0,132$. В этом случае, как и в настоящей работе, обнаружено превышение среднего асимптотического размера самок над самцами (Piano et al., 2004).

В случае *B. ectomocuta* обнаружены отличающиеся закономерности. Модели, построенные на основе оперкулумов, показали значительно более высокое качество аппроксимации как для смешанной выборки ($R^2 = 0,794$ против $R^2 = 0,334$ для статолитов), так и для разделенных по полу выборок ($R^2 = 0,90$ для самок и $0,862$ для самцов). При этом анализ данных статолитов выявил наличие скрытого полового диморфизма: самки характеризуются более высокой скоростью роста ($k_u = 0,23$ против $k_u = 0,13$ у самцов), но сходным асимптотическим размером. Преимущество оперкулумов для этого вида может объясняться особенностями микроструктуры статолитов *B. ectomocuta*, которые снижают их читаемость. Полученные результаты указывают на то, что даже внутри рода *Vissium* нет единой оптимальной регистрирующей структуры, и выбор структуры должен осуществляться для каждого вида и исследования исходя из точности определения возраста и целесообразности.

Для *B. remphigus* установлена равнозначная эффективность обоих методов. Модели, основанные на статолитах и оперкулумах, демонстрируют сопоставимое высокое качество аппроксимации ($R^2 = 0,874$ (6.15) и $R^2 = 0,887$ (6.16) соответственно) и статистически неразличимые параметры роста. Отсутствие полового диморфизма и высокая предсказательная способность моделей позволяют рекомендовать оба метода для возрастных исследований данного вида.

Проведенное исследование подтверждает, что параметры роста моллюсков рода *Vissium* существенно варьируют между видами. Наибольшим асимптотическим размером характеризуется *B. remphigus* ($L_{\infty} = 127,27$ мм) для модели с использованием статолитов (6.15), тогда как *B. ectomocuta* имеет наименьшие предельные размеры ($L_{\infty} \approx 107$ мм как для самок, так и для самцов (6.13, 6.14)). Скорость роста наименьшая у

B. ectomocuma ($k_u = 0,07-0,08$ для моделей по оперкулумам (6.13, 6.14)) и незначительно выше у *B. osagawai* ($k_u = 0,10-0,14$ для самок (6.5) и самцов (6.6) соответственно) и *B. pemphigus* ($k_u = 0,10$ (6.15)), что, возможно, отражает их экологические особенности.

Отдельный интерес представляет сравнение для разных моделей и выборок параметра T_i – возраста точки перегиба. Этот параметр напрямую связан с возрастом половой зрелости, так как именно в этот период энергетические затраты на соматический рост резко снижаются, а затраты на генеративный рост возрастают (Мина, Клевезаль, 1976). Снижение скорости роста в возрасте половой зрелости отмечено для разных групп животных: моллюсков (Loesch, Haven, 1973; Sato, 1994), иглокожих (Брегман, 1971a,б; Кафанов, Павлючков, 2001; Sulardiono et al., 2012), рыб (Kozlowski, 1996; Stamps et al., 1998, Scott, Heikonen, 2012) и других. Для брюхоногих моллюсков также характерно снижение скорости роста в возрасте наступления половой зрелости (Голиков, 1967; Plano et al., 2004; Fisher, Rudders, 2017). Возраст достижения половой зрелости оценивалась Голиковым (1980) как 2-3 года для *B. osagawai*, 3 года для *B. ectomocuma* и 3-4 года для *B. pemphigus*. Овсянников и Островский (2008) также говорят о возрасте половозрелости у *B. osagawai* = 3 года. Полученные нами данные свидетельствуют о более позднем наступлении половозрелости у моллюсков р. *Vuccinum*. К результатам, полученным путем моделирования, следует относиться с осторожностью, однако достаточно обоснованно можно предполагать, что возраст наступления половой зрелости для *B. osagawai* и *B. ectomocuma* составляет 5 лет или более (для модели роста *B. osagawai*, построенной на основе статолитов $T_i = 8,47$ лет для самок (6.5), $T_i = 6,54$ лет для самцов (6.6); на основе оперкулумов $T_i = 5,15$ лет для самок (6.7), $T_i = 5,04$ лет для самцов (6.8); для модели роста *B. ectomocuma* на основе оперкулумов $T_i = 5,25$ лет для самок (6.13), $T_i = 5,19$ лет для самцов (6.14)). Следует отметить, что во всех случаях возраст созревания самок выше, чем у самцов, что, вероятно, связано с повышенными энергетическими затратами самок на развитие половых продуктов (Brokordt et al., 2003). Наши данные согласуются с литературными данными по другим видам рода, характеризующимися сходными размерами и условиями обитания: для *B. undatum* возраст наступления половой зрелости оценен от 5-6 лет для обоих полов (Ashfaq et al. 2019) до 6-9 лет (Valentinsson et al., 1999); для *B. isaotakii* – 6 лет для самок и 5 лет для самцов (Plano et al., 2004). Результаты, полученные для *B. pemphigus* ($T_i = 4,48$ года), ближе к данным по возрасту наступления половой зрелости этого вида по Голикову (1980).

Таким образом, выбор оптимальной регистрирующей структуры для моделирования роста моллюсков рода *Vissinum* должен осуществляться с учетом видовой специфичности, а наличие полового диморфизма требует отдельного анализа выборок для получения адекватных моделей роста. Возраст наступления половой зрелости для *B. osagawai* и *B. ectomocuma* уточнен в настоящем исследовании и составил 5 лет и более, но для подтверждения этих данных нужны данные по гистологии половых желез в разных возрастных группах.

6.2 Моделирование темпов роста *R. venosa*

В результате проведенного предварительного статистического анализа существенных различий между полами выявлено не было, поэтому данные по самцам и самкам были объединены в общую выборку для моделирования роста. Для описания характера изменения высоты раковины моллюска *R. venosa* с возрастом была

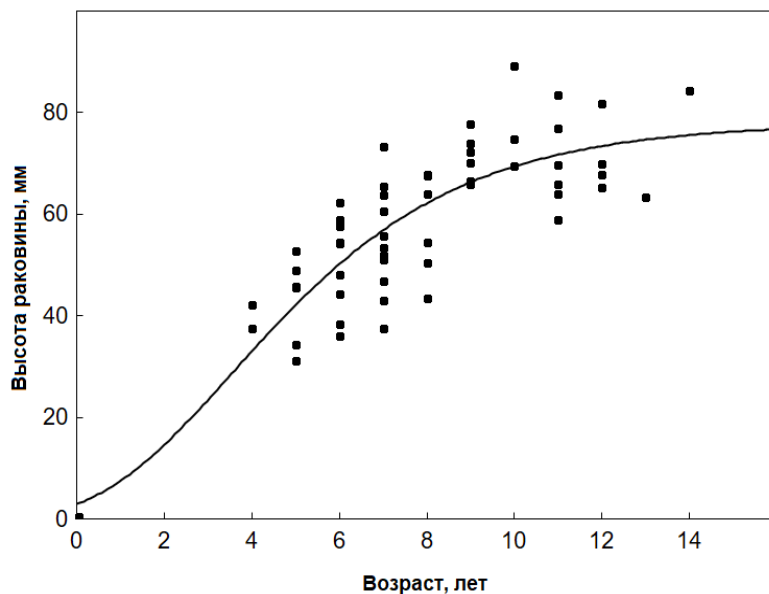


Рисунок 6.10 – Модель роста, описывающая рост *R. venosa* с использованием функции Гомпертца, на основе количества отметок

использована модифицированная функция Гомпертца (6.17, рисунок 6.10).

$$L_t = 77,92 \times \exp^{-\exp^{-e \times 0,123(t-3,55)}} \quad (6.17),$$

где L_t – высота раковины моллюска,
 t – возраст моллюска.

Модель Гомпертца (6.17) описывала 88,8% дисперсии, в то время как остаточные значения варьировали (по абсолютной величине) от 0,1 до 19,8 мм, в среднем составляя 7,1 мм.

Взаимосвязь между диаметром статолитов и количеством отметок на них также исследовалась с помощью обобщенной аддитивной модели (GAM), которая показала, что зависимость количества отметок от диаметра статолита, напротив, была нелинейной (edf

= 2,157). Влияние пола было незначимым, как и взаимосвязь между полом и диаметром статолита ($p > 0,05$).

Сравнение параметрических моделей взаимосвязи возраста моллюсков и диаметров статолитов показало, что наилучшая модель, которая объясняет 99% дисперсии, была экспоненциальной моделью, представленной следующим образом (6.18, рисунок 6.11):

$$A_d = 2.89 \times e^{(0.006 \times d)} - 3.5 \quad (6.18),$$

где A_d – возраст моллюска,

d – диаметр статолита.

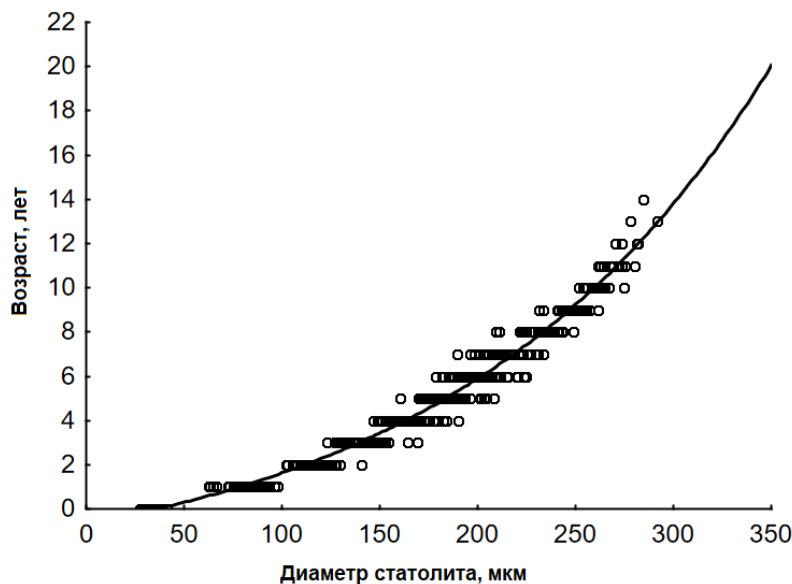


Рисунок 6.11 – Взаимосвязь диаметра статолита и возраста у моллюсков *R. venosa* (Khoroshutina et al., 2024, fig. 3)

Используя модель 6.18, мы смогли оценить возраст моллюсков, учитывая только диаметры статолитов, а не количество отметок. Оценки возраста, полученные путем расчета по формуле взаимосвязи диаметра статолита и возраста, были подтверждены с помощью метода определения возраста по нерестовым отметкам на раковинах (аналогично тому, как были подтверждены оценки возраста по отметкам роста на шлифе статолита).

Регрессионный анализ выявил статистически значимую взаимосвязь между изучаемыми параметрами (коэффициент детерминации $R^2 = 0,73$; коэффициент наклона = 0,94, $p < 0,001$), что свидетельствует об умеренно сильной линейной зависимости. Однако следует отметить, что свободный член уравнения регрессии составил 1,71, при этом статистической значимости не выявлено ($p = 0,12$). Таким образом, методика оценки возраста по диаметрам статолитов была признана менее точной, но все еще применимой для дальнейшего анализа.

Зависимость высоты раковины моллюска от возраста, основанного на значениях диаметра статолита, наилучшим образом представлена моделью Гомпертца следующим образом (6.19, рисунок 6.12):

$$L_t = 77.32 \times \exp^{-\exp^{-e \times 0.146(t-4.31)}} \quad (6.19)$$

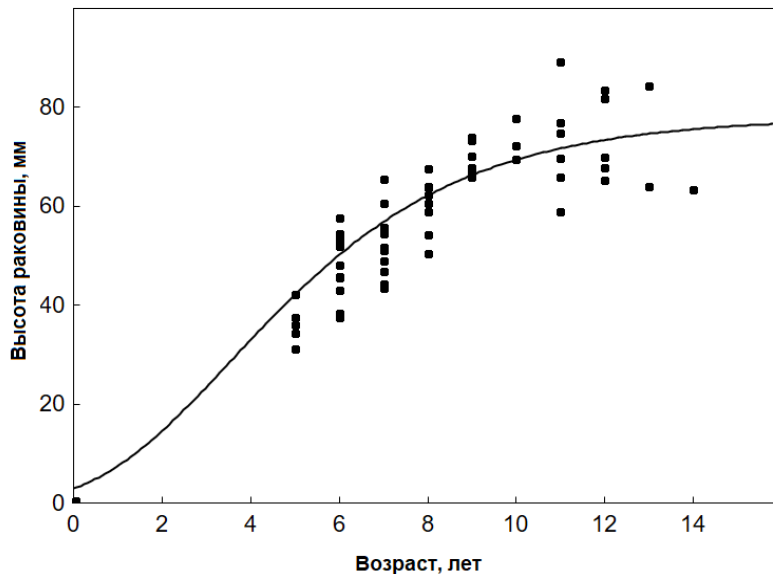


Рисунок 6.12 – Модель роста, описывающая рост *R. venosa* с использованием функции Гомпертца, на основе диаметров статолитов (Khoroshutina et al., 2024, fig. 3)

Объясненная доля изменчивости модели 6.19 составила 89%, абсолютные значения остатков составляли от 0,00005 до 17,2 мм при среднем значении 5,2 мм. Следует отметить, что несмотря на то, что процент объясненной дисперсии в этом случае незначительно выше, чем при использовании для моделирования прямой оценки возраста, основанной на количестве отметок на шлифе статолита (6.17), последний подход остается

предпочтительным из-за более высокой точности оценки возраста (т.е. оценка возраста на основе диаметра предполагает некоторый уровень погрешности).

Проведенное исследование роста моллюска *R. venosa* позволило разработать и сравнить альтернативные подходы к моделированию темпов роста. Основная модель, описывающая зависимость высоты раковины от возраста, определенного по подсчету отметок на статолитах, была построена с использованием модифицированной функции Гомпертца (6.17). Данная модель демонстрирует высокую объясняющую способность, описывая 88,8% общей вариабельности размерно-возрастных данных. Полученные параметры модели – асимптотический размер ($L_{\infty} = 77,92$ мм) и возраст в точке перегиба ($T_i = 3,55$ года) – характеризуют вид как относительно быстрорастущий с ранним достижением половозрелости. Возраст точки перегиба, полученный в результате

моделирования ($T_i = 3,55$ лет; (5.18)), несколько превышает возраст полового созревания, указанный в литературных данных (2-3 года (Чухчин, 1961a) и нуждается в дальнейшем уточнении.

Результаты моделирования темпов роста в настоящей работе показали пространственные различия в параметрах роста. Моллюски у мыса Большой Утриш характеризуются меньшим значением асимптотической высоты раковины ($L_\infty = 77,92$ мм), чем рапаны, исследованные в восточной и южной частях Черного моря ($L_\infty = 112,35$ мм (Saglam et al., 2015), $L_\infty = 102,90$ мм (Kasapoğlu, 2021) – в южной части; и $L_\infty = 103,97$ (Sahin et al., 2005) – в восточной части). Это различие может отражать более суровые условия окружающей среды (Иванов, Белокопытов, 2011) в сочетании с более скудными трофическими условиями (Переладов, 2013) в северной части Черного моря по сравнению с восточной и южной частями. Значения коэффициента роста k в исследованиях Сахина и др. (2005) и Саглама и др. (2015) кажутся нереалистичными, в обоих случаях $k > 0,3$, в то время как Касапоглу (2021) предоставил значение коэффициента, очень похожее на то, которое было получено в настоящем исследовании. Таким образом, воздействие окружающей среды на рост *R. venosa* в Черном море, по-видимому, ограничивается влиянием на потенциальную высоту раковины.

В отличие от отолитов рыб (Beamish, 1979; Lombarte, Castellon, 1991; Vignon, 2012) и статолитов головоногих моллюсков (Arkhipkin, Bizikov, 1997), статолиты брюхоногих моллюсков (Markl, 1974), включая *R. venosa*, имеют простую сферическую форму и не демонстрируют внутренней аллометрии. С другой стороны, в ходе исследования мы не обнаружили никаких свидетельств наличия более чем одного паттерна роста статолитов *R. venosa* в одной выборке. В совокупности эти характеристики позволяют определить возраст моллюсков на основе диаметра статолита.

Следует отметить, что применение модели для оценки возраста на основе диаметра статолита имеет некоторые ограничения. В частности, коэффициенты для модели следует оценивать для каждого региона или популяции индивидуально. Более того, мы не рассматривали изменения параметров роста с течением времени, и представляется вероятным, что изменение климата может привести к изменению параметров роста статолита. Это означает, что даже в тех регионах, где коэффициенты модели уже были рассчитаны, перед рутинным применением модели необходимо выполнить проверку точности оценки или корректировку коэффициентов. Наконец, в некоторых регионах

(например, в более высоких широтах Атлантики (Kerckhof et al., 2006) и Тихого океана (Лебедев и др., 2015) или в более низких широтах Средиземного моря (Savini, Occhipinti-Ambrogi, 2006) и Бразилии (Spotorno-Oliveira et al., 2020)), рост статолита может описываться альтернативными математическими формулами, что подразумевает, что применение экспоненциальной функции может быть не универсальным для определения возраста на основе диаметра статолита у этого вида. Тем не менее при условии проведения предварительных исследований роста статолитов в каждом отдельном регионе или популяции, методология, описанная в настоящем исследовании, может стать мощным инструментом для рутинного определения возраста *R. venosa* и других брюхоногих моллюсков.

Таким образом, подход к определению возраста путем прямого подсчета отметок на статолитах сохраняет приоритет для точных размерно-возрастных исследований *R. venosa*. Главным достоинством метода по сравнению с традиционным подходом (подсчетом нерестовых отметок на раковинах) является большая точность, а также больший процент пригодных для анализа структур, что позволяет сохранить репрезентативность выборки. При этом оценка возраста, основанная на отметках замедления роста на шлифе статолита, характеризуется трудо- и времязатратностью, и не подходит для массового рутинного определения возраста. В то же время установленная зависимость диаметра статолита от возраста открывает перспективы для разработки экспресс-методики, которая может быть востребована при массовых исследованиях, не требующих высокой точности возрастных определений. Полученные модели роста адекватно описывают онтогенез вида и могут быть использованы для анализа популяционной структуры и динамики численности.

6.3 Моделирование темпов роста *N. despecta*

Для исследования характера роста моллюсков *N. despecta* было принято, что средний предельный размер одинаков для общей выборки и не меняется в зависимости от года сбора проб. При расчете параметров моделей для выборок 2023 и 2024 лет значение асимптотического (теоретического среднего предельного) размера (L_{∞}) было определено для общей выборки также путем построения модели с использованием модифицированной функции Гомпертца (6.20, рисунок 6.13):

$$L_t = 82,01 \times \exp^{-\exp^{-0,101 \times \exp(t-3,81)}}, \quad (6.20)$$

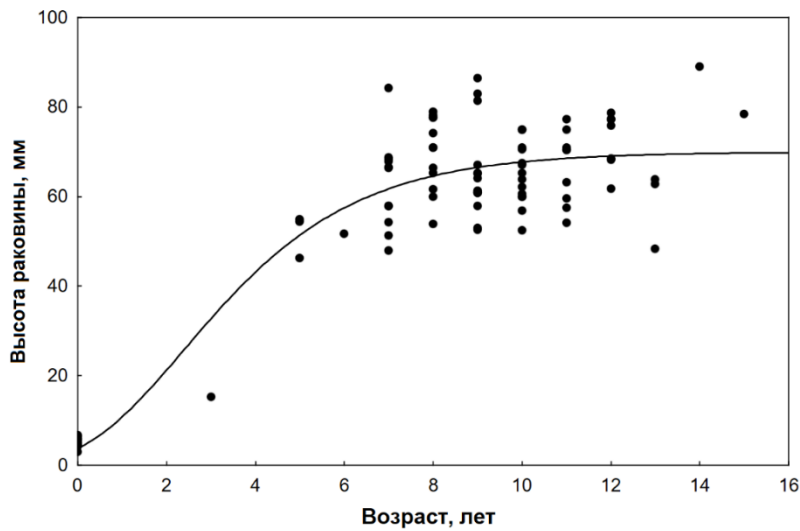


Рисунок 6.13 – Модель роста, описывающая рост *N. despecta* с использованием функции Гомпертца, на основе количества отметок на статолитах

где:

L_t – прогнозируемая высота раковины (в мм) в возрасте t ,

t – возраст особи, установленный по статолитам (в годах).

При дальнейших расчетах темпов роста для выборок 2023 и 2024 года по отдельности параметр $L_\infty = 82,01$ был зафиксирован, в то время как максимальная относительная скорость роста (k_U) и время точки перегиба кривой роста (T_i) рассчитывались отдельно для выборок 2023 и 2024 годов. Модели также построены на основании модифицированной функции Гомпертца (рисунок 6.14):

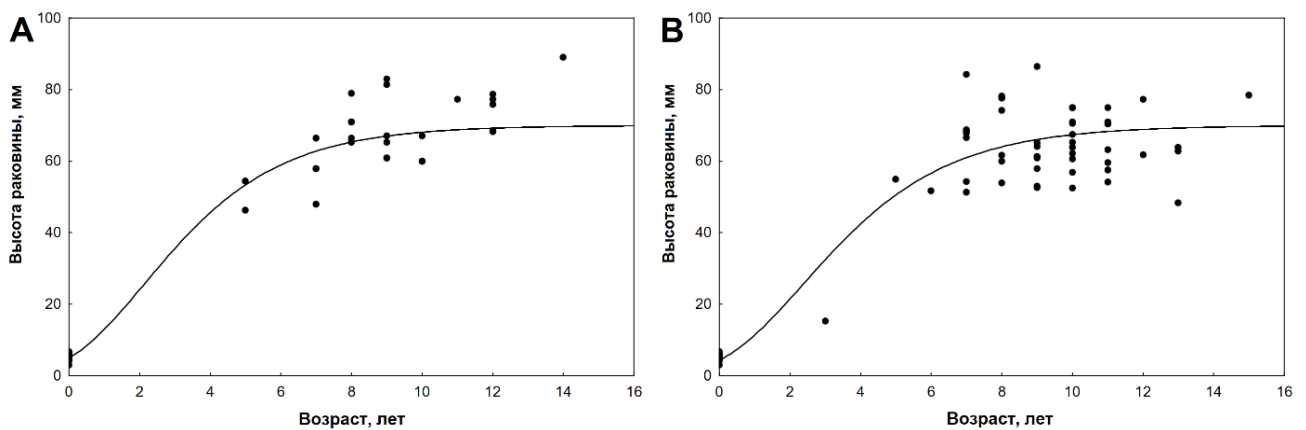


Рисунок 6.14 – Модель роста, описывающая рост *N. despecta* с использованием функции Гомпертца, на основе количества отметок. А – 2023 год, Б – 2024 год.

$$L_t = 82,01 \times \exp^{-\exp^{-0,101 \times (t-3,81)}} \text{ – для выборки 2023 года, (6.21)}$$

$$L_t = 82,01 \times \exp^{-\exp^{-0,100 \times (t-3,70)}} \text{ – для выборки 2024 года (6.22).}$$

Параметр k_U характеризует относительную скорость роста моллюска и демонстрирует высокую стабильность: значения $0,101 \pm 0,005$ (2023) и $0,100 \pm 0,004$ (2024) статистически неразличимы (перекрывание доверительных интервалов $> 95\%$). Это свидетельствует о сохранении базовых физиологических механизмов роста и устойчивости трофических условий в исследуемый период.

Параметр T_i в 2024 несколько выше в 2023 ($T_i = 3,81 \pm 0,225$ лет) по сравнению с 2024 годом ($T_i = 3,70 \pm 0,187$ лет), хотя различия остаются статистически незначимыми. В обоих случаях доля дисперсии, объясненная моделью, была высокой, достигая 97,67% для выборки 2023 года и 96,02% для выборки 2024 года. В то же время в ряде случаев наблюдались относительно высокие остаточные значения, что приводило к прогнозируемым значениям высоты раковины, выходящим за пределы ожидаемого размерного класса (т.е. превышающим 10 мм по абсолютной величине). Всего было зафиксировано два таких случая с высокими остатками в 2023 году и четыре случая в 2024 году. Наличие высоких остатков может быть связано с микровариациями условий обитания отдельных особей, индивидуальной изменчивостью и погрешностями в определении возраста.

Предварительный размерно-возрастной ключ (Чугунова, 1959; Малкин, 1999; Овсянников, Островский, 2008; Золотов, 2024) также составлен для моллюсков *N. despecta* (таблица 6.6). Так как ни в процессе статистического анализа, ни в процессе моделирования роста, половой диморфизм не был выявлен, размерно-возрастной ключ составлен для общей выборки.

На основании проведенного моделирования роста моллюсков *N. despecta* с использованием модифицированной функции Гомпертца установлены параметры роста исследуемой выборки и выявлена высокая стабильность процессов роста в межгодовом аспекте. Полученная обобщенная модель (6.20) демонстрирует, что вид характеризуется относительно небольшим асимптотическим размером ($L_\infty = 82,01$ мм), умеренной скоростью роста ($k_U = 0,10$) и сравнительно ранним достижением точки перегиба кривой роста ($T_i = 3,7$ - $3,8$ лет). Для других видов рода *Neptunea* параметр L_∞ , оцененный в других исследованиях, составил для *N. arthritica* $L_\infty = 96,52$ мм для самцов и $L_\infty = 91,61$ мм для самок (Miranda et al., 2008); в других исследованиях для общей выборки $L_\infty = 90,5$ мм (Suzuki et al. 1996), $L_\infty = 107,5$ мм (Fujinaga, 1999).

Таблица 6.6 Возрастной состав *N. despecta* (на основе данных по статолитам) в размерных группах по высоте раковины (Н), %

Н, мм	45-50	51-55	56-60	61-65	66-70	71-75	76-80	81-85	86-90
N Воз- раст, лет	6	12	12	15	16	10	10	4	5
4	16,67%	0%	0%	0%	0%	0%	0%	0%	0%
6	0%	25,0%	0%	0%	0%	0%	0%	0%	0%
7	33,33%	50,0%	0%	13,33%	6,25%	0%	0%	0%	0%
8	16,67%	0%	25,0%	13,33%	0%	0%	0%	0%	0%
9	33,33%	8,33%	50,0%	53,33%	56,25%	20,0%	0%	0%	0%
10	0%	16,67%	8,33%	20,0%	6,25%	20,0%	10,00%	25,0%	60,0%
11	0%	0%	16,67%	13,33%	12,50%	20,0%	50,0%	50,0%	0%
12	0%	0%	0%	0%	0%	20,0%	10,0%	0%	0%
13	0%	0%	0%	0%	0%	0%	30,0%	25,0%	20,0%
14	0%	0%	0%	0%	0%	10,00%	0%	0%	20,0%
15	0%	0%	0%	0%	0%	10,00%	0%	0%	0%

Таблица 6.7 Размерный диапазон высоты раковины (Н) моллюсков *N. despecta* в соответствующих возрастных классах (на основе данных по статолитам) для объединенной выборки, мм

Возраст, лет	4	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Мин., мм	46,3	51,3	48	47,3	47,3	50,2	55,8	65	77,2	65,6	75,0	104,7
Сред. ±	46,3	55,64	55,64	56,87	63,24	71,21	72,17	70,3	80,82	73,28	75,0	108,65
станд. ±												
ошибка, мм		0,38	1,83	2,03	1,23	2,24	2,24	2,90	1,72	4,05		± 3,95
Макс., мм	46,3	52,6	68,3	61,3	74,9	90,8	84,2	75	86,5	89,0	75,0	112,6

Возраст наступления половой зрелости, соответствующий возрасту точки перегиба, выявленный в настоящем исследовании ($T_i = 3,7-3,8$ лет), несколько ниже возраста достижения половозрелости, выявленной для других видов рода (для *N. despecta* данных нет). Так, для *N. antiqua* установлен возраст половой зрелости 6-9 лет для самок, 4-5 лет для самцов (Power, Keegan, 2001). Для *N. arthritica* Fujinaga (1999) оценил возраст наступления половой зрелости как 2+ года для самцов, 3+ для самок, в то же время Miranda и др. (2008) сообщают о наступлении зрелости в 4,6 года для самцов и 6,1 года для самок. Несмотря на расхождения оценок возраста половозрелости даже для одного

вида, нельзя не отметить, что во всех работах возраст половозрелости самок превышает таковой самцов.

Анализ параметров роста выявил межгодовые различия в динамике роста *N. despecta*. У особей, отобранных в 2024 году, зафиксирована более высокая максимальная скорость роста (примерно на 3%) по сравнению с моллюсками 2023 года, которые достигали пиковой скорости роста на 30 суток раньше. Наблюдаемое расхождение, вероятно, обусловлено различиями в сроках сбора материала: сентябрьский сбор 2023 года происходил во время завершения сезона активного роста, тогда как июньские пробы 2024 года отражают более раннюю фазу цикла роста. Это предположение подтверждается различиями в временной структуре выборок: пик выклева у особей 2023 года приходится на 2014 год и ранее, тогда как в выборке 2024 года доминируют моллюски с пиком выклева в 2014-2015 годах.

Таким образом, построенные модели достоверно описывают рост *N. despecta* и подтверждают стабильность его характеристик в межгодовом аспекте. Раннее достижение точки перегиба роста согласуется с общей стратегией вида, ориентированной на быстрое достижение половозрелости, в то время как умеренная скорость роста и небольшой асимптотический размер отражают адаптацию к условиям обитания. Полученные параметры роста представляют ценность для дальнейших популяционных исследований и разработки научных основ рационального использования данного вида.

На основании комплексного моделирования роста брюхоногих моллюсков с использованием модифицированной функции Гомпертца установлены значительные межвидовые различия в стратегиях онтогенеза и выявлена видоспецифичность эффективности различных регистрирующих структур для определения индивидуального возраста.

Для моллюсков рода *Buccinum* подтверждена необходимость оценивать эффективность использования внешних и внутренних регистрирующих структур при выборе методики определения возраста. У *B. osagawai* продемонстрировано преимущество статолитов как регистрирующих структур, позволивших выявить выраженный половой диморфизм в росте: самки характеризуются более высоким асимптотическим размером ($L_{\infty} = 120,16$ мм) и более поздним достижением точки перегиба кривой роста ($T_i = 8,47$ лет) по сравнению с самцами ($L_{\infty} = 90,06$ мм, $T_i = 6,54$

лет). Напротив, для *B. ectomocuma* более надежные результаты получены при использовании оперкулумов, что подчеркивает отсутствие универсальной методики даже в пределах одного рода. Для *B. remphigus* установлена равнозначная эффективность обоих методов. Полученные оценки возраста полового созревания (5 лет и более для *B. osagawai* и *B. ectomocuma*) превышают оценки по литературным данным и требуют дальнейшей валидации гистологическими исследованиями.

Исследование роста *R. venosa* подтвердило высокую эффективность статолитов для точных размерно-возрастных исследований. Модель роста характеризует вид как быстрорастущий с ранним достижением половозрелости ($T_i = 3,55$ года) и асимптотическим размером 77,92 мм. Выявленные пространственные различия в параметрах роста (снижение L_∞ в северной части Черного моря по сравнению с восточной и южной) отражают влияние экологических условий на популяционную динамику вида. Установленная зависимость диаметра статолита от возраста открывает перспективы для разработки экспресс-методики приблизительной возрастной оценки.

Моделирование роста *N. despecta* выявило стабильность параметров роста в межгодовом аспекте при сохранении незначительных сезонных колебаний. Вид характеризуется небольшим асимптотическим размером ($L_\infty = 82,01$ мм), умеренной скоростью роста и ранним достижением половозрелости ($T_i = 3,7-3,8$ лет). Полученные оценки возраста созревания ниже таковых для других видов рода *Neptunea*, что может отражать адаптацию к специфическим условиям обитания.

Оценка возраста наступления половой зрелости важна для расчета промысловой меры моллюсков. Минимальный размер особей, добываемых в ходе промысла, в ряде случаев устанавливается как размер в возрасте, на 1-2 года превышающем возраст половой зрелости (Алексеев, Буяновский, 2025). Промысловая мера для брюхоногих моллюсков Дальневосточного рыбохозяйственного бассейна была установлена эмпирически (по промысловым показателям) и составляет в настоящее время 70 мм и более. Следует отметить, что полученные размерно-возрастные кривые показывают, что промысловая мера для изучаемых моллюсков р. *Vissium* и по биологическим показателям соответствует вышеизложенному принципу (рисунок 6.15): размер в возрасте «половое созревание + 2 года» для самок практически равен 70 мм, для самцов – значительно меньше 70 мм (что соответствует предосторожному подходу).

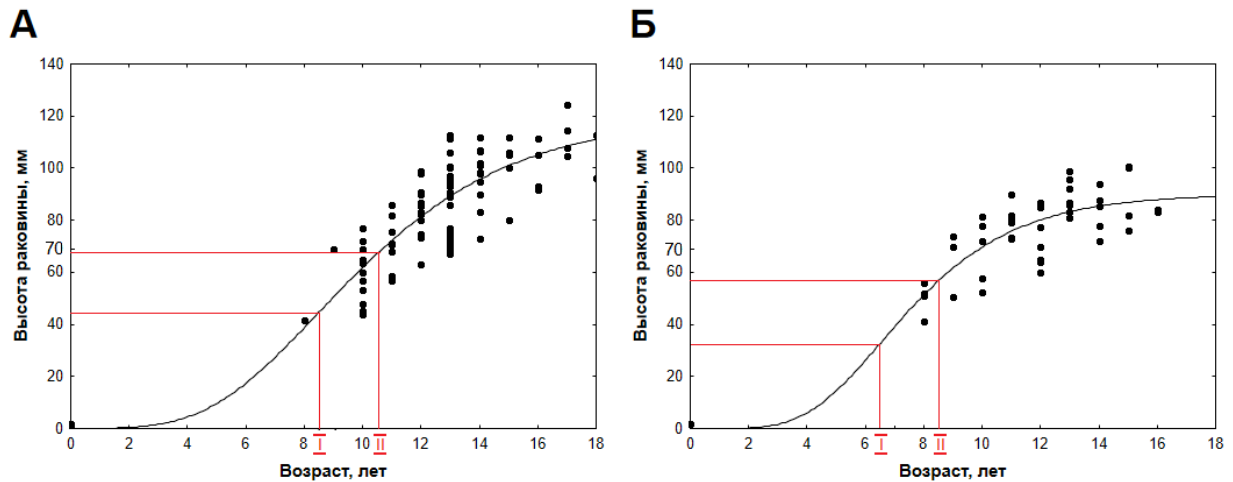


Рисунок 6.15 – Возраст полового созревания (I) и возраст полового созревания+2 года (II) на графике модели роста, описывающей роста *B. osagawai* смешанной выборки 2023 и 2024 года с использованием функции Гомпертца, на основе количества отметок на статолитах. А – самки, Б – самцы.

Таким образом, проведенные исследования демонстрируют сложный характер взаимосвязей между таксономической принадлежностью, экологическими факторами и стратегиями роста брюхоногих моллюсков. Полученные модели роста и выявленные закономерности формирования регистрирующих структур создают основу для разработки научно обоснованных подходов к оценке возрастной структуры популяций и управлению промыслом исследуемых видов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сравнительный анализ эффективности различных регистрирующих структур для определения возраста и моделирования роста у пяти видов брюхоногих моллюсков: *Buccinum osagawai*, *B. ectomocuma*, *B. pemphigus*, *Rapana venosa* и *Neptunea despecta* – позволил выявить как общие закономерности, так и видоспецифические особенности, имеющие фундаментальное и прикладное значение.

Анализ промеров внешних регистрирующих структур показал наличие полового диморфизма в высоте раковин для *B. osagawai* и отсутствие такового для остальных исследуемых видов брюхоногих моллюсков. Пригодность внешних регистрирующих структур для определения возраста изменяется от вида к виду: для *N. despecta* оперкулы не применимы для определения возраста, для *B. osagawai* отмечена средняя эффективность оперкулов, в то время как для *B. ectomocuma* и *B. pemphigus* их применение приводит к хорошим результатам. Исследование *R. venosa* показало, что традиционный метод подсчета нерестовых отметок на раковинах имеет ограниченную применимость, так как характеризуется низкой прецизионностью ($CV = 21,4\%$) и высокой субъективностью. Применение раковин для определения возраста *R. venosa* ограничено также большим количеством плохо читаемых раковин, из-за чего страдает репрезентативность выборки

Исследование микроструктуры статолитов подтвердило их высокую информативность в качестве регистрирующих структур, которая уже была отмечена в ряде работ (Richardson et al., 2005a; Galante-Oliveira et al., 2013; Hollyman et al., 2018b). У всех изученных видов обнаружено характерная слоистая структура с концентрическими приростами, образующимися в результате сезонных изменений темпов роста: широкие светлые (зона активного роста) и узкие темные зоны (зоны замедленного роста) окружают темное ядро статолита, схожая со строением статолитов других видов брюхоногих моллюсков (Richardson et al., 2005a; Горгиладзе и др., 2013; Galante-Oliveira et al., 2013; Hollyman et al., 2018b). Важным результатом стала демонстрация высокой степени билатеральной симметрии парных статолитов и отсутствие выраженного полового диморфизма в диаметрах приростов статолитов у большинства видов, что повышает надежность методики. Установленная нелинейная зависимость диаметра приростов от их

порядкового номера, описываемая степенной функцией, отражает замедление роста моллюсков в онтогенезе.

Сравнительный анализ эффективности внешних и внутренних регистрирующих структур выявил значительную видоспецифичность. Для *B. osagawai* показано преимущество статолитов, позволивших выявить выраженный половой диморфизм в параметрах роста: самки характеризуются более высоким асимптотическим размером ($L_{\infty} = 120,16$ мм) и более поздним достижением половозрелости ($T_i = 8,47$ лет) по сравнению с самцами. Напротив, для *B. ectomocuta* более надежные результаты получены при использовании оперкулумов, тогда как для *B. pempheus* установлена равнозначная эффективность обоих методов. Особый интерес представляют уточненные оценки возраста полового созревания (5 лет и более для видов рода *Vissium*), превышающие ранее опубликованные данные (Голиков, 1980; Овсянников, Островский, 2008).

В отличие от традиционного метода подсчета нерестовых отметок на раковинах *R. venosa*, метод анализа статолитов показал высокую надежность и точность, что подтверждено результатами кросс-валидации ($R^2 = 77,8\%$). Выявленные пространственные различия в параметрах роста в разных районах (снижение L_{∞} в северной части Черного моря по сравнению с восточной и южной частью (Sahin et al., 2005; Saglam et al., 2015; Kasapoğlu, 2021)) отражают влияние экологических условий на популяционную динамику вида.

В отличие от оперкулумов *N. despecta*, непригодных для исследований возраста, статолиты *N. despecta* как внутренняя регистрирующая структура продемонстрировали высокую информативность. Моделирование роста выявило стабильность параметров в межгодовом аспекте и относительно раннее достижение половозрелости ($T_i = 3,7-3,8$ лет). Наличие многочисленных стрессовых отметок в статолитах, особенно вокруг ядра, свидетельствует о значительном влиянии факторов среды на ранних стадиях онтогенеза.

Проведенные исследования позволили разработать и валидировать метод определения возраста по статолитам для всех изученных видов. Высокая читаемость структур (доля нечитаемых образцов не превышала 17%), воспроизводимость результатов и согласованность с независимыми методами подтверждают надежность данного подхода. Построенные модели роста и рассчитанные параметры имеют значение для оценки возрастной структуры популяций, реконструкции индивидуального роста и разработки научных основ рационального использования промысловых видов.

Полученные результаты подчеркивают необходимость тестирования метода при выборе регистрирующих структур для определения возраста каждого нового вида брюхоногих моллюсков. Дальнейшие исследования должны быть направлены на окончательную верификацию возраста образования первой отметки и годовой периодичности формирования отметок методами флуоресцентного мечения и микроэлементного анализа, а также на изучение влияния экологических факторов на процессы биоминерализации статолитов.

ВЫВОДЫ

1. Парные статолиты исследованных брюхоногих моллюсков видов р. *Buccinum*, *R. venosa* и *N. despecta* имеют сходную геоидную форму, микроструктура представлена центральным ядром и концентрическими приростами. Характерна строгая симметрия между правым и левым статолитом, онтогенетическое замедление роста.
2. Оценки возраста по внутренним и внешним регистрирующим структурам дают сопоставимые результаты для *B. osagawai*, *B. ectomocuma*, *B. pemphigus*, *R. venosa*. Для *N. despecta* обнаружена значительная вариация оценок возраста по оперкулумам и статолитам, причем оценки по оперкулумам завышают возраст.
3. Годовая периодичность возникновения отметок на статолитах *B. osagawai*, *B. ectomocuma*, *B. pemphigus*, *R. venosa* подтверждена путем сравнения полученных оценок возраста по отметкам на статолитах с оценками, использующими внешние регистрирующие структуры, и согласуется с верификацией, выполненной другими авторами.
4. Размерно-возрастные зависимости исследуемых видов удовлетворительно описываются уравнением Гомпертца. Темпы роста умеренные, характерные для видов с низкой скоростью обмена веществ. Средний предельный размер (L_{∞}) для исследуемых видов согласуется с литературными данными. Положение точки перегиба кривых роста (T_i), возможно, указывает на более позднее половое созревание *B. osagawai* и *B. ectomocuma* (5 лет и более), чем считалось ранее (2-3 года).
5. Методика определения индивидуального возраста по отметкам на статолитах применима для изученных видов с разной степенью эффективности. Универсальной регистрирующей структуры не обнаружено. Для *B. osagawai*, *N. despecta* и *R. venosa* результативна методика определения возраста по статолитам, для *B. ectomocuma* – по оперкулумам, для *B. pemphigus* методики равноценны.
6. Рекомендуется проведение сравнительного анализа методов определения возраста для других видов брюхоногих моллюсков с привлечением исследования микроструктуры статолитов в качестве референтного метода. Полученные данные позволяют актуализировать и создать новые размерно-возрастные ключи и будут использованы при разработке прогнозов общего допустимого улова и для определения промысловой меры брюхоногих моллюсков.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алексеев Д. О. Морские брюхоногие моллюски России: краткий иллюстрированный каталог раковин морских брюхоногих моллюсков России. М.: ВНИРО, 2003. 254 с. ISBN 5-85382-277-2
2. Алексеев Д. О., Буяновский А. И. Пространственная биология морских беспозвоночных // М.: Издательство ВНИРО, 2025. 424 с.
3. Бизиков В. А. Эволюция раковины головоногих моллюсков. М.: Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии, 2008. 444 с. ISBN 978-5-85382-019-6.
4. Бизиков В. А., Алексеев Д. О., Абаев А. Д., Артеменков Д. В., Афейчук Л. С., Баканев С. В., Борисовец Е. Э., Ботнев Д. А., Борилко О. Ю., Буяновский А. И., Власенко Р. В., Галанин Д. А., Гон Р. Т., Горянина С. В., Григоров В. Г., Дробязин Е. Н., Дуленина П. А., Жуковская Г. В., Зуев М. А., Иванов П. Ю., Ильин О. И., Карпинский М. Г., Ким А. Ч., Клинушкин С. В., Лысенко А. В., Манушин И. Е., Матюшкин В. Б., Метелёв Е. А., Михайлова О. Г., Моисеев С. И., Низяев С. А., Павлов В. А., Переладов М. В., Саенко Е. М., Сенников А. М., Сергеенко В. А., Слизкин А. Г., Смирнов И. П., Сологуб Д. О., Стесько А. В., Харитонов А. В., Хорошутин О. А., Шагинян Э. Р., Щербакова Ю. А., Чалиенко М. О., Черниенко И. С., Юрьев Д. Н. Сырьевая база промысловых беспозвоночных и её освоение в морях России в 2000–2020 гг. // Труды ВНИРО. 2024. Т. 195. С. 142–204. DOI: /10.36038/2307-3497-2024-195-142-204
5. Бизиков В. А., Сидоров Л. К., Алексеев Д. О., Буяновский А. Динамика численности и размерного состава камчатского краба в Баренцевом море в период 2003–2016 гг. // Труды ВНИРО. 2018. Т. 172. С. 91–127.
6. Бондарев И. П. Морфогенез раковины и внутривидовая дифференциация рапаны *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) // Ruthenica. 2010. Т. 20, № 2. С. 69–90.
7. Бондарев И. П. Современное состояние популяций рапаны *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) в крымской части ареала // Промысловые биоресурсы Чёрного и Азовского морей / ред. В. Н. Еремеев, А. В. Гаевская, Г. Е. Шульман, Ю. А. Загородняя. Севастополь, 2011. Гл. 5. С. 177–189.
8. Бондарев И. П. Структура популяций *Rapana venosa* (Gastropoda: Muricidae) Севастопольских бухт (Черное море) // Морской биологический журнал. 2016. Т. 1, № 3. С. 14–21. DOI: 10.21072/mbj.01.2.02.

9. Боруля Е. М. Некоторые особенности строения кладок и эмбрионального развития четырех видов промысловых гастропод сем. Buccinidae зал. Петра Великого // Известия ТИНРО. 2000. Т. 127. С. 524–534.
10. Брюзгин В. Л. Метод изучения роста рыб по чешуе, костям и отолитам. Киев: Наукова думка, 1969. 187 с.
11. Буслов А. В. Определение возраста тресковых (Gadidae) дальневосточных морей: теоретические положения и методические подходы (обзор) // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. 2009. № 14. С. 32–46.
12. Буслов А. В. Закономерности роста дальневосточной наваги *Eleginus gracilis tilesius* (Gadidae) на первом году жизни // Известия ТИНРО. 2023. Т. 203, № 1. С. 93–108.
13. Буяновский А. К экологии морского гребешка в западной части Берингова моря // Прибрежные гидробиологические исследования. 1999. С. 184–190.
14. Буяновский А., Стесько А. В., Горянина С. В., Сидоров Л. К. Динамика возрастного состава самцов камчатского краба в Баренцевом море // Труды ВНИРО. 2023. Т. 191. С. 5–24.
15. Брегман Ю. Э. Взаимозависимость интенсивности обмена и скорости роста морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* (Echinodermata, Strongylocentrotidae) // Зоологический журнал. 1971. Т. 50, № 10. С. 1530–1538.
16. Брегман Ю. Э. Рост трепанга (*Stichopus japonicus*) в заливе Петра Великого // Зоологический журнал. 1971. Т. 50, № 6. С. 839–845.
17. Васильев А. Г. Совершенствование методов оценки состояния запасов и перспектив промысла трубачей *Buccinum osagawai*: дис. ... канд. биол. наук. М.: ВНИРО, 2016. 118 с.
18. Винников Я. А., Газенко О. Г., Титова Л. К., Бронштейн А. А., Цирулис Т. П., Певзнер Р. А., Говардовский В. И., Грибакин Ф. Г., Иванов В. П., Аронова М. З., Чехонадский Н. А. Рецептор гравитации. Эволюция структурной, цитохимической и функциональной организации / под ред. В. Н. Черниговского. Л.: Наука, 1971. Т. 12. 523 с.
19. Винников Я. А. Гравитационные механизмы взаимодействия сенсорных систем у беспозвоночных в эволюционном аспекте // Авиакосмическая и экологическая медицина. 1995. Т. 29, № 1. С. 4–18. EDN: ZCHODN

20. Голиков А. Н. Брюхоногие моллюски рода *Neptunea* Bolten // Фауна СССР. М.; Л.: АН СССР, 1963. Т. 5, вып. 1. 217 с.
21. Голиков А. Н. Моллюски Vissinidae Мирового океана // Фауна СССР. Новая серия. Л.: Наука, 1980. Т. 5, вып. 2. 508 с.
22. Голиков А. Н., Старобогатов Я. И. Класс брюхоногие моллюски – *Gastropoda* Cuvier, 1797 // Определитель фауны Чёрного и Азовского морей. Киев: Наукова думка, 1972. С. 65–166.
23. Голиков А. Н., Скарлато О. А. Моллюски залива Посъет (Японское море) и их экология // Труды ЗИН. 1967. Т. 42. С. 5–155.
24. Горбушин А. М. Строение и механизм образования линий зимней остановки роста на раковине *Hydrobia ulvae* (Gastropoda, Protobranchia) Белого моря // Зоологический журнал. 2003. Т. 72, вып. 11. С. 29–34.
25. Горгиладзе Г. И., Букия Р. Д., Давиташвили М. Т. Морфологические особенности статоконий в статоцистах наземной легочной улитки *Helix lucorum* // Бюллетень экспериментальной биологии и медицины. 2010. Т. 149, вып. 2. С. 236–240. DOI: 10.1007/s10517-010-0924-1
26. Горгиладзе Г. И., Носовский А. М., Букия Р. Д. Статолит *Pomatias rivulare* // Сенсорные системы. 2013. Т. 27, вып. 3. С. 216–223. EDN: RCFKJL
27. Горгиладзе Г. И. Пластичность инерциальной массы в органе равновесия в изменяющемся гравитационном поле // Сенсорные системы. 2020. Т. 34, вып. 4. С. 267–282. DOI: 10.31857/S0235009220040022
28. Горничных А. В. Современное состояние промысла брюхоногих моллюсков // Вопросы рыболовства. 2008. Т. 9, № 2 (34). С. 439–448.
29. ГОСТ Р ИСО 5725-1-2002. Точность (правильность и прецизионность) методов и результатов измерений. Часть 1. Основные положения и определения. Введ. 2002-01-11. Изд. с поправкой (ИУС 11–2003). М.: Стандартинформ, 2006. 24 с.
30. Григоров В. Г. Исследование морфооблика *Vissinum osagawai* северной части Охотского моря // Сборник научных трудов МагаданНИРО. Магадан: МагаданНИРО, 2012. Вып. 4. С. 21–25.
31. Григоров В. Г. Современное состояние запасов промысловых видов трубачей северной части Охотского моря // Отчётная сессия ФГУП «МагаданНИРО» по

- результатам научных исследований 2012 г.: материалы докладов. Магадан: МагаданНИРО, 2013. С. 40–44.
32. Дгебуадзе Ю. Ю. Экологические закономерности изменчивости роста рыб. М.: Наука, 2001. 276 с.
 33. Драпкин Е. И. Новый моллюск в Черном море // Природа. 1953. № 9. С. 92–95.
 34. Егорова Э. Н., Сиренко Б. И. Промысловые, перспективные для промысла и кормовые беспозвоночные российских морей. М.: КМК, 2010. 309 с. ISBN 978-5-87317-724-0.
 35. Зайцева О. В. Структурная организация сенсорной системы статоцистов улитки *Helix vulgaris* // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. 1990. Т. 26. С. 105–111.
 36. Зайцева О. В. Организация сенсорных систем брюхоногих моллюсков: принцип структурно-функционального параллелизма развития: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Санкт-Петербург, 2000. 32 с.
 37. Зайцева О. В., Шумеев А. Н., Коршунова Т. А., Мартынов А. В. Гетерохронии в формировании нервной и пищеварительной систем в раннем постларвальном развитии заднежаберных моллюсков: организация основных функциональных систем арктической дориды *Cadlina laevis* // Известия Российской академии наук. Серия биологическая. 2015. № 3. С. 237–247.
 38. Захаров Д. В., Любин П. А. Фауна, экология и распределение моллюсков семейства Buccinidae (Mollusca, Gastropoda) в Баренцевом море и сопредельных акваториях // Вестник Мурманского государственного технического университета. 2012. Т. 15, № 4. С. 749–757.
 39. Зимин А. В. Субприливные процессы и явления в Белом море. М.: ГЕОС, 2018. 220 с.
 40. Золотарёв В. Н. Склерохронология морских двустворчатых моллюсков. Киев: Наукова думка, 1989. 112 с.
 41. Золотарёв П. Н., Евченко О. В. Некоторые черты биологии и оценка запаса рапаны *Rapana venosa* (Gastropoda: Muricidae) в северо-восточной части Черного моря в 1988–1994 гг. // Вопросы рыболовства. 2010. Т. 11, № 3 (43). С. 442–452.
 42. Золотов А. О. Использование метода обратных расчислений роста для определения возрастного состава уловов некоторых видов морских промысловых рыб // Известия ТИНРО. 2024. Том 204, вып. 4. С. 1003–1017. DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-1003-1017

43. Зотин А. А. Закономерности роста и энергетического обмена в онтогенезе моллюсков: дис. ... д-ра биол. наук. Москва, 2009. 334 с.
44. Иванов А. И. Расширение ареала рапаны (*Rapana bezoar*) и проникновение ее в северо-западную часть Черного моря // Доклады Академии наук СССР. 1961. Т. 141, № 4. С. 991–993.
45. Иванов В. А., Белокопытов В. Н. Океанография Черного моря. Севастополь, 2011. 212 с.
46. Иванов Д. А. Количественная связь численности и размера рапаны (*Rapana thomasi* Crosse) с глубиной и грунтом в восточной части Чёрного моря // Рибне господарство України. 2009. № 6. С. 7–10.
47. Кантор Ю. И., Сысоев А. В. Каталог моллюсков России и сопредельных стран. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2005. 627 с.
48. Кафанов А. И., Павлючков В. А. Экология промысловых морских ежей рода *Strongylocentrotus* материкового япономорского побережья России // Известия ТИНРО. 2001. Т. 128, № 1–2. С. 349–373.
49. Кафанова В. В., Петлина А. П. Методы определения возраста и роста рыб: учебное пособие. Томск: Издательство Томского университета, 1984. 55 с.
50. Кидов А. А., Иволга Р. А., Кондратова Т. Э., Иванов А. А. Возраст, рост и плодовитость у лягушки Терентьева (*Pelophylax terentievi*, Amphibia, Ranidae) // Зоологический журнал. 2022. Т. 101, № 12. С. 1384–1393. DOI: 10.31857/S004451342211006X
51. Кидов А. А., Иволга Р. А., Кондратова Р. А. Возрастная структура и рост *Dryophytes japonicus* (Amphibia: Anura: Hylidae) на островах Сахалин и Кунашир (Дальний Восток России) // Труды Зоологического института РАН. 2024. Т. 328, № 4. С. 658–670. DOI: 10.31610/trudyzin/2024.328.4.658
52. Клевезаль Г. А. Регистрирующие структуры млекопитающих в зоологических исследованиях. М.: Наука, 1988. 285 с.
53. Клевезаль Г. А. Принципы и методы определения возраста млекопитающих. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. 282 с.
54. Клевезаль Г. А., Клейненберг С. Е. Определение возраста млекопитающих по слоистым структурам зубов и кости. М.: Наука, 1967. 144 с.

55. Клевезаль Г. А., Смирин Э. М. Регистрирующие структуры наземных позвоночных. Краткая история и современное состояние исследований // Зоологический журнал. 2016. Т. 95, № 8. С. 872–896. DOI: 10.7868/S0044513416080079
56. Клевезаль Г. А., Суховская Л. И., Блохин С. А. Определение возраста усатых китов по годовым слоям в кости // Зоологический журнал. 1986. Т. 65, вып. 11. С. 1722–1730.
57. Клитин А. К., Смирнов И. П. Морские брюхоногие моллюски Сахалино-Курильских вод (семейство Buccinidae). Атлас. Серия "Естественная история Сахалина и Курильских островов". Южно-Сахалинск: Издательство "Сахалин – Приамурские ведомости", 2021. 136 с.
58. Козминский Е. В. Рост, демографическая структура популяции и определение возраста у *Bithynia tentaculata* (Gastropoda, Prosobranchia) // Зоологический журнал. 2003. Т. 82, № 5. С. 567–576.
59. Козминский Е. В. Определение возраста у *Littorina obtusata* (Gastropoda, Prosobranchia) // Зоологический журнал. 2006. Т. 85, № 2. С. 146–157. EDN: MPVQYL
60. Косьян А. Р., Антипушина Ж. А. Определение индивидуального возраста *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) по динамике $\delta^{18}\text{O}$ в карбонатах раковины // Океанология. 2011. Т. 51, № 6. С. 1082–1092.
61. Кузнецова Е. Н., Кузнецов В. В., Долгих М. Г., Френкель С. Э. Современное состояние исследований микроструктуры отолитов рыб. М.: Изд-во ВНИРО, 2004. 124 с.
62. Куркова, Е. С., Хорошутин О. А., Лищенко Ф. В. Статолиты брюхоногого моллюска *Neptunea despecta* (Linnaeus, 1758): микроструктура и применение для определения возраста // Труды XIII международной научно-практической конференции "Морские исследования и образование (MARESEDU-2024) : сборник трудов конференции, Москва, 28 октября – 01 2024 года. Тверь: ООО «ПолиПРЕСС». 2025. С. 452-456.
63. Лебедев Е. Б., Мартынов А. В., Коршунова Т. А. Брюхоногие моллюски (Mollusca, Gastropoda) Дальневосточного морского заповедника (залив Петра Великого, Японское море) // Биота и среда заповедников Дальнего Востока. 2015. № 1. С. 54–86
64. Максимова М. П., Чугайнова В. А. Гидрохимический и гидрологический режим прибрежной зоны Белого моря. Марикультура. М., 2014. 200 с.
65. Малкин Е.М. Репродуктивная и численная изменчивость промысловых популяций рыб. М.: ВНИРО, 1999. 146 с.

66. Метелев Е. А., Григоров В. Г., Смирнов А. А. Глубоководные брюхоногие моллюски трубачи *Buccinidae* – перспективные промысловые объекты в Северной части Охотского моря // Рыбное хозяйство. 2022. № 6. С. 36–40. DOI: 10.37663/0131-6184-2022-6-36-40
67. Мина М. В., Клевезаль Г. А. Рост животных. М.: Наука, 1976. 291 с.
68. Мировые уловы рыбы и нерыбных объектов промысла за 2017–2021 гг. / сост. Я. Л. Рыжков; под общ. ред. К. В. Колончина. М.: ВНИРО, 2023. 164 с.
69. Михайлов В. И., Бандурин К. В., Горничных А. В., Карасев А. Н. Промысловые беспозвоночные шельфа и материкового склона северной части Охотского моря // Магадан: МагаданНИРО, 2003. С. 213–263.
70. Мокрецова Н. Д., Боруля Е. М. Распределение и характеристика структуры скоплений промысловых видов брюхоногих моллюсков сем. *Buccinidae* в заливе Петра Великого Японского моря // Известия ТИНРО. 2000. Т. 127, № 1–1. С. 312–319.
71. Овсянников В. П. Морфологическая характеристика молоди моллюсков *Buccinum perphigius* и *Neptunea lamellosa* из кладок // Известия ТИНРО. 2007. Т. 148. С. 69–73.
72. Овсянников В. П., Островский В. И. Закономерности роста брюхоногого моллюска *Buccinum osagawai* в северной части Охотского моря // Известия ТИНРО. 2008. Т. 154. С. 37–45.
73. Овсянников В. П., Пономарев Ю. А. К вопросу о промысле трубача в северной части Охотского моря // Промыслово-биологические исследования морских беспозвоночных: сборник научных трудов. М.: Изд-во ВНИРО, 1992. С. 127–134.
74. Переладов М. В. Современное состояние популяции и особенности биологии рапаны (*Rapana venosa*) в северо-восточной части Чёрного моря // Труды ВНИРО. 2013. Т. 150. С. 8–20.
75. Пиркова А. В., Ладыгина Л. В. Эмбриональное и личиночное интракапсулярное развитие рапаны *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) (Gastropoda, Muricidae) // Российский журнал биологических инвазий. 2018. № 4. С. 53–64.
76. Пиркова А. В., Ладыгина Л. В. Рост, питание личинок и молоди *Rapana venosa* (Gastropoda, Muricidae) в экспериментальных условиях // Зоологический журнал. 2022. Т. 101, № 11. С. 1203–1215.

77. Пискунов А. И. Распределение некоторых видов брюхоногих моллюсков сем. Buccinidae в северной части Охотского моря // Исследования по биологии рыб и промысловой океанографии. Владивосток: ТИНРО, 1978. Вып. 9. С. 62–66.
78. Пискунов А. И. Некоторые черты экологии брюхоногих моллюсков сем. Buccinidae в Охотском море // Известия ТИНРО. 1982. Т. 106. С. 74–79.
79. Пискунов А. И. Основные черты экологии, распределение и промысел брюхоногих моллюсков сем. Buccinidae на шельфе Охотского моря: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ленинград: Зоологический институт АН СССР, 1987. 26 с.
80. Разин А. И. Морские промысловые моллюски южного Приморья // Известия ТИНРО. 1934. Вып. 8. С. 1–100.
81. Репина Е. М. Промысловые брюхоногие моллюски сем. Buccinidae зал. Петра Великого: структура поселений и особенности биологии: дис. ... канд. биол. наук. М., 2005.
82. Рокицкий П. Ф. Биологическая статистика. М.: Высшая школа, 1973. 320 с.
83. Саенко Е. А., Марушко Е. А. Состояние популяции рапаны *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) в северо-восточной части Черного моря // Водные биоресурсы и среда обитания. 2018. Т. 1, № 2. С. 28–39.
84. Селин Н. И. Рост и продолжительность жизни брюхоногого моллюска *Nucella heyseana* (Gastropoda) из залива Петра Великого Японского моря // Биология моря. 2003. Т. 29, № 2. С. 115–119. EDN: OUIPMP
85. Сербина Е. А. О способах определения возраста у брюхоногих моллюсков // Биологические науки Казахстана. 2008. № 1. С. 43–52.
86. Стратаненко Е. А. Сравнительный анализ роста и продолжительности жизни офиуры *Ophiacantha bidentata* Retzius 1805 (Echinodermata, Ophiuroidea) в высоких широтах российской Арктики // Зоологический журнал. 2020. Т. 99. № 11. С. 1283–1292. DOI: 10.31857/S0044513420080085
87. Федяков В. В. Закономерности распределения моллюсков Белого моря. Л.: ЗИН АН СССР, 1986. 126 с.
88. Флора и фауна Белого моря: иллюстрированный атлас / под ред. А. Б. Цетлина, А. Э. Жадан, Н. Н. Марфенина. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. 472 с.
89. Хорошутин О. А. Оценка результатов применения различных методов определения индивидуального возраста *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) // В книге: Изучение

- водных и наземных экосистем: история и современность. Тезисы докладов Международной научной конференции, посвящённой 150-летию Севастопольской биологической станции - Института биологии южных морей имени А. О. Ковалевского и 45-летию НИС «Профессор Водяницкий». Севастополь, 2021. С. 446-447.
90. Хорошутин О. А. Использование статолитов для определения индивидуального возраста брюхоногих моллюсков // В сборнике: Актуальные проблемы освоения водных биологических ресурсов Российской Федерации. Материалы всероссийской конференции ученых и специалистов, посвященной 160-летию Н.М. Книповича. Отв. редактор К.М. Соколов. Мурманск. 2023а. С. 664-668.
 91. Хорошутин О. А. Статолиты брюхоногих моллюсков и их использование в качестве регистрирующих структур // Зоологический журнал. 2023б. Т. 102, № 2. С. 123–140.
 92. Хорошутин О. А., Артеменков Д. В., Сологуб Д. О. Определение возраста моллюсков р. *Buccinum* на примере *B. ectomocuma* Dall, 1907 с использованием методики подсчета отметок роста на статолитах // В книге: Комплексные исследования Мирового океана. Материалы VIII Всероссийской научной конференции молодых ученых. Владивосток. 2024. С. 367-368.
 93. Хорошутин О. А., Ботнев Д. А. Использование методики подсчета отметок роста на статолитах для определения возраста *Buccinum osagawai* // В сборнике: Морские исследования и образование (MARESEDU-2023). труды XII Международной научно-практической конференции. Тверь. 2024. С. 536-538.
 94. Хорошутин О. А., Ботнев Д. А., Лищенко Ф. В. Микроструктура статолитов *Buccinum osagawai* (Gastropoda, Neogastropoda, Buccinidae): использование статолитов для определения возраста // Ruthenica. 2025. Т. 35. №. 1. С. 31-37. DOI: 10.35885/ruthenica.2025.35(1).3
 95. Хорошутин О. А., Лищенко Ф. В. Микроструктура статолитов трубачей (Buccinidae, Rafinesque, 1815) Дальневосточных морей России // Перспективы рыболовства и аквакультуры в современном мире: материалы III научной школы молодых учёных и специалистов по рыбному хозяйству и экологии, посвященной 140-летию со дня рождения К. М. Дерюгина, Звенигород, 15–21 апреля 2018 года / под ред. А. М. Орлова, И. И. Гордеева, А. А. Сергеева. Звенигород: Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии, 2018. С. 144.

96. Хорошутин О. А., Лищенко Ф. В. Определение индивидуального возраста *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) с использованием статолитов // Современные проблемы и перспективы развития рыбохозяйственного комплекса: материалы X международной научно-практической конференции молодых учёных и специалистов / под ред. И. И. Гордеева, А. С. Сафронова, А. А. Смирнова и др. М.: Издательство ВНИРО, 2022. С. 211–216.
97. Хорошутин О. А., Лищенко Ф. В. Микроструктура статолитов брюхоногих моллюсков р. *Buccinum*: применение для определения возраста // В сборнике: Моллюски: биология, экология, эволюция и формирование малакофаун. Материалы докладов Второй международной научной конференции, посвященной 300-летию Российской академии наук, Десятилетию науки и технологий в России и 30-летию Дальневосточного малакологического общества. Архангельск. 2024. С. 179-182.
98. Хорошутин О. А., Метелев Е. А. Распределение некоторых видов букцинид в северо-западной части Охотского моря // Труды ВНИРО. 2015. Т. 155. С. 14–19.
99. Хорошутин О. А., Сологуб Д.О., Поветкин А.И. Определение возраста брюхоногих моллюсков северных морей России (виды рода *Buccinum*) с использованием статолитов // В книге: Материалы Всероссийской научной конференции с международным участием. Москва, 2023. С. 197-198.
100. Чугунова Н.И. Руководство по изучению возраста и роста рыб (методическое пособие по ихтиологии). М.: АН СССР, 1959. 164 с.
101. Чухчин В. Д. Рост рапаны (*Rapana bezoar* L.) в Севастопольской бухте // Труды Севастопольской биологической станции. 1961а. Т. 14. С. 169–177.
102. Чухчин В. Д. Рапана (*Rapana bezoar* L.) на Гудаутской устричной банке // Труды Севастопольской биологической станции. 1961б. Т. 14. С. 178–187.
103. Чухчин В. Д. Размножение рапаны (*Rapana bezoar* L.) в Чёрном море // Труды Севастопольской биологической станции. 1961в. Т. 14. С. 163–168.
104. Чухчин В. Д. Биология рапаны (*Rapana thomasi* Crosse) в Черном море: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Одесса, 1966. 18 с.
105. Чухчин В. Д. Функциональная морфология рапаны. Киев: Наукова думка, 1970. 139 с.
106. Чухчин В. Д. Экология брюхоногих моллюсков Чёрного моря. Киев: Наукова думка, 1984. 176 с.

107. Явнов С. В., Надточий В. А. Атлас раковинных брюхоногих моллюсков дальневосточных морей России. Владивосток: Русский Остров, 2016. 304 с.
108. Agatsuma Y., Nakata A. Age determination, reproduction and growth of the sea urchin *Hemicentrotus pulcherrimus* in Oshoro Bay, Hokkaido, Japan // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. 2004. Vol. 84. P. 401–405. DOI: 10.1017/S0025315404009348h
109. Agresti A., Franklin C. A. Statistics: the art and science of learning from data. Upper Saddle River: Pearson Education, 2013. 519 p.
110. Agus B., Battaglia P., Bellodi A., Cannas R., Coluccia E., Cuccu D. Age and growth of *Todaropsis eblanae* (Ommastrephidae) through comparison of statoliths, beaks and eye lenses // Frontiers in Marine Science. 2025. Vol. 12. Art. 1567441. DOI: 10.3389/fmars.2025.1567441
111. Akaike H. A new look at the statistical model identification // IEEE Transactions on Automatic Control. 1974. Vol. 19. P. 716–723.
112. Almendral M. A., Schoppe S. Population structure of *Tachypleus tridentatus* (Chelicerata: Merostomata) at a nursery beach in Puerto Princesa City, Palawan, Philippines // Journal of Natural History. 2005. Vol. 39, No. 25. P. 2319–2329. DOI: 10.1080/00222930500063219
113. Alyakrinskaya I. O. Morphofunctional properties of nutrition of certain predatory gastropods // Biology Bulletin. 2002. Vol. 29, No. 6. P. 589–600. DOI: 10.1023/A:1021728311595
114. Ambrose W. G., Locke W. L., Bigelow G. F., Renaud P. E. Deposition of annual growth lines in the apex of the common limpet (*Patella vulgata*) from Shetland Islands, UK and Norway: evidence from field marking and shell mineral content of annual line deposition // Environmental Archaeology. 2016. Vol. 21. P. 79–87. DOI: 10.1179/1749631414Y.0000000058
115. Arkhipkin A. I. Diversity in growth and longevity in short-lived animals: squid of the suborder Oegopsina // Marine and Freshwater Research. 2004. Vol. 55. P. 341–355. DOI: 10.1071/MF03202
116. Arkhipkin A. I. Statoliths as black boxes (life recorders) in squid // Marine and Freshwater Research. 2005. Vol. 56. P. 573–583. DOI: 10.1071/MF04158

117. Arkhipkin A. I., Bizikov V. A. Statolith shape and microstructure in studies of systematics, age and growth in planktonic paralarvae of gonatid squids (Cephalopoda, Oegopsida) from the western Bering Sea // Journal of Plankton Research. 1997. Vol. 19, No. 12. P. 1993–2030. DOI: 10.1093/plankt/19.12.1993
118. Arkhipkin A. I., Bizikov V. A., Nesis K. N. Distribution, stock structure, and growth of the squid *Berryteuthis magister* (Berry, 1913) (Cephalopoda, Gonatidae) during summer and fall in the western Bering Sea // Fishery Bulletin. 1996. Vol. 94. P. 1–30.
119. Arkhipkin A. I., Bizikov V. A., Doubleday Z. A., Laptikhovsky V. V., Lishchenko F. V., Perales-Raya C., Hollyman P. R. Techniques for estimating the age and growth of molluscs: Cephalopoda // Journal of Shellfish Research. 2018. Vol. 37, No. 4. P. 783–792. DOI: 10.2983/035.037.0409
120. Arkhipkin A. I., Bizikov V. A., Fuchs D. Vestigial phragmocone in the gladius points to a deep-water origin of squid (Mollusca: Cephalopoda) // Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers. 2012. Vol. 61. P. 109–122. DOI: 10.1016/j.dsr.2011.11.010
121. Arkhipkin A. I., Roa-Ureta R. Identification of ontogenetic growth models for squid // Marine and Freshwater Research. 2005. Vol. 56, No. 4. P. 371–386. DOI: 10.1071/MF04274
122. Arkhipkin A. I., Shcherbich Z. N. Thirty years' progress in age determination of squid using statoliths // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. 2012. Vol. 92, No. 7. P. 1389–1398. DOI: 10.1017/S0025315411001585
123. Arrighetti F., Teso V., Brey T., Mackensen A., Penchaszadeh P. E. Age and growth of *Olivancillaria deshayesiana* (Gastropoda: Olividae) in the southwestern Atlantic Ocean // Malacologia. 2012. Vol. 55, No. 1. P. 163–170. DOI: 10.4002/040.055.0111
124. Ashfaq U., Mugridge A., Hatcher B. G. Size at sexual maturity of waved whelk (*Buccinum undatum*) on the Eastern Scotian Shelf // Fisheries Research. 2019. Vol. 212. P. 12–20. DOI: 10.1016/j.fishres.2018.11.025
125. Avigliano E. Optimizing the methodological design in fish stock delineation from otolith chemistry: review of spatio-temporal analysis scales // Reviews in Fisheries Science & Aquaculture. 2021. DOI: 10.1080/23308249.2021.1961679
126. Bagur M., Richardson C. A., Gutiérrez J. L., Arribas L. P., Doldan M. S., Palomo M. G. Age, growth and mortality in four populations of the boring bivalve *Lithophaga patagonica* from Argentina // Journal of Sea Research. 2013. Vol. 81. P. 49–56. DOI: 10.1016/j.seares.2013.04.003

127. Baker T. T., Timmons L. S. Precision of ages estimated from five bony structures of Arctic char (*Salvelinus alpinus*) from the Wood River System, Alaska // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 1991. Vol. 48, No. 6. P. 1007–1014. DOI: 10.1139/f91-118
128. Ban Shaojun, Zhang Tao, Pan Hengqian. Effects of temperature and salinity on the development of embryos and larvae of the veined rapa whelk *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) // Chinese Journal of Oceanology and Limnology. 2014. Vol. 32, No. 4. P. 773–782. DOI: 10.1007/s00343-014-3264-6
129. Barratt I. M., Allcock A. L. Ageing octopods from stylets: development of a technique for permanent preparations // ICES Journal of Marine Science. 2010. Vol. 67, No. 7. P. 1452–1457. DOI: 10.1093/icesjms/fsq047
130. Barrett C. E. Comparison of aging techniques in wild bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) of unknown age from the Mississippi Sound: dis. ... Mississippi State University, 2023. 92 p.
131. Barroso C. M., Moreira M. H., Richardson C. A. Age and growth of *Nassarius reticulatus* in the Ria de Aveiro, north-west Portugal // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. 2005a. Vol. 85, No. 1. P. 151–156. DOI: 10.1017/S0025315405010970h
132. Barroso C. M., Nunes M., Richardson C. A., Moreira M. H. The gastropod statolith: a tool for determining the age of *Nassarius reticulatus* // Marine Biology. 2005b. Vol. 146, No. 6. P. 1139–1144. DOI: 10.1007/s00227-004-1516-2
133. Barroso C. M., Rato M., Veríssimo A., Sousa A., Santos J. A., Coelho S., Gaspar M. B., Maiad F., Galante-Oliveira S. Combined use of *Nassarius reticulatus* imposex and statolith age determination for tracking temporal evolution of TBT pollution in the NW Portuguese continental shelf // Journal of Environmental Monitoring. 2011. Vol. 13, No. 11. P. 3018–3025. DOI: 10.1039/C1EM10508F
134. Beamish R. J. Differences in the age of Pacific hake (*Merluccius productus*) using whole otoliths and sections of otoliths // Journal of the Fisheries Research Board of Canada. 1979. Vol. 36, No. 2. P. 141–151. DOI: 10.1139/f79-023
135. Beamish R. J., Fournier D. A. A method for comparing the precision of a set of age determinations // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 1981. Vol. 38, No. 8. P. 982–983. DOI: 10.1139/f81-132

136. Beck R., Andreassen J. P. Spherulitic growth of calcium carbonate // *Crystal Growth & Design*. 2010. Vol. 10, No. 7. P. 2934–2947. DOI: 10.1021/cg9014263
137. Bell J. L. Daily increments in the statoliths of gastropod larvae: their use in age determination // *American Zoologist*. 1982. Vol. 22. P. 861.
138. Bell J. L. Deposition of increments in the statoliths of gastropod larvae; effects of environmental conditions // *American Zoologist*. 1983. Vol. 23. P. 989.
139. Bell J. L. Statoliths as age indicators in gastropod larvae: application to measurement of field growth rates // *Pacific Science*. 1984. Vol. 38. P. 357.
140. Bertalanffy L. von A quantitative theory of organic growth (Inquiries on growth laws II) // *Human Biology*. 1938. Vol. 10. P. 181–213.
141. Bhattacharya C. G. A simple method of resolution of a distribution into Gaussian components // *Biometrics*. 1967. Vol. 23, No. 1. P. 115–135.
142. Bigatti G., Penchaszadeh P. E., Cledón M. Age and growth in *Odontocymbiola magellanica* (Gastropoda: Volutidae) from Golfo Nuevo, Patagonia, Argentina // *Marine Biology*. 2007. Vol. 150. P. 1199–1204. DOI: 10.1007/s00227-006-0401-6
143. Billings G. K., Ragland P. C. Geochemistry and mineralogy of the recent reef and lagoonal sediments south of Belize (British Honduras) // *Chemical Geology*. 1968. Vol. 3. P. 135–153. DOI: 10.1016/0009-2541(68)90006-5
144. Bizikov V. A. Growth of *Sthenoteuthis oualaniensis*, using a new method based on gladius microstructure // *ICES Journal of Marine Science*. 1995. DOI: 10.17895/ices.pub.19271501
145. Bizikov V. A., Arkhipkin A. I. Morphology and microstructure of the gladius and statolith from the boreal Pacific giant squid *Moroteuthis robusta* (Oegopsida; Onychoteuthidae) // *Journal of Zoology*. 1997. Vol. 241, No. 3. P. 475–492. DOI: 10.1111/j.1469-7998.1997.tb04839.x
146. Blumberg A. A. Logistic growth rate functions // *Journal of Theoretical Biology*. 1968. Vol. 21, No. 1. P. 42–44.
147. Bökenhans V., Bigatti G., Averbuj A. Age estimation methods in the marine gastropod *Buccinanops globulosus* comparing shell marks and opercula growth rings // *Marine Biology Research*. 2016. Vol. 12, No. 8. P. 881–887. DOI: 10.1080/17451000.2016.1209526

148. Bökenhans V., Bigatti G., García Asorey M., Averbuj A. Age and growth differences in two populations of the edible marine gastropod *Buccinanops globulosus* // Marine Biology Research. 2018. Vol. 14, No. 4. P. 354–365. DOI: 10.1080/17451000.2017.1406667
149. Bondarev I. P. Dynamics of *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) (Gastropoda: Muricidae) Population in the Black Sea // International Journal of Marine Science. 2014. Vol. 4, No. 3. P. 42–56. DOI: 10.5376/ijms.2014.04.0003
150. Borsetti S., Hollyman P. R., Munroe D. Using a sclerochronological approach to determine a climate-growth relationship for waved whelk, *Buccinum undatum*, in the U.S. Mid-Atlantic // Estuarine, Coastal and Shelf Science. 2021. Vol. 252. Art. 107255. DOI: 10.1016/j.ecss.2021.107255
151. Borulya E. M., Bregman Y. E. Growth and life span of the commercial gastropods of Buccinidae family in Peter the Great Bay, Sea of Japan // Russian Journal of Marine Biology. 2002. T. 28. №. 4. C. 270-273. DOI: 10.1023/A:1020281312730
152. Bouchet P., Rocroi J. P., Fryda J., Hausdorf B., Ponder W., Valdes A., Waren A. Classification and nomenclator of gastropod families // Malacologia. 2005. Vol. 47, No. 1–2. P. 1–397.
153. Brady S. M., Scheibling R. E. Changes in growth and reproduction of green sea urchins, *Strongylocentrotus droebachiensis* (Muller), during repopulation of the shallow subtidal zone after mass mortality // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 2006. Vol. 335. P. 277–291. DOI: 10.1016/j.jembe.2006.03.016
154. Bretos M. Age determination in the keyhole limpet *Fissurella crassa* Lamarck (Archaeogastropoda: Fissurellidae), based on shell growth rings // The Biological Bulletin. 1980. Vol. 159. P. 606–612. DOI: 10.2307/1540826
155. Brett J. R. Environmental factors and growth // Bioenergetics and Growth / ed. W. S. Hoar, D. J. Randall, J. R. Brett. New York: Academic Press, 1979. Vol. 8. P. 599–677.
156. Brickle, P., Arkhipkin, A. I., Shcherbich, Z. N. Age and growth in a temperate euryhaline notothenioid, *Eleginops maclovinus* from the Falkland Islands // JMBA-Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. 2005. Vol. 85. No 5. P. 1217-1222. DOI: [10.1017/S0025315405012348](https://doi.org/10.1017/S0025315405012348)
157. Brokordt K. B., Guderley H. E., Guay M., Gaymer C. F., Himmelman J. H. Sex differences in reproductive investment: maternal care reduces escape capacity in the whelk

- Buccinum undatum* // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 2003. Vol. 291, No. 2. P. 161–180. DOI: 10.1016/S0022-0981(03)00119-9
158. Brousseau D. J. Analysis of growth rate in *Mya arenaria* using the Von Bertalanffy equation // Marine Biology. 1979. Vol. 51, No. 3. P. 221–227. DOI: 10.1007/BF00386801
 159. Brown C. A., Gruber S. H. Age assessment of the lemon shark, *Negaprion brevirostris*, using tetracycline validated vertebral centra // Copeia. 1988. No. 3. P. 747–753. DOI: 10.2307/1445397
 160. Budelmann B. U. Morphological diversity of equilibrium receptor systems in aquatic invertebrates // Sensory Biology of Aquatic Animals / ed. J. Atema, R. R. Fay, A. N. Popper, W. N. Tavolga. New York: Springer, 1988. P. 757–782. DOI: 10.1007/978-1-4612-3714-3_30
 161. Calvert W., Ramsay M. A. Evaluation of age determination of polar bears by counts of cementum growth layer groups // Ursus. 1998. Vol. 10. P. 449–453.
 162. Campana S. E. Accuracy, precision and quality control in age determination, including a review of the use and abuse of age validation methods // Journal of Fish Biology. 2001. Vol. 59, No. 2. P. 197–242. DOI: 10.1111/j.1095-8649.2001.tb00127.x
 163. Campana S. E. Otolith science entering the 21st century // Marine and Freshwater Research. 2005. Vol. 56, No. 5. P. 485–495. DOI: 10.1071/MF04147
 164. Camus P. Un bien discret et redoutable predateur de coquillages, l'exotique globetrotter: *Rapana venosa* // La Vigie. 2001. No. 26. P. 3–9.
 165. Carlander K. D. A history of scale age and growth studies of North American freshwater fish // Age and Growth of Fish / ed. R. C. Summerfelt, G. E. Hall. Ames: Iowa State University Press, 1987. P. 3–14.
 166. Carriker M. R. Shell penetration and feeding by naticacean and muricacean predatory gastropods: a synthesis // Malacologia. 1981. Vol. 20, No. 2. P. 403–422.
 167. Cass A. J., Beamish R. J. First evidence of validity of the fin-ray method of age determination for marine fishes // North American Journal of Fisheries Management. 1983. Vol. 3, No. 2. P. 182–188.
 168. Casselman J. M. Growth and relative size of calcified structures of fish // Transactions of the American Fisheries Society. 1990. Vol. 119, No. 4. P. 673–688. DOI: 10.1577/1548-8659(1990)119<0673:GARSOC>2.3.CO;2

169. Cassie R. M. Some uses of probability paper in analysis of size frequency distributions // Australian Journal of Marine and Freshwater Research. 1954. Vol. 5, No. 3. P. 513–522.
170. Castanet J. Age estimation and longevity in reptiles // Gerontology. 1994. Vol. 40, No. 2–4. P. 174–192. DOI: 10.1159/000213586
171. Castanet J., Croci S., Aujard F., Perret M., Cubo J., de Margerie E. Lines of arrested growth in bone and age estimation in a small primate: *Microcebus murinus* // Journal of Zoology. 2004. Vol. 263, No. 1. P. 31–39. DOI: 10.1017/S0952836904004844
172. Castanet J. Time recording in bone microstructures of endothermic animals; functional relationships // Comptes Rendus Palevol. 2006. Vol. 5, No. 3–4. P. 629–636. DOI: 10.1016/j.crpv.2005.10.006
173. Cesari P., Mizzan L. Osservazioni su *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) in cattività (Gastropoda, Muricidae, Thaidinae) // Bollettino del Museo Civico di Storia Naturale di Venezia. 1993. T. 42. C. 9-21.
174. Cesari P., Pellizzato M. Insediamento nella Laguna di Venezia e distribuzione Adriatica di *Rapana venosa* (Valenciennes) (Gastropoda, Thaididae) // Lavori – Società Veneziana Scienze Naturali. 1985. Vol. 10. P. 3–16.
175. Chakraborty S. K., Biradar R. S., Jaiswar A. K., Palaniswamy R., Kumar P. Growth, mortality and population parameters of three cephalopod species, *Loligo duvauceli* (Orbigny), *Sepia aculeata* (Orbigny) and *Sepiella inermis* (Orbigny) from north-west coast of India // Indian Journal of Fisheries. 2013. Vol. 60, No. 3. P. 1–7.
176. Chandler E., McDowell J., Graves J. Genetically monomorphic invasive populations of the rapa whelk, *Rapana venosa* // Molecular Ecology. 2008. Vol. 17, No. 17. P. 4079–4091. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2008.03897.x
177. Chang W. Y. B. A statistical method for evaluating the reproducibility of age determination // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 1982. Vol. 39, No. 8. P. 1208–1210. DOI: 10.1139/f82-158
178. Chatzinikolaou E., Richardson C. A. Evaluating growth and age of netted whelk *Nassarius reticulatus* (Gastropoda: Nassariidae) using statolith growth rings // Marine Ecology Progress Series. 2007. Vol. 342. P. 163–176. DOI: 10.3354/meps342163
179. Checa A. G., Jimenez-Jimenez A. P. Constructional morphology, origin, and evolution of the gastropod operculum // Paleobiology. 1998. Vol. 24, No. 1. P. 109–132.

180. Cheung C. H. Y., Chaillé P. M., Randall D. J., Gray J. S., Au D. W. T. The use of scale increment as a means of indicating fish growth and growth impairment // *Aquaculture*. 2007. Vol. 266, No. 1–4. P. 102–111. DOI: 10.1016/j.aquaculture.2007.02.020
181. Chícharo L., Chícharo M. A. Effects of environmental conditions on planktonic abundances, benthic recruitment and growth rates of the bivalve mollusc *Ruditapes decussatus* in a Portuguese coastal lagoon // *Fisheries Research*. 2001. Vol. 53, No. 3. P. 235–250. DOI: 10.1016/S0165-7836(00)00290-3
182. Chilton D. E., Beamish R. J. Age determination methods for fishes studied by the groundfish program at the Pacific Biological Station // *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences*. 1982. No. 60. 102 p.
183. Choi J. D., Ryu D. K. Age and growth of purple whelk, *Rapana venosa* (Gastropoda: Muricidae) in the west sea of Korea // *The Korean Journal of Malacology*. 2009. Vol. 25, No. 3. P. 189–196.
184. Chung E. Y., Kim S. Y., Kim Y. G. Reproductive ecology of the purple shell, *Rapana venosa* (Gastropoda: Muricidae), with special reference to the reproductive cycle, deposition of egg capsules and hatching of larvae // *Korean Journal of Malacology*. 1993. Vol. 9, No. 2. P. 1–15.
185. Chung E. Y., Kim S. Y., Park K. H., Park G. M. Sexual maturation, spawning and deposition of the egg capsules of the female purple shell, *Rapana venosa* (Gastropoda: Muricidae) // *Malacologia*. 2002. Vol. 44, No. 2. P. 241–257.
186. Dahm C., Brey T. Determination of growth and age of slow growing brittle stars (Echinodermata: Ophiuroidea) from natural growth bands // *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 1998. Vol. 78, No. 3. P. 941–951. DOI: 10.1017/S0025315400044891
187. De Vries D. R., Frie R. V. Determination of age and growth // *Fisheries Techniques* / ed. B. R. Murphy, D. W. Willis. Bethesda: American Fisheries Society, 1996. P. 483–512.
188. Díaz A. C., Martin S. M. Numerical and biomass growth study of *Bulimulus bonariensis* (Rafinesque, 1833) (Gastropoda: Bulimulidae) under laboratory conditions // *PeerJ*. 2024. Vol. 12. Art. e16803. DOI: 10.7717/peerj.16803
189. Dietzel M., Gussone N., Eisenhauer A. Co-precipitation of Sr^{2+} and Ba^{2+} with aragonite by membrane diffusion of CO_2 between 10 and 50°C // *Chemical Geology*. 2004. Vol. 203, No. 1–2. P. 139–151. DOI: 10.1016/j.chemgeo.2003.09.008

190. Doubleday Z. A., Semmens J. M., Pecl G. T., Jackson G. D. Assessing the validity of stylets as ageing tools in *Octopus pallidus* // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 2006. Vol. 338, No. 1. P. 35–42. DOI: 10.1016/j.jembe.2006.06.027
191. Duineveld G. C. A., Jenness M. I. Differences in growth rates of the sea urchin *Echinocardium cordatum* as estimated by the parameter ω of the von Bertalanffy equation applied to skeletal rings // Marine Ecology Progress Series. 1984. Vol. 19. P. 65–72.
192. Ebert T. A., Dixon J. D., Schroeter S. C., Kalvass P. E., Richmond N. T., Bradbury W. A., Woodby D. A. Growth and mortality of red sea urchins *Strongylocentrotus franciscanus* across a latitudinal gradient // Marine Ecology Progress Series. 1999. Vol. 190. P. 189–209. DOI: 10.3354/meps190189
193. Emmerson J. A., Hollyman P. R., Bloor I. S. M., Jenkins S. R. Effect of temperature on the growth of the commercially fished common whelk (*Buccinum undatum*, L.): a regional analysis within the Irish Sea // Fisheries Research. 2020. Vol. 223. Art. 105437. DOI: 10.1016/j.fishres.2019.105437
194. Epstein S., Buchsbaum R., Lowenstam H., Urey H. C. Carbonate-water isotopic temperature scale // Geological Society of America Bulletin. 1951. Vol. 62, No. 4. P. 417–426.
195. Essington T. E., Kitchell J. F., Walters C. J. The von Bertalanffy growth function, bioenergetics, and the consumption rates of fish // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 2001. Vol. 58, No. 11. P. 2129–2138. DOI: 10.1139/f01-151
196. Fan C., Koeniger P., Wang H., Frechen M. Ligamental increments of the mid-Holocene Pacific oyster *Crassostrea gigas* are reliable independent proxies for seasonality in the western Bohai Sea, China // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 2011. Vol. 299, No. 3–4. P. 437–448. DOI: 10.1016/j.palaeo.2010.11.022
197. Fiori S. M., Morsán E. M. Age and individual growth of *Mesodesma mactroides* (Bivalvia) in the southernmost range of its distribution // ICES Journal of Marine Science. 2004. Vol. 61, No. 8. P. 1253–1259. DOI: 10.1016/j.icesjms.2004.07.025
198. Fisher R. A. Age, growth, size at sexual maturity and reproductive biology of channeled whelk, *Busycotypus canaliculatus*, in the U.S. Mid-Atlantic // VIMS Marine Resource Report. 2015. No. 2015-15. VSG-15-09. 28 p.

199. Fisher R. A., Rudders D. B. Population and reproductive biology of the channeled whelk, *Busycotypus canaliculatus*, in the US Mid-Atlantic // Journal of Shellfish Research. 2017. Vol. 36, No. 2. P. 427–444. DOI: 10.2983/035.036.0215
200. Fournier D. A., Hampton J., Sibert J. R. MULTIFAN-CL: a length-based, age-structured model for fisheries stock assessment, with application to South Pacific albacore, *Thunnus alalunga* // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 1998. Vol. 55, No. 9. P. 2105–2116. DOI: 10.1139/f98-100
201. Francillon H., Castanet J. Mise en evidence expérimentale du caractère annuel des lignes d'arrêt de croissance squelettique chez *Rana esculenta* (Amphibia, Anura) // Comptes Rendus de l'Académie des Sciences. Série 3, Sciences de la Vie. 1985. Vol. 300. P. 327–332.
202. Fraussen K., Terryn Y. The Family Buccinidae: Genus *Neptunea* // A Conchological Iconography / ed. G. T. Poppe, K. Groh. Hackenheim: ConchBooks, 2007. 166 p.
203. Fretter V., Graham A. British Prosobranch Molluscs: their functional anatomy and ecology. Revised and updated edition. London: The Ray Society, 1994.
204. Friele H. Mollusken der ersten Nordmeerfahrt des «Michael Sars» // Bergens Museum Aarbog. 1902. No. 1. 18 p.
205. Fujinaga K., Nakao S. Food organisms and food consumption rates in *Neptunea arthritica* // Aquaculture Science. 1999. Vol. 47, No. 1. P. 15–20. DOI: 10.11233/aquaculturesci1953.47.15
206. Gage J. D. Skeletal growth bands in brittle stars: microstructure and significance as age markers // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. 1990a. Vol. 70, No. 1. P. 209–224. DOI: 10.1017/S0025315400034329
207. Gage J. D. Skeletal growth markers in the deep-sea brittle stars *Ophiura ljungmani* and *Ophiomusium lymani* // Marine Biology. 1990b. Vol. 104, No. 3. P. 427–435. DOI: 10.1007/BF01314346
208. Galante-Oliveira S., Marçal R., Espadilha F., Sá M., Abell R., Machado J., Barroso C. Detection of periodic Sr/Ca cycles along gastropod statoliths allows the accurate estimation of age // Marine Biology. 2015. Vol. 162, No. 7. P. 1473–1483. DOI: 10.1007/s00227-015-2684-y
209. Galante-Oliveira S., Marçal R., Guimarães F., Soares J., Lopes J. C., Machado J., Barroso C. Crystallinity and microchemistry of *Nassarius reticulatus* (Caenogastropoda) statoliths:

- towards their structure stability and homogeneity // *Journal of Structural Biology*. 2014. Vol. 186. P. 292–301. DOI: 10.1016/j.jsb.2014.03.023
210. Galante-Oliveira S., Marçal R., Ribas F., Machado J., Barroso C. Studies on the morphology and growth of statoliths in Caenogastropoda // *Journal of Molluscan Studies*. 2013. Vol. 79, No. 4. P. 340–345. DOI: 10.1093/mollus/eyt028
211. Galante-Oliveira S., Pereira A., Baptista T., Guimarães F., Soares J., Lopes J. C., Machado J., Barroso C. Morphology and Ontogeny of Statoliths in the Grooved Carpet Shell, *Ruditapes decussatus* // *Microscopy and Microanalysis*. 2019. Vol. 25, No. 1. P. 244–249. DOI: 10.1017/S143192761801245X
212. García-Martínez R., Marín-Moratalla N., Jordana X., Köhler M. The ontogeny of bone growth in two species of dormice: Reconstructing life history traits // *Comptes Rendus Palevol*. 2011. Vol. 10, No. 5–6. P. 489–498. DOI: 10.1016/j.crpv.2011.03.011
213. Gendron L., Sainte-Marie B. Growth of juvenile lobster *Homarus americanus* off the Magdalen Islands (Quebec, Canada) and projection of instar and age at commercial size // *Marine Ecology Progress Series*. 2006. Vol. 326. P. 221–233. DOI: 10.3354/meps326221
214. Gentry D. K., Sosdian S., Grossman E. L., Rosenthal Y., Hicks D., Lear C. H. Stable isotope and Sr/Ca profiles from the marine gastropod *Conus ermineus*: test in a multiproxy approach for inferring paleotemperature and paleosalinity // *Palaios*. 2008. Vol. 23, No. 4. P. 195–209. DOI: 10.2110/palo.2006.p06-112r
215. Giberto D. A., Bremec C. S., Schejter L., Schiariti A., Acha E. M. The invasive Rapa whelk *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846): Status and potential impact in the Rio de la Plata estuary, Argentina-Uruguay // *Journal of Shellfish Research*. 2006. Vol. 25, No. 3. P. 919–924. DOI: 10.2983/0730-8000(2006)25[919:TIRWRV]2.0.CO;2
216. Giberto D. A., Bruno L. I. Recent records of the exotic gastropod *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) along the Argentine coastline: is the invasion progressing southwards? // *Pan-American Journal of Aquatic Sciences*. 2014. Vol. 9, No. 4. P. 324–330.
217. Gompertz B. On the nature of the function expressive of the law of human mortality, and on a new mode of determining the value of life contingencies // *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*. 1825. Vol. 115. P. 513–585.
218. Grana-Raffucci F. A., Appeldoorn R. S. Age determination of larval strombid gastropods by means of growth increment counts in statoliths // *Fishery Bulletin*. 1997. Vol. 95, No. 4. P. 857–862.

219. Gránásy L., Pusztai T., Tegze G., Warren J., Douglas J. Growth and form of spherulites // *Physical Review E*. 2005. Vol. 72, No. 1. Art. 011605. DOI: 10.1103/PhysRevE.72.011605
220. Grandi M. F., Heredia F. M., Sosa Drouville A., Dellabianca N. A., Crespo E. A. Body growth and reproductive parameters of common dolphins from the southwestern Atlantic // *Marine Mammal Science*. 2022. Vol. 38, No. 4. P. 1470–1488. DOI: 10.1111/mms.12934
221. Grant A., Morgan P. J., Olive P. J. W. Use made in marine ecology of methods for estimating demographic parameters from size/frequency data // *Marine Biology*. 1987. Vol. 95, No. 2. P. 201–208. DOI: 10.1007/BF00409006
222. Grossman M., Bohren B. B., Anderson V. L. Logistic growth curve of chickens: a comparison of techniques to estimate parameters // *Journal of Heredity*. 1985. Vol. 76, No. 5. P. 397–399.
223. Guerra-Marrero A., Perales-Raya C., Lishchenko F., Espino-Ruano A., Jiménez-Alvarado D., Couce-Montero L., Castro J. J. Age validation in early stages of *Sepia officinalis* from beak microstructure // *Marine Biology*. 2023. Vol. 170, No. 2. Art. 24. DOI: 10.1007/s00227-022-04165-1
224. Guy C., Reid N., Roberts D. Ageing of slipper limpet (*Crepidula fornicata*) shells from Belfast Lough // *Irish Naturalists' Journal*. 2013. Vol. 32, No. 1. P. 45–48.
225. Grant A., Morgan P. J., Olive P. J. W. Use made in marine ecology of methods for estimating demographic parameters from size/frequency data // *Marine Biology*. 1987. Vol. 95, No. 2. P. 201–208.
226. Harding J. P. The use of probability paper for the graphical analysis of polymodal frequency distributions // *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 1949. Vol. 28, No. 1. P. 141–153.
227. Harding J. M. Growth and development of veined rapa whelk *Rapana venosa* veligers // *Journal of Shellfish Research*. 2006. Vol. 25, No. 3. P. 941–946. DOI: 10.2983/0730-8000(2006)25[941:GADOVR]2.0.CO;2
228. Harding J., Mann R. L. Observations on the biology of the veined rapa whelk, *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) in the Chesapeake Bay // *Journal of Shellfish Research*. 1999. Vol. 18, No. 1. P. 9–17.
229. Harding J. M., Mann R. Veined rapa whelk (*Rapana venosa*) range extensions in the Virginia waters of Chesapeake Bay, USA // *Journal of Shellfish Research*. 2005. Vol. 24, No. 2. P. 381–385. DOI: 10.2983/0730-8000(2005)24[381:VRWRVR]2.0.CO;2

230. Harding J. M., Mann R., Kilduff C. W. Influence of environmental factors and female size on reproductive output in an invasive temperate marine gastropod *Rapana venosa* (Muricidae) // Marine biology. 2008. Vol. 155. No. 6. P. 571–581. DOI: 10.1007/s00227-008-1044-6
231. Herbert G. S., Geiger S. P., Hesterberg S. G., Seiden N., Rogers J. A., Harke R. M., Martin Sala, Kaydee J. West, Goddard E. A. Age and growth of one of the world's largest carnivorous gastropods, the Florida Horse Conch, *Triplofusus giganteus* (Kiener, 1840), a target of unregulated, intense harvest // PLoS ONE. 2022. Vol. 17, No. 4. Art. e0265095. DOI: 10.1371/journal.pone.0265095
232. Hernandez-Llamas A., Ratkowsky D. A. Growth of fishes, crustaceans and molluscs: estimation of the von Bertalanffy, Logistic, Gompertz and Richards curves and a new growth model // Marine Ecology Progress Series. 2004. Vol. 282. P. 237–244. DOI: 10.3354/meps282237
233. Hernandez-Lopez J. L., Castro-Hernandez J. J., Hernandez-Garcia V. Age determined from the daily deposition of concentric rings on common octopus (*Octopus vulgaris*) beaks // Fishery Bulletin. 2001. Vol. 99, No. 4. P. 679–684.
234. Hermosilla C. A., Rocha F., Fiorito G., Gonzalez A. F., Guerra A. Age validation in common octopus *Octopus vulgaris* using stylet increment analysis // ICES Journal of Marine Science. 2010. Vol. 67, No. 7. P. 1458–1463. DOI: 10.1093/icesjms/fsq054
235. Hilbig R., Anken R. H., Rahmann H. On the origin of susceptibility to kinetotic swimming behaviour in fish: A parabolic aircraft flight study // Journal of Vestibular Research. 2003. Vol. 12, No. 4. P. 185–189. DOI: 10.3233/VES-2003-124
236. Hinrichsen R. A., Paulsen C. M. A multistage Gompertz life-cycle model applied to threatened Chinook salmon // Aquaculture, Fish and Fisheries. 2022. Vol. 2, No. 1. P. 44–56. DOI: 10.1002/aff2.28
237. Hollander M., Wolfe D. A. Nonparametric statistical methods. New York: John Wiley & Sons, 1999. 816 p.
238. Hollyman P. R., Chenery S. R. N., EIMF, Ignatyev K., Laptikhovsky V. V., Richardson C. A. Micro-scale geochemical and crystallographic analysis of *Buccinum undatum* statoliths supports an annual periodicity of growth ring deposition // Chemical Geology. 2017. Vol. 526. P. 153–164. DOI: 10.1016/j.chemgeo.2017.09.034

239. Hollyman P., Chenery S., Leng M., Laptikhovsky V., Colvin C., Richardson C. Age and growth rate estimations of the commercially fished gastropod *Buccinum undatum* // ICES Journal of Marine Science. 2018a. Vol. 75, No. 5. P. 1677–1687. DOI: 10.1093/icesjms/fsy100
240. Hollyman P., Laptikhovsky V., Richardson C. Techniques for Estimating the Age and Growth of Molluscs: Gastropoda // Journal of Shellfish Research. 2018b. Vol. 37, No. 4. P. 773–782. DOI: 10.2983/035.037.0408
241. Hollyman P., Leng M., Chenery S., Laptikhovsky V., Richardson C. Statoliths of the whelk *Buccinum undatum*: a novel age determination tool // Marine Ecology Progress Series. 2018b. Vol. 598. P. 261–272. DOI: 10.3354/meps12119
242. Hurley G. V., Beck P., Drew J., Radtke R. L. Preliminary report on validating age readings from statoliths of the short-finned squid (*Illex illecebrosus*) // International Commission for the Northwest Atlantic Fisheries Research Document. 1979.
243. Hutchinson E., Matthews T. R., Ross E., Hagedorn S., Butler IV M. J. Gastric mill ossicles record chronological age in the Caribbean spiny lobster (*Panulirus argus*) // Fisheries Research. 2024. Vol. 277. Art. 107083. DOI: 10.1016/j.fishres.2024.107083
244. ICES. Alien species alert: *Rapana venosa* (veined whelk) / ed. R. Mann, A. Occhipinti, J. M. Harding. ICES Cooperative Research Report, 2004. No. 264. 14 p.
245. Ilano A. S., Fujinaga K., Nakao S. Reproductive cycle and size at sexual maturity of the commercial whelk *Buccinum isaotakii* in Funka Bay, Hokkaido, Japan // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. 2003. Vol. 83, No. 6. P. 1287–1294. DOI: 10.1017/S0025315403008683
246. Ilano A. S., Ito A., Fujinaga K., Nakao S. Age determination of *Buccinum isaotakii* (Gastropoda: Buccinidae) from the growth striae on operculum and growth under laboratory conditions // Aquaculture. 2004. Vol. 242, No. 1–4. P. 181–195. DOI: 10.1016/j.aquaculture.2004.03.028
247. Ilieș I., Traniello I. M., Sîrbulescu R. F., Zupanc G. K. H. Determination of relative age using growth increments of scales as a minimally invasive method in the tropical freshwater *Apteronotus leptorhynchus* // Journal of Fish Biology. 2014. Vol. 84, No. 5. P. 1312–1325. DOI: 10.1111/jfb.12354

248. Isely J. J., Grabowski T. B. Age and growth // Analysis and Interpretation of Freshwater Fisheries Data / ed. C. S. Guy, M. L. Brown. Bethesda: American Fisheries Society, 2007. P. 187–228.
249. Ivany L. C., Wilkinson B. H., Jones D. S. Using stable isotope data to resolve rate and duration of growth throughout ontogeny: an example from the surf clam *Spisula solidissima* // Palaios. 2003. Vol. 18, No. 2. P. 126–137. DOI: 10.1669/0883-1351(2003)18<126:USIDTR>2.0.CO;2
250. Jackson G. D. Application and future potential of statolith increment analysis in squid and sepioids // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 1994. Vol. 51, No. 11. P. 2612–2625. DOI: 10.1139/f94-261
251. Jackson G. D. Advances in defining the life histories of myopsid squid // Marine and Freshwater Research. 2004. Vol. 55, No. 4. P. 357–365. DOI: 10.1071/MF03152
252. Jones D. S., Quitmyer I. R. Marking time with bivalve shells: oxygen isotopes and season of annual increment formation // Palaios. 1996. Vol. 11, No. 4. P. 340–346. DOI: 10.2307/3515244
253. Jones D. S., Thompson I., Ambrose W. Age and growth rate determinations for the Atlantic surf clam *Spisula solidissima* (Bivalvia: Mactracea), based on internal growth lines in shell cross-sections // Marine Biology. 1978. Vol. 47, No. 1. P. 63–70.
254. Kasapoğlu N. Population structure and shell dimension of the invasive veined whelk (*Rapana venosa*) // Journal of Fisheries. 2021. Vol. 9, No. 1. P. 91205. DOI: 10.17017/j.fish.256
255. Kawai K. Age determination and seasonal growth of the dogwhelk *Nucella freycineti* (Deshayes) // Benthos Research. 2000. Vol. 55, No. 2. P. 43–51. DOI: 10.5179/benthos1996.55.2_43
256. Kenchington E., Glass A. Local adaptation and sexual dimorphism in the waved whelk (*Buccinum undatum*) in Atlantic Nova Scotia with applications to fisheries management // Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences. 1998. No. 2237. 43 p.
257. Kerckhof F., Vink R. J., Nieweg D. C., Post J. N. The veined whelk *Rapana venosa* has reached the North Sea // Aquatic Invasions. 2006. Vol. 1, No. 1. P. 35–37. DOI: 10.3391/ai.2006.1.1.8

258. Khoroshutina O., Pierce G. J., Lishchenko F. Statoliths of *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846): Microstructure, application for age determination and growth modelling // Regional Studies in Marine Science. 2024. Vol. 74. Art. 103527. DOI: 10.1016/j.rsma.2024.103527
259. Kideys A. E. Determination of age and growth of *Buccinum undatum* L. (Gastropoda, Prosobranchia) off Douglas, Isle of Man // Helgoländer Meeresuntersuchungen. 1996. Vol. 50, No. 3. P. 353–368. DOI: 10.1007/BF02367109
260. Kilada R., Driscoll J. G. Age determination in crustaceans: a review // Hydrobiologia. 2017. Vol. 799, No. 1. P. 21–36. DOI: 10.1007/s10750-017-3233-0
261. Kilada R., Acuna E. Direct age determination by growth band counts of three commercially important crustacean species in Chile // Fisheries Research. 2015. Vol. 170. P. 134–143. DOI: 10.1016/j.fishres.2015.05.026
262. Kilada R., Ibrahim N. K. Preliminary investigation of direct age determination using band counts in the gastric mill of the blue swimmer crab (*Portunus pelagicus* Linnaeus, 1758) in two salt-water lakes in the eastern Mediterranean // Journal of Crustacean Biology. 2016. Vol. 36, No. 1. P. 119–128. DOI: 10.1163/1937240X-00002392
263. Kilada R., Sainte-Marie B., Rochette R., Davis N., Vanier C., Campana S. Direct determination of age in shrimps, crabs, and lobsters // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 2012. Vol. 69, No. 11. P. 1728–1733. DOI: 10.1139/cjfas-2012-0254
264. Klevezal G. A. Reconstruction of individual life histories of rodents from their teeth and bone // Acta Theriologica. 2002. Vol. 47, Suppl. 1. P. 127–138. DOI: 10.1007/BF03192484
265. Klevezal G. A. Recording structures of mammals. London: Routledge, 2017.
266. Klevezal G. A., Pucek Z. Growth layers in tooth cementum and dentine of European bison and its hybrids with domestic cattle // Acta Theriologica. 1987. Vol. 32, No. 9. P. 115–128.
267. Kos'yan A. Comparative analysis of *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) from different biotopes of the Black Sea based on its morphological characteristics // Oceanology. 2013. Vol. 53, No. 1. P. 47–53. DOI: 10.1134/S0001437013010074
268. Kozłowski J. Optimal allocation of resources explains inter-specific life history patterns in animals with indeterminate growth // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. 1996. Vol. 263, No. 1370. P. 559–566. DOI: 10.1098/rspb.1996.0084
269. Kryštufek B., Pistotnik M., Časar K. S. Age determination and age structure in the edible dormouse *Glis glis* based on incremental bone lines // Mammal Review. 2005. Vol. 35, No. 2. P. 210–214. DOI: 10.1098/rspb.1996.0084

270. Lai H. L., Gunderson D. R., Low L. L. Age determination of Pacific cod, *Gadus macrocephalus*, using five methods // Fishery Bulletin. 1987. Vol. 85, No. 4. P. 713–723.
271. Lawler A. Determination of the size of maturity of the whelk *Buccinum undatum* in English Waters – Defra Project MF0231. 2013. 39 p.
272. Lee L., Atkinson D., Hirst A. G., Cornell S. J. A new framework for growth curve fitting based on the von Bertalanffy Growth Function // Scientific Reports. 2020. Vol. 10, No. 1. Art. 7953. DOI: 10.1038/s41598-020-64839-y
273. Leland J. C., Bucher D. J., Coughran J. Direct age determination of a subtropical freshwater crayfish (Redclaw, *Cherax quadricarinatus*) using ossicular growth marks // PLOS ONE. 2015. Vol. 10, No. 8. Art. e0134966. DOI: 10.1371/journal.pone.0134966
274. Leland J. C., Coughran J., Bucher D. J. A preliminary investigation into the potential value of gastric mills for ageing crustaceans // New Frontiers in Crustacean Biology. 2011. Vol. 15. P. 57–68. DOI: 10.1163/ej.9789004174252.i-354.52
275. Leontarkis P., Richardson C. A. Growth of the smooth clam, *Callista chione* (Linnaeus, 1758) (Bivalvia: Veneridae) from the Thracian Sea, NE Mediterranean: morphometric relationships, annual shell banding, age and growth rate // Journal of Molluscan Studies. 2005. Vol. 71, No. 2. P. 189–192. DOI: 10.1093/mollus/eyi022
276. Lewis J. R., Bowman R. S., Kendall M. A., Williamson P. Some geographical components in population dynamics: possibilities and realities in some littoral species // Netherlands Journal of Sea Research. 1982. Vol. 16. P. 18–28. DOI: 10.1016/0077-7579(82)90013-8
277. Lipinski M. R. A preliminary study on age of squids from their statoliths // NAFO SCR Document. 1980. No. 80/II/22. 17 p.
278. Lipinski M. R. Methods for the validation of squid age from statoliths // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. 1986. Vol. 66, No. 3. P. 505–526. DOI: 10.1017/S0025315400043095
279. Lishchenko F., Jones J. B. Application of shape analyses to recording structures of marine organisms for stock discrimination and taxonomic purposes // Frontiers in Marine Science. 2021. Vol. 8. Art. 667183. DOI: 10.3389/fmars.2021.667183
280. Liu B. L., Chen X. J., Chen Y., Hu G. Y. Determination of squid age using upper beak rostrum sections: technique improvement and comparison with the statolith // Marine Biology. 2015. Vol. 162, No. 8. P. 1685–1693. DOI: 10.1007/s00227-015-2702-0

281. Liu S., Wroblewski J. S., Schneider D. C. Comparison of Three Methods for Aging the Iceland Scallop *Chlamys islandica* // Journal of Shellfish Research. 2017. Vol. 36, No. 3. P. 607–614. DOI: 10.2983/035.036.0309
282. Lloyd D. C., Zacherl D. C., Walker S., et al. Egg source, temperature and culture seawater affect elemental signatures in *Kelletia kelletii* larval statoliths // Marine Ecology Progress Series. 2008. Vol. 353. P. 115–130. DOI: 10.3354/meps07172
283. Lockwood S. J. The use of the von Bertalanffy growth equation to describe the seasonal growth of fish // Journal du Conseil. 1974. Vol. 35, No. 2. P. 175–179. DOI: 10.1093/icesjms/35.2.175
284. Loesch J. G., Haven D. S. Estimated growth functions and size-age relationships of the hard clam, *Mercenaria mercenaria*, in the York River, Virginia // Veliger. 1973. Vol. 16, No. 1. P. 76–81.
285. Lombarte A., Castellón A. Interspecific and intraspecific otolith variability in the genus *Merluccius* as determined by image analysis // Canadian Journal of Zoology. 1991. Vol. 69, No. 9. P. 2442–2449. DOI: 10.1139/z91-343
286. Lyapkov S. M., Kidov A. A., Stepankova I. V., Afrin K. A., Litvinchuk S. N. Age structure and growth in the Lataste's toad, *Bufo latastii* (Anura: Bufonidae) // Russian Journal of Herpetology. 2020. Vol. 27, No. 3. P. 119–128.
287. Macdonald P. D. M. Analysis of length-frequency distributions // Age and Growth of Fish / ed. R. C. Summerfelt, G. E. Hall. Ames: Iowa State University Press, 1987. P. 371–384. DOI: 10.30906/1026-2296-2020-27-3-165-171
288. Macdonald P. D. M., Pitcher T. J. Age-groups from size-frequency data: a versatile and efficient method of analyzing distribution mixtures // Journal of the Fisheries Research Board of Canada. 1979. Vol. 36, No. 8. P. 987–1001. DOI: 10.1139/f79-137
289. MacDonald B. A., Thomas M. L. H. Age determination of the soft-shell clam *Mya arenaria* using shell internal growth lines // Marine Biology. 1980. Vol. 58. No. 2. P. 105–109. DOI: 10.1007/BF00396121
290. Maksimova M. P. Ecosystematic hydrochemistry of the White Sea // Oceanology. 2003. Vol. 43, Suppl. 1. P. 32–62.
291. Mangold K., Bidder A. M. Flottabilite et locomotion // Traite de zoologie, anatomie, systematique, biologie. Tome 5, fascicule 4. Cephalopodes / ed. P. P. Grasse. Paris: Masson, 1989. P. 71–120.

292. Mann R., Harding J. M. Salinity Tolerance of Larval *Rapana venosa*: Implications for Dispersal and Establishment of an Invading Predatory Gastropod on the North American Atlantic Coast // Biological Bulletin. 2003. Vol. 204, No. 1. P. 96–103. DOI: 10.2307/1543499
293. Mann R., Harding J. M., Westcott E. Occurrence of imposex and seasonal patterns of gametogenesis in the invading veined rapa whelk *Rapana venosa* from Chesapeake Bay, USA // Marine Ecology Progress Series. 2006. Vol. 310. P. 129–138. DOI: 10.3354/meps310129
294. Manríquez P., Galaz S., Opitz T., Hamilton S., Paradis G., Warner R., Castilla J., Labra F., Lagos N. Geographic variation in trace-element signatures in the statoliths of near-hatch larvae and recruits of *Concholepas concholepas* (loco) // Marine Ecology Progress Series. 2012. Vol. 448. P. 105–118. DOI: 10.3354/meps09514
295. Markl H. The perception of gravity and of angular acceleration in invertebrates // Vestibular System Part 1: Basic Mechanisms / ed. H. H. Kornhuber. Berlin: Springer, 1974. P. 17–74. DOI: 10.1007/978-3-642-65942-3_2
296. Marrero A. G., Perales-Raya C., Lishchenko F., Espino-Ruano A., Jiménez-Alvarado D., Couce-Montero L., Castro J. J. Age validation in early stages of *Sepia officinalis* from beak microstructure // Marine Biology. 2023. Vol. 170, No. 2. Art. 24. DOI: 10.1007/s00227-022-04165-1
297. Martinez-Maza C., Alberdi M. T., Nieto-Diaz M., Prado J. L. Life-history traits of the Miocene *Hipparion concudense* (Spain) inferred from bone histological structure // PLoS ONE. 2014. Vol. 9, No. 8. Art. e103708. DOI: 10.1371/journal.pone.0103708
298. Merrill A. S., Posgay J. A., Nighy F. E. Annual marks on the shell and ligament of sea scallop (*Placopecten magellanicus*) // Fishery Bulletin. 1961. Vol. 65. P. 299–311.
299. Miranda R. M., Fujinaga K., Nakao S. Age and growth of *Neptunea arthritica* estimated from growth marks in the operculum // Marine Biology Research. 2008. Vol. 4, No. 3. P. 224–235. DOI: 10.1080/17451000701881706
300. Mohammad A. S., Mehanna S. F., Mahmoud U. M. Age and growth based on the scale readings of the two carangid species *Carangoides bajad* and *Caranx melampygus* from Shalateen Fishing Area, Red Sea, Egypt // Egyptian Journal of Aquatic Biology & Fisheries. 2022. Vol. 26, No. 2. P. 1085–1101. DOI: 10.21608/ejabf.2022.230501

301. Morton B. Statocyst structure in the Anomalodesmata (Bivalvia) // Journal of Zoology. 1985. Vol. 206, No. 1. P. 23–34.
302. Morton B., Machado F. M. The origins, relationships, evolution and conservation of the weirdest marine bivalves: The watering pot shells. A review // Advances in Marine Biology. 2021. Vol. 88. P. 137–220. DOI: 10.1016/bs.amb.2021.03.001
303. Musk R. S., Britton J. R., Axford S. N. The effect of subjective fish scale ageing on growth and recruitment analyses: a case study from the UK // Acta Ichthyologica et Piscatoria. 2006. Vol. 36, No. 1. P. 81–84.
304. Mutlu E., Kideys A. E., Şahin F., Erik G., Aksu H., Erdem E., Karayücel S., Bat L. Population dynamics and ecology of the invasive veined rapa whelk, *Rapana venosa* in the southern Black Sea // Estuarine, Coastal and Shelf Science. 2022. Vol. 268. Art. 107807. DOI: 10.1016/j.ecss.2022.107807
305. Naef A. Die fossilen Tintenfische. Jena: G. Fischer, 1922. 322 p.
306. Nakamura Y., Sakurai Y. Validation of daily growth increments in statoliths of Japanese common squid *Todarodes pacificus* // Nippon Suisan Gakkaishi. 1991. Vol. 57, No. 11. P. 2007–2011. DOI: 10.2331/suisan.57.2007
307. Nakaoka M. Age determination and growth analysis based on external shell rings of the protobranch bivalve *Yoldia notabilis* Yokoyama in Otsuchi Bay, northeastern Japan // Benthos Research. 1992. Vol. 1992, No. 43. P. 53–66. DOI: 10.5179/benthos1990.1992.43_53
308. Naylor J. R. A brief assessment of the potential of shell growth checks as a method to age paua. Final Research Report for Ministry of Fisheries Project SEA2010-01. Wellington: Ministry for Primary Industries, 2010. 8 p.
309. Nieweg D., Post J., Vink R. *Rapana venosa* (Gastropoda: Muricidae): a new invasive species in the North Sea // Deinsea. 2005. Vol. 11. P. 169–174.
310. Nishimura A., Yamada J. Age and growth of larval and juvenile walleye pollock *Theragra chalcogramma* (Pallas), as determined by otolith daily growth increments // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 1984. Vol. 82, No. 2. P. 191–205. DOI: 10.1016/0022-0981(84)90104-7
311. Ogle D. H., Spangler G. R., Shroyer S. M. Determining Fish Age from Temporal Signatures in Growth Increments // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 1994. Vol. 51, No. 8. P. 1721–1727. DOI: 10.1139/f94-173

312. Oshima K., Suzuki N., Nakamura M., Sakuramoto K. Shell growth and age determination of the brackish water bivalve *Corbicula japonica* in Lake Shinji, Japan // Fisheries Science. 2004. Vol. 70, No. 4. P. 601–610. DOI: 10.1111/j.1444-2906.2004.00847.x
313. Panda D., Jawahar P., Venkataramani V. K. Growth and mortality parameters of *Turbinella pyrum* (Linnaeus, 1758) exploited off Thoothukudi, south-east coast of India // Indian Journal of Fisheries. 2011. Vol. 58, No. 2. P. 29–33.
314. Panella G. Fish otoliths: daily growth layers and periodical patterns // Science. 1971. Vol. 173, No. 4002. P. 1124–1127. DOI: 10.1126/science.173.4002.1124
315. Pastorino G., Penchaszadeh P. E., Schejter L., Bremec C. *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) (Mollusca: Muricidae): a new gastropod in south Atlantic waters // Journal of Shellfish Research. 2000. Vol. 19, No. 2. P. 897–899.
316. Pauly D. Gill size and temperature as governing factors in fish growth: a generalization of von Bertalanffy's growth formula // Berichte aus dem Institut für Meereskunde. 1979. No. 63. 156 p.
317. Pearce J. B., Thorson G. The feeding and reproductive biology of the red whelk, *Neptunea antiqua* (L.) (Gastropoda, Prosobranchia) // Ophelia. 1967. Vol. 4, No. 2. P. 277–314.
318. Peharda M., Richardson C. A., Mladineo I., Šestanović S., Popović Z., Bolotin J., Vrgoč N. Age, growth and population structure of *Modiolus barbatus* from the Adriatic // Marine Biology. 2006. Vol. 151, No. 2. P. 629–638. DOI: 10.1007/s00227-006-0501-3
319. Peharda M., Richardson C. A., Onofri V., Bratos A., Crnčević M. Age and growth of Noah's Ark shell, *Arca noae* L., in the Croatian Adriatic Sea // Journal of Molluscan Studies. 2002. Vol. 68, No. 3. P. 307–310.
320. Penttilä J., Dery L. M. Age determination methods for northwest Atlantic species. NOAA Technical Report NMFS. 1988. No. 72. 142 p.
321. Perales-Raya C., Almansa E., Bartolomé A., Felipe B. C., Iglesias J., Sánchez F. J., Carrasco J. F., Rodríguez C. Age validation in *Octopus vulgaris* beaks across the full ontogenetic range: beaks as recorders of life events in octopuses // Journal of Shellfish Research. 2014. Vol. 33, No. 2. P. 481–493. DOI: 10.2983/035.033.0217
322. Perales-Raya C., Bartolomé A., Hernández-Rodríguez E., Carrillo M., Martín V., Fraile-Nuez E. How old are giant squids? First approach to aging *Architeuthis* beaks // Bulletin of Marine Science. 2020. Vol. 96, No. 2. P. 357–374. DOI: 10.5343/bms.2019.0041

323. Perales-Raya C., Hernandez-Gonzalez C. Growth lines within the beak microstructure of the octopus *Octopus vulgaris* Cuvier, 1797 // South African Journal of Marine Science. 1998. Vol. 20, No. 1. P. 135–142.
324. Perez J. A. A., Aguiar D. C. D., Santos J. A. T. D. Gladius and statolith as tools for age and growth studies of the squid *Loligo plei* (Teuthida: Loliginidae) off southern Brazil // Brazilian Archives of Biology and Technology. 2006. Vol. 49, No. 5. P. 747–755. DOI: 10.1590/S1516-89132006000600009
325. Petersen C. G. J. Eine Methode zur Bestimmung des Alters und Wuchses der Fische // Mitteilungen des Deutschen Seefischerei-Vereins. 1891. Vol. 11. P. 226–235
326. Pisor D. L. Registry of World Record Size Shells. Hackenheim: ConchBooks, 2005. 86 p.
327. Poore G. C. B. Ecology of New Zealand abalones, *Haliotis* species (Mollusca: Gastropoda): 3. Growth // New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research. 1972. Vol. 6, No. 4. P. 534–559. DOI: 10.1080/00288330.1972.9515445
328. Popper A. N., Lu Z. Structure–function relationships in fish otolith organs // Fisheries Research. 2000. Vol. 46, No. 1–3. P. 15–25. DOI: 10.1016/S0165-7836(00)00129-6
329. Power A. J., Keegan B. F. Seasonal patterns in the reproductive activity of the red whelk, *Neptunea antiqua* (Mollusca: Prosobranchia) in the Irish Sea // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. 2001. Vol. 81, No. 2. P. 243–250. DOI: 10.1017/S0025315401003708
330. Power A., Sellers C., Walker R. Growth and sexual maturity of the knobbed whelk, *Busycon carica* (Gmelin, 1791) from a commercially harvested population in coastal Georgia // Occasional Papers of the University of Georgia Marine Extension Service. 2009. No. 4. 24 p.
331. Prince J. D., Sellers T. L., Ford W. B., Talbot S. R. A method for ageing the abalone, *Haliotis rubra* (Mollusca: Gastropoda) // Australian Journal of Marine and Freshwater Research. 1988. Vol. 39, No. 2. P. 167–175. DOI: 10.1071/MF9880167
332. Quiroga L. B., Sanabria E. A., Marangoni F. Sexual size dimorphism and age in *Odontophrynus* cf. *barrioi* (Anura: Odontophrynidae) from the Monte Desert, Argentina // Journal of Herpetology. 2015. Vol. 49, No. 4. P. 627–632. DOI: 10.1670/13-216
333. Rafail S. Z. A simple and precise method for fitting a von Bertalanffy growth curve // Marine Biology. 1973. Vol. 19, No. 4. P. 354–358. DOI: 10.1007/BF00348907

334. Ramón M., Abelló P., Richardson C. A. Population structure and growth of *Donax trunculus* (Bivalvia: Donacidae) in the Western Mediterranean // Marine Biology. 1995. Vol. 121, No. 4. P. 665–671. DOI: 10.1007/BF00349302
335. Read F. L., Hohn A. A., Lockyer C. H. A review of age estimation methods in marine mammals with special reference to mo 10.7557/3.4474nodontids // NAMMCO Scientific Publications. 2018. Vol. 10. DOI: 10.7557/3.4474
336. Reis C. S., Fernandes R. Growth observations on *Octopus vulgaris* Cuvier, 1797 from Portuguese waters: growth lines in the vestigial shell as possible tools for age determination // Bulletin of Marine Science. 2002. Vol. 71, No. 2. P. 1099–1103.
337. Reis C. S., Kilada R., Kawaguchi S. Direct Ageing of Antarctic Krill (*Euphausia superba*)—potential utility of eyestalk sections for age determination // CCAMLR WGEMM (Convention on the Conservation of Antarctic Marine Living Resources, Working Group on Ecosystem Monitoring and Management). Warsaw, Poland, August 2015. P. 12.
338. Regueira M., Gonzalez A. F., Guerra A. Determination of age and growth of the horned octopus *Eledone cirrhosa* (Cephalopoda: Octopoda) using stylet increment analysis // Scientia Marina. 2015. Vol. 79, No. 1. P. 71–78.
339. Riascos J. M., Guzman P. A. The ecological significance of growth rate, sexual dimorphism and size at maturity of *Littoraria zebra* and *L. variegata* (Gastropoda: Littorinidae) // Journal of Molluscan Studies. 2010. Vol. 76, No. 3. P. 289–295. DOI: 10.1093/mollus/eyq011
340. Richardson C. A. Molluscs as archives of environmental change // Oceanography and Marine Biology: An Annual Review. 2001. Vol. 39. P. 103–164.
341. Richardson C. A., Kingsley-Smith P. R., Seed R., Chatzinikolau E. Age and growth of the naticid gastropod *Polinices pulchellus* (Gastropoda: Naticidae) based on length frequency analysis and statolith growth rings // Marine Biology. 2005a. Vol. 148, No. 2. P. 319–326. DOI: 10.1007/s00227-005-0072-8
342. Richardson C. A., Saurel C., Barroso C. M., Thain J. Evaluation of the age of the red whelk *Neptunea antiqua* using statoliths, opercula and element ratios in the shell // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 2005b. Vol. 325, No. 1. P. 55–64. DOI: 10.1016/j.jembe.2005.04.024
343. Ricker W. E. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations // Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada. 1975. No. 191. 382 p.

344. Robillard S. R., Marsden J. E. Comparison of otolith and scale ages for yellow perch from Lake Michigan // *Journal of Great Lakes Research*. 1996. Vol. 22, No. 2. P. 429–435. DOI: 10.1016/S0380-1330(96)70967-X
345. Rodríguez-Domínguez A., Rosas C., Méndez-Loeza I., Markaida U. Validation of growth increments in stylets, beaks and lenses as ageing tools in *Octopus maya* // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 2013. Vol. 449. P. 194–199. DOI: 10.1016/j.jembe.2013.10.001
346. Rogers-Bennett L., Rogers D. W. A two-step growth curve: approach to the von Bertalanffy and Gompertz equations // *Advances in Pure Mathematics*. 2016. Vol. 6, No. 5. P. 321–330. DOI: 10.4236/apm.2016.65023
347. Rosenberg A. A., Wiborg K. F., Beck I. M. Growth of *Todarodes sagittatus* (Lamarck) (Cephalopoda: Ommastrephidae) from the northwest Atlantic, based on counts of statolith growth rings // *Sarsia*. 1980. Vol. 66, No. 1. P. 53–57. DOI: 10.1080/00364827.1981.10414520
348. Roussel S., Huchette S., Clavier J., Chauvaud L. Growth of the European abalone (*Haliotis tuberculata* L.) in situ: seasonality and ageing using stable oxygen isotopes // *Journal of Sea Research*. 2011. Vol. 65, No. 2. P. 213–218. DOI: 10.1016/j.seares.2010.10.001
349. Safaie M., Shokri M. R., Kiabi B. H., Pazooki J. Biomass, CPUE and size frequency distribution of blue swimming crab *Portunus segnis* (Forskal, 1775) in coastal waters of the northern Persian Gulf, Iran // *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 2015. Vol. 95, No. 4. P. 763–771. DOI: 10.1017/S0025315414001635
350. Sahin C., Duzgunes E., Engin S., Mutlu C., Hacimurtezaoglu N. The analysis of age and growth parameters of Sea snail (*Rapana thomasiana*) // *Türk Sucul Yaşam Dergisi*. 2005. Vol. 4. P. 34–38.
351. Sağlam H., Düzgüneş E. Deposition of egg capsule and larval development of *Rapana venosa* (Gastropoda: Muricidae) from the south-eastern Black Sea // *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 2007. Vol. 87, No. 4. P. 953–957.
352. Sağlam N., Sağlam C., Sağlam Y. Determination of some population parameters of the veined rapa whelk (*Rapana venosa*) in the Central Black Sea // *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 2015. Vol. 95, No. 1. P. 123–129. DOI: 10.1017/S0025315414000885

353. Santarelli L., Gros P. Age and growth of the whelk *Buccinum undatum* L. (Gastropoda: Prosobranchia) using stable isotopes of the shell and operculum striae // *Oceanologica Acta*. 1985. Vol. 8, No. 2. P. 221–229.
354. Sato S. Analysis of the relationship between growth and sexual maturation in *Phacosoma japonicum* (Bivalvia: Veneridae) // *Marine Biology*. 1994. Vol. 118, No. 4. P. 663–672. DOI: 10.1007/BF00347514
355. Savini D., Occhipinti-Ambrogi A. Consumption rates and prey preference of the invasive gastropod *Rapana venosa* in the Northern Adriatic Sea // *Helgoland Marine Research*. 2006. Vol. 60, No. 2. P. 153–159. DOI: 10.1007/s10152-006-0029-4
356. Schöne B. R., Rodland D. L., Wehrmann A., Heidel B., Oschmann W., Zhang Z., Fiebig J., Beck L. Combined sclerochronologic and oxygen isotope analysis of gastropod shells (*Gibbula cineraria*, North Sea): life-history traits and utility as a high-resolution environmental archive for kelp forests // *Marine Biology*. 2007. Vol. 150, No. 6. P. 1237–1252. DOI: 10.1007/s00227-006-0435-9
357. Schöne B. R., Zhang Z., Radermacher P., Thébault J., Jacob D. E., Nunn E. V., Maurer A. F. Sr/Ca and Mg/Ca ratios of ontogenetically old, long-lived bivalve shells (*Arctica islandica*) and their function as paleotemperature proxies // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 2011. Vol. 302, No. 1–2. P. 52–64. DOI: 10.1016/j.palaeo.2010.03.016
358. Scott R. D., Heikkonen J. Estimating age at first maturity in fish from change-points in growth rate // *Marine Ecology Progress Series*. 2012. Vol. 450. P. 147–157. DOI: doi.org/10.3354/meps09565
359. Sebens K. P. The ecology of indeterminate growth in animals // *Annual Review of Ecology and Systematics*. 1987. Vol. 18. P. 371–407.
360. Shepherd S. A., Al-Wahaibi D., Al-Azri A. R. Shell growth checks and growth of Omani abalone *Haliotis mariae* // *Marine and Freshwater Research*. 1995. Vol. 46, No. 3. P. 575–582. DOI: 10.1071/MF9950575
361. Shepherd S. A., Triantafillos L. Studies on southern Australian abalone (genus *Haliotis*) XVII. Ring formation in *H. laevigata* // *Molluscan Research*. 1997. Vol. 18, No. 2. P. 233–245. DOI: 10.1080/13235818.1997.10673697

362. Shepherd S. A., Turrubiates-Morales J. R. A practical chronology for the abalone *Haliotis fulgens* // Molluscan Research. 1997. Vol. 18, No. 2. P. 219–226. DOI: 10.1080/13235818.1997.10673695
363. Shepherd S. A., Woodby D., Rumble J. M., Avalos-Borja M. Microstructure, chronology and growth of the pinto abalone, *Haliotis kamtschatkana*, in Alaska // Journal of Shellfish Research. 2000. Vol. 19, No. 1. P. 219–228.
364. Sheridan M., O'Connor I., Henderson A. C. Investigating the effect of molting on gastric mill structure in Norway lobster (*Nephrops norvegicus*) and its potential as a direct ageing tool // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 2016. Vol. 484. P. 16–22. DOI: 10.1016/j.jembe.2016.08.005
365. Shigemiya Y., Kato M. Age distribution, growth, and lifetime copulation frequency of a freshwater snail, *Clithon retropictus* (Neritidae) // Population Ecology. 2001. Vol. 43, No. 2. P. 133–140. DOI: 10.1007/PL00012024
366. Sire J. Y., Allizard F., Babiari O., Bourguignon J., Quilhac A. Scale development in zebrafish (*Danio rerio*) // Journal of Anatomy. 1997. Vol. 190, No. 4. P. 545–561. DOI: 10.1046/j.1469-7580.1997.19040545.x
367. Sire J. Y., Arnulf I. The development of squamation in 4 teleostean fishes with a survey of the literature // Japanese Journal of Ichthyology. 1990. Vol. 37, No. 2. P. 133–143. DOI: 10.11369/jji1950.37.133
368. Skuladottir U. The deviation method. A simple method for detecting yearclasses of a population of *Pandalus borealis* from length distributions // Proceedings of the International Pandalid Shrimp Symposium / ed. T. Frady. Kodiak, Alaska, 1979. P. 283–306.
369. Snigirov S., Medinets, V., Chichkin, V., Sylantyev, S. Rapa whelk controls demersal community structure off Zmiinyi Island, Black Sea // Aquatic Invasions. 2013. Vol. 8. No. 3. DOI: 10.3391/ai.2013.8.3.05
370. Spotorno-Oliveira P., Lopes R. P., Larroque A., Monteiro D., Dentzien-Dias P., de Souza Tamega F. T. First detection of the non-indigenous gastropod *Rapana venosa* in the southernmost coast of Brazil // Continental Shelf Research. 2020. Vol. 194. Art. 104047. DOI: 10.1016/j.csr.2020.104047
371. Stamps J. A., Mangel M., Philips J. A. A new look at relationships between size at maturity and asymptotic size // The American Naturalist. 1998. Vol. 152, No. 3. P. 470–479. DOI: 10.1086/286183

372. Stecher H. A., Krantz D. E., Lord C. J., Luther G. W., Bock K. W. Profiles of strontium and barium in *Mercenaria mercenaria* and *Spisula solidissima* shells // *Geochimica et Cosmochimica Acta*. 1996. Vol. 60, No. 18. P. 3445–3456. DOI: 10.1016/0016-7037(96)00179-2
373. Stevenson D. K., Campana S. E., eds. Otolith microstructure examination and analysis // Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences. 1992. No. 117. 126 p.
374. Stewart R. E. A., Campana S. E., Jones C. M., Stewart B. E. Bomb radiocarbon dating calibrates beluga (*Delphinapterus leucas*) age estimates // *Canadian Journal of Zoology*. 2006. Vol. 84, No. 12. P. 1840–1852. DOI: 10.1139/z06-182
375. Stolyarov A. P. Some features of the macrobenthos community structure in estuary ecosystems (Kandalaksha Bay, the White Sea) // *Biology Bulletin Reviews*. 2013. Vol. 3, No. 6. P. 505–521. DOI: 10.1134/S2079086413060091
376. Stump R., Lucas J. Linear growth in spines from *Acanthaster planci* (L.) involving growth lines and periodic pigment bands // *Coral Reefs*. 1990. Vol. 9, No. 3. P. 149–154. DOI: 10.1007/BF00258227
377. Sulardiono B., Prayitno S. B., Hendarto I. B. The growth analysis of *Stichopus vastus* (Echinodermata: Stichopodidae) in Karimunjawa waters // *Journal of Coastal Development*. 2012. Vol. 15, No. 3. P. 315–323.
378. Sun J., Hamel J. F., Gianasi B. L., Mercier A. Age determination in echinoderms: first evidence of annual growth rings in holothuroids // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2019. Vol. 286, No. 1906. Art. 20190858. DOI: 10.1098/rspb.2019.0858
379. Sund O. The renewal of fish population studied by means of measurement of commercial catches. Example: the Arcto Norwegian cod stock // *Rapports et Procès-Verbaux des Réunions du Conseil International pour l'Exploration de la Mer*. 1930. Vol. 65. P. 10–17.
380. Sutton K. L., Zhao L., Carter J. The estimation of growth dynamics for *Pomacea maculata* from hatchling to adult // *Ecosphere*. 2017. Vol. 8, No. 7. Art. e01840. DOI: 10.1002/ecs2.1840
381. Suzuki K., Hiraishi T., Yamamoto K., Nashimoto K. Age determination and growth analysis based on size-frequency histograms of whelk *Neptunea arthritica* in Shiriuchi, Hokkaido // *Nippon Suisan Gakkaishi*. 1996. Vol. 62, No. 2. P. 225–229.

382. Svennevig N., Curr C., Lien E., Apostolov A., Nikoleishvili D., Telembici A., Abrosimova N., Memisoglu C., Serobaba I., Cosslett C., Jenkins G., Canakci F. Marine aquaculture in the Black Sea Region. Current status and development options // Black Sea Environmental Series. New York: United Nations Publications, 1996. Vol. 2. P. 33–180.
383. Teleken J. T., Galvão A. C., Robazza W. D. S. Comparing non-linear mathematical models to describe growth of different animals // Acta Scientiarum. Animal Sciences. 2017. Vol. 39, No. 1. P. 73–81.
384. Thorson G. Marine Gastropoda Prosobranchiata // The Zoology of East Greenland. Meddelelser om Grønland. 1944. Vol. 121, No. 13. P. 1–181.
385. Tjørve K., Tjørve E. Shapes and functions of bird-growth models: How to characterize chick postnatal growth // Zoology. 2010. Vol. 113, No. 6. P. 326–333. DOI: 10.1016/j.zool.2010.05.003
386. Tjørve K. M., Tjørve E. The use of Gompertz models in growth analyses, and new Gompertz-model approach: An addition to the Unified-Richards family // PLOS ONE. 2017. Vol. 12, No. 6. Art. e0178691. DOI: 10.1371/journal.pone.0178691
387. Tojo B., Ohno T. Continuous growth line sequences in gastropod shells // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 1999. Vol. 145, No. 1–3. P. 183–191. DOI: 10.1016/S0031-0182(98)00098-4
388. Troynikov V. S., Day R. W., Leorke A. M. Estimation of seasonal growth parameters using a stochastic Gompertz model for tagging data // Journal of Shellfish Research. 1998. Vol. 17, No. 3. P. 833–838.
389. Valentinsson D., Sjödin F., Jonsson P. R., Nilsson P., Wheatley C. Appraisal of the potential for a future fishery on whelks (*Buccinum undatum*) in Swedish waters: CPUE and biological aspects // Fisheries Research. 1999. Vol. 42, No. 3. P. 215–227. DOI: 10.1016/S0165-7836(99)00050-8
390. Van Oosten J. Life history of the lake herring *Leucichthys artedi* LeSueur of Lake Huron as revealed by its scales, with a critique of the scale method // U.S. Bureau of Fisheries Bulletin. 1929. Vol. 44. P. 265–428.
391. Vasconcelos P., Gaspar M. B., Castro M. Imposex in *Hexaplex* (*Trunculariopsis*) *trunculus* (Gastropoda: Muricidae) from the Ria Formosa lagoon (Algarve coast-southern Portugal) // Marine Pollution Bulletin. 2006. Vol. 52, No. 3. P. 337–341. DOI: 10.1016/j.marpolbul.2005.11.002

392. Verhulst P. F. Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement // Correspondance Mathématique et Physique. 1838. Vol. 10. P. 113–121.
393. Vignon M. Ontogenetic trajectories of otolith shape during shift in habitat use: Interaction between otolith growth and environment // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 2012. Vol. 420–421. P. 26–32. DOI: 10.1016/j.jembe.2012.03.021
394. Walther B. D. The art of otolith chemistry: interpreting patterns by integrating perspectives // Marine and Freshwater Research. 2019. Vol. 70, No. 12. P. 1643–1658. DOI: 10.1071/MF18270
395. Ward H. C., Leonard E. M. Order of appearance of scales in the black crappie, *Pomoxis nigromaculatus* // Proceedings of the Oklahoma Academy of Science. 1952. Vol. 33. P. 138–140.
396. Wickham H. ggplot2: Elegant graphics for data analysis. 2nd ed. Cham: Springer International Publishing, 2016. 260 p.
397. Wilkinson G. S., Brunet-Rossinni A. K. Methods for age estimation and the study of senescence in bats // Ecological and Behavioral Methods for the Study of Bats / ed. T. H. Kunz, S. Parsons. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 2009. P. 315–325.
398. Williamson R., Kendall M. A. Population age structure and growth of the trochid *Monodonta lineata* determined from shell rings // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. 1981. Vol. 61, No. 4. P. 1011–1026. DOI: 10.1017/S0025315400023122
399. Westcott E. S. A Descriptive Study of the Reproductive Biology of the Veined Rapa Whelk (*Rapana venosa*) in the Chesapeake Bay. Williamsburg: College of William and Mary, 2001. 91 p.
400. Wood S. N. Fast stable restricted maximum likelihood and marginal likelihood estimation of semiparametric generalized linear models // Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Statistical Methodology). 2011. Vol. 73, No. 1. P. 3–36. DOI: 10.1111/j.1467-9868.2010.00749.x
401. Xavier J. C., Golikov A. V., Queirós J. P., Perales-Raya C., Rosas-Luis R., Abreu J., Bello G., Bustamante P., Capaz J. C., Dimkovikj V. H., González Á. F., Guímaro H. R., Guerra-Marrero A., Gomes-Pereira J. N., Hernández-Urcera J., Kubodera T., Laptikhovsky V. V., Lefkaditou E., Lishchenko F. V., Cherel Y. The significance of cephalopod beaks as a

- research tool: An update // *Frontiers in Physiology*. 2022. Vol. 13. Art. 1038064. DOI: 10.3389/fphys.2022.1038064
402. Yakowitz S. J., Spragins J. D. On the identifiability of finite mixtures // *Annals of Mathematical Statistics*. 1968. Vol. 39, No. 1. P. 209–214.
403. Yoshimura T., Tamenori Y., Suzuki A., Kawahata H., Iwasaki N., Hasegawa H., Nguyen L. T., Kuroyanagi A., Yamazaki T., Kuroda J., Ohkouchi N. Altrivalent substitution of sodium for calcium in biogenic calcite and aragonite // *Geochimica et Cosmochimica Acta*. 2017. Vol. 202. P. 21–38. DOI: 10.1016/j.gca.2016.12.003
404. Zacherl D. C., Manríquez P. H., Paradis G., et al. Trace elemental fingerprinting of gastropod statoliths to study larval dispersal trajectories // *Marine Ecology Progress Series*. 2003a. Vol. 248. P. 297–303. DOI: 10.3354/meps248297
405. Zacherl D. C., Paradis G., Lea D. W. Barium and strontium uptake into larval protoconchs and statoliths of the marine neogastropod *Kelletia kelletii* // *Geochimica et Cosmochimica Acta*. 2003b. Vol. 67, No. 21. P. 4091–4099. DOI: 10.1016/S0016-7037(03)00384-3
406. Zeichen M. M., Agnesi S., Mariani A., Maccaroni A., Ardizzone G. D. Biology and population dynamics of *Donax trunculus* L. (Bivalvia: Donacidae) in the South Adriatic coast (Italy) // *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 2002. Vol. 54, No. 6. P. 971–982. DOI: 10.1006/ecss.2001.0868
407. Zimina V. R. Statocysts of cephalopods can function with asymmetric statoliths: on the discovery of an anomaly in statolith ontogenetic development in squid *Berryteuthis septemdentatus* (Coleoidea: Gonatidae) // *Invertebrate Zoology*. 2024. Vol. 21, No. 1. P. 67–80.
408. Zumholz K., Klügel A., Hansteen T., Piatkowski U. Statolith microchemistry traces the environmental history of the boreoatlantic armhook squid *Gonatus fabricii* // *Marine Ecology Progress Series*. 2007. Vol. 333. P. 195–204. DOI: 10.3354/meps333195
409. Zuur A. F., Ieno E. N., Walker N. Mixed effects models and extensions in ecology with R. New York: Springer, 2009. 574 p.

ПРИЛОЖЕНИЯ

Приложение 1 – Краткие результаты биологического анализа раковин и оперкулумов *B. osagawai*

	2021 год, N = 32					2023 год, N = 100					2024 год, N = 80				
	Минимум	Максимум	Среднее	Стандартное отклонение	Стандартная ошибка	Минимум	Максимум	Среднее	Стандартное отклонение	Стандартная ошибка	Минимум	Максимум	Среднее	Стандартное отклонение	Стандартная ошибка
Высота раковины, мм	43,0	131,0	82,13	24,77	4,02	41,0	115,0	81,71	16,09	1,74	32,2	124,5	78,38	24,41	2,73
Ширина раковины, мм	24,9	79	49,67	14,69	2,42	30,0	78,0	58,10	10,71	1,16	8,1	65,6	41,90	13,33	1,51
Высота последнего оборота, мм	19	84	56,35	16,41	2,66	—	—	—	—	—	24,2	81,6	54,23	16,39	1,83
Высота устья, мм	24,60	62,0	42,48	10,73	1,74	—	—	—	—	—	17,2	63,7	41,54	10,92	1,22
Масса моллюска, г	8,90	188,0	72,20	51,78	8,40	—	—	—	—	—	4,3	175	59,24	44,51	5,01
Масса раковины, г	2,70	4,80	3,72	0,93	0,41	—	—	—	—	—	2	82	17,02	13,82	1,56
Высота оперкула, мм	8,80	36,70	21,51	8,02	1,30	9,80	34,40	23,08	5,07	0,55	7,8	34,1	20,74	7,70	0,86
Ширина оперкула, мм	6,30	25,0	15,94	5,61	0,91	7,30	23,80	16,57	3,49	0,38	6,1	25,4	15,56	5,53	0,62

Приложение 2 – Краткие результаты биологического анализа раковин и оперкулумов *B. ectomocuma* и *B. pemphigus*

	<i>B. ectomocuma</i> , 2022 год, N = 20					<i>B. ectomocuma</i> , 2023 год, N = 104					<i>B. pemphigus</i> 2021 год, N = 34				
	Минимум	Максимум	Среднее	Стандартное отклонение	Стандартная ошибка	Минимум	Максимум	Среднее	Стандартное отклонение	Стандартная ошибка	Минимум	Максимум	Среднее	Стандартное отклонение	Стандартная ошибка
Высота раковины, мм	92,0	117,0	104,78	6,32	1,41	34,0	116,0	85,63	17,79	1,74	100,0	141,0	118,78	9,64	1,70
Ширина раковины, мм	54,0	72,0	62,05	4,94	1,11	23,0	80,0	59,61	11,79	1,16	64,0	96,0	74,81	6,77	1,20
Высота последнего оборота, мм	63,5	80,0	72,45	4,32	0,97	19,0	68,0	45,43	10,46	1,03	77,0	106,0	88,25	6,68	1,18
Высота устья, мм	45,0	60,0	53,55	3,47	0,78	—	—	—	—	—	56,0	78,0	64,19	5,06	0,90
Масса моллюска, г	94	182	136,4	26,90	6,01	—	—	—	—	—	105,0	365,0	192,03	51,57	9,12
Масса раковины, г	62	103	85,1	15,75	3,52	—	—	—	—	—	15,5	77,0	47,48	15,10	2,67
Высота оперкулума, мм	21,8	34,8	28,73	3,63	0,83	7,9	33,9	24,06	5,41	0,56	24,7	42,0	30,89	3,64	0,62
Ширина оперкулума, мм	11,3	23,5	19,11	2,72	0,62	5,4	23,!	16,39	3,61	0,37	17,7	30,0	22,29	2,72	0,47

Приложение 3 – Краткие результаты биологического анализа *R. venosa*

	Минимум	Максимум	Среднее	Стандартное отклонение	Стандартная ошибка
Высота раковины, мм	31,20	89,20	59,10	13,82	1,80
Ширина раковины, мм	23,00	64,20	41,80	10,54	1,37
Высота последнего оборота, мм	28,80	76,90	50,80	12,28	1,67
Высота устья, мм	25,50	65,00	44,10	10,39	1,35
Масса моллюска, г	6,30	114,50	43,30	28,23	3,68
Масса раковины, г	4,60	98,20	27,10	18,86	2,48
Высота оперкулума, мм	14,40	40,30	26,50	6,63	0,86
Ширина оперкулума, мм	9,00	27,50	17,10	4,76	0,62
Высота эмбриональной раковины, мкм	321,14	389,58	346,40	19,57	3,41

Приложение 4 – Краткие результаты биологического анализа раковин и оперкулумов *N. despecta*.

	2023 год, N = 31					2024 год, N = 96				
	Минимум	Максимум	Среднее	Стандартное отклонение	Стандартная ошибка	Минимум	Максимум	Среднее	Стандартное отклонение	Стандартная ошибка
Высота раковины, мм	46,3	92,4	67,5	13,05	2,34	15,3	96,1	64,8	13,84	1,52
Ширина раковины, мм	18,5	47	33,6	6,42	1,15	7,6	48,9	33,0	6,24	0,63
Высота последнего оборота, мм	25,2	61,3	46,7	9,01	1,62	10,9	74,2	45,4	9,51	0,97
Высота устья, мм	19,8	51,6	37,7	7,13	1,28	8,6	52,6	36,2	7,23	0,73
Масса моллюска, г	3,8	65,3	27,2	15,50	2,88	0,32	80,7	24,9	14,96	1,53
Масса раковины, г	1,1	34	15,3	7,73	1,39	1,92	50,78	17,1	9,54	0,99
Высота оперкулума, мм	10,0	24,2	18,2	3,74	0,72	3,6	33,6	18,06	4,52	0,50
Ширина оперкулума, мм	7,0	14,7	11,1	2,06	0,38	2,4	16,9	10,5	2,55	0,28

Приложение 5 – Морфометрические характеристики и диаметры отметок статолитов дефинитивных особей *B. osagawai*

	2021 год, N = 32					2023 год, N = 87					2024 год, N = 76				
	Минимум	Максимум	Среднее	Стандартное отклонение	Стандартная ошибка	Минимум	Максимум	Среднее	Стандартное отклонение	Стандартная ошибка	Минимум	Максимум	Среднее	Стандартное отклонение	Стандартная ошибка
Диаметр ядра, мкм	53,25	84,20	65,44	7,25	1,30	41,2	84,5	60,40	9,74	1,04	45,60	89,90	69,43	10,22	1,05
Диаметр 1 отметки, мкм	75,0	126,30	88,65	11,38	2,01	79,0	128,5	97,30	10,71	1,15	81,70	126,70	104,10	9,30	0,96
Диаметр 2 отметки, мкм	90,70	143,30	110,84	13,1	2,32	100,30	150,10	124,64	11,20	1,20	106,30	155,20	131,92	10,06	1,04
Диаметр 3 отметки, мкм	107,50	167,80	131,86	14,50	2,60	127,4	172,2	149,17	11,10	1,19	126,90	178,60	155,07	10,46	1,08
Диаметр 4 отметки, мкм	123,30	193,10	151,30	16,12	2,89	144,6	193,2	168,86	10,74	1,15	148,10	191,80	174,42	9,97	1,03
Диаметр 5 отметки, мкм	138,64	216,70	171,78	18,47	3,32	157,0	209,40	186,77	10,58	1,13	164,10	219,40	191,97	10,09	1,04
Диаметр 6 отметки, мкм	154,23	231,70	190,34	19,10	3,32	175,80	225,30	203,40	10,03	1,08	181,70	237,10	206,64	9,40	0,97
Диаметр 7 отметки, мкм	161,06	252	207,67	20,52	3,69	195,9	237,7	218,07	9,11	0,98	198,70	250,90	219,32	8,84	0,93
Диаметр 8 отметки, мкм	171,72	262,6	223,57	20,1	3,61	211,3	249,5	230,96	8,70	0,94	213,60	264,30	231,40	8,90	0,92
Диаметр 9 отметки, мкм	183,10	275,5	236,13	21,92	4,14	225,5	261,4	243,21	8,31	0,90	221,50	274,10	243,78	9,16	0,97
Диаметр 10 отметки, мкм	195,1	285,7	250,13	21,92	4,14	235	273,1	254,96	8,49	0,95	230,70	284,20	254,91	9,62	1,04
Диаметр 11 отметки, мкм	210,60	296	263,89	21,41	4,19	248,2	283,6	266,31	8,56	1,00	240,60	295,20	267,07	10,22	1,20
Диаметр 12 отметки, мкм	221,07	312,80	274,41	22,21	4,97	257,9	292,6	276,04	8,41	1,07	255,40	304,40	279,52	9,86	1,29
Диаметр 13 отметки, мкм	239,10	323,20	285,47	22,68	5,35	266,80	300,20	285,25	9,17	1,40	263,40	312,70	290,11	10,11	1,60
Диаметр статолита, мкм	238,30	325,88	286,51	25,76	4,55	168,0	333,9	284,90	24,62	2,61	226,70	356,90	284,72	29,05	2,98

Приложение 6 - Достоверность различий диаметров отметок на статолитах и диаметров статолитов между самками и самцами, а также левыми и правыми статолитами *B. osagawai*. Красным цветом выделены достоверные различия.

	2021 год, самки/самцы			2023 год, самки/самцы			2024 год, самки/самцы			2024 год, левые/правые статолиты		
	U	Z	P	U	Z	P	U	Z	P	U	Z	P
Отметка выклева	76,0	1,20	0,23	843,0	0,35	0,73	651,50	- 0,10	0,92	116,50	0,41	0,68
1 отметка	105,50	- 0,38	0,71	808,0	-0,29	0,78	647,50	0,00	1,0	106,0	-0,53	0,59
2 отметка	95,0	- 0,79	0,43	851,50	-0,03	0,98	548,0	1,23	0,22	117,50	-0,08	0,94
3 отметка	96,0	- 0,36	0,72	732,50	1,20	0,23	435,50	2,13	0,03	113,50	-0,53	0,60
4 отметка	97,0	0,32	0,75	774,0	0,95	0,34	363,50	2,94	0,00	121,0	-0,24	0,81
5 отметка	96,0	0,36	0,72	734,0	1,08	0,28	391,50	2,92	0,00	118,50	0,34	0,73
6 отметка	92,50	0,51	0,61	752,0	1,14	0,25	406,50	2,55	0,01	105,50	0,83	0,41
7 отметка	93,0	0,49	0,63	686,50	1,49	0,14	387,0	2,48	0,01	111,0	0,62	0,53
8 отметка	98,50	0,25	0,80	725,50	1,26	0,21	422,0	2,49	0,01	127,0	-0,02	0,98
9 отметка	59,0	1,04	0,30	753,0	0,89	0,37	386,0	2,03	0,04	106,0	0,25	0,80
10 отметка	58,0	1,09	0,27	615,0	0,77	0,44	383,50	1,45	0,15	111,0	0,04	0,97
11 отметка	55,0	- 0,27	0,78	521,0	1,03	0,30	253,0	1,79	0,07	70,50	-0,06	0,95
12 отметка	28,0	- 0,79	0,43	427,0	0,18	0,86	204,0	0,76	0,44	44,0	-0,42	0,68
13 отметка	18,0	- 1.01	0,31	163,0	0,83	0,40	103,50	- 0,02	0,98	28,0	-0,37	0,71
Диаметр статолита	66,0	1,63	0,10	854,50	0,38	0,70	432,0	2,49	0,01	105,0	0,29	0,77

Приложение 7 – Морфометрические характеристики и диаметры отметок статолитов дефинитивных особей *B. ectomosuta*.

	2022 год, N = 19					2023 год, N = 94				
	Миним ум	Макси мум	Средне е	Стандартн ое отклонени е	Станда ртная ошибка	Миним ум	Максим ум	Средне е	Станда ртное отклоне ние	Станда ртная ошибка
Диаметр ядра, мкм	52,50	79,50	66,41	7,28	1,67	46,6	96,8	67,63	11,49	1,23
Диаметр 1 отметки, мкм	74,30	109,20	93,02	10,77	2,47	74,20	130,20	104,79	12,95	1,36
Диаметр 2 отметки, мкм	93,4	132,20	115,19	11,02	2,60	97,0	153,50	131,94	11,54	1,22
Диаметр 3 отметки, мкм	113,50	166,70	136,74	14,38	3,30	120,10	174,80	154,73	10,63	1,10
Диаметр 4 отметки, мкм	130,80	184,0	157,63	14,90	3,51	145,90	195,90	174,48	10,39	1,08
Диаметр 5 отметки, мкм	150,20	207,30	176,89	15,85	3,64	166,50	218,80	192,19	10,52	1,09
Диаметр 6 отметки, мкм	165,50	227,90	194,67	16,77	3,85	185,80	235,40	208,33	10,38	1,08
Диаметр 7 отметки, мкм	178,60	240,80	210,80	16,70	3,83	201,70	246,50	223,21	10,03	1,05
Диаметр 8 отметки, мкм	193,30	251,0	224,88	15,77	3,62	215,90	265,20	237,42	10,39	1,07
Диаметр 9 отметки, мкм	205,80	262,60	237,97	16,74	4,06	228,0	273,10	249,81	10,03	1,06
Диаметр 10 отметки, мкм	220,10	274,70	252,41	16,20	3,72	238,60	280,10	261,25	9,49	1,07
Диаметр 11 отметки, мкм	231,50	285,0	263,69	15,56	3,67	253,30	290,20	272,60	9,46	1,11
Диаметр 12 отметки, мкм	241,20	301,10	276,49	16,02	3,78	264,60	297,70	281,05	8,62	1,21
Диаметр 13 отметки, мкм	252,0	316,50	284,94	16,11	4,03	275,90	311,50	293,44	8,94	1,58
Диаметр статолита, мкм	266,70	361,2	310,16	23,12	5,30	246,9	342,9	290,88	21,11	2,15

Приложение 8 – Достоверность различий диаметров отметок на статолитах и диаметров статолитов между самками и самцами, левыми и правыми статолитами *B. ectomocuta*.

	2022 год, самки/самцы			2023 год, самки/самцы			2023 год, левые/правые статолиты		
	U	Z	P	U	Z	P	U	Z	P
Отметка выклева	26.0	-1.10	0.27	1064.50	0.51	0.61	87.0	-1.04	0.30
1 отметка	26.0	-1.10	0.27	993.0	0.71	0.48	78.0	-0.61	0.54
2 отметка	30.0	-0.52	0.61	820.50	1.72	0.08	79.0	-0.56	0.58
3 отметка	38.0	0.04	0.97	1028.50	0.92	0.36	95.0	-0.41	0.68
4 отметка	25.0	-0.69	0.49	1093.0	-0.10	0.92	101.50	0.13	0.90
5 отметка	28.0	-0.92	0.36	1025.0	-0.51	0.61	81.50	1.00	0.32
6 отметка	29.0	-0.83	0.40	1056.0	-0.42	0.67	93.0	0.18	0.85
7 отметка	29.0	-0.83	0.40	1026.50	-0.79	0.43	110.0	-0.08	0.93
8 отметка	29.0	-0.83	0.40	982.0	-1.12	0.26	104.50	0.31	0.76
9 отметка	22.0	-0.79	0.43	850.50	-1.35	0.18	100.50	0.48	0.63
10 отметка	30.0	-0.75	0.46	733.50	-1.18	0.24	82.0	0.98	0.33
11 отметка	25.0	-0.69	0.49	455.50	-2.05	0.04	58.0	0.78	0.44
12 отметка	31.0	-0.42	0.67	329.50	-0.29	0.77	37.0	0.54	0.59
13 отметка	30.0	0.05	0.96	119.0	-0.49	0.62	14.0	0.49	0.63
Диаметр статолита	23.0	1.36	0.17	983.50	-1.1	0.27	105.0	-0.29	0.77

Приложение 9 – Морфометрические характеристики и диаметры отметок статолитов *B. remphigus*

	Диаметры отметок					Достоверность различий в диаметрах отметок между самками и самцами		
	Минимум	Максимум	Среднее	Стандартное отклонение	Стандартная ошибка	U	Z	P
Диаметр ядра, мкм	54,5	89,0	73,65	9,92	2,28	37,0	0,21	0,84
Диаметр 1 отметки, мкм	86,7	134,9	113,08	11,63	2,48	69,0	0,35	0,73
Диаметр 2 отметки, мкм	116,9	163,1	142,73	11,89	2,48	65,0	0,56	0,58
Диаметр 3 отметки, мкм	138,7	192,6	169,96	11,91	2,29	61,50	0,56	0,585
Диаметр 4 отметки, мкм	155,7	219,6	195,44	14,13	2,72	60,0	0,82	0,41
Диаметр 5 отметки, мкм	181,0	238,6	216,03	14,34	2,87	55,0	1,09	0,28
Диаметр 6 отметки, мкм	195,1	259,9	234,98	16,06	3,15	54,0	1,14	0,25
Диаметр 7 отметки, мкм	211,1	282,7	253,56	17,45	3,36	58,0	0,93	0,35
Диаметр 8 отметки, мкм	229,3	292,5	267,65	17,22	3,52	55,50	1,06	0,29
Диаметр 9 отметки, мкм	246,2	309,8	283,7	16,33	3,20	57,0	0,98	0,33
Диаметр 10 отметки, мкм	266,2	325,9	296,69	14,80	3,09	63,0	0,66	0,51
Диаметр 11 отметки, мкм	280,1	337,0	309,22	14,30	3,05	48,0	0,88	0,38
Диаметр 12 отметки, мкм	292,9	346,9	317,74	13,88	3,18	26,0	1,25	0,21
Диаметр 13 отметки, мкм	306,3	355,5	330,38	15,37	3,97	14,50	0,89	0,37
Диаметр статолита, мкм	301,6	395,7	338,51	23,82	4,59	71,0	-0,24	0,81