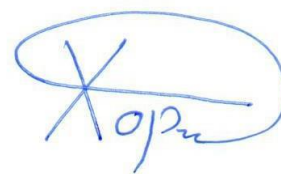


На правах рукописи



Хорошутина Ольга Андреевна

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ РЕГИСТРИРУЮЩИХ СТРУКТУР ДЛЯ
ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВОЗРАСТА И ТЕМПОВ РОСТА БРЮХОНОГИХ
МОЛЛЮСКОВ

1.5.16. Гидробиология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Москва – 2026

Работа выполнена в Государственном научном центре Российской Федерации Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии» (ГНЦ РФ ФГБНУ «ВНИРО»), г. Москва

Научный руководитель:

Алексеев Дмитрий Олегович, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник отдела промысловых беспозвоночных и водорослей Государственного научного центра Российской Федерации Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии» (ГНЦ РФ ФГБНУ «ВНИРО»), г. Москва

Официальные оппоненты:

Кидов Артем Александрович, доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой зоологии и аквакультуры Института зоотехнии и биологии ФГБОУ ВО «Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева» (ФГБОУ ВО РГАУ–МСХА им. К.А. Тимирязева), г. Москва

Дгебуадзе Полина Юрьевна, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории поведения низших позвоночных ФГБУН Институт проблем экологии и эволюции им А.Н. Северцова Российской академии наук (ИПЭЭ РАН), г. Москва

Ведущая организация: Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт океанологии им. П.П. Ширшова Российской академии наук (ИО РАН) г. Москва

Защита диссертации состоится «18» марта 2026 г. в 14⁰⁰ часов на заседании диссертационного совета 37.1.001.01 при Государственном научном центре Российской Федерации Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии» (ГНЦ РФ ФГБНУ «ВНИРО») по адресу: 105187, г. Москва, Окружной проезд, д. 19.

Телефон: +7 (499) 369-92-83, доб. 43-10, электронный адрес: buyanovskiy@vniro.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте ГНЦ РФ ФГБНУ «ВНИРО»: <https://vniro.ru/files/disser/2025/horoshutina-disser.pdf>

Автореферат разослан «__» _____ 2026 г.

Учёный секретарь
диссертационного совета,
доктор биологических наук



Буяновский А.И.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы исследования

Брюхоногие моллюски (Mollusca: Gastropoda) – наиболее крупная и разнообразная группа моллюсков (Голиков, 1980; Bouchet, et al., 2005), имеющая важное промысловое значение (ICES, 2004; Vasconcelos et al. 2006; Fisher, Rudders 2017; Бизиков и др., 2024): мировой объем добычи превышает 150 тыс. т («Мировые уловы...», 2023). Объем вылова гастропод в России (в основном это виды р. *Vissium* Linnaeus, 1758) в среднем составляет 6-7 тыс. т (Егорова, Сиренко, 2010; Бизиков и др., 2024). Виды р. *Vissium* добываются в Дальневосточном бассейне (Пискунов, 1987; Михайлов и др., 2003; Горничных, 2008; Егорова, Сиренко, 2010; Григоров, 2013; Клитин, Смирнов, 2021; Бизиков и др. 2024). Также промысловое значение могут иметь виды р. *Neptunea* Röding, 1798, в Азово-Черноморском бассейне - *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) (Егорова, Сиренко, 2010; Переладов, 2013; Бизиков и др. 2024).

Для эффективного управления промысловыми запасами необходима оценка темпов роста и возрастной структуры популяции, что, в свою очередь, требует надёжных методов определения индивидуального возраста (Васильев, 2016; Золотарев, 1989). Однако определение возраста брюхоногих моллюсков остаётся методологически сложной задачей из-за отсутствия универсальных и точных подходов (Васильев, 2016; Hollyman et al., 2018; Kideys, 1996). Методы, основанные на внешних регистрирующих структурах, часто недостаточно точны и воспроизводимы (Kideys, 1996; Khoroshutina et al., 2024). В связи с этим разработка методов определения возраста по внутренним регистрирующим структурам приобретает важное теоретическое и практическое значение.

Степень разработанности темы исследования.

Изучению промысловых видов брюхоногих моллюсков, добываемых в РФ, посвящен ряд исследований (Драпкин, 1953; Чухчин, 1961а, б, 1966; Пискунов, 1978, 1982, 1987; Голиков, 1980; Чухчин, 1984; Михайлов и др., 2003; Репина, 2005; Горничных, 2008; Бондарев, 2010, 2016; Егорова, Сиренко, 2010; Григоров, 2012; 2013; Переладов, 2013; Васильев, 2016; Клитин, Смирнов, 2021; Бизиков и др. 2024 и др.), при этом методы оценки возраста промысловых видов освещаются в отдельных работах (Голиков, 1980; Vorulya, Vregman, 2002; Овсянников, Островский, 2008; Косьян, Антипушина, 2011; Васильев, 2016).

Для определения возраста брюхоногих моллюсков используются разнообразные подходы. Биостатистические методы применяются для определения относительного возраста, с выделением условно принимаемых «когорт», без точной привязки к абсолютному возрасту (Kideys, 1996; Almendral, Schoppe, 2005; Gendron, SainteMarie, 2006; Saglam et al., 2015; Safaie et al., 2015; Васильев, 2016; Бизиков и др., 2018, Kasaroglu, 2021; Буяновский и др., 2023). Ограничением этих методов является невозможность определения индивидуального возраста, поскольку соотношение размерных и возрастных классов характеризуется

значительной неопределенностью (Kideys, 1996; Васильев, 2016). Методики, использующие анализ химического и изотопного состава, а также подсчет приростов на этих регистрирующих структурах, используются для определения абсолютного возраста животных (Мина, Клевезаль, 1970; Клевезаль, 1988; Klevezal, 2017; Hollyman et al., 2018б). Наиболее простыми для определения возраста являются внешние регистрирующие структуры – раковины и оперкулумы (Чухчин, 1961а, б, 1966; Голиков, 1980; Bretos, 1980; Williamson, Kendall, 1981; Lewis et al., 1982; Santarelli, Gros, 1985; Prince et al., 1988; Shepherd et al., 1995, 2000; Горбушин, 2003; Овсянников, Островский, 2008; Power, 2009; Naylor, 2010; Косьян, Антипушина, 2011; Guy et al., 2013; Ambrose et al., 2016). Однако они со временем могут повреждаться под воздействием внешней среды, что затрудняет их использование (Kideys, 1996; Richardson et al., 2005; Khoroshutina et al., 2024). Такие методы, как анализ содержания стабильных изотопов $^{16}\text{O}/^{18}\text{O}$ (Epstein et al., 1951) или анализ изменения концентраций некоторых микроэлементов (Mg, Ba, Sr (Lloyd et al., 2008; Manríquez et al., 2012)), хотя и достаточно надежны, но весьма трудоемки.

Статолиты моллюсков имеют структуру, сформированную периодическим нарастанием концентрических слоев, что позволяет использовать их как для определения возраста (Горгиладзе и др., 2013; Richardson et al., 2005а; Galante-Oliveira et al., 2013; Hollyman et al., 2018а,б,в), так и для реконструкции определенных изменений факторов окружающей среды (температура, химический состав воды, стрессовые воздействия) (Hollyman et al., 2018а). Изучение статолитов брюхоногих моллюсков является относительно новым и перспективным направлением. С применением статолитов как регистрирующей структуры были проведены исследования возраста и роста ряда видов моллюсков Северной Атлантики (*B. undatum* Linnaeus, 1758 (Hollyman et al., 2018в); *Nassarius reticulatus* (Linnaeus, 1758) (Barroso et al., 2005б); *Neptunea antiqua* (Linnaeus, 1758) (Richardson et al., 2005б); *Polinices pulchellus* (Risso, 1826) (Richardson et al., 2005а) *Busycotypus canaliculatus* (Linnaeus, 1758) (Fisher, Rudders, 2017)). В перечисленных работах годовая периодичность образования отметок на статолитах верифицирована методами лабораторного выращивания, изотопного анализа карбонатов раковины, микроэлементного анализа карбонатов статолита и раковины, а также путем анализа размерного состава для ряда видов моллюсков. Однако для большинства массовых промысловых видов вод России исследования внутренних регистрирующих структур до сих пор не выполнялись. Это обстоятельство и определило актуальность, цель и задачи данной работы.

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* Habe & Ito, 1968, *B. ectomocyma* Dall, 1907, *B. pemphigus* Dall, 1907, *Neptunea despecta* (Linnaeus, 1758), 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

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 уточнить размерно-возрастные характеристики 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 в 3 главе диссертации. Предварительные исследования были проведены в Охотском море в 2013 году. Пробы были собраны в Охотском, Черном, Белом морях в 2021-2024 гг.; биологический анализ моллюсков и обработка регистрирующих структур проводились по стандартным методикам, описанным в литературе (Чухчин, 1961;

Голиков, 1980; Santarelli, Gros, 1985; Kideys, 1996; Barroso et al., 2005a; 2005b; Chatzinikolaou, Richardson, 2007; Овсянников, Островский, 2008; Косьян, Антипушина, 2011; Galante-Oliveira et al., 2013; Hollyman et al., 2018b, в). Полученные данные анализировали с помощью стандартных статистических методов, также подробно описанных в главе 3.

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 6.2 также при участии G. J. Pierce. Фотографии со сканирующего электронного микроскопа получены автором с использованием оборудования ЦКП «Инструментальные методы в экологии» при ИПЭЭ РАН.

Основные положения, выносимые на защиту

1. Годовая периодичность возникновения отметок на стаколитах *B. osagawai*, *B. ectomocuma*, *B. remphigus*, *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 стаколитах 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. remphigus* 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.

Публикации

По теме диссертации опубликовано 14 работ. Из них 5 статей в журналах, рекомендованных ВАК РФ и индексируемых международными базами данных научного цитирования Scopus и Web of Science Core Collection; 9 тезисов.

Структура и объем диссертации

Диссертационная работа изложена на 221 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

Автор выражает огромную благодарность своему научному руководителю д.б.н. Д. О. Алексееву; благодарит Ф. В. Лиценко за плодотворное сотрудничество и соавторство, выражает глубокую признательность коллегам из Департамента промысловых гидробионтов ФГБНУ «ВНИРО»: д.б.н. В. А. Бизикову, д.б.н. А. И. Буяновскому, д.б.н. М. Г. Карпинскому, к.б.н. М. В. Переладову, к.б.н. Д. О. Сологубу, к.б.н. С. Э. Френкель. Автор благодарит участников сбора и обработки материала: к.с.-х.н. Д. В. Артеменкова, А. С. Блохину, Д. А. Ботнева, А. А. Ежеля, Е. С. Куркову, к.б.н. Е. А. Метелёва, А. И. Поветкина, Ю. А. Щербакову, G. J. Pierce, а также сотрудников ББС МГУ им. Н. А. Перцова: директора биостанции д.б.н. А. Б. Цетлина, д.б.н. Т. В. Неретину, к.б.н. А. С. Савченко, водолазную группу ББС МГУ в лице А. А. Семёнова, примкнувших к нему к.б.н. Г. А. Кремнёва, к.б.н. А. А. Миролубова, а также всему коллективу биостанции. Автор благодарит к.б.н. А. Н. Неретину за работу с оборудованием ЦКП «Инструментальные методы в экологии» ИПЭЭ РАН. Также автор благодарит руководство рыбопромысловых организаций и экипажи промысловых судов.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

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

В главе описаны основные особенности биологии трёх видов брюхоногих моллюсков рода *Buccinum* (*B. osagawai*, *B. ectomocuma*, *B. pemphigus*), а также *R. venosa* и *N. despecta*. Рассматриваемые виды р. *Buccinum* являются промысловыми в северной части Охотского моря, характеризуются эврибатностью, стеногалинностью и прямым развитием. *B. osagawai* - холодноводный вид с высотой раковины до 147 мм, *B. ectomocuma* - умеренно-холодноводный с высотой раковины до 145 мм, *B. pemphigus* - стенотермный глубоководный вид, высота раковины достигает 180 мм. *R. venosa* - инвазивный хищный низкобореальный вид, имеющий промысловое значение в Чёрном и Азовском морях, характеризующийся эвритермностью, эвригалинностью и наличием планктонной личинки. *N. despecta* - атлантический бореальный, потенциально промысловый вид, эврибатный, с прямым развитием, обитающий на территории России в Белом и Баренцевом морях.

Глава 2. Определение возраста и изучение темпов роста животных

Первая часть главы посвящена методологии определения возраста и изучения темпов роста животных. В ней рассматриваются основные подходы:

биостатистические методы (анализ размерного состава), химические методы (изотопный и микроэлементный анализ), а также наиболее распространенные методы, основанные на анализе регистрирующих структур (раковина, оперкулум, статолиты, костные ткани, отоциты и др). Отдельно описаны математические модели (уравнения фон Берталанфи, Гомпертца, логистическое), применяемые для описания асимптотического роста.

Во второй части главы рассматриваются специфические методы определения возраста и темпов роста брюхоногих моллюсков: биостатистические, химические методы (изотопный и микроэлементный анализ), анализ внешних (раковина, оперкулум) и внутренних (статолиты) регистрирующих структур, на которых формируются периодические отметки роста. Статолиты признаны наиболее надежной структурой благодаря защищенности от внешних воздействий; их годовая периодичность подтверждена лабораторным выращиванием и химическим анализом. Рост брюхоногих моллюсков, имеющий асимптотический характер, описывается преимущественно уравнениями фон Берталанфи и Гомпертца.

Глава 3. Материал и методика

Материалом послужили сборы пяти видов брюхоногих моллюсков: *V. osagawai*, *V. ectomocuma*, *V. pemphigus* (северная часть Охотского моря, 2021–2024 гг., траловые и ловушечные съемки), *R. venosa* (Черное море, март 2021 г., водолазный сбор) и *N. despecta* (Белое море, 2023–2024 гг., водолазный сбор). Объем собранных и проанализированных проб представлен в таблице 1. Всего проанализировано 569 экземпляров с проведением полного биологического анализа. Для каждого моллюска проводили определение вида и пола, измерение раковины и оперкула. От 13 живых особей *R. venosa* в лабораторных условиях получены кладки для исследования эмбрионов и статолитов.

Статолиты извлекали из статоцист, шлифовали, путем подсчета периодических концентрических отметок (темных зон замедления роста) определяли возраст. Обработка статолитов проводилась с использованием стереоскопического микроскопа Olympus SZH-ILLB (извлечение и фиксация статолитов в отраженном свете), микроскопа Ломо Микмед-6 (шлифовка статолитов и подсчет отметок в проходящем свете, 400-кратное увеличение), видеосистемы Touptek Photonics FMA050 и программного обеспечения TopTec TopView (3.7.2774). Для сравнения возраст также оценивали по внешним регистрирующим структурам: нерестовым меткам на раковине (*R. venosa*) и отметкам на оперкуле (виды р. *Vuccinum*, *N. despecta*). Проведена кросс-валидация методов. Статистическая обработка включала проверку нормальности распределений, сравнение выборок (критерии Манна-Уитни, Стьюдента), корреляционный и регрессионный анализ, построение обобщенных аддитивных моделей (ГАМ) и предварительных размерно-возрастных ключей.

Таблица 1 – Объем собранных и использованных в работе материалов

Вид	Период сбора	Место сбора	Метод сбора	Глубина, м	Количество экз., шт	Количество внешних регистрирующих структур, шт	Количество статолитов, шт
<i>B. osagawai</i>	Сентябрь 2021	Северная часть Охотского моря	Донная траловая съемка	174 – 289	32	30	32
	Июнь 2023		Ловушечный промысел	137 – 160	100	97	90
	Июль 2024		Донная траловая съемка	118 – 225	84	72	104
<i>B. ectomocuma</i>	Октябрь 2022	Северная часть Охотского моря	Ловушечная съемка	129 – 149	20	20	22
	Май-июнь 2023		Ловушечный промысел	141 – 178	104	92	111
<i>B. pemphigus</i>	Август-сентябрь 2021	Северная часть Охотского моря	Ловушечная съемка	193 – 234	29	29	29
<i>R. venosa</i>	Март 2021	Черное море, м. Б. Утриш	Водолазный сбор	30 – 35	73	18	84
<i>N. despecta</i>	Сентябрь 2023	Белое море, ББС МГУ	Водолазный сбор	7 – 20	31	25	38
	Июнь 2024				96	73	72

Для описания темпов роста тестировались и сравнивались по критерию АІС и R^2 основные асимптотические модели роста (фон Бергаланфи, Гомпертца, логистическая). Использовались программы Statistica 12.0, Past 5.2.1, R и MS Excel.

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

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

Для трех видов р. *Vuccinum* (*B. osagawai*, *B. ectomocuma*, *B. pemphigus*) проведен биологический анализ и оценена применимость традиционного метода определения возраста по оперкулумам. Во всех исследованных выборках наблюдалось преобладание самок, которое для *B. osagawai* (объединенная выборка 212 экз. за 2021-2024 гг.) было статистически значимым (66% самок, $p < 0,001$). Половой диморфизм по размерам раковины был выражен нестабильно: значимые различия обнаружены только в одной из выборок *B. osagawai* (2023 г.). Межгодовые различия в высоте раковины отсутствовали, а зафиксированные

максимальные размеры соответствуют литературным данным (Голиков, 1980; Овсянников, Островский, 2008; Васильев, 2016).

Проведена оценка надежности метода определения возраста по годовым отметкам на оперкулуме (рисунок 1). Метод характеризуется двумя параметрами: читаемостью (визуальная четкость отметок) и прецизионностью (воспроизводимость подсчета, оцениваемая по коэффициенту вариации, CV). У *V. osagawai* читаемость оперкулумов была в целом низкой (33 – 38% плохо читаемых образцов), а прецизионность вариабельна: средний CV был удовлетворительным (5,5 – 11,2%), однако в крупной выборке 2023 г. почти четверть образцов (23 из 97) была исключена из-за CV > 15%. У *V. ectomocuma* читаемость была удовлетворительной (15 – 21% плохо читаемых образцов), а прецизионность – высокой (средний CV 5,1 – 5,9%). Ни один образец не был исключен из анализа. У *V. pemphigus*, несмотря на крайне низкую читаемость оперкулумов (44% плохо читаемых), прецизионность независимых подсчетов оказалась исключительно высокой (средний CV 3,7%).

Таким образом, метод определения возраста по оперкулумам показал высокую прецизионность для видов *V. ectomocuma* и *V. pemphigus*, что делает его надежным инструментом для этих видов. Для *V. osagawai* метод применим, но требует строгого контроля воспроизводимости и отбора образцов, так как характеризуется более низкой читаемостью и вариабельностью оценок.

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

Проанализировано 59 дефинитивных особей *R. venosa*, а также 33 эмбриона, полученных в лабораторных условиях. Соотношение полов у дефинитивных моллюсков составило 1:1, статистически значимый половой диморфизм по высоте раковины и массе не обнаружен. Размер эмбриональной раковины составил 321,1 – 389,6 мкм (в среднем $346,4 \pm 3,41$ мкм) и использован в качестве нулевой точки при моделировании роста.

Проведена оценка метода определения возраста по нерестовым отметкам на раковине. Установлено, что метод обладает крайне низкой прецизионностью: средний коэффициент вариации (CV) между независимыми подсчетами составил 21,4% (при пороговом значении 15%), а 70% раковин были исключены из

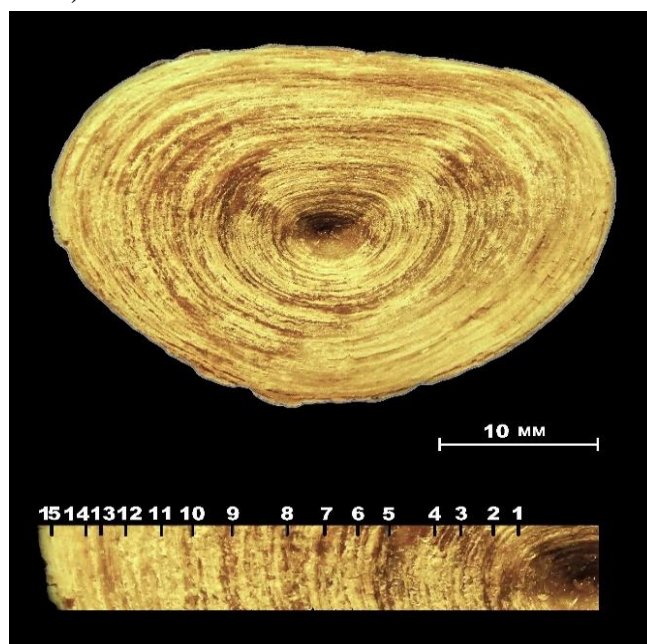


Рисунок 1 - Дорсальная поверхность оперкулума *Vuccinum osagawai*. На выноске отмечены отметки остановки роста (Хорошутина и др., 2025, с изменениями).

окончательного анализа из-за плохой читаемости отметок или высокой вариабельности оценок. Полученные результаты указывают на высокую субъективность и недостаточную надежность метода, что делает необходимым разработку альтернативных способов определения возраста для данного вида.

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

Для беломорской популяции *N. despecta* проанализировано 127 дефинитивных особей (2023-2024 гг.). Соотношение полов было близко к 1:1, статистически значимый половой диморфизм по высоте раковины и массе не обнаружен. Разработан и апробирован метод оценки размера моллюска при выклеве на основе морфометрии протоконха. Установлено, что реальная высота эмбриональной раковины может быть надежно рассчитана как «видимая высота протоконха + $\frac{1}{2}$ высоты следующего оборота» (3,0 – 6,7 мм, в среднем $5,4 \pm 0,18$ мм), что использовано в качестве нулевой точки при построении моделей роста.

Традиционный метод определения возраста по отметкам на оперкулуме показал ограниченную применимость для данного вида. Читаемость оперкулумов была низкой (27% плохо читаемых образцов), а коэффициент вариации между независимыми подсчетами (CV) варьировал в широких пределах (0 – 38,6%), что потребовало исключения из анализа образцов с $CV > 15\%$. Это свидетельствует о субъективности метода, наличии дополнительных стрессовых отметок и возможной эрозии поверхности оперкулумов, что делает определение возраста по ним проблематичным и указывает на необходимость поиска более надежных регистрирующих структур для рода *Neptunea*.

Результаты определения возраста по внешним регистрирующим структурам приведены в таблице 3.

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

5.1 Внешнее строение и морфометрические характеристики статолитов

Для всех пяти изучаемых видов описана морфология статолитов – парных карбонатных образований в органах равновесия (статоцистах). Статолиты имеют геоидную, близкую к сферической форму с гладкой поверхностью. Их размер варьирует в зависимости от вида и возраста. Максимальный диаметр зафиксирован у *V. remphigus* (395,7 мкм), минимальный - у *N. despecta* (139,2 мкм). Для *R. venosa* получены данные по эмбриональным статолитам (средний диаметр $17,72 \pm 0,53$ мкм).

Анализ показал стабильность относительного размера статолита (диаметр/высота раковины) у дефинитивных особей разных видов (0,28 – 0,41%). В то же время выявлено онтогенетическое изменение этого показателя: относительный размер эмбриональных статолитов *R. venosa* (в среднем 4,87%) на порядок превышает таковой у взрослых моллюсков. Это подтверждает нелинейный, опережающий рост статолитов на ранних этапах онтогенеза.

Полученные морфометрические данные соответствуют опубликованным для других видов брюхоногих моллюсков.

5.2 Микроструктура статолитов изучаемых видов

Исследование микроструктуры статолитов показало общую для всех изученных видов слоистую структуру, представленную центральным ядром и окружающими его концентрическими отметками. На шлифах эти приросты видны как чередование узких темных (замедленный рост) и широких светлых (интенсивный рост) зон, ширина которых уменьшается к периферии, отражая онтогенетическое снижение скорости роста. Помимо периодических отметок, идентифицированы дополнительные стрессовые отметки, вызванные неблагоприятными факторами среды (например, у *N. despecta*). Кристаллическая структура статолитов образована радиально расходящимися от центра кристаллами карбоната кальция, образующими пластинчатую или рыхлую агломерацию. У представителей рода *Vuccinum* и *R. venosa* отмечена характерная микроструктура в форме «песочных часов», что указывает на сложный процесс биоминерализации.

Отмечены случаи аномального строения статолитов (деформации, искажение линий роста), а также случай выраженной асимметрии правого и левого статолитов у особи *V. ectomocuta*, подчеркивающий необходимость осторожности при интерпретации данных по одному статолиту из пары. Слоистая микроструктура статолитов, сходная со строением других регистрирующих структур (отолиты, раковины), подтверждает их пригодность для определения возраста.

На основе шлифов статолитов пяти видов проведен анализ их микроструктуры, измерены диаметры и ширина годовых приростов. Для описания взаимосвязи между диаметрами отметок и их порядковым номером были протестированы несколько функций, которые сравнивались с линейной функцией по значениям информационного критерия Акаике (AIC) и коэффициента детерминации (R^2). Наиболее высокое качество аппроксимации данных показали степенная функция, функция Берталанфи и квадратичная функция для разных выборок. Учитывая, что значения AIC и R^2 для этих функций близки, а рост статолитов довольно консервативен, для описания процесса роста статолита в онтогенезе выбрана степенная функция: $D_{inc} = a \times N_{inc}^b + c$, где D_{inc} – диаметр отметки, N_{inc} – номер отметки, a , b , c – коэффициенты (представлены в таблице 2). Высокое качество аппроксимации зависимости диаметра отметки от её порядкового номера подтверждает нелинейный, замедляющийся характер роста статолита в онтогенезе.

Для видов р. *Vuccinum* установлены общие закономерности роста статолитов. Для *V. ectomocuta* и *V. remphigus* половой диморфизм в размерах статолитов и приростов не выявлен, что позволило использовать объединенные выборки. Для *V. osagawai* в выборках 2021 и 2023 гг. различия по полу отсутствовали (рисунок 2), тогда как в выборке 2024 г. были обнаружены статистически значимые различия между самцами и самками как в диаметрах статолитов, так и в размерах отдельных приростов.

Таблица 2. Сравнение степенных функций, описывающих рост статолитов разных выборок.

Вид, год сбора	AIC	R ²	a	B	C
<i>B. osagawai</i> , 2021	134150	0,911	66,94	0,54	15,41
<i>B. osagawai</i> , 2023	154460	0,972	47,25	0,62	55,64
<i>B. osagawai</i> , 2024, ♀	65659	0,979	46,27	0,62	64,58
<i>B. osagawai</i> , 2024, ♂	31552	0,977	46,46	0,65	64,57
<i>B. ectomocyma</i> , 2023	136570	0,975	45,51	0,63	64,44
<i>B. pemphigus</i> , 2021	78667	0,966	53,70	0,62	67,68
<i>R. venosa</i> , 2021	43630	0,981	55,94	0,61	31,64
<i>N. despecta</i> , 2023	164690	0,905	66,99	0,52	29,19
<i>N. despecta</i> , 2024	324470	0,907	58,65	0,58	31,89

Однако параметры степенных функций, описывающих рост статолитов у разных полов и видов, оказались близкими, что указывает на консервативность общей модели роста статолитов в пределах рода.

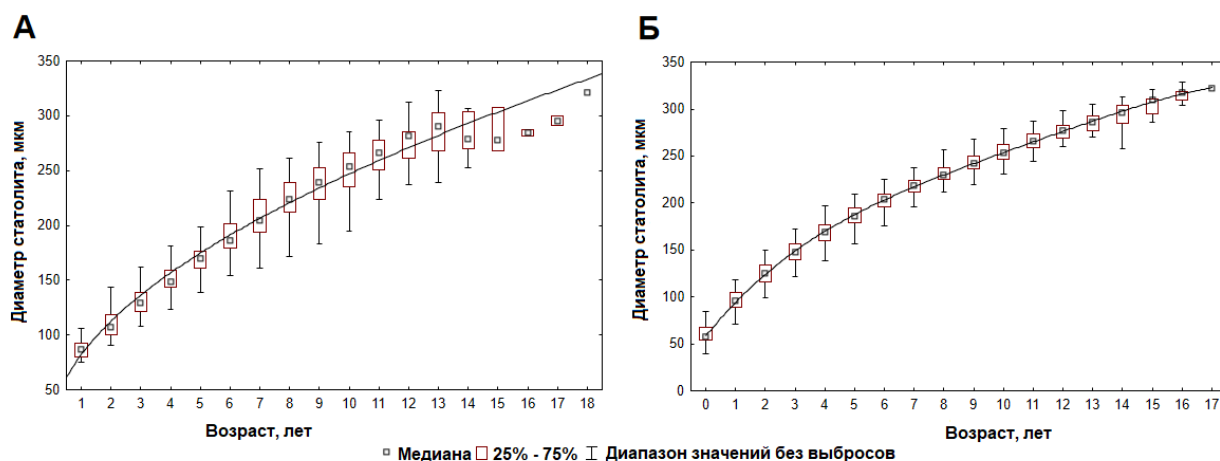


Рисунок 2 – Диаметры периодических приростов на статолитах *B. osagawai*. Линия тренда показывает взаимосвязь между порядковым номером прироста и его диаметром. **А** – выборка 2021 года (Хорошутина и др., 2025; рис. 4, с изменениями). **Б** – выборка 2023 года

Для выборки *R. venosa* получены следующие результаты: средний диаметр первой периодической отметки ($82,12 \pm 1,08$ мкм) достоверно превышает средний диаметр эмбрионального статолита ($17,72 \pm 0,53$ мкм), что указывает на ее формирование в постэмбриональный период. Статистически значимый половой диморфизм в диаметрах статолитов *R. venosa* и отдельных приростов не выявлен, что позволяет использовать объединенные выборки.

Для *N. despecta* Белого моря (выборки 2023 и 2024 гг.) не обнаружено статистически значимых различий в диаметрах статолитов и отдельных приростов между выборками разных лет, а также между самцами и самками, что позволило использовать объединенные данные. Зависимость диаметра периодического

прироста от его порядкового номера с высокой точностью описывается степенной функцией, подтверждающей нелинейный, замедляющийся рост статолита в онтогенезе. Не выявлено достоверных различий между левым и правым статолитами по диаметрам и размерам приростов для всех изученных видов. Выявлена высокая положительная корреляция ($R_s > 0,84$) между размерами соответствующих приростов левого и правого статолита в каждой из выборок, что свидетельствует об их синхронном и симметричном росте.

Для статолитов исследованных видов подтверждена высокая степень симметрии парных статолитов и, как правило, отсутствие выраженного полового диморфизма в их размерах у большинства исследованных видов (*B. ectomocuma*, *B. pemphigus*, *R. venosa*, *N. despecta*), что существенно повышает надёжность методики и позволяет использовать объединённые выборки. Исключением стал вид *B. osagawai*: в одной из выборок был отмечен половой диморфизм, требующий анализа самок и самцов отдельно. Рост статолитов всех видов описывается нелинейной (степенной) моделью, что отражает онтогенетическое замедление роста, которое проявляется в сужении периодических приростов от ядра к периферии статолита преимущественно за счёт сокращения ширины зон активного роста (ширина зон замедленного роста остаётся относительно стабильной). Полученные данные свидетельствуют о высокой консервативности процессов биоминерализации и роста статолитов, подтверждая их ценность как стабильных и информативных регистрирующих структур для определения индивидуального возраста.

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

Подсчёт концентрических приростов на шлифах статолитов позволил определить индивидуальный возраст для всех пяти видов (рисунок 3). Возрастной диапазон составил: у представителей рода *Vaccinium* – 3 – 18 лет, у *R. venosa* – 4 – 12 лет, у *N. despecta* – 3 – 15 лет (Таблица 3). Читаемость статолитов была высокой: доля нечитаемых образцов не превышала 17%, а для многих выборок была близка к нулю.

Кросс-валидация метода была выполнена путем сравнения оценок возраста по статолитам с оценками по внешним регистрирующим структурам (оперкулумам или нерестовым отметкам на раковинах). Для видов р. *Vaccinium* сравнение с оценками по оперкулумам показало удовлетворительное соответствие. Средние коэффициенты вариации (CV) находились в диапазоне 6,2 – 14,9%, а регрессионный анализ выявил статистически значимые линейные зависимости (R^2 от 0,54 до 0,90). Это подтверждает согласованность методов и позволяет предположить годовую периодичность образования отметок на статолитах у этих видов.

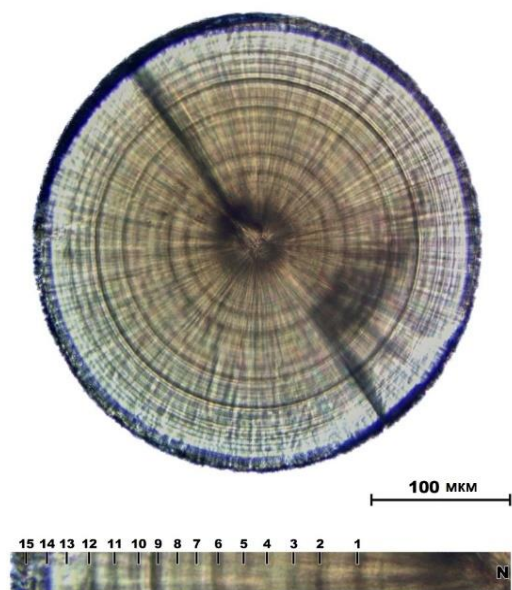


Рисунок 3 – Шлиф статолита *Buccinum osagawai*. На выноске отмечены отметки остановки роста (возраст особи 15 лет) (Хорошутина и др., 2025, с

Для *R. venosa* кросс-валидация с методом нерестовых отметок на раковинах (единственным ранее верифицированным (Косьян, Антипушина, 2011)) показала высокую степень согласованности (скорректированный $R^2 = 77,8\%$, наклон регрессии 1,03, $p < 0,001$). Это показывает, что статолиты регистрируют годовые циклы роста, а отметки на раковине связаны с нерестом, начиная с определённого возраста.

Для *N. despecta* метод подсчёта отметок на оперкулах оказался неприменим (отсутствие статистически значимой связи с оценками по статолитам, $r_s \approx 0$). Таким образом, статолиты являются единственной надёжной регистрирующей структурой для определения возраста у этого вида, несмотря на несколько меньшую читаемость по сравнению с другими видами.

Таблица 3. Результаты оценки возраста моллюсков разных выборок по внешним и внутренним регистрирующим структурам

Вид, год сбора	Внешние регистрирующие структуры			Статолиты		
	N	Возрастной диапазон, лет	Сред. ± станд. ошибка, лет	N	Возрастной диапазон, лет	Сред. ± станд. ошибка, лет
<i>B. osagawai</i> , 2021	30	7 – 16	11,95 ± 0,41	32	8 – 18	12,5 ± 0,43
<i>B. osagawai</i> , 2023	97	6 – 18	11,23 ± 0,23	90	5 – 17	12,3 ± 0,23
<i>B. osagawai</i> , 2024	81	5 – 22	12,41 ± 0,45	84	8 – 18	12,2 ± 0,24
<i>B. ectomocyna</i> , 2022	20	11 – 20	15,32 ± 0,55	22	11 – 18	14,5 ± 0,42
<i>B. ectomocyna</i> , 2023	92	5 – 22	14,64 ± 0,37	96	7 – 16	11,8 ± 0,20
<i>B. pemphigus</i> , 2021	25	11 – 21	16,08 ± 0,68	29	10 – 17	13,19 ± 0,37
<i>R. venosa</i> , 2021	30	4 – 12	7,13 ± 0,32	69	4 – 12	8,0 ± 0,32
<i>N. despecta</i> , 2023	25	8 – 20	13,41 ± 0,50	27	5 – 14	9,4 ± 0,36
<i>N. despecta</i> , 2024	73	8 – 25	9,96 ± 0,83	66	3 – 15	9,3 ± 0,22

Полученные уровни точности и прецизионности (CV в основном ниже порогового значения 15%) подтверждают применимость метода определения

возраста по статолитам и составления размерно-возрастных ключей для исследуемых промысловых видов. Для окончательного подтверждения годичной периодичности образования первых приростов и валидации метода в целом рекомендуются дополнительные исследования: анализ статолитов моллюсков известного возраста или микроэлементный/изотопный анализ.

Глава 6. Моделирование роста брюхоногих моллюсков

Согласованность оценок возраста по статолитам и внешним регистрирующим структурам (оперкулумы для видов р. *Vuccinum*, раковины для *R. venosa*) позволила использовать статолиты как надёжную основу для реконструкции роста. Для видов рода *Vuccinum* модели роста построены на основе оценок возраста как по статолитам, так и по оперкулумам; для *R. venosa* - только по статолитам (из-за низкой читаемости раковин). Для *N. despecta* статолиты являются единственной пригодной регистрирующей структурой.

Моделирование зависимости высоты раковины (L) от возраста (t) проводилось методом нелинейной регрессии. Тестировались линейная, фон Берталанфи, Гомпертца и логистическая функции. Для большинства выборок наилучшее качество аппроксимации (наименьший AIC, наибольший R²) показали модели фон Берталанфи и Гомпертца, дающие близкие результаты. В качестве базовой для описания роста всех исследуемых видов выбрана модифицированная 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, вероятно, связан с возрастом полового созревания животного.

6.1 Моделирование роста моллюсков р. *Vuccinum*

V. osagawai. Для трех выборок *V. osagawai* (2021, 2023, 2024 гг.) проведены статистический анализ межполовых различий и моделирование роста сигмоидальными функциями. Параметры полученных моделей для всех выборок представлены в таблице 4. В выборке 2021 г. достоверный половой диморфизм не выявлен (p < 0,05), поэтому построена обобщенная модель роста. Сравнение функций фон Берталанфи и Гомпертца показало преимущество последней по биологической реалистичности параметров (L_∞ = 129,03 мм, R² = 0,629). Модель на основе возраста по оперкулумам имела более высокий R² = 0,69, но менее реалистичные и статистически недостоверные параметры.

Таблица 4. Параметры моделей роста с использованием модифицированной функции Гомпертца на основе данных по оптимальной регистрирующей структуре для каждой выборки (* - статолиты, ** - оперкулумы)

Вид, год сбора	AIC	R ²	L _∞	k _U	T _i
<i>B. osagawai</i> , 2021*	6658	0,639	129,03	0,06	6,8
<i>B. osagawai</i> , 2023-2024, ♀*	12332	0,834	120,16	0,10	8,47
<i>B. osagawai</i> , 2023-2024, ♂*	4119,9	0,882	90,06	0,14	6,54
<i>B. ectomocyma</i> , 2023, ♀+♂**	6539,7	0,794	110,24	0,07	5,18
<i>B. ectomocyma</i> , 2023, ♀**	4047,3	0,871	107,03	0,08	5,25
<i>B. ectomocyma</i> , 2023, ♂**	2425	0,829	107,33	0,07	5,19
<i>B. pemphigus</i> , 2021*	1974	0,874	127,27	0,11	3,64
<i>R. venosa</i> , 2021 *	4561,9	0,888	77,92	0,12	3,55
<i>N. despecta</i> , 2023*	770,04	0,980	82,01	0,10	3,81
<i>N. despecta</i> , 2024*	1674,1	0,961	82,01	0,10	3,70

Для выборок 2023 и 2024 гг. выявлен половой диморфизм по ряду признаков, поэтому моделирование проводилось отдельно для самцов и самок. Наилучшее описание роста получено с использованием модифицированной функции Гомпертца на основе возраста по статолитам. Модели демонстрируют выраженный диморфизм: самцы имеют меньший асимптотический размер ($L_{\infty} = 90,06$ мм), чем самки ($L_{\infty} = 120,16$ мм), а также более раннюю точку перегиба кривой роста. Качество аппроксимации для этих моделей было высоким ($R^2 = 0,882$ для самцов и $0,834$ для самок) (рисунок 4).

Сравнительный анализ показал, что модели, основанные на данных по статолитам, достовернее описывают рост *B. osagawai*, чем модели, использующие данные по оперкулам. Это позволяет составить предварительный размерно-возрастной ключ, несмотря на небольшой объем выборки. С учетом выявленного полового диморфизма таблицы размерно-возрастного состава для *B. osagawai* составлены отдельно для самок (таблица 5) и самцов (таблица 6).

Таблица 5. Возрастной состав самок *B. osagawai* (на основе данных по статолитам) в размерных группах по высоте раковины (H), %

Возраст, лет (%)	Высота раковины (H), мм								
	40-49	50-59	60-69	70-79	80-89	90-99	100-109	110-119	120-129
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%

Возраст, лет (%)	Высота раковины (Н), мм								
	40-49	50-59	60-69	70-79	80-89	90-99	100-109	110-119	120-129
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%
N, шт	7	7	10	15	13	20	19	9	3

Таблица 6. Возрастной состав самцов *B. osagawai* (на основе данных по статолитам) в размерных группах по высоте раковины (Н), %

Возраст, лет (%)	Высота раковины (Н), мм							
	40-49	50-59	60-69	70-79	80-89	90-99	100-109	110-119
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%
N	3	10	6	14	16	7	2	3

***B. ectomocuma*.** Моделирование проведено на наиболее полной выборке 2023 г. Половой диморфизм по высоте раковины и морфометрическим характеристикам статолитов в исходной смешанной выборке не обнаружен. Модель роста на основе возраста по статолитам была построена с использованием модифицированной функции Гомпертца. Однако ее качество оказалось умеренным ($R^2 = 0,334$). Повторное моделирование с разделением выборки по полу выявило скрытый половой диморфизм в динамике роста. Качество моделей возросло: R^2 составил 0,46 для самок и 0,63 для самцов, а параметры моделей (скорость роста, точка перегиба) достоверно различались, свидетельствуя о более быстром росте самок.

Модели, построенные на основе возраста по оперкулумам, продемонстрировали существенно более высокое качество аппроксимации как для смешанной ($R^2 = 0,794$), так и для разделенных по полу выборок ($R^2 = 0,90$ для самок, 0,862 для самцов). Параметры этих моделей (асимптотический размер ~107 мм, точка перегиба ~5,2 года) являются биологически реалистичными и слабо

различаются между полами. Следовательно, для *V. ectomocuma* оперкулулы являются более точным инструментом для оценки возраста и моделирования роста.

V. pemphigus. У данного вида половой диморфизм не выявлен, поэтому анализ проводили на смешанной выборке. Модели роста, построенные на основе как статолитов, так и оперкулулов с использованием модифицированной функции Гомпертца, показали исключительно высокое и сопоставимое качество аппроксимации ($R^2 = 0,874$ и $R^2 = 0,887$ соответственно). Параметры моделей ($L_\infty \approx 127$ мм, $t_i \approx 3,6 - 4,5$ года, $k_u \approx 0,10 - 0,11$) статистически значимы и биологически реалистичны. Следовательно, для *V. pemphigus* оба метода определения возраста являются равнозначно эффективными.

Таким образом, моделирование роста видов рода *Vissicum* требует учета как видовых особенностей в выборе метода определения возраста, так и полового диморфизма, что обеспечивает биологически реалистичные и статистически точные результаты. Было установлено, что выбор оптимальной регистрирующей структуры для определения возраста является видоспецифичным: для *V. osagawai* более точные модели строятся на основе статолитов, для *V. ectomocuma* - по оперкулулам, а для *V. pemphigus* оба метода равноценны и дают исключительно высокую точность. Анализ подтвердил выраженный половой диморфизм в динамике роста у *V. osagawai* и *V. ectomocuma*. Результаты моделирования указывают на более поздний возраст наступления половой зрелости (примерно 5 лет и более) у *V. osagawai* и *V. ectomocuma* по сравнению с ранее принятыми оценками, причем у самок этот возраст равен или превышает таковой у самцов.

Показано, что имеющаяся промысловая мера для моллюсков р. *Vissicum* отвечает биологическим критериям (рисунок 4).

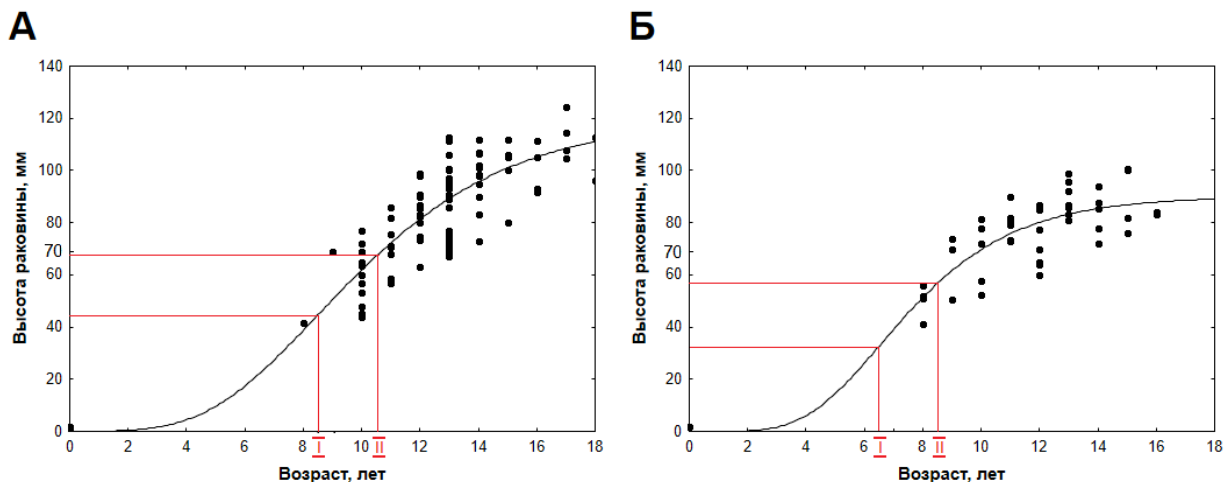


Рисунок 4 – Возраст полового созревания (I) и возраст полового созревания+2 года (II) на графике модели роста, описывающей роста *V. osagawai* смешанной выборки 2023 и 2024 года с использованием функции Гомпертца, на основе количества отметок на статолитах. А – самки, Б – самцы.

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 бассейна была установлена по промысловым показателям и составляет 70 мм и более. Полученные размерно-возрастные кривые показывают, что промысловая мера для изучаемых моллюсков р. *Vuccinum* и по биологическим показателям соответствует вышеизложенному принципу (рисунок 4).

6.2 Моделирование темпов роста *R. venosa*

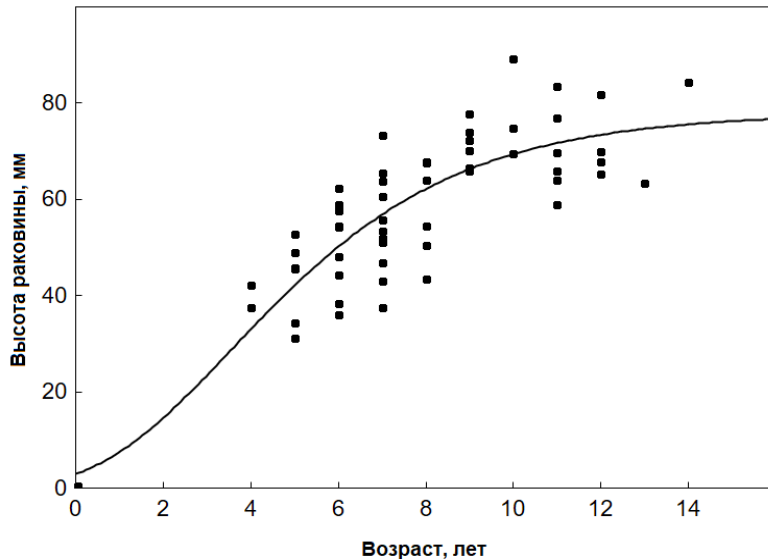


Рисунок 5 – Модель роста, описывающая рост *R. venosa* с использованием функции Гомпертца, на основе количества отметок на статолитах

Поскольку предварительный анализ не выявил статистически значимых различий между самцами и самками, моделирование роста *R. venosa* проводилось на объединенной выборке с использованием модифицированной функции Гомпертца (рисунок 5). Модель демонстрирует высокое качество аппроксимации, объясняя 88,0% вариабельности данных. Полученные биологически реалистичные параметры характеризуют вид как

относительно быстрорастущий: асимптотический размер (L_{∞}) составил 77,92 мм, возраст в точке перегиба (T_i) – 3,55 года. Анализ параметров роста показал, что рапаны у мыса Большой Утриш (северная часть Черного моря) имеют меньший асимптотический размер по сравнению с моллюсками из восточной и южной частей моря, что может быть следствием менее благоприятных трофических и экологических условий в данном регионе.

Таким образом, для *R. venosa* основной высокоточный метод определения возраста базируется на подсчете отметок на статолитах. 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.

6.3 Моделирование темпов роста *N. despecta*

Для выборок *N. despecta* принято допущение о неизменном среднем асимптотическом размере в выборках 2023 и 2024 года. На основе объединенных данных 2023–2024 гг. по статолитам определен общий асимптотический размер $L_{\infty} = 82,01$ мм с использованием модифицированной функции Гомпертца (рисунок 6).

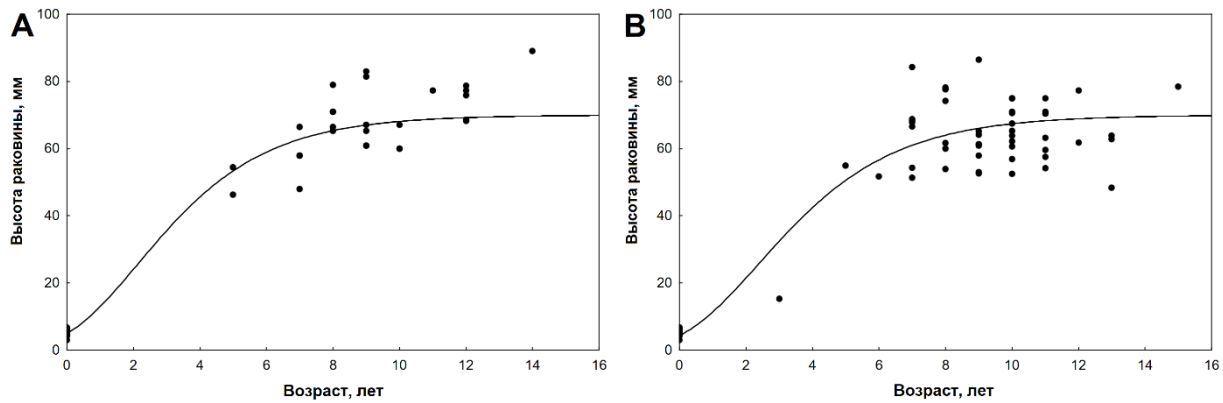


Рисунок 6 – Модель роста, описывающая рост *N. despecta* с использованием функции Гомпертца, на основе количества отметок на статолитах. А – 2023 год, Б – 2024 год.

При фиксированном значении L_{∞} отдельно для выборок 2023 и 2024 гг. рассчитаны параметры скорости роста (k_U) и точки перегиба (t_i), также на основе функции Гомпертца. Значения k_U продемонстрировали высокую стабильность и статистическую неразличимость между годами (0,101 в 2023 г. и 0,100 в 2024 г.), что указывает на постоянство физиологических механизмов роста и трофических условий. Параметр T_i также статистически не различался между годами (3,81 и 3,70 года соответственно). Качество моделей было высоким, объясняя более 96% дисперсии в каждом случае. Также на основе полученных данных составлен общий размерно-возрастной ключ, так как половой диморфизм в росте не был выявлен.

ВЫВОДЫ

1. Парные статолиты исследованных брюхоногих моллюсков видов р. *Vuccinum*, *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_1), 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. remphigus* 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 РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

*Публикации в рецензируемых научных журналах из перечня,
рекомендованного ВАК РФ:*

1. **Хорошутина О. А.**, Метелев Е. А. Распределение некоторых видов букцинид в северо-западной части Охотского моря // Труды ВНИРО. 2015. Т. 155. С. 14–19.
2. **Хорошутина О. А.** Статолиты брюхоногих моллюсков и их использование в качестве регистрирующих структур // Зоологический журнал. 2023. Т. 102, № 2. С. 123–140. DOI: 10.31857/S0044513423020083 (Переводная версия: **Khoroshutina O. A.** Statholiths of gastropods and their use as recording structures // Biology Bulletin. 2023. Т. 50. № 8. С. 1794-1810. DOI: 10.1134/S1062359023080113)
3. 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., Стецько А. В., Харитонов А. В., **Хорошутина 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

4. **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
5. **Хорошутина 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

Публикации в других изданиях:
6. **Хорошутина 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.
7. **Хорошутина 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.
8. **Хорошутина 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.
9. **Хорошутина 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.
10. **Хорошутина 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. 2023. С. 664-668.
11. **Хорошутина 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.
12. **Хорошутина О. А.**, Артеменков Д. В., Сологуб Д. О. Определение возраста моллюсков р. *Vuccinum* на примере *V. ectomocuma* Dall, 1907 с использованием методики подсчета отметок роста на стаголитах // В книге: Комплексные исследования Мирового океана. Материалы VIII Всероссийской научной конференции молодых ученых. Владивосток. 2024. С. 367-368.
 13. **Хорошутина О. А.**, Ботнев Д. А. Использование методики подсчета отметок роста на стаголитах для определения возраста *Vuccinum osagawai* // В сборнике: Морские исследования и образование (MARESEDU-2023). труды XII Международной научно-практической конференции. Тверь. 2024. С. 536-538.
 14. Куркова, Е. С., **Хорошутина О. А.**, Лиценко Ф. В. Стаголиты 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 ноября 2024 года. Тверь: ООО «ПолиПРЕСС». 2025. С. 452-456.