

Размножение брюхоногих моллюсков *Cryptonatica janthostoma* (Deshayes, 1841) и *Lunatia pila* (Pilsbry, 1911) (*Gastropoda*, *Naticidae*) в Японском море

Ю.М. ЯКОВЛЕВ, Н.К. КОЛОТУХИНА

Институт биологии моря ДВО РАН 690041 Владивосток

Cryptonatica janthostoma и *Lunatia pila* различаются по своей репродуктивной стратегии. Морфология их кладок видоспецифична. Наибольшие различия обнаружены в содержании яйцевых капсул. К концу развития в кладках обоих видов остается меньшее количество потомства, нежели число отложенных яиц. Так, в конце инкапсулярного развития у криптонатики находится около 14, а у лунации только 1 зародыш в капсуле. В целом из одной кладки криптонатики выходит около 233000 велигеров, которые сразу переходят к планктонному образу жизни для завершения развития. Ширина последнего завитка их раковины составляет в среднем 311 мкм. Из кладки лунации выходит около 7000, но вполне сформированных и ползающих по субстрату ювенильных особей с шириной последнего завитка раковины в среднем 645 мкм. Это подтверждает известное мнение о том, что размножение с пелагической личинкой требует меньший размер яиц и большую индивидуальную плодовитость, нежели размножение при полном бентосном развитии.

The reproduction of molluscs *Cryptonatica janthostoma* (Deshayes, 1841) and *Lunatia pila* (Pilsbry, 1911) (*Gastropoda*, *Naticida*) in the Sea of Japan

YURI M. YAKOVLEV, NATALIYA K. KOLOTUKHINA

Institute of Marine Biology, Far East Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690041, Russia

The mature adult *Cryptonatica janthostoma* and *Lunatia pila* and their benthic egg collars were collected in Vostok Bay (Peter the Great Bay, Sea of Japan) for study the reproductive biology. These gastropods show the species specificity of morphology of their egg collars. Both species lay more eggs than reach hatching. *C. janthostoma* has capsules contain before hatching many fewer veligers (mean 14) than do *L. pila* - one juvenile. The mean diameter of newly hatched veliger shell of *C. janthostoma* is 311 mkm, while the size of protoconch of crawling juveniles of *L. pila* - 645 mkm. From one egg collar of *C. janthostoma* go out real 233 000 planktonic veligers and only 7 000 crawled juveniles from *L. pila*. At the whole, this observation supports common position that reproduction with planktonic stages in contrast to benthic direct development requires smaller size of eggs and more higher fecundity.

Биология размножения япономорских гастропод изучена недостаточно полно. В данной работе описаны особенности репродукции двух видов в связи с разными типами их развития.

Материал и методика

Материалом для исследования послужили ежемесячные сборы криптонатик и лунаций, проведенные в 1990-1991 и 1995 гг. в зал. Восток Японского моря. Моллюсков (10-20 экз. каждого вида) и их кладки собирали с глубины 3-10 м. Всего было изучено 39 кладок *C. janthostoma* и 23 *L. pila*. У кладок измеряли длину и ширину ленты, высоту и диаметры (верхний и нижний) кладок. Для определения количества личинок, выходящих из кладки, подсчитывали число зародышей на 1 см² кладки с последующим пересчетом на всю ее площадь.

Особенности размножения собранных моллюсков, кроме того, наблюдали в проточных отдельных аквариумах на биологической станции "Восток" Института биологии моря ДВО РАН с февраля 1990 г. по июнь 1991 г. Кладки натицид, отложенные в условиях аквариума, измеряли по тем же параметрам. С момента появления первых кладок следили за развитием зародышей. После выхода личинок из кладок их фиксировали в 70%-ном этаноле для последующего изучения.

Результаты и обсуждение

Криптонатика и лунация принадлежат к семейству *Naticidae* Forbes 1838 [Golikov, Sirenko, 1988; Kabat, 1991]. Электрофоретический анализ особей этих видов из поселения зал. Восток обнаружил низкое значение индекса их генетического сходства [Заславская, Колотухина, 1993]. Натурные и аквариальные наблюдения за криптонатикой и лунацией показали, что эти два вида в зал. Восток откладывают кладки, типичные для семейства *Naticidae*, и очень часто встречаются совместно, но при этом ареалы их значительно различаются.

Криптонатика *C. janthostoma* - тихоокеанский приазиатский широкобореальный вид, живущий на глубинах до 80 м. Она широко распространена в северо-западной части Японского моря. Кроме того, обитает в Беринговом и Охотском морях, у берегов Камчатки, Курильских островов, у южного Сахалина, у о-ва Монерон и на севере о-ва Хоккайдо, Японии [Habe, Ito, 1976; Голиков, Кусакин, 1978; Голиков и др., 1987; Golikov, Sirenko, 1988].

Лунация *L. pila* - приазиатский низкобореальный вид, обитающий от нижнего горизонта литорали до глубины 160 м [Golikov, Sirenko, 1988]. Она распространена в северной части Японского моря, у южно-

го Сахалина, южных Курильских островов, у о-ва Хоккайдо [Голиков и др., 1987].

Кладки *Cryptonatica janthostoma* и *Lunatia pila* представляют собой слизистые, инкрустированные песчинками или частичками ила ленты, свернутые кольцом. Полный оборот такой ленты отмечается редко. Несмотря на широкую индивидуальную изменчивость кладок, можно установить количественные видовые отличия в их форме (табл. 1). Кладки криптонатики уплощены и имеют форму усеченного конуса. Лунация откладывает более крупные, высокие кладки в форме кувшина.

Таблица 1

Различия в размерах кладок *Cryptonatica janthostoma* и *Lunatia pila* из зал. Восток (приведены средние значения в см)
Differences in egg collar measurements of *Cryptonatica janthostoma* and *Lunatia pila* from Vostok Bay (average values are given, in cm)

Вид	Длина ленты	Ширина ленты	Высота кладки	Нижний диаметр кладки	Верхний диаметр кладки
<i>Cryptonatica janthostoma</i> в природных поселениях	31,3	4,6	3,6	8,8	3,7
в аквариумах	26,5	4,0	2,0	11,0	3,3
<i>Lunatia pila</i>	24,7	3,4	2,5	7,9	3,8

Капсулы в кладках обоих видов располагаются в один слой. Диаметр капсулы криптонатики составляет 770 ± 29 мкм, лунации - около 1100 мкм. Количество зародышей, приходящихся на одну капсулу, у этих видов резко различается. Так, в начальный период развития в кладке криптонатики капсулы заполнены 18 - 26 дробящимися яйцеклетками, в то время как у лунации на одну капсулу приходится лишь 1 (редко 2-3) яйцеклетки на той или иной стадии дробления. К концу развития у *C. janthostoma* в каждой капсуле насчитывается 14 ± 2 велигеров, а у *L. pila* накануне рассыпания кладки капсулы содержат всего по 1 ювенильной особи.

Для построения кладки криптонатика выметывает в среднем 383 000 яиц, а лунация только около 7000 (табл. 2). К концу развития часть эмбрионов криптонатики разрушается, и в ее капсулах остается около 74% потомства от исходного числа выметанных яиц. Таким образом, реальная разовая индивидуальная плодовитость (выход молоди

из одной кладки) криптонатики составляет 233000 ± 376 экз., у лунации - 7000 ± 94 экз. К сожалению, пока нам не удалось определить количество кладок, которые откладывает особь каждого вида в течение сезона размножения в море, и установить таким образом годовую плодовитость для каждого вида.

Таблица 2

Среднее количество зародышей в кладках натицид из зал. Восток
Average juvenile number in naticid egg collars from Vostok Bay

Вид	Количество капсул на 1 см кладки	Количество зародышей в капсуле в начале развития	Количество зародышей в капсуле перед вылуплением	Количество зародышей в кладке в начале развития	Количество потомства на кладку перед вылуплением
<i>Cryptonatica janthostoma</i> в природных поселениях	133	19	14	315000	233000
в аквариумах	100	17	13	165000	124000
<i>Lunatia pila</i>	74	1	1	7000	7000

Из кладок криптонатики выходят планктонные личинки - велигеры. Они активно плавают в толще воды за счет мощного веляума. Размер раковины (ширина последнего оборота) велигеров, только что вышедших из кладки, составляет 311 ± 2 мкм. Через 5 сут планктонной жизни рост раковины криптонатики практически не отмечался (дальнейшее содержание личинок в аквариальных условиях не проводили). Считается, что после планктонного периода, длящегося несколько недель, личинки натицид оседают на субстрат, претерпевают метаморфоз и превращаются в молодь [Gidlioli, 1955; Thiriott-Quievreux, Scheltema, 1982]. В кратком сообщении В. Найденко и Т. Найденко [1976] указывается на наличие у *C. janthostoma* лишь одной яйцеклетки в капсуле и отсутствии пелагического развития. Эти авторы, на наш взгляд, ошиблись в таксономическом определении изученного ими объекта.

У лунации из рассыпающихся кладок сразу выходит вполне приспособленная, подвижная и активно питающаяся молодь. Ширина последнего оборота ее раковины после выхода из кладки составляет 645

± 4 мкм. Уже через 10 сут содержания в аквариуме размеры раковины увеличиваются до 787 ± 7 мкм.

Известно [Thorson, 1950], что виды, не имеющие пелагической личиночной стадии в отличие от видов с пелагическим развитием, продуцируют немногочисленные крупные яйца.

Очевидно, что при бентосном, непелагическом типе развития, свойственном лунации, когда эмбриональное и личиночное развитие (велигер) проходит под защитными покровами капсул, можно ожидать меньшей индивидуальной плодовитости и более крупных размеров яйцеклеток. Напротив, при преобладании планктонной фазы в развитии (в кладке проходит эмбриональное и лишь самые ранние стадии личиночного развития), что характерно для криптонатики, следует ожидать большей плодовитости и меньшего размера яйцеклеток.

Наше исследование полностью подтверждает это положение. Яйца лунации в кладках имеют диаметр около 500 мкм. Они очень богаты желтком, так что плохо просматриваются борозды дробления. Яйца криптонатики в диаметре составляют приблизительно 170 мкм. По сравнению с лунацией они обеднены желтком, и все стадии дробления и закладки органов хорошо просматриваются.

Кладки обоих видов появляются как в море, так и в аквариуме (проточная вода поступает сразу из моря с глубины 3 м) почти одновременно. Первые кладки зарегистрированы в марте при температуре $+5...+9^{\circ}\text{C}$ и отмечались до июля. Рассыпание кладок происходит при достижении температуры у дна $+12...+15^{\circ}\text{C}$. Сроки построения кладок натицидами в конкретном районе, вероятно, сильно зависят от климатических условий года. Так, одна кладка криптонатики была найдена 14 февраля 1990 г. В 1991 г. кладок в это время не наблюдали. Репродуктивное состояние особей, по-видимому, зависит и от температурных различий на разных глубинах обитания моллюсков, однако наши данные по этому вопросу требуют дополнительных наблюдений. Следует отметить, что большинство животных спаривалось в дневное время и производило кладки к утру следующего дня.

Голиков и Гульбин [1978] в работе по гастроподам Курильских островов приводят краткие сведения о кладках *C. janthostoma* и *L. pila*. У первого вида первая кладка была встречена на о-ве Кунашир 21 июня. В каждой капсуле этой кладки находилось по 15-20 дробящихся яиц диаметром 200 мкм. Во второй половине июня и в августе кладки содержали уже только 12-17 эмбрионов в каждой капсуле, что соответствует и нашим подсчетам готовых к выходу эмбрионов на одну капсулу. Так, 13 марта нами обнаружены недавно отложенные кладки с 16-36

зародышами на капсулу, в то время как к концу весны перед выходом личинок их число в капсуле составляло 12-16. Очевидно, что часть потомства разрушается и служит питательным материалом для выжившей молоди. К концу развития в кладках остается довольно постоянное число эмбрионов, по-видимому лимитируемое объемом капсулы. Этими же авторами [Голиков, Гульбин, 1978] первая кладка лунации на о-ве Кунашир была отмечена 12 июня. Каждая яйцевая капсула содержала по одному эмбриону, имеющему высоту раковины 650 мкм и диаметр 700 мкм, что также соответствует нашим данным по лунации из зал. Восток. Следует отметить иные временные сроки откладывания кладок этих видов в разных регионах и наличие у *L. pila* с о-ва Кунашир (судя по рисунку на с. 206 у Голикова и Гульбина [1978]) двухслойного расположения яйцевых капсул.

Анализ литературы [Wheatly, 1947; Commito, 1982; Kabat, 1990] показывает, что подобные различия в репродуктивной стратегии среди других видов натицид уже описаны, поскольку их размножение привлекает внимание исследователей из-за огромного вреда, наносимого этими хищниками эксплуатируемым коммерческим поселениям мерценарии и других зарывающихся двустворчатых моллюсков.

При изучении размножения натицид возникают некоторые трудности для точного сопоставления видовых особенностей. Так, Шелтема и Уильямс [Scheltema, Williams, 1983] отмечают, что личинки представителей этого семейства плохо поддаются идентификации и описанию из-за отсутствия хороших таксономических признаков; трудности заключаются также в наличии множества описаний личинок неидентифицированных натицид и обширной синонимии широко распространенных видов. При изучении размножения имеется опасность смешивания кладок близких видов со сходным типом размножения. Так, в прибрежье Хоккайдо, Япония, известно 8 видов рода *Cryphonatica* [Habe, Ito, 1976], но далеко не у всех изучено размножение.

Шилейко [1977], описавший половой аппарат некоторых натицид, указывает на простоту и схожесть строения гонады и половых протоков. Последнее не предполагает обнаружения каких-либо значительных корреляций между строением половой системы и типом размножения.

Крупным вкладом в изучение размножения натицид можно считать работу Джильоли [Giglioli, 1955]. Он описал кладки 9 видов натицид согласно их внешним и внутренним отличиям, а также предложил классификацию кладок. Наиболее изучена атлантическая *Lunatia*

heros, имеющая планктонную личинку. Ее развитие в лабораторной культуре завершается на 31-54-е сут при длине раковины около 800 мкм. [Thiriot-Quievreux, Scheltema, 1982]. Отмечается очень большое сходство развития этого вида и у европейской *Natica alredi* Forbes [= *N. poliana* Chiaje, *N. pulchella* Risso, *N. nitidae* (Donovan), *N. intermedia* Philippi] по описаниям ряда исследователей [Thorson, 1946; Fretter, Pilkington, 1970]. Все указанное подтверждает наличие среди натицид двух типов размножения. При первом из кладки выходят молодые, плавающие в толще воды велигеры, что отмечается у *C. janthostoma*, при втором, характерном для *L. pila*, из кладки выходит ползающая по грунту молодь.

Литература

- Голиков А.Н., Гульбин В.В. 1978. Брюхоногие переднежаберные моллюски (*Gastropoda*, *Prosobranchiata*) шельфа Курильских островов. 1. Отряды *Docoglossa* - *Entomostoma* // Животный и растительный мир шельфовых зон Курильских островов / Ред. О.Г. Кусакин. М.: Наука. С. 159-223.
- Голиков А.Н., Кусакин О.Г. 1978. Раковинные брюхоногие моллюски литорали морей СССР. Л.: Наука. 257 с.
- Голиков А.Н., Гульбин В.В., Сиренко Б.И. 1987. Брюхоногие переднежаберные моллюски шельфа острова Монерон (Японское море). 2. Отряды *Naticiformes* - *Eulimiformes* // Фауна и распределение моллюсков: Северная Пацифика и Полярный бассейн / Ред. А.И. Кафанов. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 41-56.
- Заславская Н.И., Колотухина Н.К. 1993. Электрофоретический анализ двух групп брюхоногого моллюска *Cryptonatica janthostoma*, различающихся по морфологическим признакам // Биология моря. N 2. С. 109-111.
- Найденко В.П., Найденко Т.Х. 1976. Температурная стимуляция нереста и выращивание личинок двух видов брюхоногих моллюсков в аквариальных условиях // Экспериментальная экология морских беспозвоночных / Ред. Е.В. Краснов. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1976. С. 125-126.
- Шилейко А.А. 1977. Материалы по морфологии *Naticoidea* и вопросы таксономии надсемейства (*Mollusca: Mesogastropoda*) // Труды Института океанологии АН СССР. Т. 108. С. 79-97.
- Commito J.A. 1982. Effects of *Lunacia heros* predation on the population dynamics of *Mya arenaria* and *Macoma balthica* in Maine, USA // Marine Biology. V. 69. P. 187-193.
- Fretter V., Pilkington M.C. 1970. *Prosobranchia* - Veliger larvae of *Taenioglossa* and *Stenoglossa* zooplankton. Fiches d'identification du zooplancton // Conseil Permanent International pour l'exploration de la Mer. Sheets 129-132. P. 1-26.
- Giglioli M.E.C. 1955. The egg masses of the *Naticidae* (*Gastropoda*) // Journal of Fisheries Research board of Canada. V. 12, N 2. P. 287 - 327.
- Golikov A.N., Sirenko B.I. 1988. The naticid gastropods in the boreal waters of the Western Pacific and Arctic Oceans // Malacological Review. V. 21, N 1. P. 1-41.
- Habe T., Ito K. 1976. Two new naticoid species (*Mollusca*) from Hokkaido // Bulletin of the National Science Museum, Tokyo (New Series). Ser. A. (Zoology). V. 2, N 2. P. 79-82.
- Kabat A.R. 1990. Predatory ecology of naticid gastropods with a review of shell boring predation // Malacologia. V. 32, N 1. P. 155-193.
- Kabat A.R. 1991. The classification of the *Nacitidae* (*Mollusca: Gastropoda*): review and analysis of the supraspecific taxa // Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, Harvard University. V. 152, N 7. P. 417 - 479.
- Scheltema R.S., Williams I.P. 1983. Long distance dispersal of planktonic larvae and the biogeography and evolution of some Polynesian and Western Pacific mollusks // Bulletin of Marine Science. V. 33, N 3. P. 545-565.
- Thiriot-Quievreux C., Scheltema R.S. 1982. Planktonic larvae of New England gastropods. 5. *Bittium alternatum*, *Triphora nigrocincta*, *Cerithiopsis emersoni*, *Lunatia heros* and *Crepidula plana* // Malacologia. V. 23, N 1. P. 37-46.
- Thorson G. 1946. Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates with special reference to the planktonic larvae of the Sound (Oresund) // Meddelelser fra Kommissionen for Danmarks Fiskeri- og Havundersogelser. Ser. Plankton. N 4. P. 1-523.
- Thorson G. 1950. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates // Biological Reviews. V. 25. P. 1-45.
- Wheatly J.M. 1947. Investigation of *Polinices* and clams at Belliveau Cove // New Series of Fisheries Research Board of Canada. N 371. P. 1-57.