

---

# Микроструктура статолитов *Buccinum osagawai* (Gastropoda, Neogastropoda, Buccinidae): использование статолитов для определения возраста

---

Ольга А. ХОРОШУТИНА<sup>1\*</sup>, Дмитрий А. БОТНЕВ<sup>1</sup>, Федор В. ЛИЩЕНКО<sup>2,3</sup>

<sup>1</sup>ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии», Москва, 105187, РОССИЙСКАЯ ФЕДЕРАЦИЯ;

<sup>2</sup>ФГБУН ИПЭЭ им. А. Н. Северцова РАН, Москва, 119071, РОССИЙСКАЯ ФЕДЕРАЦИЯ;

<sup>3</sup>Приморское отделение Совместного Российско-Вьетнамского Тропического научно-исследовательского и технологического центра, Нячанг, ВЬЕТНАМ

\*Автор-корреспондент, E-mail: [olga.khoroshutina@gmail.com](mailto:olga.khoroshutina@gmail.com)

**РЕЗЮМЕ.** *Buccinum osagawai* – ценный промысловый вид брюхоногих моллюсков северной части Тихого океана. Для понимания популяционной динамики и размерно-возрастного состава *B. osagawai* крайне необходим точный метод определения индивидуального возраста моллюска. Наиболее популярный метод определения индивидуального возраста моллюсков рода *Buccinum* по отметкам на оперкуле имеет недостатки, так, читаемость оперкулумов как внешних регистрирующих структур снижена. Для разработки более точного метода определения индивидуального возраста была исследована и впервые описана микроструктура статолитов брюхоножного моллюска *B. osagawai* и её особенности, показана возможность применения статолитов *B. osagawai* для определения индивидуального возраста животного путем подсчета приростов на шлифах статолитов. Описана взаимосвязь между количеством отметок на статолитах и отметок на крышечках. Приведен сравнительный анализ применения двух методик определения возраста.

[https://doi.org/10.35885/ruthenica.2025.35\(1\).3](https://doi.org/10.35885/ruthenica.2025.35(1).3)

The microstructure of the statoliths of *Buccinum osagawai* (Gastropoda, Neogastropoda, Buccinidae): using statoliths for age determination

Olga A. KHOROSHUTINA<sup>\*1</sup>, Dmitri A. BOTNEV<sup>1</sup>, Fedor V. LISHCHENKO<sup>2,3</sup>

<sup>1</sup>Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Moscow, 105187, RUSSIAN FEDERATION;

<sup>2</sup>A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071, RUSSIAN FEDERATION

<sup>3</sup>Vietnam-Russia Tropical Centre, Marine Branch, Nguyễn Thiện Thuật 30, Nha Trang 650000, VIETNAM

\*Corresponding author: E-mail: [olga.khoroshutina@gmail.com](mailto:olga.khoroshutina@gmail.com)

**ABSTRACT.** *Buccinum osagawai* is a valuable commercially exploited gastropod species inhabiting the northern Pacific. An accurate and reliable method for estimation the mollusk's individual age is needed to understand the population dynamics and size-age structure of *B. osagawai* stock. The most commonly used method of estimation of the individual age of mollusks of the genus *Buccinum* is counting the increments on the operculum. However, this method has disadvantages, for example, since the operculum is an

external recording structure, its readability is relatively low. To develop a more accurate method for determining individual age, the microstructure of statoliths of the gastropod *B. osagawai* and its features were studied and the possibility of using *B. osagawai* statoliths to determine the individual age of an animal by counting increments on thin sections of statoliths was tested. The relationship between the number of statolith increments and the number of marks on the operculum surface was studied. A comparative analysis of these two methods of age determination is provided.

---

## Введение

Для определения положения организма в пространстве, воздействующих на него гравитационных сил и ускорений, брюхоногие моллюски используют специфический орган, статоцисты [Markl, 1974, Khoroshutina, 2023]. Внутри статоцистов ряда моллюсков, в том числе крупного промыслового дальневосточного моллюска *Buccinum osagawai* Habe et Ito, 1968 (Рис. 1), находятся статолиты – сферические образования, сложенные из карбоната кальция [Gorgiladze et al., 2013, Khoroshutina, 2023]. Макро- и микро-

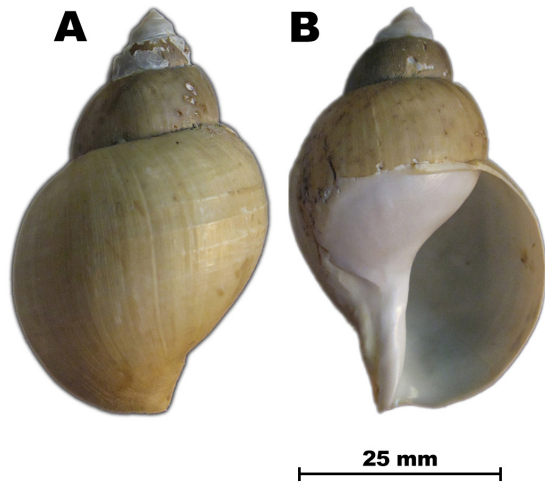


РИС. 1. Раковина *Buccinum osagawai*: А. Дорсальная сторона. В. Вентральная сторона.

FIG. 1. The shell of *Buccinum osagawai*: А. Dorsal view. В. Ventral view.

структура статолитов описана для ряда видов [Gorgiladze *et al.*, 2013; Hollyman *et al.*, 2018a; Khoroshutina, 2023; Khoroshutina *et al.*, 2024; Richardson *et al.*, 2005a, 2005b].

Статолиты растут в течение всей жизни, но рост их неравномерный, детерминируемый скоростью обмена веществ моллюска [Richardson, 2001]. В результате неравномерного роста статолиты имеют слоистую структуру, что позволяет использовать отметки на них (зоны замедленного роста) в качестве индикаторов биологически значимых событий в жизни животного, то есть как регистрирующие структуры [Klevezal, Smirina, 2016; Mina, Klevezal, 1970]. Наиболее перспективным для определения возраста моллюсков с практической точки зрения представляется использование статолитов [Khoroshutina, 2023].

В то же время, для определения возраста моллюсков рода *Buccinum* применяются и другие методики. Наиболее традиционная – подсчет отметок остановки роста на оперкулах, также используются такие методы, как анализ динамики стабильных изотопов  $^{16}\text{O}/^{18}\text{O}$  [Santarelli, Gros, 1985] или анализ содержания Mg, Ba, Sr и других микроэлементов в карбонатных структурах моллюсков [Hollyman *et al.*, 2018b]. Ежегодное образование отметок на оперкулах подтверждено для *Buccinum undatum* Linnaeus, 1758 [Santarelli, Gros, 1985]. Для других видов рода *Buccinum* определение индивидуального возраста путём подсчета отметок на оперкулах также применяется, в том числе для *B. osagawai* [Golikov, 1980; Ovsyannikov, Ostrovskiy, 2008]. При этом при определении возраста моллюска могут возникнуть затруднения: как любая другая внешняя регистрирующая структура, оперкулум может

страдать от воздействий окружающей среды, в результате чего отметки остановки роста становятся плохо различимы [Kideys, 1996].

В настоящей работе впервые представлены данные о морфологии и микроструктуре статолитов *B. osagawai*, описаны отметки на статолитах этого вида. Предполагается, что формирование отметок на статолитах *B. osagawai* происходит, как и у *B. undatum*, ежегодно, и методика подсчета отметок может быть использована для определения возраста моллюска и оценки его темпов роста.

## Материалы и методы

32 экземпляра *B. osagawai* были собраны в ходе донной траловой съемки в сентябре 2021 года в северной части Охотского моря ( $56^{\circ}2' - 58^{\circ}2' \text{N}$ ,  $146^{\circ}3' - 150^{\circ}6' \text{E}$ ). Отбор моллюсков велся случайным образом, при этом моллюски принадлежали к разным размерным классам. Для каждого брюхоногого моллюска был произведен биологический анализ, включавший: определение пола, измерение высоты и ширины раковины, ширины предпоследнего оборота, высоты устья, длины и ширины оперкулула, определение положения ядра, взвешивание всего моллюска и отдельно раковины. Для извлечения статолитов тело извлеченного из раковины моллюска рассекалось сагиттально, затем в отраженном свете на срезе или в толще тканей локализовались стаатоцисты и извлекались статолиты.

Один статолит из пары (правый) очищался, закреплялся на предметном стекле термопластичной смолой. Второй статолит из пары фиксировался в 96-% растворе этанола. Внешнее строение статолитов исследовалась в сканирующем электронном микроскопе (TESCAN MIRA 3 LMN). Затем проводилась шлифовка закрепленного статолита с одной из сторон до центра нарастания. Для каждого отшлифованного статолита проводилось измерение основных параметров: общий диаметр, количество отметок, диаметр каждой отметки с точностью до 0,1 мкм. Два человека независимо оценивали каждый статолит, если оценки не совпадали (т. е. коэффициент вариации (CV) между исследователями превышал 15%), образец оценивался совместно до достижения консенсуса или исключался из анализа. По количеству концентрических отметок определялся возраст моллюска. Применялась также классическая методика определения возраста, обычно используемая для букцинид [Golikov, 1980]: подсчет линий остановки роста на оперкулуле. Для сравнения оценок возраста, полученных этими методами, использовался коэффициент вариации (coefficient of variation), рассчитанный по формуле:

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

где  $R_1$  – количество отметок на оперкулуме,  $R_2$  – количество отметок на статолите,  $R$  – среднее между этими показателями.

Взаимосвязь между количеством отметок на статолитах и на оперкулумах оценивалась с помощью линейной регрессии, а между диаметром статолитов, количеством приростов и высотой раковины (с учетом возможных различий между самцами и самками) – с использованием обобщенной аддитивной модели (Generalized Additive Model, GAM).

Моделирование роста осуществлялось путем подгонки коэффициентов линейной функции, а также функций фон Бергаланфи, Гомперца и простой логистической. Выбор функции, наилучшим образом описывающей рост *B. osagawai*, был сделан на основе сравнения величин информационного критерия Акаике (AIC). В связи с тем, что наименьшее значение AIC соответствовало модели роста, основанной на функции фон Бергаланфи, значения параметров роста будут приведены для этой модели.

Статистическая обработка данных проводилась с использованием программы Microsoft Excel и программной среды R (пакеты «ggplot2» [Wickham, 2016] и «mgcv» [Wood, 2011]).

## Результаты

### Строение статоцистов и статолитов

#### *Buccinum osagawai*

Статоцисты *B. osagawai* – парные образования. Анатомически статоцист располагается вентральнее церебрального ганглия и представляет собой капсулу, заполненную статолимфой и содержащую один статолит.

Статолиты имели форму, близкую к сферической, гладкую поверхность (Рис. 2), в проходящем свете даже у неотшлифованного статолита заметны концентрические отметки. Диаметр статолитов *B. osagawai* изменялся в пределах от 240,5 мкм до 333 мкм (в среднем составляя 286,4±4.55 мкм) при высоте раковины моллюсков от 43 мм до 131 мм (в среднем 73,3±4.04 мм), относительные размеры статолитов составляли от 0,20% до 0,69% (в среднем 0,37%±0.02%) высоты раковины, с увеличением размера моллюска относительный размер уменьшается.

На сагиттальном шлифе статолита в центре находится темное ядро, ограниченное первой отметкой замедления роста (Рис. 3А). Диаметр ядра обследованных моллюсков изменялся в диапазоне от 53,3 мкм до 84,2 мкм, в среднем составляя 65,4±1,3 мкм. При этом связи между диаметром ядра и диаметром всего статолита

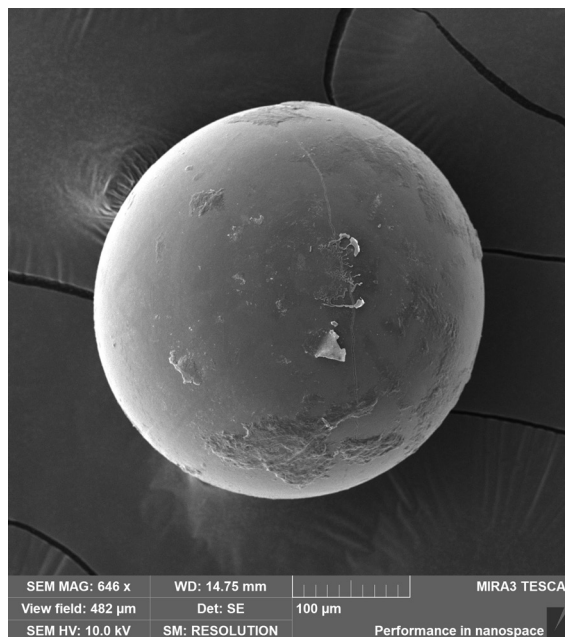


РИС. 2. Статолит *Buccinum osagawai* в сканирующем электронном микроскопе (TESCAN MIRA 3 LMH).

FIG. 2. *Buccinum osagawai* statholith in a scanning electron microscope (TESCAN MIRA 3 LMH)

отмечено не было (коэффициент корреляции  $R = 0.17$ ). По направлению от ядра к периферии статолита хорошо заметны чередующиеся более широкие светлые и узкие темные зоны – первые соответствуют периодам более быстрого роста, а вторые, соответственно, замедленного роста. В совокупности прилегающие зоны быстрого и замедленного роста составляют единичный периодический прирост. По направлению к краю статолита заметно сужение светлых зон, за счет чего снижается и ширина периодических приростов. Так, если ширина первого периодического прироста в среднем составляет 23,2 мкм, то средняя ширина 10 прироста не превышает 13,8 мкм. Взаимосвязь порядковых номеров и диаметров концентрических отметок описывается квадратичной функцией  $D_{inc} = 37,8 + 26,3 (N_{inc}) - 0,6 (N_{inc})^2$ ,  $R^2 = 0,93$ . (Рис. 4)

Также можно отметить выраженную радиальную исчерченность поверхности шлифа статолита (Рис. 3А).

### Оценка возраста и моделирование роста *Buccinum osagawai*

Возраст моллюска оценивался двумя методами: путем подсчета приростов на статолитах и оперкулумах. Всего было обработано 32 статолита и 30 оперкулумов. Количество приростов на статолитах *B. osagawai* составило от 8 до 18, на всех статолитах отметки были хорошо

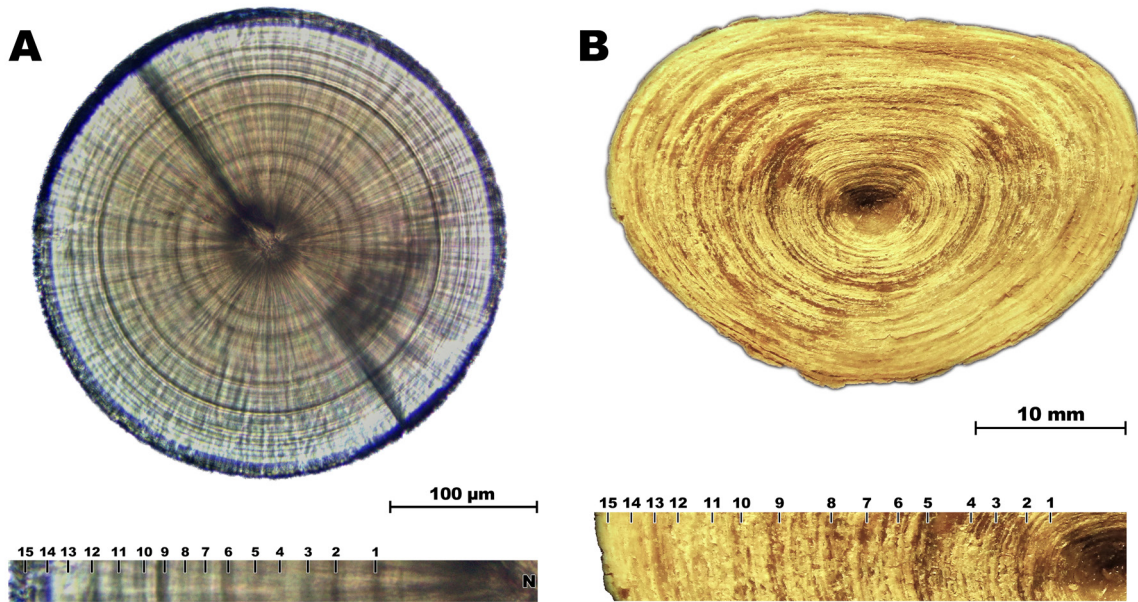


РИС. 3. Регистрирующие структуры *Buccinum osagawai* (образец 12). На выносках отмечены отметки остановки роста. А. Микроструктура статолита *Buccinum osagawai*. В. Дорсальная поверхность оперкула *Buccinum osagawai*.

FIG. 3. Recording structures of *Buccinum osagawai* (sample 12). Growth increments are marked on the callouts. А. Microstructure of the *Buccinum osagawai* statolith. В. Dorsal surface of the *Buccinum osagawai* operculum.

различимы. Три животных были исключены из дальнейшего анализа, потому что у двоих из них отсутствовали оперкулы, а у третьего количество отметок на статолите более чем вдвое превышало количество отметок на оперкуле. Количество отметок на оперкуле составило от 7 до 16 (Рис. 3В), при этом 10 оперкулов были отмечены как плохо читаемые. В целом читаемость оперкулов значительно уступала

читаемости статолитов: 33% оперкулов отмечены как плохо читаемые.

Оценки возраста моллюсков по количеству отметок на статолите и отметок на оперкуле оказались схожими: коэффициент вариации CV изменялся в пределах от 2,6% до 10,3%,  $CV_{cp} = 4,2\%$ . В свою очередь, с помощью регрессионного анализа (Рис. 5) были получены коэффициенты наклона (коэффициент  $a = 1,05$ ) и смещения (коэффициент  $b = -0,22$ ). Доля изменчивости, описанная полученной линейной моделью составила 89.6%. Полового диморфизма по высоте раковины и диаметру статолитов выявлено не было ( $p > 0,05$ ,  $R^2 = 87,7\%$ ).

В связи с тем, что количество периодических приростов на поверхности оперкулов и в статолитах совпадают, представляется возможным использовать последние для моделирования роста *Buccinum osagawai*. Так, полученные данные по высоте раковины и количеству периодических приростов на статолитах (в данном случае мы интерпретируем количество приростов как возраст моллюска в годах) позволили определить модель, наиболее точно описывающую рост моллюсков. В связи с тем, что полового диморфизма не было отмечено ( $p < 0,05$ ) была построена модель описывающая рост *B. osagawai* независимо от пола. Полученная модель имела следующий вид (Рис. 6):

$L_t = 160,5 (1 - \exp^{-0,07(t-1,12)})$ , и описывала 33% изменчивости.

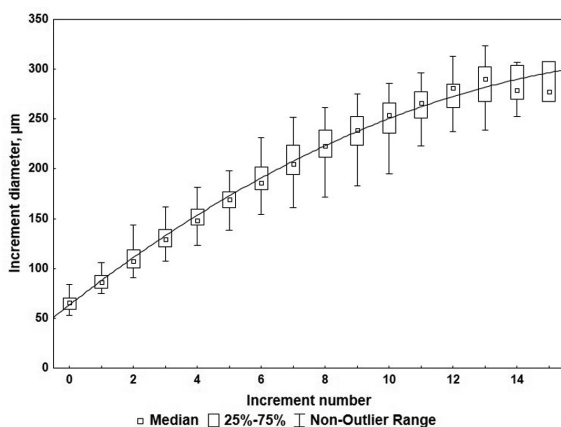


РИС. 4. Диаметры периодических приростов на статолитах *Buccinum osagawai*. Линия тренда показывает взаимосвязь между порядковым номером прироста и его диаметром.

FIG. 4. Periodic increment diameters in *Buccinum osagawai*. Trend line shows the relationship between the increment number and its diameter.

При этом размеры остатков изменялись от 1,3 до 44,9 мм, в среднем составляя 14,4 мм.

### Обсуждение

Статолиты – внутренняя регистрирующая структура, которая используется для оценок индивидуального возраста и роста как у головоногих [Arkhipkin, 2005; Arkhipkin *et al.*, 2018; Jackson, 1994], так и у брюхоногих моллюсков [Hollyman *et al.*, 2018a; Galante-Oliveira *et al.*, 2013; Fisher, Rudders, 2017], аналогично отолитам рыб [Campana, 2005]. Годовая периодичность возникновения отметок на статолитах брюхоногих моллюсков подтверждена для ряда видов (*Nassarius reticulatus* (Linnaeus, 1758) [Barroso *et al.*, 2005], *Polinices pulchellus* (Risso, 1826) [Richardson *et al.*, 2005a], *Neptunea antiqua* (Linnaeus, 1758) [Richardson *et al.*, 2005b], в том числе для представителя рода *Buccinum* – *B. undatum* [Hollyman *et al.*, 2018a]).

В нашей работе впервые описана микроструктура статолитов *B. osagawai*. Статолиты этого вида имеют относительно крупные размеры, что делает их удобными для изучения (средний диаметр  $286,4 \pm 4,55$  мкм при средней высоте раковины  $73,3 \pm 4,04$  мм). Размеры статолитов других видов брюхоногих моллюсков варьируют, положительно коррелируя с высотой раковины: Galante-Oliveira с соавторами [2013] отмечает разброс от  $41,2 \pm 2,6$  мкм при высоте раковины  $7,44 \pm 0,61$  мм для *Peringia ulvae* (Pennant, 1777) до  $344,0 \pm 39,9$  мкм при высоте раковины  $168,67 \pm 39,46$  мм для *Charonia lampas* (Linnaeus, 1758) среди исследованных ими видов. Таким образом, тенденция к снижению относительных размеров статолитов при увеличении высоты раковины прослеживается не только внутри одного вида, как отмечено в настоящей работе, но и между разными видами. Можно также отметить крупное ядро: диаметр первой отметки в среднем составляет  $65,44 \pm 1,30$  мкм, что схоже с размерами ядра других моллюсков рода *Buccinum*: *B. morchianum* (Dunker, 1858) –  $82,13 \pm 16,49$  мкм и *B. polare* Gray, 1839 –  $77,36 \pm 7,72$  мкм [Khoroshutina, 2023], а также диаметром первой отметки *Busycotypus canaliculatus* (Linnaeus, 1758) – 72,4 мкм [Fisher, Rudders, 2017]. При этом диаметр первой отметки у таких видов как *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) и *Nassarius reticulatus* значительно меньше:  $33,67 \pm 2,89$  мкм для *R. venosa* [Khoroshutina *et al.* 2024] и  $36,38 \pm ,98$  мкм для *N. reticulatus* [Barroso *et al.*, 2011].

В ходе настоящей работы впервые были получены оценки индивидуального возраста *B. osagawai* на основе отметок замедления роста на шлифе статолита. Сравнение этой методики с более традиционной (подсчетом отметок роста

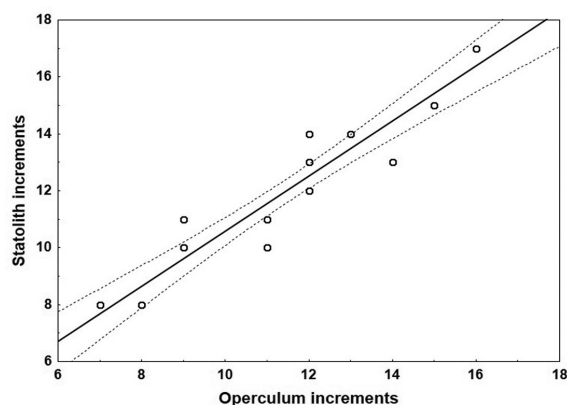


РИС. 5. Взаимосвязь между количеством отметок на статолитах и оперкулах *Buccinum osagawai*, описываемая линейной регрессией. Количество отметок на статолитах и оперкулах отдельных животных совпадает, в связи с чем точки на графике накладываются друг на друга.

FIG. 5. The relationship between the number of increments on statoliths and operculum *Buccinum osagawai*, described by linear regression. The number of statolith's increments and operculum's increments of individual animals coincides; the points on the scatter plot overlap each other.

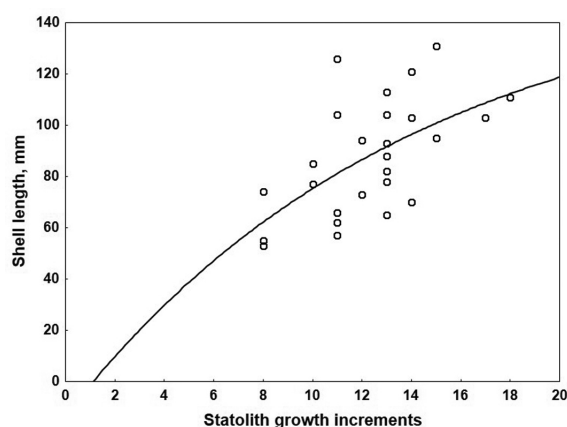


РИС. 6. Модель, описывающая рост *Buccinum osagawai* в северной части Охотского моря.

FIG. 6. Growth model for *Buccinum osagawai* in the northern part of the Sea of Okhotsk.

на оперкуле моллюска) как с помощью коэффициента вариации (CV), так и с использованием регрессионного анализа, подтвердило схожесть оценок, что позволяет говорить о предположительной годовой периодичности возникновения отметок на статолитах *B. osagawai*.

Тем не менее, верификацию метода в рамках настоящей работы нельзя считать завершённой: для этого необходимо выполнить ряд дополнительных исследований. В частности, необходимо повторить верификацию периодичности образования отметок на статолитах на большей по размеру выборке, включающей животных младших возрастных групп. Кроме того, следует

выполнить верификацию времени образования первой отметки на стаголите. Только после этого регистрирующая структура может быть использована в качестве рутинного инструмента для определения возраста моллюсков.

С другой стороны, и традиционный метод определения индивидуального возраста моллюсков рода *Vuccinum* по отметкам роста на оперкулах обладает рядом существенных недостатков. Отмечено, что читаемость отметок на оперкулах может быть достаточно низкой для *V. undatum* [Kideys, 1996; Lawler, 2013]. Также для *V. undatum* при сравнении двух методов выявлено, что читаемость стаголитов значительно выше [Hollyman *et al.*, 2018a]. Схожие выводы были получены и в рамках настоящей работы. В то время как читаемость отметок на стаголитах никогда не была хуже удовлетворительной, отметки на оперкулах обладали в лучшем случае средней читаемостью (Рис. 3В), а в худшем – были неразличимы. В результате треть оперкулов оказалась непригодна для определения возраста. Оперкулы, как внешние регистрирующие структуры, подвержены травмам, которые ограничивают или вовсе исключают возможность определения возраста. Наконец, в настоящее время невозможно определить однозначно, насколько снижается читаемость оперкулов с возрастом. В связи с этим, методика определения возраста по отметкам на стаголитах обладает рядом преимуществ, несмотря на ее трудоемкость и низкую пригодность для полевого анализа.

Методика может с успехом использоваться для лабораторной оценки индивидуального возраста и составления размерно-возрастных ключей. Широкие возможности также открываются для исследования темпов индивидуального и популяционного роста животных.

Попытка определения темпов популяционного роста, предпринятая в рамках настоящей работы продемонстрировала предсказуемые и удовлетворительные результаты. С одной стороны, полученная модель роста была основана на функции роста фон Берталанфи, что можно ожидать от животных с подобным характером развития (не имеющих продолжительной фазы замедленного роста на начальных этапах онтогенеза). Схожие модели роста были получены и для других видов брюхоногих моллюсков [Hollyman *et al.*, 2018a, Fisher, Rudders, 2017; Khoroshutina *et al.*, 2024]. С другой стороны, нельзя не отметить малую степень изменчивости, описанной моделью и существенный разброс остатков. В некоторой степени это можно объяснить высокой индивидуальной изменчивостью, однако, мы склоняемся ко мнению, что эти недостатки модели вызваны ограниченностью выборки. Наименьший возраст обследованных моллюсков составил 8 лет, из-за

этого прогноз модели для моллюсков младших возрастных групп следует считать спекулятивным. Более того, ограничены и размеры выборки более старших групп, что приводит к снижению предсказательной силы модели. Наконец, большие абсолютные значения остатков (со смещением в сторону больших размеров раковины при меньшем возрасте моллюска, см Рис. 6) могут указывать на наличие в популяции двух когорт, различающихся темпами роста.

Несмотря на описанные недостатки полученной модели роста, дальнейшие работы в этом направлении представляются перспективными и в отношении получения фундаментальных знаний о биологии *V. osagawai*, и в прогнозировании состояния и размеров популяции моллюска в северной части Охотского моря.

## Выводы

Впервые получены оценки индивидуального возраста брюхоногих моллюсков *V. osagawai* с использованием стаголитов. Путем сравнения метода оценки индивидуального возраста с использованием стаголитов с традиционной методикой с использованием оперкулов показано, что отметки на стаголитах можно считать годовыми. Полученные результаты показали возможность определения возраста по отметкам на стаголитах *V. osagawai*, что позволяет уточнять оценки возраста, полученные другими методиками. В то же время нужна дополнительная верификация ежегодного образования отметок, а также уточнение возраста образования первой отметки.

## Благодарности

Авторы благодарят д.б.н. Дмитрия Олеговича Алексева за критические замечания, высказанные в процессе работы. Авторы крайне признательны рецензентам за подробные и справедливые замечания к статье, которые позволили значительно её доработать, а также главному редактору д.б.н. Юрию Израилевичу Кантору за неизменное внимание к рукописи.

Работа была выполнена с использованием оборудования ЦКП «Инструментальные методы в экологии» при ИПЭЭ РАН.

## Финансовая поддержка

Настоящая работа была выполнена в рамках государственного задания на выполнение государственных работ (№ реестровой записи 720000Ф.99.1.БН62АБ62000).

## Литература

- Arkhipkin A.I. 2005. Statoliths as black boxes (life recorders) in squid. *Marine and Freshwater Research*, 56: 573–583. DOI: 10.1071/MF04158
- Arkhipkin A., Bizikov V., Doubleday Z., Laptikhovskiy V., Lishchenko F., Perales-Raya C., Hollyman P. 2018. Techniques for estimating the age and growth

- of molluscs: Cephalopoda. *Journal of Shellfish Research*, 37: 783–792. DOI: 10.2983/035.037.0409
- Barroso C.M., Nunes M., Richardson C.A., Moreira M.H. 2005. The gastropod statolith: a tool for determining the age of *Nassarius reticulatus*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 146: 1139–1144. DOI:10.1007/s00227-004-1516-2
- Barroso C.M., Rato M., Veríssimo A., Sousa A., Santos J. A., Coelho S., Gaspar M.B., Maiad F., Galante-Oliveira S., 2011. 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*. 13(11): 3018–3025. DOI: 10.1039/C1EM10508F
- Fisher R.A., Rudders D.B. 2017. Population and reproductive biology of the channeled whelk, *Busycotypus canaliculatus*, in the US Mid-Atlantic. *Journal of Shellfish Research*, 36: 427–444. DOI: 10.2983/035.036.0215
- Galante-Oliveira S., Marçal R., Ribas F., Machado J., Barroso C. 2013. Studies on the morphology and growth of statoliths in Caenogastropoda. *Journal of Molluscan Studies*, 79: 340–345. DOI: 10.1093/mollus/eyt028
- Golikov A.N. 1980. Mollusks *Buccininae* of the World Ocean. Fauna SSSR, Molluski 5(2). Leningrad: Nauka Publishing House: 1-466 [In Russian].
- Gorgiladze G.I., Nosovsky A.M., Bukija R.D. 2013. The statolith of the *Pomatias rivulare*. *Sensory systems*, 27(3): 216–223. EDN: RCFKJL.
- Campana S.E., 2005. Otolith science entering the 21st century. *Marine and freshwater research*, 56(5): 485–495. DOI: 10.1071/MF04147
- Hollyman P., Chenery S., Leng M., Laptikhovskiy V., Colvin C., Richardson C. 2018a. Age and growth rate estimations of the commercially fished gastropod *Buccinum undatum*. *ICES Journal of Marine Science*, 75(6): 2129–2144. DOI: 10.1093/icesjms/fsy100
- Hollyman P., Laptikhovskiy V., Richardson C. 2018b. Techniques for Estimating the Age and Growth of Molluscs: Gastropoda. *Journal of Shellfish Research*, 37: 773–782. DOI: 10.2983/035.037.0408
- Khoroshutina O.A. 2023. Statoliths of gastropods and their use as recording structures. *Biology Bulletin, Russian Academy of Sciences*, 50: 1794–1810. DOI:10.1134/S1062359023080113
- Khoroshutina O.A., Pierce G.J., Lishchenko F. 2024. Statoliths of *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846): Microstructure, application for age determination and growth modelling. *Regional Studies in Marine Science*, 74: 103527. DOI: 10.1016/j.rsma.2024.103527.
- Kideys A.E. 1996. Determination of age and growth of *Buccinum undatum* L. (Gastropoda, Prosobranchia) off Douglas, Isle of Man. *Helgoländer Meeresuntersuchungen*, 50(3): 353–368. DOI: 10.1007/BF02367109
- Klevezal G.A., Smirina E.M. 2016. Recording structures of terrestrial vertebrates. A sketch of history and the current state of investigations. *Zoologicheskyy zhurnal*, 95: 872–896 [In Russian]. DOI: 10.7868/S0044513416080079
- Jackson G.D. 1994. Application and future potential of statolith increment analysis in squid and sepoids. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 51: 2612–2625. DOI: 10.1139/f94-261
- Lawler A. 2013. *Determination of the size of maturity of the whelk Buccinum undatum in English Waters*, Defra Project MF0231. Centre for Environment Fisheries and Aquaculture Science Final Report, Suffolk, 39 pp.
- Markl H., 1974. The perception of gravity and of angular acceleration in invertebrates. In: *Vestibular System Part I: Basic Mechanisms*, Springer, Berlin, Heidelberg.: 17–74. DOI: 10.1007/978-3-642-65942-3\_2
- Mina M.V., Klevezal G.A. 1970. The principles of investigating recording structures. *Uspekhy Sovremennoi Biologii*, 7(3): 341–352.
- Ovsyannikov V.P., Ostrovskiy V.I., 2008. Growth patterns of the gastropod mollusk *Buccinum osagawai* in the northern part of the Okhotsk Sea. *Izvestiya TINRO*, 154, 37–45 [In Russian].
- Richardson C.A. 2001. Molluscs as archives of environmental change. *Oceanography and Marine Biology*. 39: 103–164.
- Richardson C.A., Kingsley-Smith P.R., Seed R., Chatziniokolau E. 2005a. Age and growth of the naticid gastropod *Polinices pulchellus* (Gastropoda: Naticidae) based on length frequency analysis and statolith growth rings. *Marine Biology*, 148: 319–326. DOI: 10.1007/s00227-005-0072-8
- Richardson C.A., Saurel C., Barroso C.M., Thain J. 2005b. Evaluation of the age of the red whelk *Nepitunea antiqua* using statoliths, opercula and element ratios in the shell. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 325: 55–64. DOI: 10.1016/J.JEMBE.2005.04.024
- Santarelli L., Gros P. 1985. Détermination de l'âge et de la croissance de *Buccinum undatum* L. (Gastropoda, Prosobranchia) à l'aide des isotopes stables de la coquille et de l'ornementation operculaire. *Ocean Acta*, 8(2): 221–229.
- Wickham H. 2016. *Ggplot2: Elegant graphics for data analysis*. 2nd ed. Springer International Publishing; Cham, Switzerland, 260 p.
- Wood S.N. 2011. Fast stable restricted maximum likelihood and marginal likelihood estimation of semiparametric generalized linear models. *Journal of the Royal Statistical Society (B)*, 73(1): 3–36.