

Размножение и развитие брюхоногих моллюсков рода *Littorina* (Gastropoda: Littorinidae) в заливе Восток (залив Петра Великого, Японское море)

В.А. Куликова, К.Г. Колбин, Л.М. Ярославцева

Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН,
Владивосток 690041, Россия

e-mail: kulikova_imb@mail.ru

Исследованы типы развития и морфология ранних стадий онтогенеза четырех видов переднежаберных моллюсков – *Littorina brevicula* (Philippi, 1844), *Littorina mandshurica* (Schrenck, 1861), *Littorina squalida* Broderip et Sowerby, 1829 и *Littorina sitkana* Philippi, 1846. Описано общее строение кладок и личинок каждого вида, а также выделены морфологические признаки, позволяющие их идентифицировать. Кладки различаются по размерам, общему строению и числу яиц. Пелагические личинки всех видов литторин, при большом морфологическом сходстве, характеризуются разной пигментацией и разной скульптурой протоконхов. Приведены данные по срокам и температуре размножения литторин в зал. Петра Великого.

Reproduction and development of gastropod mollusks of the genus *Littorina* (Gastropoda: Littorinidae) in Vostok Bay (Peter the Great Bay, Sea of Japan)

V.A. Kulikova, K.G. Kolbin, L.M. Yaroslavtseva

A.V. Zhirmunsky Institute of Marine Biology, Far East Branch,
Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690041, Russia

e-mail: kulikova_imb@mail.ru

Development type and early ontogenesis of four species of Prosobranchia – *Littorina brevicula* (Philippi, 1844), *Littorina mandshurica* (Schrenck, 1861), *Littorina squalida* (Broderip et Sowerby, 1829), and *Littorina sitkana* (Philippi, 1846) have been investigated. The common structure of egg masses and larvae of each species are described and the morphological attributes allowing to identify them are shown. Egg masses of mollusks differ in size, structure and number of eggs. Littorinid larvae are similar, but they have different pigmentation and protoconch ornament. Present study also documents data on reproduction periods and reproduction temperatures of littorinids in Peter the Great Bay.

Брюхоногие переднежаберные моллюски сем. Littorinidae являются обычными и зачастую доминирующими в зообентосе каменистой литорали Японского моря. У берегов южного Приморья

обитают представители 4 видов рода *Littorina* – *Littorina brevicula* (Philippi, 1844), *Littorina mandshurica* (Schrenck, 1861), *Littorina squalida* Broderip et Sowerby, 1829 и *Littorina sitkana* Philippi, 1846.

L. brevicula – тихоокеанский приазиатский субтропическо-низкобореальный вид. Распространен от северной части о-ва Тайвань и Восточно-Китайского моря на юге до южных Курильских островов и южного Приморья на севере [Мокиевский, 1960; Голиков, Кусакин, 1962; Голиков, Гульбин, 1978; Reid, 1996]. Среди литторин биология развития этого вида наиболее изучена. В ряде работ [Kojima, 1957, 1958a, 1960; Yamaguchi, 1967] приведены данные по размножению этого вида, обитающего у берегов Японии. Для корейских вод описаны экология размножения и строение кладок [Min Ho Son, Sung Yun Hong, 1998]. Данные, касающиеся размножения *L. brevicula* в дальневосточных морях России, фрагментарны [Голиков, Скарлато, 1967; Голиков, Кусакин, 1978]. Общее строение и ультраскульптура раковин пелагических личинок этого вида не известны.

L. mandshurica – тихоокеанский, приазиатский, низкобореальный вид. Распространен в Японском море от Татарского пролива на севере до северной части о-ва Хонсю на юге, включая южное Приморье, о-в Хоккайдо, южную часть о-ва Кунашир [Мокиевский, 1960; Голиков, Кусакин, 1962; Голиков, Гульбин, 1978; Reid, 1996]. Сведения по размножению и развитию этого вида приведены в ряде работ [Kojima, 1958e, 1960; Голиков, Кусакин, 1978; Reid, 1996], но они затрагивают в основном экологические аспекты размножения, по морфологии приведено только краткое описание яйцевых капсул.

L. squalida – широко распространенный тихоокеанский бореальный вид. Обитает у о-ва Хоккайдо, в северо-западной части Японского моря, по берегам

Охотского моря, восточной Камчатки и Аляски, а также у островов Курильских, Командорских, Алеутских и Прибылова [Голиков, Кусакин, 1962; Голиков, Скарлато, 1967; Голиков, Гульбин, 1978]. Данные по размножению и развитию этого вида с описанием кладок и срокам размножения у берегов Хоккайдо имеются в работах Кодзима [Kojima, 1958b, d]. Для зал. Петра Великого сведения по строению яйцевых капсул и общему строению личинок приведены Т.А. Матвеевой [Полевой определитель..., 1976]. Сроки размножения этого вида на северных участках ареала указаны в работе Рида [Reid, 1996].

L. sitkana – широко распространенный тихоокеанский бореальный вид. Обитает у северных берегов о-ва Хонсю, у о-ва Хоккайдо, в северной части Японского моря, в Охотском и Беринговом морях, у берегов Курильских островов, Камчатки, Командорских, Алеутских островов, островов Прибылова и у побережья Аляски до зал. Кука [Голиков, Кусакин, 1962, 1978; Голиков, Гульбин, 1978; Kojima, 1958a, c; Sacchi, Voltolina, 1987; Behrens Yamada, 1989; Buckland-Nicks, Chia, 1990; Boulding et al., 1993; Reid, 1996]. В ряде этих работ описаны сроки размножения *L. sitkana* на разных участках ареала и строение кладок.

К сожалению, ни в одной публикации не приведены конкретные данные по температурам нереста и развития личинок в кладках и в планктоне. Отсутствуют также данные по строению личинок вышеуказанных видов.

Задача настоящей работы заключалась в исследовании экологии размножения и описании строения кладок и пелагических личинок литторин, обитающих в зал. Петра Великого Японского моря.

Материал и методы

Исследования проводили с марта по июль 2007 г. в зал. Восток (зал. Петра Великого). Моллюсков собирали в период отлива на литорали с поверхности камней. В марте–апреле через каждые 3–5 сут проводили визуальную оценку состояния гонад и определяли пол моллюсков. В апреле по 30 экз. трех видов и в мае 30 экз. одного вида литторин были помещены в аквариумы с каменистым грунтом и водорослями *Ulva fenestrata*, которые использовались моллюсками для питания. Кладки содержали в профильтрованной и стерилизованной воде при температуре

6–7°C, что на 2–3°C выше, чем в естественной среде. Личинок, вышедших из кладок, кормили микроводорослями *Dunaliella salina*, *Pavlova luteri*, *Phaeodactylum tricornutum*, *Nannochloris maculata*. Через каждые два дня в культуре производили смену воды. Развитие литторин в культуре было прослежено до начала оседания. Строение кладок и личинок исследовали с использованием бинокля МБС-10, светового микроскопа Leica DM4500B, ультра-скульптуру личиночных раковин – с помощью сканирующего электронного микроскопа LEO 430.

Результаты

***Littorina brevicula*.** На верхней литорали первые немногочисленные особи были обнаружены в конце марта. В этот период гонады животных были еще незрелыми. Со второй декады апреля у большинства особей визуально различался пол, а под микроскопом хорошо просматривались яйцеклетки у самок и неподвижные сперматозоиды у самцов. К третьей декаде апреля все моллюски поднялись в верхние горизонты литорали и при отливе полностью осушались. В этот период они собирались группами и спаривались. Размеры яйцеклеток при этом колебались в пределах от 120 до 180 мкм с преимущественным значением 140 мкм. 20 апреля моллюски были помещены в аквариум при температуре воды 6.5°C, и через 6 сут в воде появилось множество яйцевых капсул, которые свободно лежали на дне аквариума, но легко всплывали при колебании воды. Они имели круглую дисковидную форму с сильно выпуклой верхней

и слабо выпуклой нижней сторонами (рис. 1А). Каждая капсула содержала от 1 до 3 яиц. Величина диаметра капсул находилась в прямой зависимости от числа яиц и изменялась в пределах от 350 до 400 мкм; средняя высота капсулы равнялась 170 мкм. Уже через двое суток в капсулах появились подвижные эмбрионы с зачатками раковины и велюма. Через 4–5 сут в воду вышли первые велигеры размерами 180–200 мкм по высоте и 140–160 мкм по ширине раковины. Через 15 сут после выхода из кладки велигеры имели размеры 290–330 мкм и 250–290 мкм соответственно, а еще через 6 сут – 390х300 мкм. Велюм личинки двупластной, по его краям имеется темная пигментация. Раковина (протоконх) личинки полупрозрачная, ее устье округлое, верхний край вытянут в небольшой козырек. Эмбриональный участок раковины несет один оборот, покрыт крупными гранулами неправильной

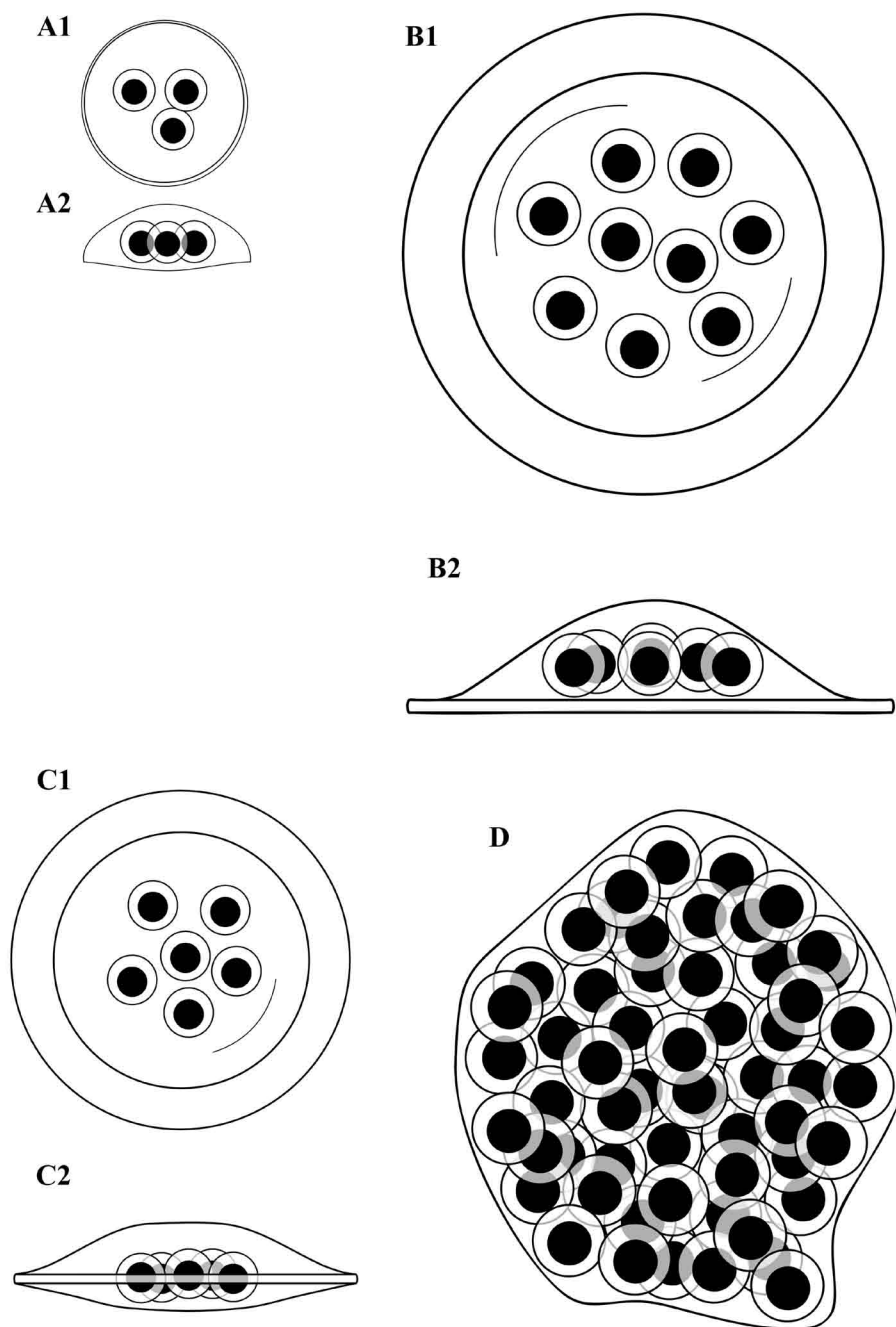


Рис. 1. Схема строения кладок Littorinidae: **A1** – *Littorina brevicula* (вид сверху); **A2** – *L. brevicula* (вид сбоку); **B1** – *L. mandshurica* (вид сверху); **B2** – *L. mandshurica* (вид сбоку); **C1** – *L. squalida* (вид сверху); **C2** – *L. squalida* (вид сбоку); **D** – *L. sitkana*.

Fig. 1. Eggs morphology scheme of Littorinidae: **A1** – *Littorina brevicula* (top view); **A2** – *L. brevicula* (lateral view); **B1** – *L. mandshurica* (top view); **B2** – *L. mandshurica* (lateral view); **C1** – *L. squalida* (top view); **C2** – *L. squalida* (lateral view); **D** – *L. sitkana*.

формы, сгруппированными в виде цепочек, широко отстоящих друг от друга. Между цепочками имеются гранулы неправильной формы, расположенные беспорядочно. На участке личиночной раковины цепочки прерывистые, гранулы между ними отсутствуют (рис. 2А). Первый виток раковины значительно выступает над вторым витком. Функци-

онирующая нога появляется при средней высоте раковины 330 мкм и двух оборотах раковины. Личинка, еще не утратившая парус, плавает и ползает, отыскивая субстрат для оседания. Продолжительность развития с момента формирования кладки до оседания личинок при температуре воды от 6 до 15°C составляет 25 сут. В планктоне

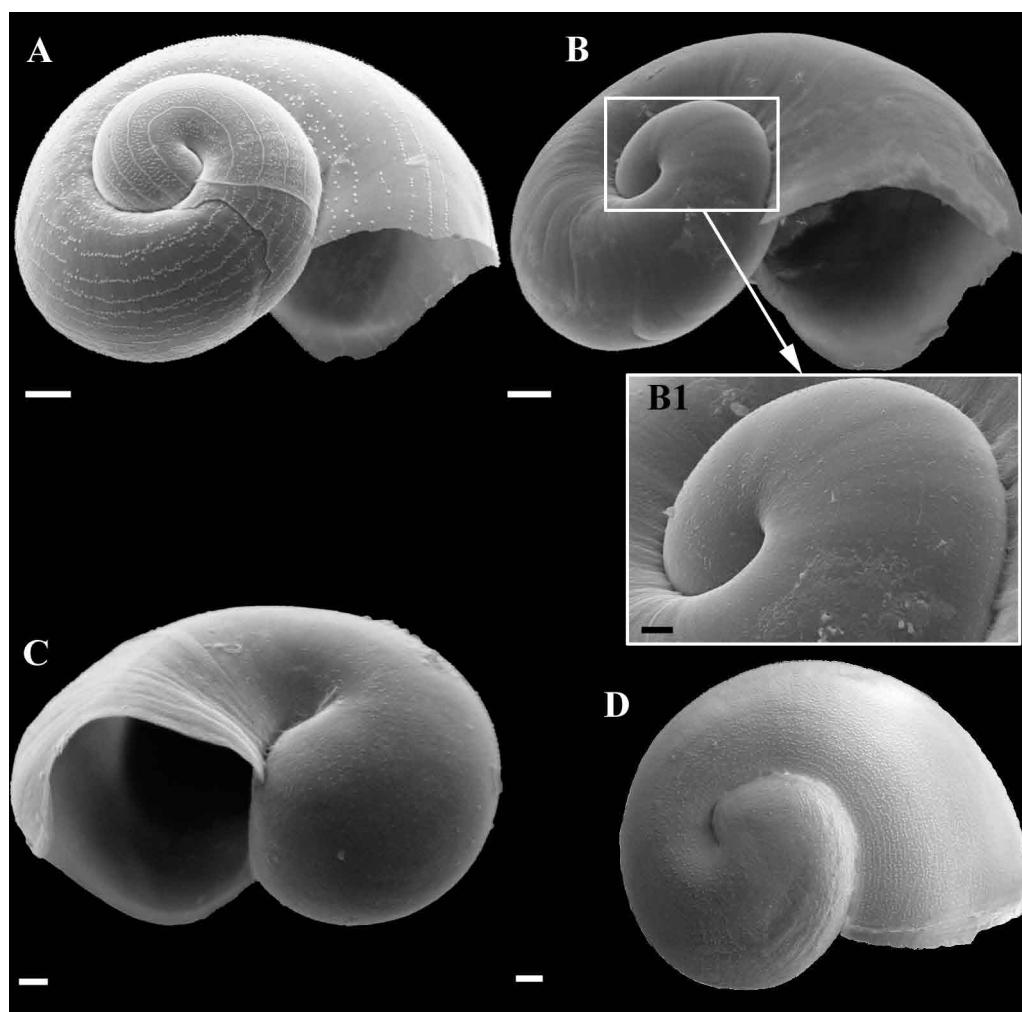


Рис. 2. Микроскульптура личиночных раковин Littorinidae: **A** – *Littorina brevicula*; **B**, **B1** – *L. mandshurica*; **C** – *L. squalida*; **D** – *L. sitkana*. Масштаб (мкм): **A**, **B**, **D** – 30, **B1**, **C** – 10.

Fig. 2. Larval shells microsculpture of Littorinidae: **A** – *Littorina brevicula*; **B**, **B1** – *L. mandshurica*; **C** – *L. squalida*; **D** – *L. sitkana*. Scale bars (μm): **A**, **B**, **D** – 30, **B1**, **C** – 10.

зал. Восток личинки этого вида присутствовали в мае–июне при температуре воды 12–13°C.

Littorina mandshurica. Подобно предыдущему виду, моллюски поднимались на верхнюю литораль в конце марта. Пол визуально различался с 10 апреля. К 20 апреля половые продукты достигли полной зрелости: гонады самок приобрели ярко-красную окраску, размеры яйцеклеток колебались в пределах 60–80 мкм. Сперматозоиды имели высокую активность. 20 апреля половозрелые особи были помещены в аквариумы. Через 6 сут появились пелагические капсулы, в каждой из которых содержалось от 8 до 15 дробящихся яиц. Сбоку капсула имела вид круглой перевернутой тарелки, ее верхняя часть была выпуклой, а нижняя – плоской. Верхний и нижний края капсулы смыкались, образуя довольно широкий периферический край (рис. 1В). Высота капсулы равнялась 350 мкм, а диаметр составлял 1180–1270 мкм в зависимости от числа содержащихся в капсуле эмбрионов. Благодаря своей форме и наличию широкого периферического края, капсула не всплывала, подобно *L. brevicula*, при колебаниях воды, а оставалась на гладком субстрате, как бы присасываясь к нему нижней стороной. Первые велигеры вышли через 6 сут с момента образования капсул. Размеры раковин только что вышедших личинок составляли 190–200 мкм по высоте и 140–150 мкм по ширине. Вышедшие из кладок личинки были подвижными, но держались в основном у дна, меньше – в толще воды, а у поверхности отсутствовали. На 6-й день после выхода из кладок личинки скапливались в основном у дна, проявляя тенденцию к стайному

поведению. Через 20 сут высота раковин личинок увеличилась до 250–290 мкм, а еще через 20 сут, при высоте раковины 350 мкм и ширине 300 мкм личинки начали ползать, периодически всплывая с помощью еще не утраченного вельюма. Протоконх личинки полупрозрачный, сквозь раковину хорошо просматривается красноватая печень, вся личинка имеет красновато-бурый оттенок, по краю вельюма черная пигментация отсутствует. Эмбриональная раковина имеет однородную поверхность и покрыта по всей ее поверхности мелкими гранулами. Участок личиночной раковины покрыт заметными линиями нарастания, мелкие гранулы также присутствуют. Устье округлое, с заметным козырьком по его переднему краю. Эмбриональный виток слабо выступает (рис. 2В). Продолжительность полного развития *L. mandshurica* от образования кладок до оседания в лабораторных условиях составила 45 сут при температуре воды от 6 до 15°C. В планктоне зал. Восток личинки этого вида присутствовали в мае–июне при температуре воды 12–13°C.

Littorina squalida. В середине мая при температуре воды в море 10.5–12.0°C моллюски находились в состоянии нереста. Гонады самок имели бурю окраску, у самцов сперма была активной. Готовые к нересту особи 15 мая были помещены в аквариумы, а через 3 сут появились дисковидные двояковыпуклые капсулы. Диаметр капсул имел размеры 600–700 мкм, ширина периферического края капсулы составляла 90 мкм (рис. 1С). Внутри капсул содержалось от 4 до 14 яиц диаметром 95–100 мкм, которые располагались строго симметрично (как правило, одно яйцо в середине, а остальные – кругами

вокруг него). Подобно предыдущим видам, количество эмбрионов находилось в прямой зависимости от размеров кладок. Кладки свободно лежали на дне. На 3 сут в кладках наблюдались подвижные велигеры высотой 130–150 мкм с раковиной и парусом, а на 4 сут начался выход личинок. Плавающие личинки поднимались в толщу воды, активно плавали по всему объему, встречаясь также и в поверхностной пленке. После 10 сут развития изменилось поведение личинок, появилась тенденция к стайному поведению. На 20–22 сут высота раковин плавающих личинок достигла 230–310 мкм. У крупных особей была хорошо развита нога. Раковина личинки прозрачная, цвет всей личинки желтоватый. Поверхность всей раковины неоднородна: эмбриональный участок покрыт мелкими гранулами, личиночный – мелкими линиями нарастания (рис. 2С). В культуре продолжительность развития вида до формирования ноги составила 24–26 сут при температуре воды 10–15°C. В зал. Восток личинки присутствовали в планктоне с конца мая по июнь при температуре воды 14–15°C.

***Littorina sitkana*.** В зал. Восток моллюски поднялись в верхнюю литораль и начали активно питаться в конце марта при температуре воды 1.5–2.5°C. В это время гонады были еще незрелыми. К середине апреля гонады самок приобрели розово-кремовый оттенок, при этом размеры яйцеклеток варьировали от 100 до 260 мкм, но крупных зрелых яйцеклеток у каждой самки насчитывалось не более 30–40, и лишь у 20% литторин были зрелыми все яйца. У самцов сперматозоиды приобрели подвижность.

20 апреля около 30 экз. литторин были помещены в аквариумы с каме-

нистым грунтом. Температура воды в аквариуме, как и в море, составляла 6°C. Спустя несколько суток в культуре появились первые кладки, а еще через неделю они полностью покрыли нижние и боковые поверхности камней. В этот период температура воды в аквариуме поднялась до 10°C, в то время как в море она увеличилась лишь на 0.5–1.0°C. Кладки *L. sitkana* представляют собой студенистую прозрачную массу грязно-белого или желтоватого цвета, внутри которой находится от 60 до 400 яйцевых капсул. Капсулы круглые, линзовидной формы, с крепкой оболочкой (рис. 1D). Диаметр капсулы – 500–530 мкм, высота – 400 мкм, толщина оболочки – 12 мкм. Внутри каждой капсулы находится одна яйцеклетка. Через три дня в кладках появились гастролы, которые медленно вращались. Спустя 10 сут просматривались крупные, имеющие парус подвижные велигеры. Еще через 11–13 сут из кладок вышла ползающая молодь, которая активно питалась и поднималась по стенкам аквариума. Размеры вышедших моллюсков составляли 490–500 мкм, вся поверхность их раковин была однородной и покрыта крупными гранулами правильной формы, сгруппированными в плотно прилегающие друг к другу радиальные цепочки (рис. 2D). Козырек по краю устья раковины отсутствует. Через 1.5–2.0 сут высота раковин молодежи увеличилась в среднем на 40 мкм. Температура воды в аквариуме при выходе молодежи имела значение 15°C, что на 3°C выше, чем в море. Гибели среди вышедших личинок не наблюдалось, в кладках погибшие личинки отмечались единично. В естественной среде выход личинок был растянутым и продолжался до июля.

Обсуждение

Настоящие исследования показали, что из четырех видов литторин, обитающих в зал. Восток, три вида (*L. brevicula*, *L. mandshurica*, *L. squalida*) формируют пелагические кладки с выходом пелагических планктотрофных личинок, а один вид (*L. sitkana*) – имеет прямое развитие с формированием донной кладки, что совпадает с литературными данными по этим видам, обитающим на других участках ареалов.

Размножение всех видов литторин в зал. Восток происходит с весны до начала лета в диапазоне температур от 6°C в период нереста до 15°C в период нахождения личинок в планктоне. *L. squalida*, несмотря на то, что по сравнению с другими является наиболее холодолюбивым видом, размножается позднее, с мая до начала июля при более высокой температуре. На островах Хоккайдо и Хонсю [Kojima, 1958b, d], а также в зал. Петра Великого и у южного Сахалина зрелые особи этого вида отмечаются в мае–июле, а у Камчатки и северного Сахалина только в июле и августе. Сроки размножения других видов литторин также варьируют в различных районах. Так, *L. mandshurica* на севере о-ва Хонсю нерестится в конце февраля [Kojima, 1958e, 1960], у о-ва Хоккайдо и на юге Приморья массовое появление молоди этого вида наблюдалось в июне–июле [Голиков, Кусакин, 1978; Reid, 1996], т.е. в те же сроки или немного позднее, чем в зал. Восток. *L. brevicula*, наиболее теплолюбивый из исследуемых видов литторин, у берегов Японии размножается с февраля по апрель при температуре воды 5.5–9.6°C [Kojima, 1957, 1958a, 1959; Amio, 1963], то есть раньше, чем в зал. Восток, но при тех же темпера-

турах. В южном Приморье массовое появление осевшей молоди этого вида наблюдалось в июне [Голиков, Кусакин, 1978]. Кладки *L. sitkana* на южном участке ареала, у о-ва Хоккайдо, отмечаются с января по март, а развитие от формирования кладки до выхода молоди продолжается один месяц [Kojima, 1958c]. В зал. Посыета нерест этого вида происходит в июле, у южных Курильских островов – во второй половине мая, а в июле выходит молодь [Reid, 1996]. На о-ве Парамушир ранние кладки наблюдались в июне, а с готовой к выходу молодью – в июле–августе. На самом северном Курильском о-ве Симушир молодь отмечается в августе–сентябре [Голиков, Скарлато, 1967; Голиков, Кусакин, 1978]. По зонально-географической принадлежности литторины в зал. Петра Великого представлены в диапазоне от широкобореальных до субтропическо-низкобореальных, однако их нерест и развитие происходят почти одновременно при относительно низких температурах воды (от 6–10°C в апреле до 15°C в июне) и независимо от степени их теплолюбивости. На примере двустворчатых моллюсков и иглокожих зал. Восток (зал. Петра Великого) и лагуны Буссе (южный Сахалин) показано, что их биогеографическая принадлежность также не является исключительно определяющей время нереста, размножение многих видов различного происхождения происходит в близкие сроки при почти одинаковых температурах воды [Куликова, 1979; Касьянов, 1989]. Очевидно, триггером нереста служат и другие факторы, которыми для литторин могут быть длина светового дня и фазы луны, определяющие

силы приливов и отливов [Mileikovsky, 1975]. Линдеркинг [Lenderking, 1954] при изучении биологии *Littorina skabra angulifera* в районе Майами нашла, что копулирующие пары были более многочисленными в течение новолуния (в первой четверти луны), чем при других лунных фазах, и что выпадение дождей вызывает усиление спаривающейся активности. Что касается фитопланктона, по мнению многих авторов, стимулятора нереста донных беспозвоночных, то начало размножения литторин в зал. Восток совпало с угасанием зимнего цветения, пик которого здесь обычен в феврале – в начале марта [Коновалова, 1984].

Морфологические аспекты репродуктивной стратегии литторин зал. Восток находятся в полном соответствии с общепринятыми положениями [Mileikovsky, 1975; Касьянов, 1989; Thorson, 1946]. Так, *L. sitkana*, вид с прямым развитием и самый мелкий из исследуемых видов литторин, имеет наиболее крупные и богатые желтком яйца, низкую плодовитость и, соответственно, большие размеры выходящей из кладки молодежи, а также, как следствие, низкую смертность эмбрионов. Анализ развития исследованных литторин с планктотрофной стратегией позволил выявить морфологические особенности строения капсул и личинок (см. таблицу, рисунки). У *L. mandshurica* мелкие яйцеклетки сочетаются с самыми крупными капсулами и с наибольшим числом эмбрионов в них. Однако размеры выходящих из капсул личинок не меньше, чем у двух других видов, очевидно, вследствие большей продолжительности развития личинок в капсуле. Только что вышед-

шие из капсул велигеры *L. squalida* самые мелкие по сравнению с двумя другими видами. При оседании эти размеры становятся почти равными, очевидно в связи с большей скоростью роста и развития личинок *L. squalida*, которая обеспечивается относительно высокой температурой, характерной для раннелетнего периода.

Существует ряд работ с приведением размерных показателей и морфологии пелагических яйцевых капсул и подразделением их на разные типы, подчеркивается роль этих признаков в таксономии [Bandel, 1974; Reid, 1989, 1996]. Строение кладок исследуемых нами литторин в целом соответствует их описаниям в литературе, но имеются и некоторые особенности, заслуживающие внимания. Так, в работах Кодзима [Kojima, 1958b, d] отмечено, что у о-ва Хонсю диаметр пелагических капсул *L. squalida* составляет 870–880 мкм, в каждой капсуле содержится 14–15 яйцеклеток, диаметр яиц составляет 95 мкм, высота личиночной раковины перед оседанием достигает 340 мкм. В зал. Восток яйцевая капсула этого вида имеет меньшие размеры (600–700 мкм) при меньшем (от 4 до 14) числе яйцеклеток, диаметр яйцеклеток колеблется в пределах 95–100 мкм, а максимальная высота протоконха составляет 310 мкм. В зал. Посъета, по данным Матвеевой [Полевой определитель..., 1976] в капсуле находится 10–14 яиц размером 90 мкм, а ее диаметр составляет 800 мкм. Капсулы *L. mandshurica* на различных участках ареала также различаются по размерам. Так, по Кодзима [Kojima, 1958e, 1960] у берегов о. Хонсю этот вид имеет капсулу диаметром 1000 мкм

Развитие литторин зал. Петра Великого в лабораторных условиях
Development of littorinid gastropods from Peter the Great Bay *in vitro*

Вид	<i>Littorina brevicula</i>	<i>Littorina mandshurica</i>	<i>Littorina squalida</i>	<i>Littorina sikana</i>
Сроки размножения	Апрель–июнь	Апрель–июнь	Май–июнь	Апрель–июнь
Диаметр яйцеклетки, мкм	120–180	60–80	95–100	200–260
Тип развития	Пелагическая капсула, планктотрофная личинка	Пелагическая капсула, планктотрофная личинка	Пелагическая капсула, планктотрофная личинка	Бентосная кладка, прямое
Диаметр яйцевой капсулы, мкм	350–440	1180–1270	600–700	500–530
Количество яиц в капсуле	1–3	8–15	4–14	1
Размеры личинок при выходе из капсул, мкм	180–200	190–200	130–160	490–500
Минимальные размер ползающей личинки, мкм	330–390	350	340	490–500
Продолжительность развития в кладке, сут	4–5	6	4	24–26
Продолжительность полного развития, сут	25–26	45	24–26	24–26
Температура развития в культуре, °C	6–15	6–15	10–15	6–15

с числом яйцеклеток в ней от 9 до 12 при диаметре 120 мкм, в зал. Восток эти показатели имеют значения соответственно 1180–1270 мкм, 8–15 яйцеклеток при размерах 60–80 мкм. Значительно меньше расхождений в размерных параметрах у *L. brevicula*. При прочих почти равных показателях размеры яйцеклеток (120–180 мкм) и протоконов (330–390 мкм) у этого вида оказались в зал. Восток больше, чем по данным Рида [Reid, 1996] (84–114 и 350–360 мкм, соответственно). Согласно Кодзима [Kojima, 1958d, e], капсулы *L. mandshurica* и *L. squalida* двояковыпуклые. По нашим наблюдениям, капсула *L. mandshurica* снизу плоская, а капсула *L. squalida* слека выпуклая и имеет строение, близкое к описанным в литературе для *L. scutulata* и *L. litorea* [Linke, 1933; Buckland et al., 1973; Murray, 1979; Mastro et al., 1982; цит. по: Reid, 1989]. Уплощенная нижняя сторона капсулы *L. mandshurica* имеет функциональное значение, обеспечивая плотную фиксацию капсулы на

субстрате. Так, в эксперименте отделить капсулы от гладкой поверхности дна и стенок аквариума было очень трудно. Вероятно, одной из функций капсул этого, как и других видов, является их локализация на ограниченных участках дна, в некоторой степени препятствующая их расселению, а сами капсулы можно охарактеризовать как донно-пелагические. Подтверждением служит анализ проб планктона и грунта, взятых в непосредственной близости от скоплений литторин. Оказалось, что в планктонных пробах, независимо от мест сбора, пелагические капсулы литторин встречаются единично. Вместе с тем в пробе грунта из района обитания взрослых моллюсков имелось множество яйцевых капсул с эмбрионами и личинками разных стадий. Очевидно, они локализуются на поверхности грунта в непосредственной близости от скоплений взрослых особей и свободно перемещаются в придонном слое приливно-отливными и ветровыми течениями.

Благодарности

Настоящая работа выполнена (№ 06-III-A-06-164; 06-III-D-06-238) и при поддержке грантов ДВО РАН РФФИ 08-04-00929.

Литература

- Голиков А.Н., Кусакин О.Г. 1962. Фауна и экология брюхоногих переднежаберных моллюсков (Gastropoda, Prosobranchia) литорали Курильских островов // Исследования дальневосточных морей. Т. 8. С. 248–346.
- Голиков А.Н., Скарлато О.А. 1967. Моллюски залива Посыет (Японское море) и их экология // Моллюски и их роль в биоценозах и формировании фаун. Л.: Наука. С. 5–154.
- Голиков А.Н., Гульбин В.В. 1978. Брюхоногие переднежаберные моллюски (Gastropoda, Prosobranchia) шельфа Курильских островов. 1. Отряды Docoglossa – Entomostoma // Животный и растительный мир шельфовых зон Курильских островов. М.: Наука. С. 161–223.
- Голиков А.Н., Кусакин О.Г. 1978. Раковинные брюхоногие моллюски литорали морей СССР. Л.: Наука. 292 с.
- Касьянов В.Л. 1989. Репродуктивная стратегия морских двустворчатых моллюсков и иглокожих. Л.: Наука. 181 с.
- Коновалова Г.В. 1984. Структура планктонного фитоценоза залива Восток Японского моря // Биология моря. Т. 32, № 1. С. 13–22.

- Куликова В.А. 1979. Особенности размножения двустворчатых моллюсков в лагуне Буссе в связи с температурными условиями водоема // Биология моря. № 1. С. 34–38.
- Мокиевский О.В. 1960. Литоральная фауна северо-западного побережья Японского моря // Труды Института океанологии им. П.П. Ширшова АН СССР. Т. 34. С. 242–328.
- Полевой определитель планктона. 1976. Л.: ЗИН АН СССР. Вып. 2. 346 карт.
- Amio M. 1963. A comparative embryology of marine gastropods, with ecological consideration // Journal of the Shimonoseki University of Fisheries. V. 12. P. 229–358.
- Bandel K. 1974. Studies on Littorinidae from the Atlantic // Veliger. V. 17. P. 92–114.
- Behrens Yamada S. 1989. Are direct developers more locally adapted than planktonic developers? // Marine Biology. V. 103. P. 403–411.
- Boulding E.G., Buckland-Nicks J., Alstyne K.L., van. 1993. Morphological and allozyme variation in *Littorina sitkana* and related *Littorina* species from the northeastern Pacific // Veliger. V. 36. P. 43–68.
- Buckland-Nicks J.A., Chia F.-S. 1990. Egg capsule formation and hatching in the marine snail *Littorina sitkana* // Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B. V. 326. P. 159–176.
- Kojima Y. 1957. On the breeding of a periwinkle *Littorivaga brevicula* (Philippi) // Bulletin of the Biological Station of Asamushi, Tohoku University. V. 8. P. 59–62.
- Kojima Y. 1958a. On the breeding of periwinkle *Littorivaga brevicula* (Philippi) and *Littorivaga atkana* (Dall) // Venus. V. 19. P. 224–229.
- Kojima Y. 1958b. On the floating egg capsules of periwinkle *Littorina squalida* Broderip et Sowerby and *Nodilittorina pyramidalis* (Quoy et Gaimard) // Venus. V. 19. P. 233–237.
- Kojima Y. 1958c. On the breeding of a periwinkle *Littorivaga atkana* (Dall) // Bulletin of the Biological Station of Asamushi, Tohoku University. V. 9. P. 35–37.
- Kojima Y. 1958d. A new type of the egg capsule of a periwinkle *Littorina squalida* Broderip et Sowerby // Bulletin of the Biological Station of Asamushi, Tohoku University. V. 9. P. 39–41.
- Kojima Y. 1958e. On the planktonic egg capsules of *Littorivaga mandschurica* (Schrenck) and *Littoraria strigata* (Lischke) // Venus. V. 20. P. 81–86.
- Kojima Y. 1960. On the reproduction of periwinkles Littorinidae // Bulletin of the Biological Station of Asamushi. 1960. V. 10. P. 117–120.
- Lenderking R.E. 1954. Some recent observations on the biology of *Littorina angulifera* Lam. of Biscayne and Virginia Keys, Florida // Bulletin of Marine Science Gulf Caribbean. V. 3. P. 273–296.
- Mileikovsky S.A. 1975. Types of larval development in Littorinidae (Gastropoda, Prosobranchia) in World Ocean, and ecological patterns of their distribution // Marine Biology. V. 30. P. 129–136.
- Min Ho Son, Sung Yun Hong. 1998. Reproduction of *Littorina brevicula* in Korean waters // Marine Ecology Progress Series. V. 172. P. 215–223.
- Reid D.G. 1989. The comparative morphology, phylogeny and evolution of the gastropod family Littorinidae // Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B. V. 324. P. 1–110.
- Reid D.G. 1996. Systematics and Evolution of *Littorina*. London: The Ray Society. 463 p.
- Sacchi C.F., Voltolina D. 1987. Recherches sur l'écologie comparée des littorines (Gastropoda, Prosobranchia) dans l'Île de Vancouver (British Columbia, Canada) // Atti della Società Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano. V. 128. P. 209–234.
- Thorson G. 1946. Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates, with special reference to the planktonic larvae in the Sound (Øresund) // Meddelester fra Kommissionen for Danmarks Fiskeri- og Havundersøgelser, Serie Plankton. Bd. 4, N 1. S. 1–523.
- Yamaguchi M. 1967. Egg capsules of a periwinkle, *Littorina brevicula*, in plankton samples // Venus. V. 25. P. 73–76.