

Размножение и развитие переднежаберных брюхоногих моллюсков семейства Caecidae в заливе Петра Великого (Японское море)

К.Г. Колбин¹, В.А. Куликова

Институт биологии моря ДВО РАН, ул. Пальчевского, 17, Владивосток 690041, Россия.
¹e-mail: kolbin_imb@mail.ru

РЕЗЮМЕ: В лабораторных условиях впервые исследовано размножение и развитие переднежаберных брюхоногих моллюсков семейства Caecidae: *Brochina derjugini* Golikov (Golikov et Scarlato, 1967) и *Fartulum bucerius* Golikov (Golikov et Scarlato, 1967). В зал. Восток (зал. Петра Великого) эти виды размножаются в июле при температуре воды 17–20°C. Оплодотворение у обоих видов внутреннее, развитие происходит с формированием кладок и последующим выходом из них в планктон личинок на стадии велигер. Сроки нереста, скорость развития, морфология личинок и скульптура прото- и телеоконхов этих видов одинаковы, что свидетельствует об их близком родстве и позволяет отнести к роду *Caecum* как два подрода.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: Caecidae, кладка, личинки, развитие, протоконх, телеоконх.

Reproduction and development of the prosobranch gastropod mollusks of Caecidae family in Peter the Great Bay (Sea of Japan)

K.G. Kolbin¹, V.A. Kulikova

Institute of Marine Biology, Far-Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Palchevskogo St., 17, 690041, Vladivostok, Russia.
¹e-mail: kolbin_imb@mail.ru

ABSTRACT: Reproduction and development of the prosobranch gastropod mollusks of Caecidae family, *Brochina derjugini* Golikov (Golikov et Scarlato, 1967) and *Fartulum bucerius* Golikov (Golikov et Scarlato, 1967) have been investigated *in vitro* for the first time. In Vostok Bay (Peter the Great Bay) these species breed in July at 17–20°C water temperature. Both species have internal fertilization, and ontogenesis includes formation of egg masses, from which larvae come out to plankton in the stage of veliger. These two species have similar spawning time, rate of development, morphology of larvae and sculpture of proto- and teleoconch, which indicates their close relationship and allows us to include them to *Caecum* genus as two subgenera.

KEY WORDS: Caecidae, larvae, egg mass, ontogenesis, protoconch, teleoconch.

Введение

К семейству Caecidae относятся очень мелкие (менее 5 мм) переднежаберные моллюски, обитающие в верхней литорали и сублиторали тропической и умеренной зон Мирового океана. Встречаются они на разнообразных субстратах: морских водорослях, песке, под камнями и щебнем, реже в гравии (Голиков, Скарлато, 1967; Ponder, Keyzer, 1998). Путь развития и роста представителей этого семейства не совсем обычен. Так, у большинства видов, принадлежащих к семейству Caecidae, при метаморфозе висцеральная масса перемещается из личиночной раковины (протококх) в ювенильную (телекокх), при этом протококх утрачивается, а ювенильная и взрослая раковины растут, не образуя витков, в результате форма взрослого моллюска становится палочковидной, слегка изогнутой. В процессе дальнейшего роста внутри раковины ежегодно формируется перегородка (септа) с выступом (мукро), и участок раковины предыдущего года вновь утрачивается. В жизненном цикле моллюсков разных видов семейства Caecidae наблюдается от 4 до 6 стадий роста. Взрослые раковины на разных стадиях роста, как правило, имеют небольшие различия в размерах и форме, а иногда и в скульптуре (Bandel, 1996; Absalão, Gomes, 2001; Absalão, Pizzini, 2002). Однако единственным стабильным таксономическим признаком раковин взрослых моллюсков является строение мукро — выступа в задней части раковины. Поэтому крайне важным является изучение особенностей развития, а также морфологии кладок, личиночной и ювенильной раковин как одних из стабильных таксономических признаков моллюсков семейства Caecidae.

В литературе сведения по размножению и развитию этой группы моллюсков немногочисленны. Они обобщены в обзорной работе Bandel (1996) и отражают лишь отдельные стороны размножения и онтогенеза ряда видов семейства Caecidae.

Известно, что в заливе Петра Великого обитают два представителя семейства

Caecidae из подсемейства Caecinae: *Brochina derjugini* Golikov in Golikov et Scarlato, 1967 и *Fartulum bucerius* Golikov in Golikov et Scarlato, 1967. Оба вида — тихоокеанские приазиатские низкобореальные, обнаружены в северо-западной части Японского моря у берегов южного Приморья, а также на побережье острова Кунашир. *B. derjugini* преобладает в среднем и нижнем горизонтах литорали на скалистых и каменистых грунтах, под камнями и в расщелинах скал, на крупнозернистом песке с гравием. *F. bucerius* в значительном количестве обнаружен в зарослях *Zostera japonica* на скалисто-песчаной слабоприбойной литорали, на скалах в верхней сублиторали на глубине 3–4 м и среди *Phillospadix iwatensis* на глубине 1 м (Голиков, Скарлато, 1967; Волова и др., 1979). Нами в заливе Петра Великого *F. bucerius* был также найден среди ризоидов морских водорослей *Laminaria japonica* и *Costaria costata*. По морфологии раковины обоих видов очень сходны, отличаются они лишь строением мукро: у *B. derjugini* мукро округленное, выступающее (рис. 2A₁), а у *F. bucerius* — кососрезанное, с пологой стороной, обращенной к вогнутой стороне раковины (рис. 2A₂). Размножение и развитие этих видов практически не изучены, за исключением наших предварительных данных по размножению и развитию *B. derjugini* (Колбин, 2002).

Следует отметить, что отечественные ученые рассматривают *Brochina* Gray, 1873 и *Fartulum* Carpenter, 1857 как роды (Голиков, Скарлато, 1967; Волова и др., 1979; Адрианов, Кусакин, 1998; Гульбин, 2004), тогда как зарубежные авторы придают им статус подродов и включают в большой род *Caecum* (Bandel, 1996; Absalão, Gomes, 2001; Absalão, Pizzini 2002).

Целью настоящего исследования является сравнительно-морфологическое описание личиночного и раннего постличиночного развития *B. derjugini* и *F. bucerius*, а также описание ультраскульптуры личиночных раковин этих видов.

Материал и методы

Сбор взрослых моллюсков производили в заливе Восток (залив Петра Великого) с начала июня до конца сентября. *B. derjugini* были собраны на песчаном и скалисто-галечном грунтах с глубин от 0,2 до 0,5 м, а *F. bucerius* — с глубин 0,5–0,8 м среди ризоидов *L. japonica* и *C. costata*.

С целью выявления сроков размножения моллюсков производили анализ мазков гоннад на временных препаратах с использованием микроскопа “Эрговаль”.

Незадолго до нереста взрослые моллюски каждого вида были помещены в отдельные стеклянные аквариумы ёмкостью 500 мл с чистой аэрируемой морской водой и грунтом из песка и мелкой гальки. Температуру воды в культурах поддерживали в пределах 17–20°C. Сформированные моллюсками кладки были перемещены в стеклянные аквариумы ёмкостью 250 мл со стерилизованной морской водой. Вышедших из кладок личинок содержали в аквариумах при температуре воды 17–18°C и постоянной аэрации до полного оседания на субстрат, который своевременно был внесен в культуру. Смену воды и кормление плавающих личинок производили 1 раз в 48 часов. В качестве корма использовали одноклеточные водоросли: золотистые *Isochrysis galbana* и желто-зеленые *Nannochloris lutheri*.

Для изучения общей морфологии кладок и личинок использовали бинокуляр МБС-10. Скульптуру личиночных раковин исследовали с помощью сканирующего электронного микроскопа Leo-430.

Результаты

В заливе Восток размножение *B. derjugini* и *F. bucerius* происходит в первой половине июля при температуре воды 18–20°C. Оба вида раздельнополы и имеют внутреннее оплодотворение, о чем свидетельствует наличие у самцов крупного копулятивного органа.

В культуре сразу после оплодотворения самками обоих видов были сформированы кладки на нижней поверхности мелких камешков и на дне аквариума. Кладки представляют собой рыхлое скопление яйцевых капсул, число которых варьирует от 3 до 18. Каждая капсула имеет округлую форму, её стенка представлена плотной эластичной двойной оболочкой, при помощи которой капсулы соединяются между собой и крепятся к субстрату. Каждая капсула содержит только один эмбрион. Диаметр яйцевых капсул у обоих видов составляет 175 мкм, яйцеклеток *B. derjugini* — 75 мкм (рис. 2В₁), *F. bucerius* — 95 мкм (рис. 2В₂).

Через 2 часа после формирования кладок у обоих видов начался процесс дробления. Дробление неравномерное, гомоквадрантное, спиральное.

Развитие внутри кладки продолжалось в течение 7 суток. На 8-е сутки из кладок обоих видов вышли пелагические личинки — велигеры, которые активно плавали и питались. Продолжительность развития с момента выхода из кладки до оседания составила около 30 суток. Таким образом, при средней температуре 18°C весь процесс развития с момента оплодотворения до оседания занял у обоих видов около 40 дней.

Только что вышедшие велигеры обоих видов имеют плоскоспиральную, с одним оборотом раковину (протокопнх) диаметром 110 мкм. Устье большое, округлое, до 80 мкм в диаметре. Скульптура раковин личинок в кладке сетчатая, однако, после того, как личинка начинает свободно плавать и питаться, поверхность нарастающей раковины становится гладкой с едва заметными, тонкими линиями нарастания (рис. 1А–D). Велюм ранних велигеров билатерально-симметричный, по краю частично пигментирован, пигментация наблюдается и на крышечке. После выхода из кладки у свободноплавающей личинки по мере её роста число витков раковины увеличивается и к моменту оседания достигает 2,5. При достижении размеров 320 мкм личинки оседают на подходящий субстрат, при этом редуцируется велюм

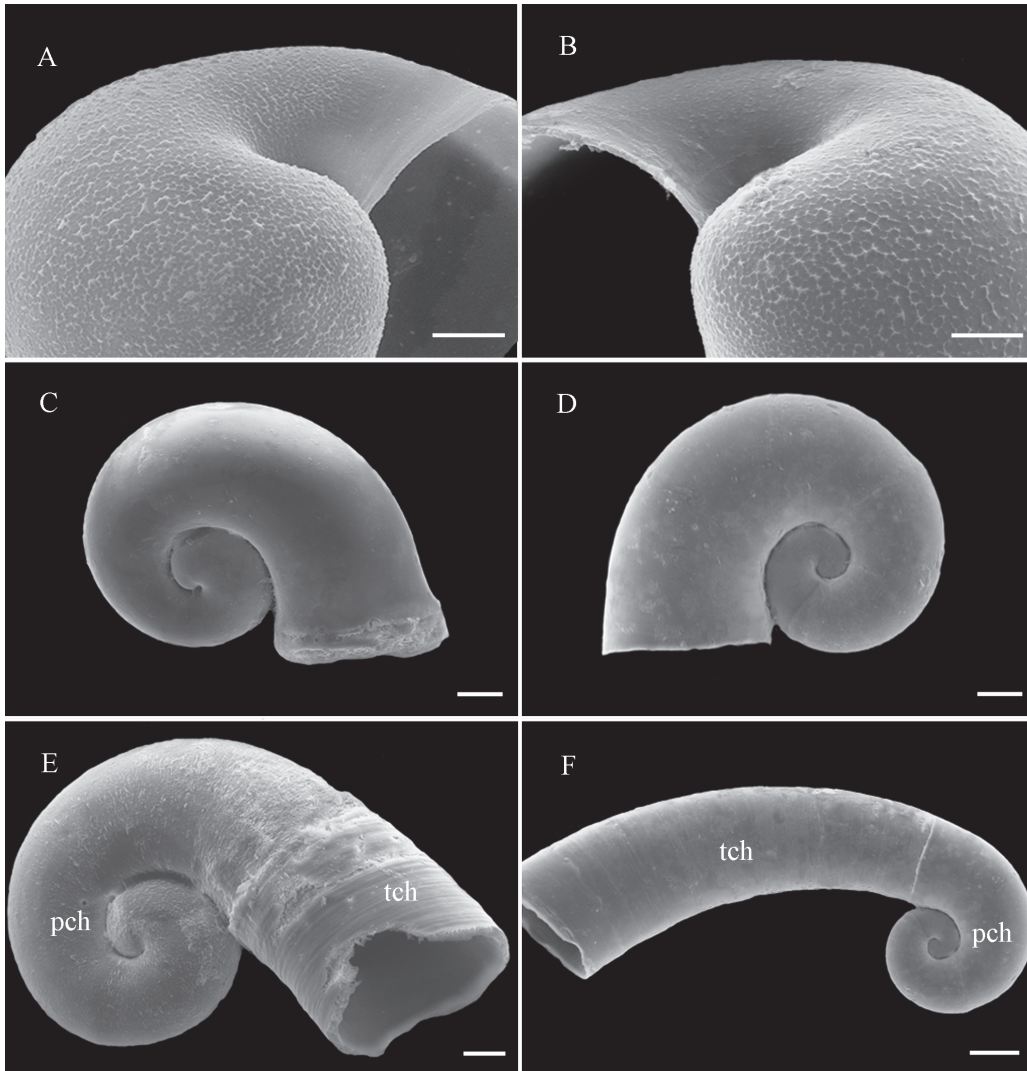


Рис. 1. Морфология личиночных раковин *B. derjugini* и *F. bucerius*:

A — ранний протоконх *B. derjugini*; B — ранний протоконх *F. bucerius*; C — протоконх *B. derjugini*; D — протоконх *F. bucerius*; E — протоконх и телеконх *B. derjugini*; F — протоконх и телеконх *F. bucerius*. pch — протоконх, tch — телеконх. Масштаб (мкм): A, B — 10; C, D, E, F — 30; E — 90.

Fig. 1. The larval shell morphology of *B. derjugini* and *F. bucerius*:

A — the early protoconch of *B. derjugini*; B — the early protoconch of *F. bucerius*; C — the protoconch of *B. derjugini*; D — the protoconch of *F. bucerius*; E — the protoconch and teleconch of *B. derjugini*; F — the protoconch and teleconch of *F. bucerius*. pch — protoconch, tch — teleconch. Scale bar (μm): A, B — 10; C, D, E, F — 30; E — 90.

и окончательно формируется нога. Раковина у таких моллюсков продолжает расти, не образуя оборотов, в результате формируется почти прямая ювенильная раковина (телеконх) с эмбриональной на заднем конце

(рис. 1E, F, 2E). Скульптура телеконхов обоих видов сходная, почти гладкая, с едва заметными линиями нарастания. Впоследствии на разделе между протоконхом и телеконхом формируется перегородка (септа) с выс-

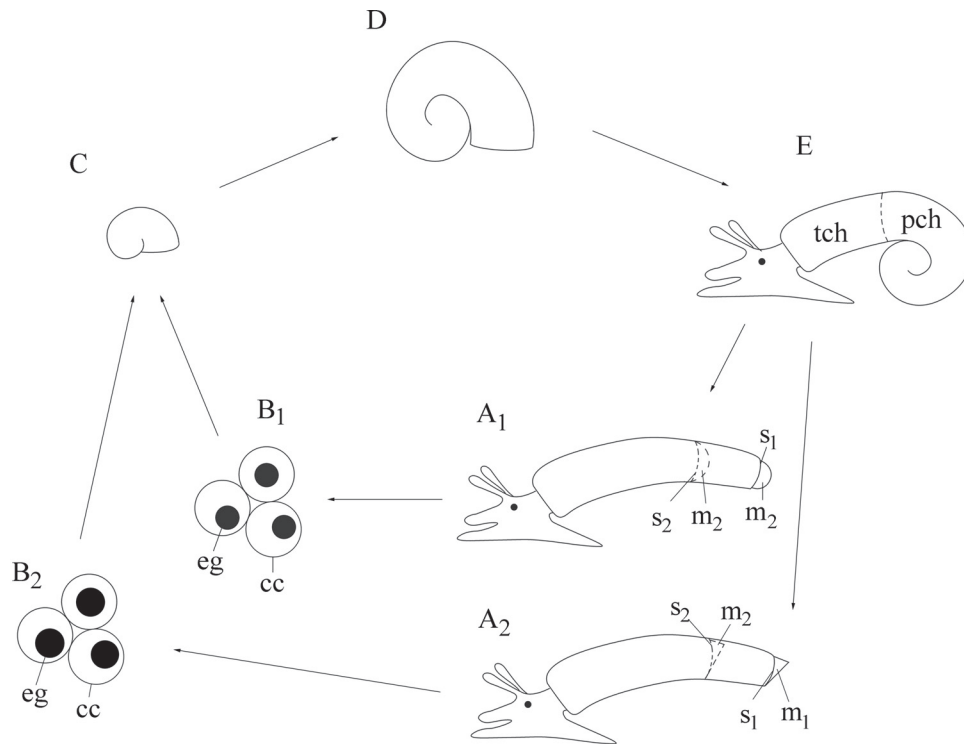


Рис. 2. Схема жизненного цикла *B. derjugini* и *F. bucerius*:

A_1 — взрослая особь *B. derjugini*, A_2 — взрослая особь *F. bucerius*, B_1 — кладка *B. derjugini*, B_2 — кладка *F. bucerius*, C — ранний велигер, D — поздний велигер, E — личинка после метаморфоза, F — ювенильная особь с протоконхом. m — мукро, s — септа, pch — протоконх, tch — телеоконх.

Fig. 2. Life cycle of *B. derjugini* and *F. bucerius*:

A_1 — adult *B. derjugini*, A_2 — adult *F. bucerius*, B_1 — egg mass of *B. derjugini*, B_2 — egg mass of *F. bucerius*, C — early veliger, D — later veliger, E — postmetamorphosis larvae, F — the juvenile with protoconch. m — mucro, s — septum, pch — protoconch, tch — teleoconch.

тупом (мукро), и эмбриональная раковина отпадает, а оставшаяся часть приобретает форму, характерную для взрослого моллюска. На рисунке 2 изображена схема жизненного цикла *B. derjugini* и *F. bucerius*.

Обсуждение

В литературе сведения по размножению и развитию моллюсков семейства Caecidae немногочисленны. Известно, что большая часть видов имеет пелагическое развитие. Согласно литературным данным, из 17 видов рода *Caecum*, информация по развитию которых имеется в мировой литературе

(Bandel, 1996), большая часть характеризуется частично пелагическим типом развития с формированием кладки, из которой выходят плавающие планктотрофные личинки на стадии велигер. В роде *Caecum* к видам с таким типом развития относятся *C. glabrum* Montagu, 1803 из пролива Зунд (Thorson, 1946; Götze, 1938), *C. elegans* Perejoslaviseva, 1831 и *C. trachea* Montagu, 1803 из Чёрного моря (Чухчин, 1984), *C. imperforatum* Kanmacher, 1798 из Северного моря (Lebour, 1936), а также два вида из залива Петра Великого, исследованные нами. Однако, у *Caecum (Elephantulum) troglodita* Moolenbeek, Faber, Iliffe, 1989, обитающего

в мангровых зарослях Бермудских островов, развитие прямое (Bandel, 1996); тот же тип развития отмечен и для обитающих у берегов о. Мадейра *Caecum (Brochina)* sp. и *Caecum armoricum* De Folin, 1869 (Hoenselaar H.J., Hoenselaar J., 1990). *Caecum (Fartulum) glabellum* Montagu, 1803, обитающий у берегов Японии, формирует кладку, из которой выходит уже ползающая молодежь размером 580 мкм (Amio, 1963). Однако этот вид у берегов Гонконга и Большого Барьерного рифа имеет развитие с пелагической личинкой (Bandel, 1996).

Данные с описанием строения кладок менее многочисленны. Так, Чухчин (1984) для *C. trachea*, обитающего в Черном море, описал кладки как округлые прозрачные яйцевые капсулы диаметром 140 мкм, прикрепленные к песчинкам и содержащие по одному яйцу диаметром 100 мкм. Кладки *C. glabrum*, обнаруженные Götze (1938) на песке, состояли из круглых, со слегка гранулированной поверхностью капсул диаметром 150 мкм. Каждая капсула содержала одно яйцо около 70 мкм в диаметре. У *C. antillarum* (Bandel, 1996) эмбриональное развитие происходит в сферических, темных, покрытых мелкими частицами грунта яйцевых капсулах менее 1 мм в диаметре. Каждая капсула содержит 1 эмбрион, окруженный правильно-сферической яйцевой оболочкой толщиной 300 мкм. Размер яйца в оболочке — 100 мкм.

Свободноплавающие личинки рассматриваемых нами видов по морфологии и размерам мало отличаются от таковых, описанных в литературе для других представителей рода *Caecum*. Так, личинки *C. glabrum* из пролива Зунда (Götze, 1938; Thorson, 1946) и *C. imperforatum* из Северного моря (Lebour, 1936), подобно *B. derjugini* и *F. bucerius*, при выходе из кладки имеют раковину в один оборот и размером 120 мкм; метаморфоз начинается при размерах 320 мкм и 2,5 оборотах раковины. Завершение личиночной стадии *C. elegans* из Черного моря (Чухчин, 1984) происходит при размерах раковин 230–290 мкм с числом оборотов 1,5–2,0. Bandel (1996) приводит общие

черты постэмбрионального развития моллюсков рода *Caecum*, в том числе и относящихся к под родам *Brochina* Gray, 1873 и *Fartulum* Carpenter, 1857. Оказалось, что число витков у протоконхов перед выходом из кладки у разных видов данного рода изменяется от 1 до 2 при размерах раковин около 100 мкм. Оседание происходит при числе витков 2–2,5 и размерах около 300–350 мкм.

Эмбриональные раковины исследуемых нами *F. bucerius* и *B. derjugini* имеют один оборот и одинаковые размеры при выходе из капсул, которые варьируют в пределах от 110 до 120 мкм. В планктоне личинки растут и к моменту оседания достигают размеров 320–350 мкм при числе оборотов 2,5 и диаметре оперкулула 80 мкм. Электронно-микроскопический анализ ультраскульптуры продиссоконхов и телеоконхов не отразил каких-либо различий между этими двумя видами (рис. 1).

В мировой литературе (Bandel, 1996; Absalão, Gomes, 2001; Absalão, Pizzini, 2002) *Fartulum* и *Brochina* рассматриваются лишь как под роды рода *Caecum*. В японской литературе для них сохранен родовой статус (Higo et al., 1999). Оба рассматриваемых нами вида имеют одинаковый тип развития (планктотрофная личинка с формированием кладки), свойственный большинству видов моллюсков семейства Caecidae, в частности, роду *Caecum*. Они идентичны по строению кладок, размерам, морфологии и ультраскульптуре прото- и телеоконхов, что может свидетельствовать об их близком родстве. Таким образом, личиночные характеристики рассматриваемых нами видов, наряду с учетом морфологии и данных генетического анализа взрослых особей (Заславская, Колбин, в печати) служат, на наш взгляд, дополнительным подтверждением принадлежности *F. bucerius* и *B. derjugini* к одному роду *Caecum*.

Благодарности

Авторы выражают благодарность А.В. Чернышеву за критические замечания к рукописи. Эта работа была поддержана гран-

том Фонда федеральной поддержки научных школ Российской Федерации (НШ 1219.2003.4).

Литература

- Адрианов А.В., Кусакин О.Г. 1998. Таксономический каталог биоты залива Петра Великого Японского моря. Владивосток: Дальнаука. 350 с.
- Волова Г.Н., Голиков А.Н., Кусакин О.Г. 1979. Раковинные брюхоногие моллюски залива Петра Великого. Владивосток: Дальневост. кн. изд-во. 170 с.
- Голиков А.Н., Скарлато О.А. 1967. Моллюски залива Посьет (Японское море) и их экология // Тр. ЗИН АН СССР. Т.42. С.2–152.
- Гульбин В.В. 2004. Фауна брюхоногих переднежаберных моллюсков залива Петра Великого Японского моря и её биогеографический состав // Биология моря. Т.30. №.1. С.20–29.
- Заславская Н.И., Колбин К.Г. Генетические и морфологические доказательства существования трех видов брюхоногих моллюсков семейства Caecidae в заливе Восток (залив Петра Великого, Японское море) // Ruthenica (в печати).
- Колбин К.Г. 2002. Размножение и развитие моллюска *Brochina derjugini* (Caecidae, Gastropoda) в заливе Петра Великого // Фундаментальные исследования морской биоты, биология, химия и биотехнология. Материалы конференции студентов, аспирантов и молодых ученых НОЦ ДВГУ “Морская биота”. Октябрь 2002 г. Владивосток. Тезисы докладов. Владивосток: Изд-во ДВГУ. С.40–42.
- Чухчин В.Д. 1984. Экология брюхоногих моллюсков Черного моря. Киев: Наукова думка. 176 с.
- Absalão R.S., Gomes D.S. 2001. The species usually reported in the subgenus *Brochina* (*Caecum*, Caecidae, Caenogastropoda) from Brasil and some relevant type specimens from western Atlantic // Bolletino Malacologico. Vol.37. No.1–4. P.9–22.
- Absalão R.S., Pizzini M. 2002. Critical analysis of subgeneric taxa of the subfamily Caecinae // Arhiv für Molluskenkunde. Vol.131. No.1. P.167–183.
- Amio M. 1963. A comparative embryology of marine gastropods with ecological conditions // Journal of the Shimonoseki University of Fisheries. Vol.12. No.2, 3. P.252–357.
- Bandel K. 1996. Phylogeny of the Caecidae (Caenogastropoda) // Mitteilungen aus dem Geologisch — Paläontologischen Institut der Universität Hamburg. Vol.79. P.53–115.
- Götze E. 1938. Bau und Leben von *Caecum glabrum* (Montagu) // Zoologische Jahrbucher. Abt. für Systematik, Ökologie und Geographie der Tiere. Vol.71. P.55–122.
- Higo S., Callomon P., Gotô Y. 1999. Catalogue and bibliography of the marine shell-bearing mollusca of Japan. Osaka: Elle Scientific Publications. 749 p.
- Hoenselaar H.J., Hoenselaar J. 1990. On the identification of prosobranchs of some European Caecidae (Gastropoda Prosobranchia) // Basteria. Vol.54. No.4–6. P.167–169.
- Lebour M.V. 1936. Notes of the eggs and larvae of some Phylmouth Prosobranchs // Journal of Marine Biological Association of United Kingdom. Vol.20. No.3. P.547–566.
- Ponder W. F., Keyzer R. G. 1998. Superfamily Rissoidea Mollusca: The Southern Synthesis // Fauna of Australia. Vol.5. P. 745–765.
- Thorson G. 1946. Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates, with special reference to the planktonic larvae in the Sound (Oresund) // Meddelelser fra Kommissionen for Danmarks Fiskeri-Og Havundersøgelser. Serie: Plankton. Vol.4. No.1. 523 p.