

Защищают ли кладки ранние стадии развития брюхоногих моллюсков от изменений солености и осушения?

Л.М. Ярославцева, Э.П. Сергеева

Институт биологии моря ДВО РАН, Владивосток 690041, Россия

Исследовали эффективность защиты эмбрионов и личинок в кладках литоральных и сублиторальных брюхоногих моллюсков от опреснения и осушения. Показано, что развивающиеся в кладках эмбрионы и личинки не защищены от изменений солености внешней среды. Личинки в яйцевых кладках способны адаптироваться к изменениям солености. Кладки не предохраняют развивающихся в них личинок также от осушения. Высказывается предположение, что пелагические яйцевые капсулы и стационарные яйцевые массы обеспечивают преимущество при расселении вида, что, очевидно, увеличивает шансы личинок осесть вблизи родительских поселений на благоприятный субстрат.

Do egg masses of gastropod mollusks protect early development stages from salinity variations and desiccation?

L.M. Yaroslavtseva, E.P. Sergeeva

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

We investigated whether embryos and larvae of intertidal gastropods developing in pelagic egg capsules and in egg masses are effectively protected from decreased salinity and desiccation. Results suggest that embryos and larvae in egg masses are not protected from salinity fluctuations. Larvae inside pelagic capsules and egg masses are capable of adapting to diluted sea water. Similarly, egg masses do not protect developing larvae from desiccation. Pelagic egg capsules and egg masses may give an advantage in the distribution of species. This evidently increases the chances of larvae to settle on an appropriate substrate near parental populations.

Типы размножения морских беспозвоночных довольно разнообразны. Наиболее простой из них – вымет яйцеклеток и спермиев в окружающую среду с последующим наружным оплодотворением. Так размножаются многие морские иглокожие, двусторчатые моллюски, хитоны и другие животные. Забота о потомстве при таком способе размножения отсутствует полностью, вследствие чего наиболее уязвимые

ранние стадии развития могут подвергаться неблагоприятному воздействию среды обитания. Отсутствие заботы о потомстве компенсируется большим количеством выметываемых каждой самкой яиц [Милейковский, 1981, 1985; Касьянов, 1989], а также достаточно высокими адаптивными способностями личинок к изменениям факторов среды [Луканин, 1976; Саранчова, Кулаковский, 1982; Кашенко, 1985, 1992; Ярослав-

лавцева и др., 1986, 1990; Саранцова, 1988; Ярославцева, Сергеева, 1992, 1994].

Для большинства морских брюхоногих моллюсков характерна забота о потомстве, выражающаяся в откладывании яиц в слизистые, кожистые кладки, коконы, капсулы, вынашивании зародышей в полости тела, живорождении. Существует представление о том, что виды, освобождающие свое потомство во внешнюю среду на поздних стадиях развития или обеспечивающие ему какую-либо форму защиты в виде дополнительных оболочек разной природы, выделяемых половыми путями или специальными железами, имеют преимущество при неблагоприятных изменениях в среде [Kinne, 1971]. «Забота» о потомстве, как полагает В.В. Хлебович [1974], во многих случаях направлена на стабилизацию и оптимизацию соленостных условий, в которых протекают ранние этапы онтогенеза. Так, у литорального брюхоногого моллюска *Littorina saxatilis* забота о потомстве проявляется в вынашивании зародышей в выводковой камере, в которой поддерживается постоянное осмотическое давление, соответствующее солености 14–16‰ [Бергер, 1986]. У брюхоногого моллюска *Nucella lapidus* при снижении солености внешней среды сохраняется повышенная осмотическая концентрация в яйцевых капсулах, превышающая наружную концентрацию на 20% благодаря наличию высокомолекулярных соединений [Pechenik, 1983]. Повышенная осмотическая концентрация, защищающая яйца и эмбрионы от осмотического стресса, поддерживается в яйцевых капсулах моллюска *Physa acuta*, обита-

ющего в солоноватых водах [Styczyska-Jurewich, 1972]. Однако существуют сведения о том, что величина и колебания солености внешней среды могут заметно влиять на развитие эмбрионов внутри яйцевых оболочек. Примером могут служить кладки гастропод *Elysia viridis* [Hagerman, 1970] и *Dendrodoris miniata* [Shyamasundari, Najbuddin, 1976].

У гастропод выметывание яиц свободной россыпью, наружное осеменение – явление довольно редкое. Оно свойственно наиболее примитивным представителям подкласса переднежаберных, в том числе и литоральным моллюскам-блюдечкам сем. Lottiidae. Учитывая нестабильность условий существования на литорали и отсутствие заботы о потомстве у этих организмов, можно предположить, что ранние стадии развития моллюсков-блюдечек должны обладать достаточно большим запасом экологической пластичности.

Другие обитатели скалистой и каменистой литорали Японского моря – брюхоногие моллюски *Littorina mandshurica* и *L. squalida* проявляют заботу о потомстве, заключающуюся в том, что в процессе размножения они образуют пелагические яйцевые капсулы. Капсулы содержат 9–14 яиц, погруженных в студенистую массу. Ранние этапы развития проходят как бы под защитой этой массы, и личинки, покидая капсулы, выходят во внешнюю среду на стадии раннего велигера.

Более сложная форма заботы о потомстве присуща брюхоному моллюску *Epheria turrita*, обитающему от нижнего горизонта литорали и верхней сублиторали до глубины 22–25 м [Голи-

ков, Скарлато, 1967]. Представители этого вида откладывают яйца на слоевищах водорослей и листьях морских трав; яйца собраны в кладки, верхняя оболочка которых значительно уплотнена. Кладки непелагические, надежно прикреплены к субстрату, имеют форму лепешки или кольца. Личинки выходят из кладок на стадии велигера. Первые кладки появляются в марте [Волова и др., 1979] в период таяния льда, последние – в мае–июне. Во время отливов они могут подвергаться значительному опреснению и осушению. У этих вышеупомянутых видов личинки покидают кладки и выходят во внешнюю среду на стадии велигера. Дальнейшее развитие велигеров до метаморфоза и оседания проходит в водной толще, где личинки, переносимые течениями и ветровыми нагонами, могут попадать под влияние крайне неблагоприятных изменений факторов окружающей среды.

Среди брюхоногих моллюсков, обитающих в Японском море, есть вид – *L. sitkana*, раннее развитие которого исключает этап свободноплавающей личинки. Он широко распространен у берегов Приморья; обитает во всех горизонтах литорали – от нижней супралиторали до глубины 0.5–0.7 м [Голиков, Скарлато, 1967]. *L. sitkana* откладывает кладки на камни или

талломы фукусов, плотно прикрепляя их к субстрату. Яйцевые капсулы покрыты оболочкой, собраны в оотеки. Несколько оотек образуют большие и плотные, похожие по консистенции на каучук, яйцевые массы. Личинки развиваются в кладках, проходя под прикрытием яйцевых оболочек и вещества кладок весь цикл развития до вылупления на стадии ювильной донной особи, минуя пелагическую фазу. От момента откладывания яиц до выхода молоди проходит около месяца [Kojima, 1958]. Кладки *L. sitkana* постоянно испытывают на себе влияние опреснения и обсыхания.

Вышеперечисленные представители брюхоногих моллюсков демонстрируют различную степень заботы о потомстве – от полного её отсутствия у моллюсков-блюдечек, наличия пелагических и стационарных кладок, в которых развиваются зародыши до стадии велигера у *L. mandshurica*, *L. squalida* и *E. turrita*, и до развития до стадии сформировавшегося молодого организма у *L. sitkana*. Задача настоящей работы состояла в том, чтобы, сравнив эти виды между собой, выяснить эффективность защитной функции кладок для зародышей при неблагоприятных изменениях во внешней среде.

Материал и методика

Работа выполнена на биологической станции «Восток» Института биологии моря ДВО РАН (зал. Восток, Японское море). Материалом для исследования послужили представители класса Gastropoda, имеющие разную степень заботы о потомстве: *Lottia dorsuosa*, *L. versicolor*, *L. radiata*, *Nipponac-*

maea moskalevi, *Littorina mandshurica*, *L. squalida*, *L. sitkana*, *Epheria turrita*.

Моллюсков в нерестовом состоянии собирали из мест их обитания на литорали и в верхней сублиторали во время отлива. Нерест в лаборатории проходил без предварительного стимулирования спустя 2–3 сут после сбора моллюсков.

Последующее развитие зародышей проходило в морской воде при оптимальных для каждого вида температурах. Воду в аквариумных сосудах меняли ежедневно. Свободноплавающих личинок-велигеров кормили смесью микроводорослей *Nannochloris maculata*, *Dunaliella salina*, *Phaeodactylum tricornutum*.

Кладки помещали в морскую воду различной солености от 12 до 32‰ с интервалом в 2‰. Вели наблюдения за развитием эмбрионов в кладках, выходом личинок-велигеров во внешнюю среду, их поведением, выживанием и вертикальным распределением. Влияние опреснения на развитие личинок в кладках определяли по количеству вышедших из кладок велигеров. Эффективность защитной функции кладок для развивающихся в них зародышей при изменениях солености во внешней среде выявляли, отбирая для опыта только те кладки, в которых были отчетливо различимы личинки на стадии велигера с хорошо подвижным вельюмом. Поведение оценивали по количеству активно плавающих личинок через час экспозиции в водах различной солености и выражали в процентах от общего числа особей в опыте [Бергер, 1976]. Способность личинок к соленостной адаптации определяли,

помещая зародышей на разных стадиях развития в морскую воду различной солености, тем самым как бы моделировали занос в опресненные зоны моря личинок, отраженных в условиях нормальной солености. Вели наблюдения за их дальнейшим развитием и выживанием в течение нескольких суток. Вертикальное распределение личинок в аквариуме определяли, набирая пипеткой определенное количество воды с поверхности, середины водной толщи и со дна сосуда. Подсчитывали число личинок (экз./мл), попавших в пробу, в нескольких повторностях. Контролем во всех опытах служили личинки, культивируемые в воде соленостью 32‰. Температура воды для каждого вида поддерживалась на оптимальном уровне. Влияние осушения кладок на жизнеспособность находящихся в них зародышей определялась следующим образом. Зрелые кладки с хорошо подвижными личинками обсушивали фильтровальной бумагой, помещали в чашки Петри на 1, 2, 3, 6, 12 и 24 ч, после чего их заливали морской водой и наблюдали за состоянием личинок в кладке. Результаты всех опытов обработаны статистически: рассчитано среднее значение и ошибка средней арифметической.

Результаты

Влияние опреснения на развитие, поведение и способность к соленостной адаптации исследовали на личинках *L.dorsuosa* [Ярославцева, Сергеева, 2000]. Нерест и оплодотворение прошли при нормальной солености 32‰. Далее оплодотворенные яйцеклетки помещали в условия различной

солености (от 20 до 32‰) и наблюдали развитие. Опыты показали: всплытие первой свободноплавающей стадии – ресничной бластулы, отмечено в соленостном диапазоне 32–22‰, для дальнейшего развития до стадии трохофоры необходима соленость не менее 24‰, велигера – 26‰. Аналогичные опыты

проведены и на других представителях сем. Lottiidae (табл. 1). Таким образом, для нормального развития личинок разных видов моллюсков-блюдечек необходима соленость не ниже 22–26‰.

Способность личинок разного возраста к соленостной адаптации исследовали на зародышах *L.dorsuosa* в двух вариантах: на зародышах, развивавшихся в нормальной солености до стадии трохофоры (вариант 1) и до стадии велигера (вариант 2), а затем их помещали в условия пониженной солености. Тем самым как бы моделировали условия, при которых личинки были отражены и начали свое развитие в условиях нормальной солености, а на более поздних стадиях развития были занесены в условия опреснения. В первом варианте через 2 сут пребывания в опресненной среде стало очевидно, что соленость 20‰ блокирует нормальное развитие: переход на стадию велигера не был осуществлен, все личинки были уродливы и погибали. При солености 22‰ личинки переходили на стадию велигера, но тела их были сильно гидратированы; вскоре они тоже погибали. Нормально развитые, активные, подвижные и жизнеспособные личинки были получены в воде соленостью 24‰ и выше. Во втором варианте опыта

показателем состояния личинок служило их поведение. В первые сутки наблюдения был отмечен крайне узкий диапазон солености – 32–28‰, в пределах которого личинки сохраняли активное движение. При солености 26‰ все личинки утрачивали активность, опускались на дно аквариума, прятались в раковину. В воде соленостью 16‰ тела личинок были гидратированы так сильно, что не помещались в раковину. Через 2 сут пребывания в опресненной среде гидратация наблюдалась лишь при опреснении до 14‰. При солености 12‰ личинки погибали. В то же время в диапазоне солености 32–16‰ состояние личинок было хорошим, признаков угнетения не отмечено. Личинки активно плавали, питались.

Таким образом, оплодотворение и последующее развитие возможно в среде соленостью не ниже 24‰. Однако, если развитие до стадии велигера прошло в условиях нормальной солености, то свободноплавающие личинки могли выдерживать опреснение до 16‰; в то же время личинки, помещенные в опресненную среду на более ранней стадии развития – трохофоры, такой способностью не обладали.

Наблюдение за вертикальным распределением личинок *L. dorsuosa* в

Таблица 1

Нижние пределы солености (‰) для развития личинок моллюсков-блюдечек сем. Lottiidae

The lower salinity (‰) limits of development of the limpets of the family Lottiidae

Вид	Трохофора	Велигер
<i>Lottia dorsuosa</i>	24	26
<i>L. versicolor</i>	24	24
<i>L. radiata</i>	24	24
<i>Nipponacmaea moskalevi</i>	22	22

столбе воды показало, что на стадиях бластулы и трохофоры личинки находились в поверхностном слое воды, где активно передвигались. На стадии велигера они опускались в придонные слои аквариума и лишь иногда на короткое время поднимались в толщу воды. В возрасте 4 сут личинки имели хорошо развитую ногу и активно ползали по дну. Велюм как орган движения также сохранялся, но им личинки пользовались лишь изредка. Распределение в столбе воды в зависимости от стадии развития других видов моллюсков-блюдечек приведено в табл. 2. Таким образом, для начальных стадий развития моллюсков-блюдечек при относительно узком соленостном диапазоне возможностей характерен ранний уход из поверхностных слоев воды и переход к донному образу жизни.

В следующей серии опытов исследовались личинки двух видов литторин, для которых характерно развитие до стадии велигера в кладках-капсулах

[Ярославцева, Сергеева, 2000]. Изучение влияния опреснения на развитие в кладках, выход во внешнюю среду и выживание личинок-велигеров дало следующие результаты. У *L. mandshurica* 100% зародышей развились до стадии велигера и покинули яйцевые капсулы в диапазоне солености 32–16‰ (рис. 1).

Более значительное опреснение блокировало развитие зародышей. При солености 12‰ лишь 10% личинок вышли из кладок, остальные зародыши не развивались и погибли внутри кладки. Следует заметить, однако, что личинки, вышедшие из кладок при солености 16‰, быстро погибли. В то же время при солености 18‰ и выше свободноплавающие личинки оставались жизнеспособными до конца опыта. Близкие результаты были получены при наблюдении за развитием в кладках зародышей *L. squalida* в условиях пониженной солености (рис. 1). Жизнеспособными оказались лишь те

Таблица 2

Вертикальное распределение личинок сем. Lottiidae разного возраста (экз./мл)

The vertical distribution of different age larvae of the limpets of Lottiidae (number of specimens/ml)

Вид	Уровень водной толщи	Стадия развития		
		бластула	трохофора	велигер
<i>Lottia dorsuosa</i>	Поверхность	42	25	6
	Середина	8	1	7
	Дно	5	11	88
<i>L. radiata</i>	Поверхность	86	1	0
	Середина	3	3	0
	Дно	12	45	65
<i>L. versicolor</i>	Поверхность	63	250	10
	Середина	2	0	0
	Дно	5	4	25

личинки, которые вышли из кладок при солености 32–22‰. В воде соленостью 20‰ все личинки погибли через 5 сут.

Реакцию на опреснение находящихся в кладках личинок *L. mandshurica* исследовали, тестируя их поведение. Было отмечено, что на неблагоприятные изменения солености во внешней среде личинки на стадии велигера реагируют так же, как взрослые животные: втягивают тело в раковинку и плотно закрывают ее крышечкой. Результаты этих опытов позволяют заключить, что вначале личинки в кладках весьма чувствительны к изменениям солености, но по мере пребывания в условиях опреснения (в течение 2 сут) они проявляют способность адаптироваться, при этом чувствительность их к действию опреснения уменьшается, а зона соленостной толерантности расширяется (рис. 2).

Наши наблюдения позволили сделать вывод о том, что оболочка кладки

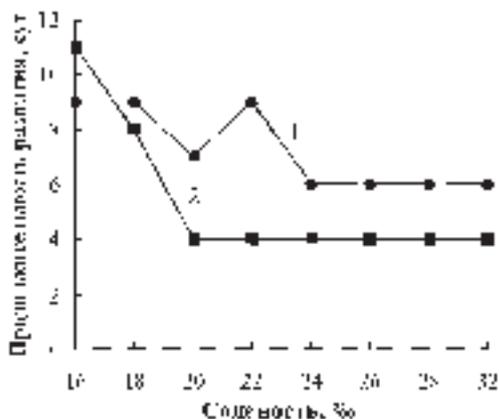


Рис. 1. Влияние опреснения на продолжительность развития в яйцевых кладках личинок *Littorina mandshurica* (1) и *L. squalida* (2).

Fig. 1. The effect of decreased salinity on duration of development of the larvae of *Littorina mandshurica* (1) and *L. squalida* (2) in pelagic egg capsules.

не предохраняет личинок от воздействия опреснения. Чтобы подтвердить этот вывод, была поставлена еще одна серия опытов. Кладки *L. mandshurica* помещали для развития до выхода личинок в воду соленостью 32 (контроль) и 20‰ (опыт). Тестировали уровень соленостной толерантности личинок, только что покинувших кладки (рис. 3). Личинки из опытной группы более терпимо относились к понижению солености во внешней среде, чем контрольные. Снижение активности у опытных личинок наблюдали при опреснении ниже 14‰, в то же время контрольная группа личинок реагировала на снижение солености всего до 26‰. Таким образом, опыты подтвердили вывод о том, что и у этих видов кладка не защищает находящихся в ней личинок от опреснения, а также выявили высокую адаптационную пластичность личинок,

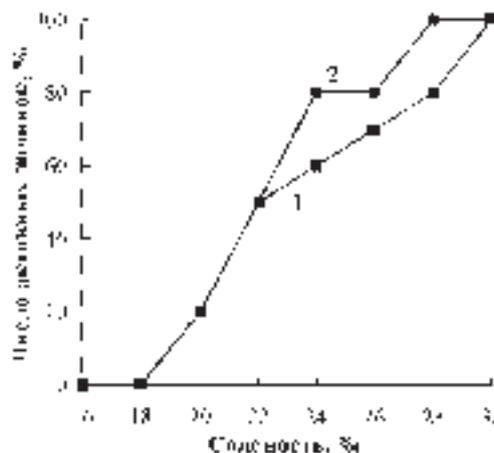


Рис. 2. Активность личинок *Littorina mandshurica* в яйцевых кладках в воде различной солености через 1 сут (1) и 2 сут (2).

Fig. 2. The activity of the larvae of *Littorina mandshurica* in the pelagic egg capsules in sea water of different salinity at the one (1) and two (2) days exposure.

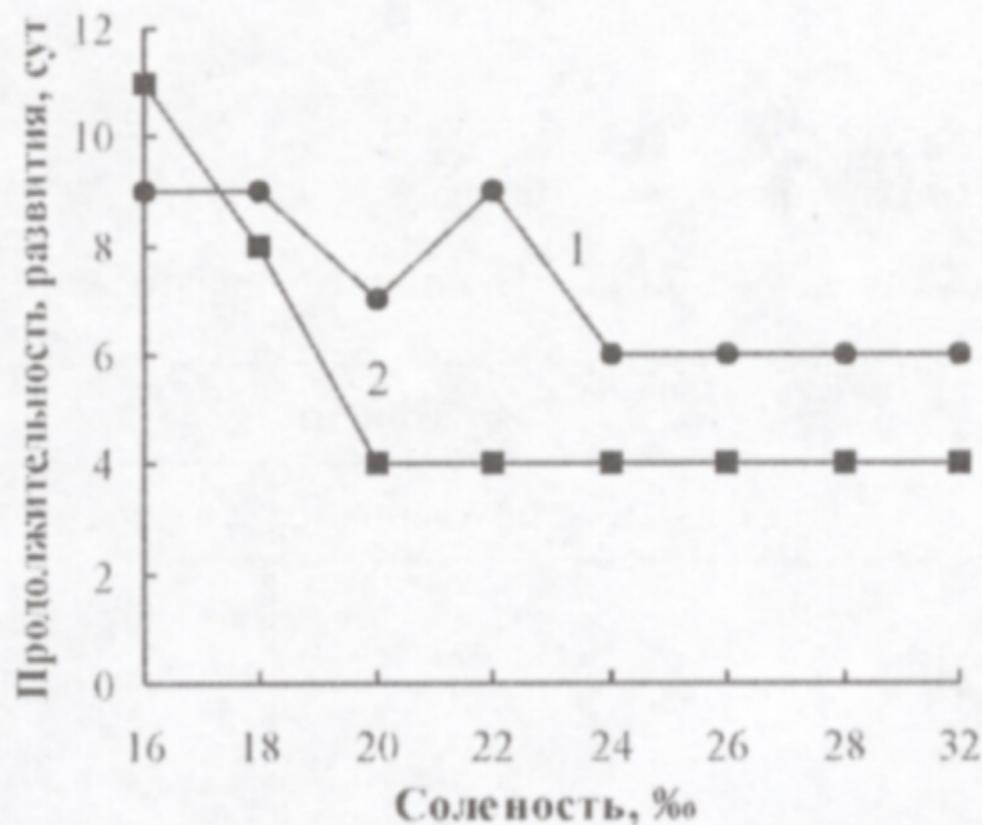


Рис. 1. Влияние опреснения на продолжительность развития в яйцевых кладках личинок *Littorina mandshurica* (1) и *L. squalida* (2).

Fig. 1. The effect of decreased salinity on duration of development of the larvae of *Littorina mandshurica* (1) and *L. squalida* (2) in pelagic egg capsules.

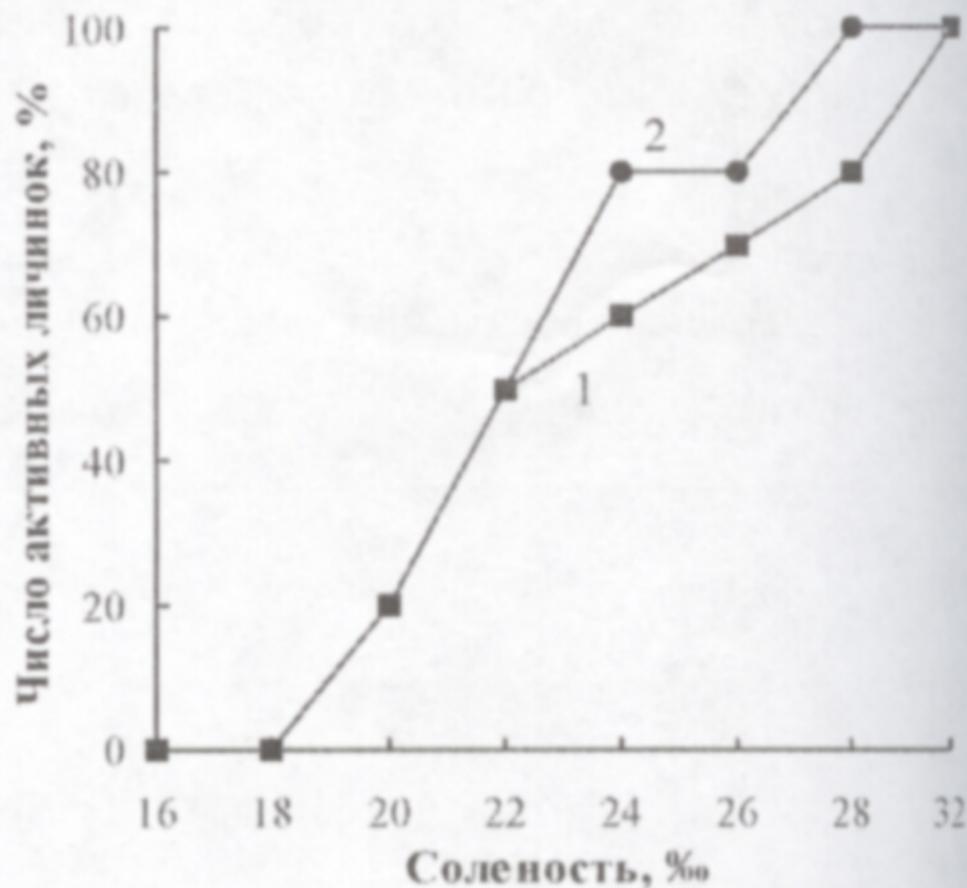


Рис. 2. Активность личинок *Littorina mandshurica* в яйцевых кладках в воде различной солености через 1 сут (1) и 2 сут (2).

Fig. 2. The activity of the larvae of *Littorina mandshurica* in the pelagic egg capsules in sea water of different salinity at the one (1) and two (2) days exposure.

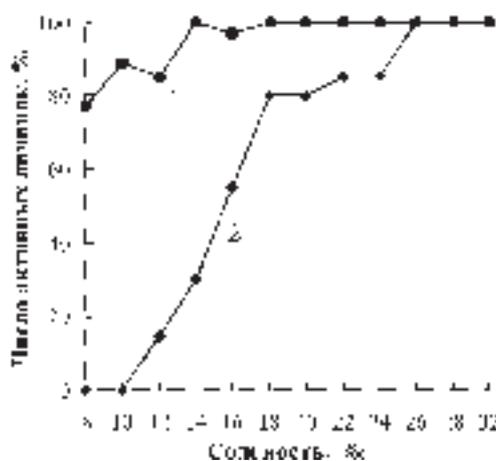


Рис. 3. Активность личинок *Littorina mandshurica* в воде различной солености, вышедших из кладок при 20 (1) и 32‰ (2).

Fig. 3. The activity of the larvae of *Littorina mandshurica* hatched from the pelagic egg capsules in salinity of 20‰ (1) and 32‰ (2).

способных уже в кладках акклимироваться к изменениям солености.

Наблюдение за распределением личинок *L. mandshurica* в столбе воды в течение 20 сут показало, что вышедшие из кладок на стадии велигера личинки хорошо подвижны, при равномерном освещении держатся в основном у дна и лишь небольшая часть из них всплывает в толщу воды. Личинок у поверхности воды ни в одном сосуде отмечено не было. Следует заметить, что при этом сверху и с боков освещение было равномерным, дно светлое. На пятые сутки после выхода личинок из кладок была отмечена тенденция стайного поведения, которая выражалась в формировании отдельных стаяк у дна. Такое поведение наблюдали в течение всего опыта. У личинок *L. squalida*, вышедших из кладок, также отмечено стайное поведение.

В серии опытов с ранним развитием

другого брюхоногого моллюска – *E. turrita*, в воду различной солености были помещены молодые кладки с зародышами, не достигшими стадии велигера [Ярославцева и др., 2001]. При солености 12‰ и ниже развитие останавливалось, не достигнув стадии велигера. Через 3 сут в кладках, содержащихся при солености 32–14‰, у зародышей становились хорошо заметными глаза. При солености 16–20‰ зародыши развились до стадии велигера, но хорошо подвижные, активно вращающиеся внутри капсул велигеры оказались не в состоянии разорвать яйцевую оболочку и выйти наружу. При солености 32–22‰ через 7 сут в толщу воды из кладок начали выходить личинки-велигеры. Следует заметить, что личинки, покинувшие кладки при солености 22‰, погибали на третьи сутки. И только особи, развивавшиеся при солености 24‰ и выше, оказались жизнеспособными.

В следующем опыте в воду различной солености были помещены зрелые кладки *E. turrita* с подвижными личинками на стадии велигера с хорошо заметными глазами. До этого момента развитие в кладках проходило в условиях нормальной солености. Через 1 сут после помещения в опресненную среду в воде соленостью 32–24‰ активные подвижные личинки покинули кладки. На третьи сутки при солености 22–16‰ личинки также вышли из кладок, но были слабоподвижными, в толщу воды не всплывали и погибли через неделю. Полученные данные позволяют заключить, что для развития зародышей в кладках до стадии подвижного велигера необходима морская вода соленостью не ниже 16‰, а для выхода из кладок

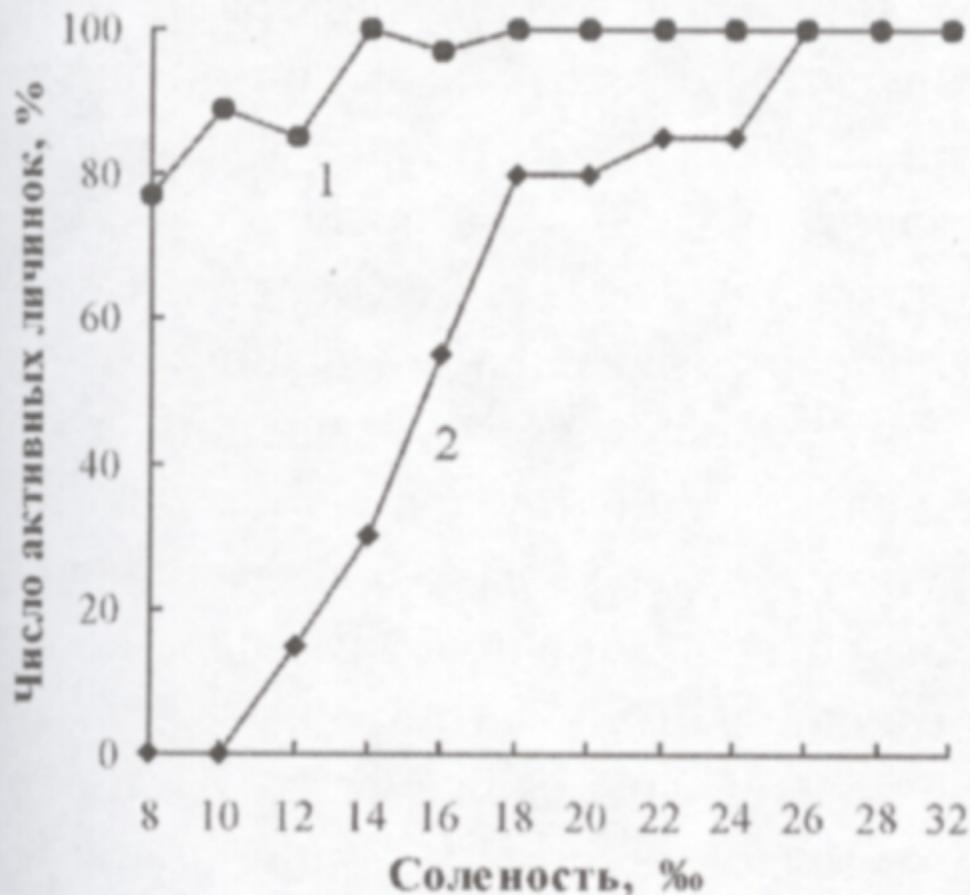


Рис. 3. Активность личинок *Littorina mandshurica* в воде различной солености, вышедших из кладок при 20 (1) и 32‰ (2).

Fig. 3. The activity of the larvae of *Littorina mandshurica* hatched from the pelagic egg capsules in salinity of 20‰ (1) and 32‰ (2).

полноценных личинок эта соленость должна быть не менее 24‰. Стенки кладок, вероятно, хорошо проницаемы для воды и не защищают зародышей от воздействия опреснения.

Для подтверждения этого предположения была поставлена еще одна серия опытов. Личинок эферии, развивавшихся в кладках при солености 24‰, сразу после выхода во внешнюю среду помещали в воду соленостью 8, 10, 12‰ и в течение часа наблюдали за их поведением (рис. 4Б). Контролем служило поведение личинок в воде соленостью 8, 10, 12‰, развивавшихся в кладках и вышедших из них при солености 32‰ (рис. 4А). Результаты свидетельствуют о том, что у опытных личинок произошел акклимационный сдвиг соленостной толерантности. Они гораздо терпимее, чем контрольные личинки, относились к низкой солености.

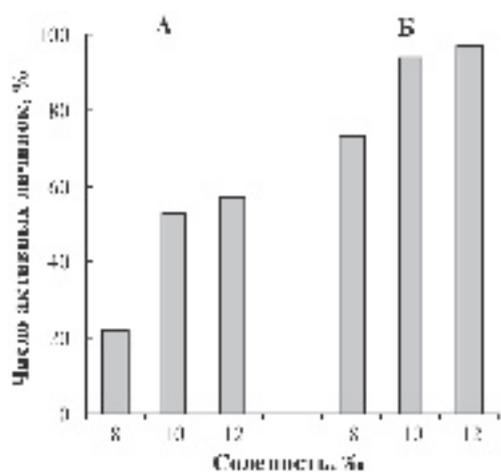


Рис. 4. Активность свободноплавающих личинок-велигеров *Epheria turrita* в воде соленостью 8, 10 и 12 ‰. А – развитие в кладках происходило при солености 32‰, Б – при 24‰.

Fig. 4. The activity of free-swimming larvae-veliger of *Epheria turrita* at salinity of 8‰, 10‰ and 12‰. The development of larvae in egg masses was at salinity of 32‰ (А) and 24‰ (Б).

В отдельной серии опытов изучали вертикальное распределение личинок-велигеров *E. turrita* после их выхода из кладок (табл. 3). На вторые сутки отмечено стайное поведение личинок. Велигеры распределялись в аквариуме не по всему объему, а образовывали плотные скопления-стайки у дна. Чтобы определить, насколько такое поведение личинок обусловлено положительным или отрицательным фототаксисом, опыт поставили в широкой емкости с темным дном и затемненной половиной, вторая половина емкости оставалась светлой.

Личинки образовывали скопления как в светлой, так и в темной частях емкости. За пределами этих скоплений различий в распределении личинок в зависимости от освещения отмечено не было. Таким образом, личинки *E. turrita* после выхода из кладок, по-видимому, безразлично относятся к свету, не поднимаются к поверхности воды, обитают в основном у дна, образуя многочисленные скопления.

В следующей серии опытов исследования проводили с *L. sitkana*, развитие которой проходит в кладке до стадии молодежи, пелагическая фаза отсутствует [Ярославцева, Сергеева, 2002]. Половозрелых моллюсков помещали в морскую воду различной солености и следили за появлением кладок на стенках аквариума. Оказалось, что нерест возможен при солености воды 18‰ и выше. При более низкой солености самки кладок не образовывали. Следует заметить, что при солености 24–32‰ первые кладки появились на 5-е сут экспозиции, при солености 18–20‰, нерест происходил лишь на 8-е сут.

Далее были поставлены опыты по влиянию опреснения на следующий

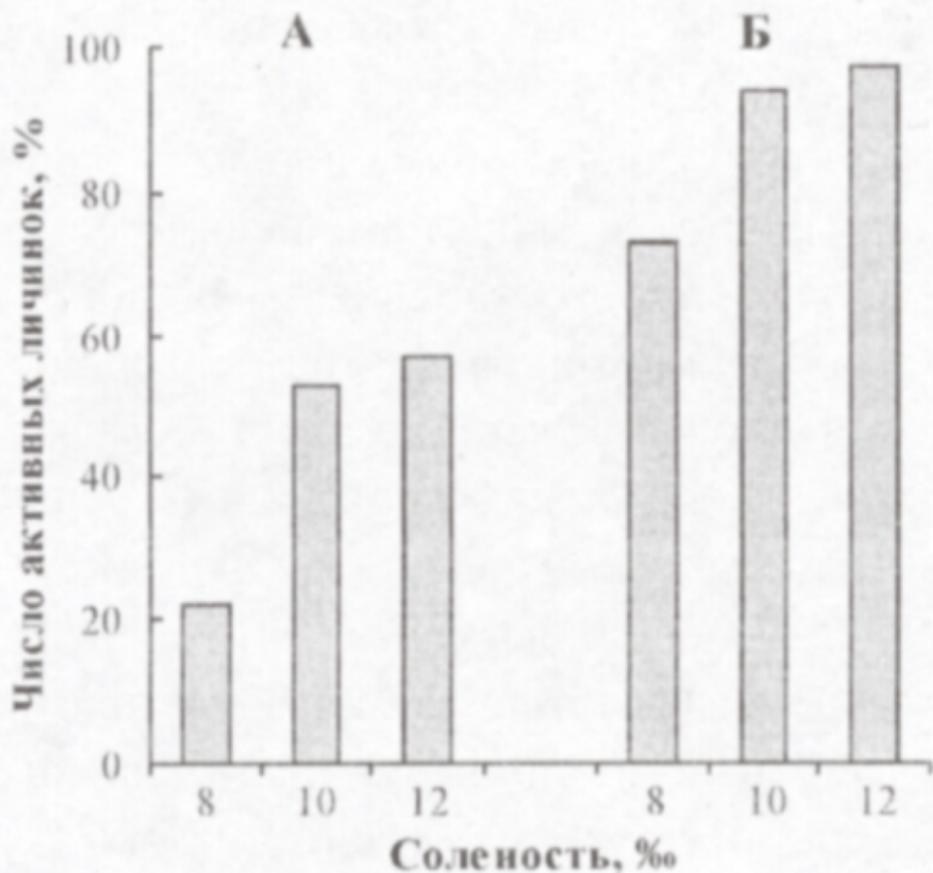


Рис. 4. Активность свободноплавающих личинок-велигеров *Epheria turrita* в воде соленостью 8, 10 и 12 ‰. **А** – развитие в кладках происходило при солености 32 ‰, **Б** – при 24 ‰.

Fig. 4. The activity of free-swimming larvae-veliger of *Epheria turrita* at salinity of 8 ‰, 10 ‰ and 12 ‰. The development of larvae in egg masses was at salinity of 32 ‰ (**A**) and 24 ‰ (**B**).

Таблица 3

Распределение в светлой и темной частях аквариума личинок-велигеров *Epheria turrita* в возрасте 48 ч (экз./мл)

Distribution of 48 h age veliger of *Epheria turrita* in light and dark parts of aquarium (number of specimens/ml)

Уровень взятия пробы	Светлая часть		Темная часть	
	в скоплении (стайки)	за пределами скоплений	в скоплении (стайки)	за пределами скоплений
Поверхность	5±1.5	0	0	1
Середина	8±1.2	1	2±0.9	2±0.7
Дно	2050±2.4	16±4.0	1950±15.7	18±1.2

этап раннего онтогенеза – развитие зародышей в кладках *L. sitkana*. Эти опыты были проведены в двух сериях. В первой серии действием опреснения подвергали еще не отнерестившихся половозрелых самок, выдерживая их в пониженной солености до отложения кладок. Далее эти кладки оставляли в опресненной среде до выхода из них молоди. При солености 18–32‰ молодь начинала выходить из кладок на 18-е сут. К середине четвертой недели от момента нереста угнетающее влияние пониженной солености на раннее развитие зародышей в кладках стано-

вилось очевидным: при опреснении до 18–20‰ количество молодых особей, покинувших кладку, было меньше, а число уродливых форм почти в 3 раза больше, чем в контроле (табл. 4). При солености ниже 18‰ молодь из кладок не выходила.

Во второй серии в опресненную воду помещали кладки со сформировавшимися подвижными зародышами, до этого момента развитие их проходило в условиях нормальной солености. Тем самым как бы моделировали изменение солености на литорали во время сильных осадков. Тормозящее

Таблица 4

Количество вышедшей молоди и уродливых форм (% к общему числу в опыте) *Littorina sitkana* через 25 сут развития в кладках, помещенных в воду различной солености

The number of hatched young mollusks and abnormal forms (% of the general number in experiment) of *Littorina sitkana* after 25 days of development in egg masses at different salinity

Соленость, ‰	Вышедшая молодь	Уродливые формы
32	81.9	8.63
22	76.13	7.00
20	62.30	22.83
18	62.30	22.83
16	Нет выхода	100

влияние опреснения на выход молоди из кладок начинало сказываться при снижении солености до 20‰ (табл. 5). Таким образом, независимо от того, на какой стадии развития зародыши *L. sitkana* подвергаются опреснению, угнетающее действие проявляется при снижении солености до 20‰ и ниже.

Для выяснения роли слизисто-студенистой кладки в защите потомства *L. sitkana* от опреснения, комочки кладок с заключенными в них развитыми и хорошо подвижными личинками помещали в морскую воду соленостью от 32 до 8‰. Оказалось, что в разбавленной морской воде зародыши в кладках теряли подвижность, изолировались в раковинках, втягивая ногу и закрывая вход крышечкой, т.е. вели себя подобно взрослым моллюскам при неблагоприятных изменениях во внешней среде. Скорость реагирования была довольно высокой. Так, после помещения кладок в воду соленостью 8‰ изоляцию зародышей от внешней среды отмечали уже

через 30 с. Наблюдение за поведением личинок в кладках в течение 1 ч показало, что толерантный диапазон ограничен соленостью 24‰ (рис. 5). Чтобы оценить, насколько личинки в кладке более чувствительны к изменениям солености, чем взрослые особи, исследовали соленостную толерантность последних. Установлено, что толерантность взрослых моллюсков и личинок в кладках различалась очень незначительно.

Способность зародышей в кладках к соленостной акклимации оценивали, тестируя поведение молодых моллюсков в воде различной солености. Исследовали молодь, только что вышедшую из контрольных кладок, и молодь из кладок, экспонированных при 20–22‰. Оказалось, что молодь из кладок, испытавших влияние опреснения, проявляла значительно меньшую чувствительность к действию низкой

Таблица 5

Число молодых моллюсков *Littorina sitkana* (% к общему числу в опыте), вышедших из кладок при различной солености

The of number of young mollusks of *Littorina sitkana* (% of the general number in experiment) hatched from egg masses at different salinity

Соленость, ‰	Время экспозиции, сут								
	1	2	3	4	6	7	8	10	15
32	62.9	86.6	90	100					
26	80.8	86.6	100	100					
24	28.8	29.6	67.4	100					
22	36.9	44.5	83.7	100					
20	10	20.7	43.7	59.2	87.6	100			
18	0	0	0	6.6	39.0	–	33.0	73.6	80.0
16	0	0	0	11.3	–	–	29.6	52.7	–

Примечание. «–» – нет данных.

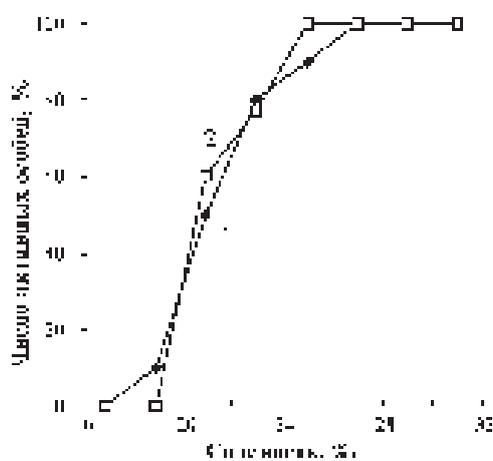


Рис. 5. Активность взрослых моллюсков (1) и зародышей в кладках на стадии велигера (2) *Littorina sitkana*, активных в воде различной солености.

Fig. 5. The activity of adult mollusks (1) and veligers of *Littorina sitkana* at different salinity.

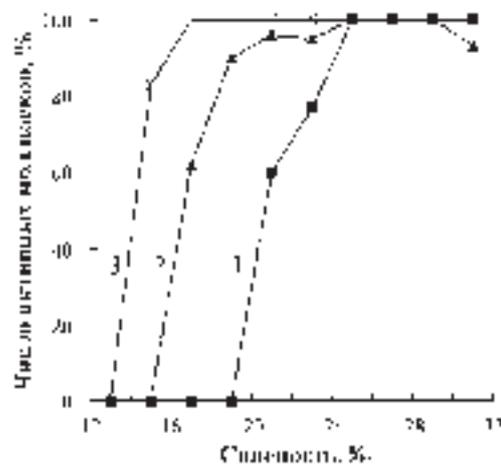


Рис. 6. Активность молодых моллюсков *L. sitkana*, развивавшихся в кладках при 32‰ (1), 22‰ (2) и 20‰ (3).

Fig. 6. The activity of young mollusks of *L. sitkana* developed in egg masses at salinity of 32‰ (1), 22‰ (2) and 20‰ (3).

солености, чем молодь из контрольных кладок (рис. 6).

Кроме соленостных адаптаций исследовали также влияние осушения на жизнеспособность находящихся в кладках зародышей у двух видов гастропод – *E. turrita* и *L. sitkana*. При осушении стационарных кладок эфе́рии в течение 1–2 ч личинки в них не повреждались: после возврата кладок в морскую воду личинки восстанавливали свою подвижность, а через 1 сут из этих кладок выходили во внешнюю среду полноценные велигеры. При осушении кладок в течение 3 ч верхняя оболочка кладок сильно уплотнялась. После помещения в морскую воду личинки в подсохших кладках восстанавливали подвижность под яйцевой оболочкой, но разорвать верхнюю уплотнившуюся оболочку они не могли и через некоторое время погибали. При осушении кладок в течение 6 ч личинки

в кладках погибали во время опыта.

Аналогичные опыты на стационарных кладках *L. sitkana* дали следующие результаты: через 24 ч кладки представляли собой высушенную массу. Объемный слой, в котором находились капсулы с зародышами, превращался в тонкую высушенную пленку; капсулы при этом не деформировались. Зародыши в капсулах находились в состоянии изоляции, крышечки раковин были плотно закрыты. Одну половину кладок заливали водой после 12 ч обсыхания, вторую – после 24 ч и наблюдали за выходом молоди. Из кладок, подвергнутых 12-ти часовому обсыханию, через 3 ч после возвращения в воду вышли активные молодые особи, количество которых составляло 88% от всех зародышей в опыте. Выход молоди из кладок, обсыхавших в течение 24 ч, начался через 7 ч после возвращения в воду. За это время слизистая масса,

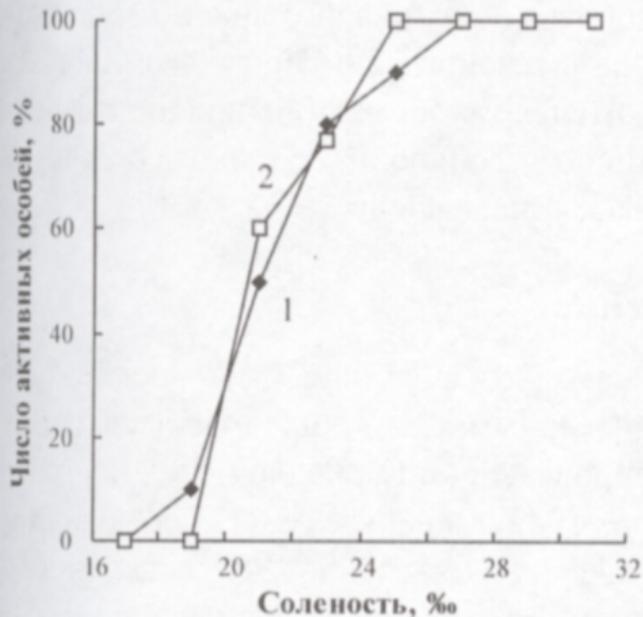


Рис. 5. Активность взрослых моллюсков (1) и зародышей в кладках на стадии велигера (2) *Littorina sitkana*, активных в воде различной солености.

Fig. 5. The activity of adult mollusks (1) and veligers of *Littorina sitkana* at different salinity.

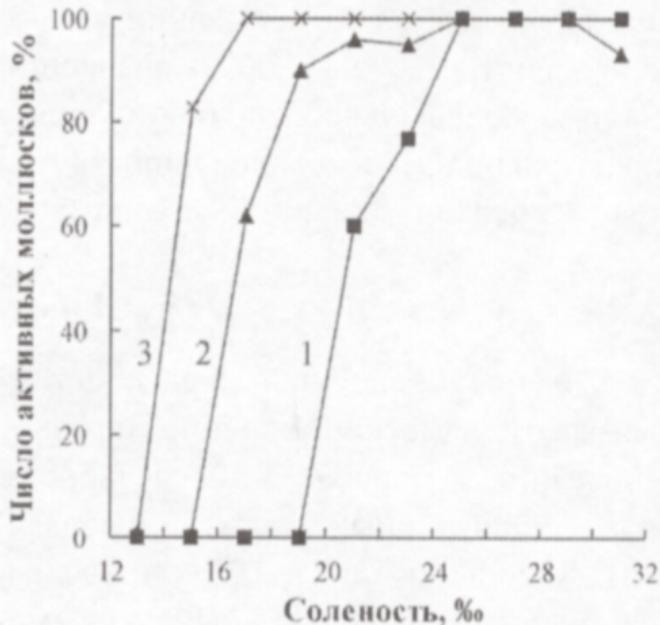


Рис. 6. Активность молодых моллюсков *L. sitkana*, развивавшихся в кладках при 32‰ (1), 22‰ (2) и 20‰ (3).

Fig. 6. The activity of young mollusks of *L. sitkana* developed in egg masses at salinity of 32‰ (1), 22‰ (2) and 20‰ (3).

превратившаяся при обсыхании в тонкую пленку, разбухла. Число жизнеспособных молодых особей, покинувших такие кладки, составило лишь 34%. Таким образом, кладки *L. sitkana* спо-

собны защитить зародышей от обсыхания в течение 12 ч. При более продолжительном обсыхании кладки эффективно защищают лишь небольшую часть зародышей.

Обсуждение

Соленость внешней среды может оказывать заметное влияние на размножение морских беспозвоночных в прибрежных водах. В сводках В.В. Хлебовича [1974, 1977] приведен собственный и полученный другими исследователями обширный экспериментальный материал о влиянии солености на разные этапы репродуктивных процессов у морских донных беспозвоночных. В.Я. Бергером [1986] подробно проанализированы адаптивные реакции на понижение солености в течение жизненного цикла морских моллюсков. Ранее О. Кинне [Kinne, 1971] было показано, что в природных условиях изменение солености может влиять на сроки и темпы размножения морских беспозвоночных и даже приводить к замещению одного типа размножения другим. Виды, проявляющие заботу о потомстве в форме защитных яйцевых мембран, желатиновых покрытий кладок, вынашивании яиц в камерах, трубках и норках, имеют преимущества в выживании при неблагоприятных изменениях солености по сравнению с видами, не отягощенными заботой о потомстве [Полянский, 1950, 1955; Хлебович, 1974, 1977; Бергер, 1976; Милейковский, 1985; и др.].

Для обитающих на литорали и верхней сублиторали моллюсков в зал. Восток соленость окружающей среды имеет немаловажное значение, поскольку ее изменения во время лив-

невых дождей могут быть весьма значительными и продолжительными [Ярославцева, Карпенко, 1980; Бергер и др., 1982; Кашенко, 1997]. Так, во время тайфуна «Джуди» в 1989 г. соленость поверхностных вод снизилась до 0‰ и продержалась на таком уровне с 25 по 30 июля [Брыков, Селин, 1990].

В наших исследованиях неожиданным стал тот факт, что у литоральных моллюсков-блюдечек, размножающихся во второй половине июля и не проявляющих никакой «заботы» о потомстве, диапазоны нормального развития личинок, и особенно эмбрионов, оказались довольно узкими от 32 до 22‰ [Ярославцева, Сергеева, 2000]. Среди морских брюхоногих моллюсков существует немало родов, объединяющих виды, которые, обитая в одних и тех же абиотических условиях, различаются типами личиночного развития [Милейковский, 1985]. Пример тому род *Littorina* [Reid, 1989]. Представители этого рода раздельнополы, некоторые виды вынашивают зародышей в выводковых сумках, у других молодь появляется из кладок, а многие виды имеют планктонную личинку. На литорали у берегов Приморья обитают и успешно размножаются четыре вида литторин – *Littorina mandshurica*, *L. brevicula*, *L. squalida* и *L. sitkana*. Три первых вида в своем развитии проходят стадию пелагической личинки. У четвертого – *L. sitkana* – развитие прямое,

растущие личинки находятся под яйцевыми оболочками и веществом кладок, во внешнюю среду выходят полностью сформировавшаяся молодежь. Эволюция размножения литторин, обитающих у берегов Японского моря, в соответствии с филогенетической схемой Д. Рида [Reid, 1990], основанной на морфоанатомических признаках и подтвержденной генетико-биохимическим анализом Н.А. Заславской с соавторами [1992], выглядит так: первичными являются виды, имеющие планктонные яйцевые капсулы, в которых личинки развиваются до стадии велигера, а погружение яйцевых капсул в бентосную слизь, как в кладках *L. sitkana*, и высвобождение из кладок особей на стадии молодежи – эволюционно более поздний признак.

На основании полученных нами результатов можно сделать однозначный вывод: пелагические капсулы *L. mandshurica* и *L. squalida* не защищают зародышей от неблагоприятных изменений солености во внешней среде. На стадии раннего велигера личинки *L. mandshurica* в кладках реагируют даже на незначительное (до 26‰) отклонение солености среды от нормы (рис. 2). Хорошую проницаемость кладок подтверждают также опыты по акклимации зародышей, находящихся в кладках (рис. 3). Если допустить, что кладки способны служить осмотическим барьером между зародышами литторины и средой, то факт, что личинки, вышедшие из кладок при солености 20‰, демонстрируют большую толерантность к пониженной солености, чем контрольные, не находит объяснения [Ярославцева и др., 2000].

Опыты по акклимации личинок литторин в кладках не только под-

тверждают вывод об отсутствии защитной роли кладок от осмотического воздействия, но и свидетельствуют о высокой пластичности зародышей, способных адаптироваться к изменениям солености еще до выхода из кладок. Ранее [Seelemann, 1968; Bacon, 1971; Кашенко, 1990; и др.] было замечено, что личинки нормально развиваются и растут при солености, в которой шло развитие гонад, а не при солености, значения которой оптимальны для вида. Вероятно, раннее воздействие измененной солености, как на половые клетки, так и на начальные стадии развития беспозвоночных, совершенствует адаптационные системы, настраивая их на реализацию определенного диапазона возможностей в пределах нормы реакции вида.

Пелагические капсулы *L. mandshurica* и *L. squalida*, не являясь защитой от неблагоприятного осмотического воздействия, по-видимому, все же дают определенное преимущество при размножении. Это преимущество заключается, вероятно, в том, что, снижая перенаселенность родительского поселения и решая проблему освоения новых территорий, пелагические капсулы, при стайном поведении выходящих из них личинок, поставляют на место оседания сразу целую партию развивающихся в каждой капсуле особей. Следовательно, осевшая молодежь имеет возможность в дальнейшем рассчитывать на больший успех в выживании, чем единичные организмы.

Анализ полученных нами данных [Ярославцева и др., 2001] о влиянии пониженной солености на ранние стадии развития другого представителя брюхоногих моллюсков – *E. turrita*, у

которого развитие до велигера также проходит под прикрытием яйцевых оболочек и вещества кладок, позволяет заключить, что и у этого вида гастропод кладки не защищают эмбрионы и личинки от воздействия опреснения. Личинки в кладках весьма чувствительны к понижению солености (рис. 4) и отвечают на ее неблагоприятные изменения реакцией изоляции тела в раковине, а также способны, находясь в кладках, акклимироваться к опреснению внешней среды. Вещество кладок не служит осмотическим барьером между средой и развивающимися эмбрионами и личинками. Наши данные по осмотической устойчивости ранних стадий развития брюхоногих моллюсков мы попытались сравнить с аналогичными характеристиками ранее полученными нами и другими авторами на двустворчатых моллюсках, хитонах и иглокожих (табл. 6).

Обращает на себя внимание следующее обстоятельство: способность переносить опреснение у эмбрионов и личинок гастропод оказалась довольно ограниченной, несмотря на то, что обитают они на литорали. Чтобы попытаться объяснить этот факт, мы сопоставили свои и литературные данные о горизонтах обитания некоторых морских беспозвоночных [Баранова, 1976; Голиков, 1976; Климова, Сиренко, 1976; Скарлато, 1976], продолжительности нахождения их личинок в планктоне [Касьянов и др., 1983] и о значениях нижних пределов солености для раннего развития [Кашенко, 1985, 1992; Ярославцева и др., 1986, 1988, 1990; Ярославцева, Сергеева, 1991]. В табл. 6 приведены данные о пределах солености, которую могут выносить развивающиеся

эмбрионы, помещенные в опресненную среду с момента оплодотворения, и о соленостной толерантности личинок, эмбриональное развитие которых прошло при 32‰. При этом анализу были подвергнуты и брюхоногие моллюски, у одних из которых отсутствует забота о потомстве, у других она выражена в различной степени.

Первые четыре вида – иглокожие и приморский гребешок – относятся к стеногалинным беспозвоночным. Они обитают на достаточно большой глубине, опреснению во время осадков не подвергаются, в устьевых зонах поселений не образуют. Предел опреснения, переносимый эмбрионами, относительно узок. Личинки, хотя и более эвригалинны, чем эмбрионы, опреснения ниже 18–20‰ не выдерживают. Два следующих вида – мидия и устрица – напротив, эвригалинны. Они встречаются в нижней литорали, образуют поселения в опресненных зонах моря, имеют более широкие пределы солености для развития эмбрионов и личинок. Продолжительность планктонного периода развития, во время которого личинки находятся у поверхности воды и в ее толще, у всех шести видов приблизительно одинакова; к донному образу жизни личинки переходят незадолго до оседания, перед метаморфозом [Ярославцева и др., 1986, 1990]. Следующие три вида, относящиеся к хитонам, могут обитать на литорали, планктонный период их жизни краток – не более 4–5 сут. На пятые сутки личинки уходят из толщи воды на дно, на шестые – претерпевают метаморфоз [Кашенко, 1985].

Исследованные нами три вида моллюсков-блюдечек имеют еще более

Таблица 6

Пределы опреснения для эмбрионов и личинок морских беспозвоночных Японского моря с различной продолжительностью планктонного периода развития

Lower salinity limits for embryos and larvae of invertebrates with different duration of planktonic period development in the Sea of Japan

Вид	Горизонт обитания	Планктонный период развития	Предел опреснения (%) для развития	
			эмбрионов	личинок
Иглокожие				
<i>Strongylocentrotus nudus</i>	Сублитораль до 40 м	4 нед. и более	26	18–20
<i>S. intermedius</i>	Сублитораль до 100 м	4 нед.	26	20
<i>Stichopus japonicus</i>	Сублитораль до 100 м	3 нед.	26	22
Двустворчатые моллюски				
<i>Mizuhopecten yessoensis</i>	Сублитораль	4 нед. и более	26	22
<i>Mytilus trossulus</i>	Литораль	4 нед.	20	8–10
<i>Crassostrea gigas</i>	Сублитораль до 7 м	4 нед.	16	6–10
Хитоны				
<i>Ischnochiton hakodadensis</i> *	Литораль	4–5 сут	24	16
<i>Lepidosona albrechti</i> *	Литораль, сублитораль	4–5 сут	24	–
<i>Acantochitona rubrolineata</i> *	Литораль	4–5 сут	24	16
Брюхоногие моллюски				
<i>Lottia dorsuosa</i>	Литораль	2 сут	24	16
<i>L. versicolor</i>	Литораль, сублитораль	2 сут	24	–
<i>L. radiata</i>	Литораль	2 сут	24	–
<i>Littorina mandshurica</i>	Литораль	3–4 нед.	16	18
<i>L. squalida</i>	Литораль, сублитораль	3–4 нед.	22	22
<i>Epheria turrita</i>	Сублитораль	3–4 нед.	16	24

* Данные С.Д. Кашенко [1985].

Примечание. «–» – нет данных.

короткий планктонный период развития. Через 2 сут личинки начинают тяготеть ко дну, к четвертым суткам приобретают развитую ногу и ползают по дну, ведя преимущественно придонный образ жизни, хотя велюм как орган движения у них еще сохраняется. Личинки литторин и эферии после

выхода из кладок обитают либо у дна, либо очень рано проявляют тенденцию находиться у дна, где и проходит их дальнейшее развитие.

Анализ приведенных данных о пределах солёности для нормального развития эмбрионов и личинок морских беспозвоночных (табл. 6) позволяет

сделать следующее заключение: эти характеристики полностью совпадают у моллюсков-блюдечек и хитонов; они оказались довольно близкими у стеногалинных иглокожих и приморского гребешка, а также у личинок брюхоногих моллюсков, развитие которых проходит “под защитой“ вещества кладок. В то же время они значительно отличаются от показателей отношения к солености эмбрионов и личинок эвригалинных устрицы и мидии. Если принять во внимание тот факт, что моллюски-блюдечки и литторины, как и хитоны, на литорали во время дождей могут подвергаться значительному опреснению, т.е. по соленостным условиям в местах обитания стоят ближе к эвригалинным организмам, чем к стеногалинным, такие свойства не находят объяснения. Однако при анализе продолжительности планктонного периода развития животных нетрудно заметить, что у моллюсков-блюдечек и хитонов он довольно короткий, а личинки литторин и эфериин рано начинают вести придонный образ жизни. Учитывая эти обстоятельства, можно предположить, что личинки моллюсков-блюдечек, литторин и эфериин не имеют широкого диапазона возможностей по отношению к опреснению и, вероятно, именно потому они довольно рано переходят к донному образу жизни, избегая таким образом опреснения, в большей степени характерного для поверхностных слоев воды, чем для придонных. Ранее такой же узкий диапазон солености для начальных стадий развития был отмечен у литорального моллюска-блюдечка *Patella vulgata*. Этот вид, как и другой близкий ему вид *Acmaea testudinialis*, имеет также и узкие температур-

ные границы для нормального развития на ранних стадиях онтогенеза [Kessel, 1964; Smaldon, Duffus, 1984].

Данные о влиянии солености на разные стадии развития *E. turrita* позволили сделать неожиданный и, на первый взгляд, противоречивый вывод. Совершенно очевидно, что по мере развития в кладках эмбрионы, а затем и личинки, становятся все более чувствительны к понижению солености. Так, формирование зародышей до стадии личинки-велигера с хорошо заметными глазками было возможно в среде, опресненной до 14‰. Однако эти личинки выходили из кладок в окружающую среду при солености не ниже 22‰, а выживали и росли при солености не ниже 24–26‰ [Ярославцева и др., 2001].

В то же время известно, что эвригалинность организмов, являющаяся частным проявлением их эврибионтности, меняется в ходе онтогенеза, как правило, увеличиваясь в ряду от гамет и зигот до взрослых животных. Многочисленные примеры, подтверждающие экологическое правило Шелфорда [Shelford, 1915], приводятся в сводках О. Кинне [Kinne, 1971], В.В. Хлебовича [1974, 1977], С.А. Милейковского [1981] и В.Я. Бергера [1986]. Чтобы ответить на вопрос, насколько наблюдаемое нами отступление от известного правила является редким, мы проанализировали данные о раннем развитии пяти видов брюхоногих моллюсков Белого моря, приведенных в работе В.Я. Бергера и А.Н. Кузьмина [1978] (табл. 7).

Из пяти исследованных этими авторами видов лишь у одного отмечено совпадение соленостных пределов для эмбриональной стадии развития и стадии выхода зрелых личинок из кладок.

Таблица 7

Соленость (‰) среды для нормального развития брюхоногих моллюсков Белого моря
[по: Бергер, Кузьмин, 1978]

Salinity (‰) of sea water for normal development of the gastropods in White Sea
[Berger, Kuzmin. 1978]

Вид	Тип размножения	Стадия развития	
		дробление, эмбриогенез	выход во внешнюю среду из кладок
<i>Littorina saxatilis</i>	Живорождение, из выводковой камеры во внешнюю среду выходит молодежь	15	17–18
<i>L. littorea</i>	Пелагические кладки, во внешнюю среду выходят личинки-велигеры	15	15
<i>L. obtusata</i>	Непелагические кладки, во внешнюю среду выходит молодежь	15	20
<i>Margarites helicinus</i>	Непелагические кладки, во внешнюю среду выходит молодежь	15	20
<i>Epheria vincta</i>	Непелагические кладки, во внешнюю среду выходят личинки-велигеры	10	15
<i>Epheria turrita</i> *	Непелагические кладки, во внешнюю среду выходят личинки-велигеры	14	24

* Данные Л.М. Ярославцевой и др. [2001].

У остальных четырех видов, независимо от типа размножения, для ранних стадий развития характерны более широкие соленостные границы, чем для более поздних. Одним из возможных объяснений наблюдаемого на *E. turrita* и на беломорских моллюсках явления может быть следующее. Повреждения, вызванные понижением солености, не обнаруживаясь на ранних стадиях развития, накапливаются в ходе развития и, суммируясь до критического уровня, становятся несовместимыми с жизнедеятельностью. Это и обуславливает более узкие соленостные границы для

поздних стадий развития по сравнению с более ранними.

Проведенное нами исследование влияния опреснения на развивающихся зародышей в кладках еще одного представителя рода *Littorina* – *L. sitkana* показало, что вещество кладки, как и у других видов литторин и у эфе-рии, также не является осмотическим барьером при изменении солености во внешней среде. Представляет интерес провести сравнение адаптивных способностей по отношению к изменению солености у *L. sitkana*, *L. mandshurica*, и *L. squalida*, обитающих в одних и

тех же биотопах, но имеющих разные типы размножения [Ярославцева и др., 2000; Ярославцева, Сергеева, 2002]. Перест *L. sitkana* проходил в морской воде соленостью 18–32‰, *L. mandshurica* и *L. squalida* – 20–32‰; развитие зародышей в яйцевых оболочках до выхода во внешнюю среду проходило у *L. sitkana* при солености 18‰ и выше, у *L. mandshurica* и *L. squalida* – при 16‰ и выше. Молодь *L. sitkana* выдерживала опреснение до 22‰ (снижение солености до 18–20‰ вызывало появление уродливых форм). Личинки *L. mandshurica* выживали и росли при опреснении до 18‰, *L. squalida* – 22‰. Сопоставление этих физиологических характеристик свидетельствует о том, что довольно массивные с большим количеством слизисто-студенистого вещества бентосные кладки *L. sitkana* не дают никакого преимущества в защите потомства от изменений солености внешней среды по сравнению с дискообразными тонкостенными пелагическими кладками *L. mandshurica* и *L. squalida*.

Более того, изучение распределения литторин по побережью зал. Восток показало, что *L. sitkana*, в отличие от *L. mandshurica* и *L. squalida*, никогда не встречается в эстуарной части залива, где уровень солености иногда резко понижен [Ярославцева, Сергеева, 2001]. Это обстоятельство – отсутствие способности расселяться в опресненной зоне эстуариев – также упомянуто Н.А. Заславской с соавторами [1994] как причина генетических различий между поселениями *L. sitkana*.

Нами была исследована также защитная роль кладок *E. turrita* и *L. sitkana* при их осушении. Проблема осу-

шения для морских организмов, обитающих на литорали, стоит очень остро. Повышенная толерантность моллюсков к высушиванию обеспечивается функционированием целого ряда механизмов, основным из которых является увеличение способности удерживать воду и переходить на анаэробный тип обмена [Алякринская, 1972; Wolcott, 1973; McManus, James, 1975; Wieser, 1980; и др.]. Результаты, полученные в наших опытах по осушению кладок *E. turrita*, позволяют сделать заключение об их очень слабой защитной роли. Катастрофические последствия для зародышей проявляются уже при осушении кладок до 2 ч. Вероятно, именно это обстоятельство явилось причиной того, что мы никогда не встречали кладки *E. turrita* на литорали, а обнаруживали их лишь в верхней сублиторали. Более того, кладки, выброшенные на водорослях штормами на берег, ни разу не дали нам полноценных личинок-велигеров при культивировании в лаборатории. Остается предположить, что кладки *E. turrita*, не защищая потомство от опреснения и осушения, дают определенное преимущество виду при расселении. В пользу этого предположения свидетельствуют проведенные нами опыты по вертикальному распределению личинок *E. turrita*. Вышедшие из кладок личинки оставались в придонном слое воды, не поднимались к поверхности и рано обнаруживали тяготение к стайному поведению. Такой тип поведения личинок, несомненно, увеличивает их шанс осесть в достаточном количестве вблизи родительских поселений на благоприятный субстрат.

Прямое развитие без пелагической фазы, которое присуще *L. sitkana*, дает,

вероятно, этому виду преимущество перед видами с планктонной стадией развития, которое заключается в том, что выходящие из кладок молодые особи сразу попадают в благоприятные условия. Они избавлены от планктонных хищников, от колебаний кормовых ресурсов, не выносятся течениями в неблагоприятные зоны. Отличитель-

ной чертой кладок *L. sitkana* является способность защищать развивающихся зародышей от обсыхания в течение 12 ч. Если учесть, что *L. sitkana* откладывает кладки на литорали, то этого времени, вероятно, достаточно, чтобы предотвратить гибель зародышей от потери влаги в отлив.

Литература

- Алякринская И.О. 1972. Биохимические адаптации водных моллюсков к обитанию в воздушной среде // Зоологический журнал. Т. 51, вып. 11. С. 1630–1636.
- Баранова З.И. 1976. Тип Иглокожие – Echinodermata // Животные и растения залива Петра Великого. Л.: Наука. С. 114–120.
- Бергер В.Я. 1976. О приспособлении к меняющейся солёности некоторых литоральных беломорских моллюсков // Солёностные адаптации водных организмов. Л.: Наука. С. 69–111.
- Бергер В.Я. 1986. Адаптации морских моллюсков к изменениям солёности. Л.: Наука. 216 с.
- Бергер В.Я., Кузьмин А.Н. 1978. Влияние пониженной солёности на развитие некоторых беломорских моллюсков // Зоологический журнал. Т. 57, вып. 11. С. 1632–1635.
- Бергер В.Я., Ярославцева Л.М., Ярославцев П.В. 1982. Устойчивость к опреснению и эффективность изолирующей реакции некоторых моллюсков Японского моря // Биология моря. № 2. С. 24–28.
- Брыков В.А., Селин Н.И. 1990. Воздействие опреснения морской воды на популяцию приморского гребешка // Биология моря. № 4. С. 70–73.
- Волова Г.Н., Голиков А.Н., Кусакин О.Г. 1979. Раковинные и брюхоногие моллюски залива Петра Великого. Владивосток.: Институт биологии моря ДВНЦ АН СССР. 170 с.
- Голиков А.Н. 1976. Класс брюхоногие – Gastropoda // Животные и растения залива Петра Великого. Л.: Наука. С. 79–92.
- Голиков А.Н., Скарлато О.А. 1967. Моллюски залива Посъет (Японское море) и их экология // Моллюски и их роль в биоценозах и формировании фаун. Л.: Наука. С. 5–154.
- Заславская Н.И., Калабушкин Б.А., Пудовкин А.И. 1994. Внутривидовая и межвидовая генетическая дифференциация брюхоножного моллюска *Littorina sitkana* // Генетика. Т. 30, № 5. С. 666–674.
- Заславская Н.И., Сергеевский С.О., Татаренков А.Н. 1992. Генетико-биохимическое сравнение атлантических и тихоокеанских видов *Littorina* (Mollusca: Gastropoda) // Генетика. Т. 28, № 7. С. 89–98.
- Касьянов В.Л. 1989. Репродуктивная стратегия морских двустворчатых моллюсков и иглокожих. Л.: Наука. 181 с.
- Касьянов В.Л., Крючкова Г.А., Куликова В.А., Медведева Л.А. 1983. Личинки морских двустворчатых моллюсков и иглокожих. М.: Наука. 200 с.
- Кашенко С.Д. 1985. Влияние опреснения на ранний онтогенез некоторых видов хитонов залива Петра Великого (Японское море) // Биология моря. № 4. С. 27–33.
- Кашенко С.Д. 1990. Влияние длительного опреснения в преднерестовый период и во время нереста на эмбриональное и личиночное развитие хитонов // Биология моря. № 2. С. 39–42.
- Кашенко С.Д. 1992. Влияние опреснения на развитие дальневосточного трепанга // Биология моря. № 3–4. С. 43–53.
- Кашенко С.Д. 1997. Влияние солёностной акклимации трепанга *Stichopus japonicus* на адаптивные способности разных стадий его развития // Биология моря. Т. 23, № 2. С. 93–102.
- Климова В.Л., Сиренко Б.И. 1976. Класс Хитоны – Loricata // Животные и растения залива Петра Великого. Л.: Наука. С. 77–79.
- Луканин В.В. 1976. Исследование адаптивных реакций сцифомедузы Белого моря *Aurelia aurita* (L.) к изменению солёности среды // Солёностные адаптации водных

- организмов. Л.: Зоологический институт АН СССР. С. 26–58.
- Милейковский С.А. 1981. Экология размножения морского бентоса. М.: Наука. 91 с.
- Милейковский С.А. 1985. Личинки морских донных беспозвоночных и их роль в биологии моря. М.: Наука. 119 с.
- Полянский Ю.И. 1950. О стойкости зародышей некоторых морских брюхоногих моллюсков к низким температурам // Доклады АН СССР. Т. 72, № 6. С. 1179–1182.
- Полянский Ю.И. 1955. Стойкость к отрицательным температурам литоральных и сублиторальных Mollusca в Баренцовом море на эмбриональной стадии их развития // Труды Мурманской биологической станции. Т. 2. С. 17–31.
- Саранчова О.Л. 1988. Исследование особенностей аутоэкологии и распространения морской звезды *Asterias rubens* L. в Белом море. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: ЗИН. 23 с.
- Саранчова О.Л., Кулаковский Э.Е. 1982. Влияние солености среды на разные стадии развития морской звезды *Asterias rubens* и мидии *Mytilus edulis* // Биология моря. № 1. С. 34–39.
- Скарлато О.А. 1976. Класс двустворчатые моллюски – *Bivalvia* // Животные и растения залива Петра Великого. Л.: Наука. С. 95–107.
- Хлебович В.В. 1974. Критическая соленость биологических процессов. Л.: Наука. 230 с.
- Хлебович В.В. 1977. Осмотические и соленостные отношения в онтогенезе // Внешняя среда и развивающийся организм. М.: Наука. С. 257–292.
- Ярославцева Л.М., Карпенко Л.А. 1980. Исследование роли организменных и клеточных механизмов в приспособлении к опреснению некоторых прибрежных моллюсков // Биология моря. № 3. С. 80–87.
- Ярославцева Л.М., Найденко Т.Х., Сергеева Э.П., Ярославцев П.В. 1986. Отношение к опреснению съедобной мидии из Японского моря на разных стадиях развития // Биология моря. № 4. С. 40–47.
- Ярославцева Л.М., Найденко Т.Х., Сергеева Э.П., Ярославцев П.В. 1988. Влияние пониженной солености на приморского гребешка в онтогенезе // Биология моря. № 5. С. 55–60.
- Ярославцева Л.М., Сергеева Э.П. 1991. Влияние опреснения на разные стадии развития морских ежей рода *Strongylocentrotus* // Биология моря. № 6. С. 47–52.
- Ярославцева Л.М., Сергеева Э.П. 1992. Адаптивные возможности личинок морского ежа *Strongylocentrotus nudus* при продолжительном и кратковременном опреснении // Биология моря. № 1. С. 59–68.
- Ярославцева Л.М., Сергеева Э.П. 1994. Адаптивные возможности личинок морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* к изменениям температуры // Биология моря. Т. 20, № 5. С. 381–384.
- Ярославцева Л.М., Сергеева Э.П. 2000. Отношение к опреснению литоральных брюхоногих моллюсков семейства Tecturidae на ранних стадиях развития // Биология моря. Т. 26, № 1. С. 35–39.
- Ярославцева Л.М., Сергеева Э.П. 2001. Соленостные адаптации брюхоногих моллюсков *Littorina mandshurica* и *L. squalida* из полносоленого и опресняемого районов обитания // Биология моря. Т. 27, № 4. С. 286–291.
- Ярославцева Л.М., Сергеева Э.П. 2002. Защита зародышей в кладках брюхоногого моллюска *Littorina sitkana* от опреснения и осушения // Биология моря. Т. 28, № 2. С. 146–149.
- Ярославцева Л.М., Сергеева Э.П., Кащенко С.Д. 1990. Изменение чувствительности к опреснению в онтогенезе гигантской устрицы // Биология моря № 6. С. 36–42.
- Ярославцева Л.М., Сергеева Э.П., Куликова В.А. 2000. Соленостные адаптации брюхоногих моллюсков *Littorina mandshurica* и *L. squalida* на разных стадиях жизненного цикла // Биология моря. Т. 26, № 4. С. 254–258.
- Ярославцева Л.М., Сергеева Э.П., Куликова В.А. 2001. Эффективность защиты эмбрионов и личинок в кладках брюхоногого моллюска *Epheria turrita* от изменений солености и осушения // Биология моря. Т. 27, № 1. С. 21–26.
- Vacon P.R. 1971. The maintenance of a resident population of *Balanus eburneus* (Gould) in relation to salinity fluctuations in Trinidad mangrove swamp // Journal of the Experimental Marine Biology and Ecology. V. 6, N 3. P. 187–198.
- Hagerman L. 1970. The influence of low salinity on survival and spawning of *Elysia viridis* (Montagu) (Opisthobranchia, Sacoglossa) // Sarsia. V. 42. P. 1–6.
- Kessel M.M. 1964. Reproduction and larval development of *Actaea testudinalis* (Müller) // Biological Bulletin. V. 127, N 2. P. 294–303.
- Kinne O. 1971. Salinity-animals-invertebrates // Marine Ecology. London. V. 1, N 2. P. 820–995.

- Kojima Y.* 1958. On the breeding of a periwinkle *Littorina brevicula* and *Littorivaga atkana* (Dall) // *Venus*. V. 19, N. 3–4. P. 224–229.
- McManus D.P., James B.L.* 1975. Anaerobic glucose metabolism in the digestive gland of *Littorina saxatilis rudis* (Maton) and in the daughter sporocysts of *Microphallus similis* (Jag) (Digenea: Microphallidae) // *Journal of Comparative Biochemistry and Physiology*. V. 5, N 313. P. 293–297.
- Pechevic J.A.* 1983. Egg capsules of *Nucella lapidus* (L.) protect low-salinity stress // *Journal of the Experimental Marine Biology and Ecology*. V. 71, N 2. P. 165–179.
- Reid D.G.* 1989. The comparative morphology, phylogeny and evolution of the gastropod family Littorinidae // *Philosophical Transaction of the Royal Society of London, Series B*. V. 324, N 1220. P. 1–110.
- Reid D.G.* 1990. A cladistic phylogeny of genus *Littorina* (Gastropoda) implication for evolution of reproductive strategies and for classification // *Hydrobiologia*. V. 193. P. 1–19.
- Seelemann U.* 1968. Zur Überwindung der biologischen grenze Meerland durch Mollusken. II. Untersuchungen an *Limapontia depressa* und *Assimineia grayana* // *Oecologia*. Bd. 1, N 4. S. 356–368.
- Shelford V.E.* 1915. Principles and problems of ecology as illustrated by animals // *Ecology*. V. 3, N 1. P. 1–23.
- Shyamasundari K., Najbuddin N.* 1976. Experimental investigation of salinity and temperature effects on early developmental stages in *Dendrodoris (Doriopsilla) miniata* (Alder and Hancock) (Gastropoda Opisthobranchia) // *Monitoring zoological italica*. V. 10, N 2. P. 93–104.
- Smaldon P.R., Duffus J.H.* 1984. The effects of temperature, pH and salinity on the maturation of gsmetes and fertilization in *Patella vulgata* L. // *Journal of Molluscan Studies*. V. 50, N 3. P. 232–235.
- Styczyska-Jurewich E.* 1972. Osmotic properties of capsular waters // *Polskie Archiwum Hydrobiologii*. V. 19, N 1. P. 53–64.
- Wieser W.* 1980. Metabolic and products in three species of marine gastropods // *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. V. 60. P. 175–180.
- Wolcott D.P.* 1973. Physiological ecology and intertidal zonation in limpes (Acmaea): a critical look at limiting factors // *Biological Bulletin*. V. 145, N 2. P. 389–422.