

**Данные о размножении заднежаберного моллюска
Yokoyamaia ornatissima (Yokoyama, 1927)
(Gastropoda: Heterobranchia: Philinidae)
из залива Восток (Японское море)**

Е.М. Чабан¹, А.В. Чернышев^{2,3}

¹Зоологический институт РАН, С.-Петербург 199034, Россия
e-mail: echaban@zin.ru

²Дальневосточный федеральный университет, Владивосток 690600, Россия

³Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского
ДВО РАН, Владивосток 690041, Россия
e-mail: chernyshev.av@dvfu.ru

Кладки заднежаберного моллюска *Yokoyamaia ornatissima* (Yokoyama, 1927) впервые получены в лабораторных условиях и изучены. Особи были собраны в начале августа в заливе Восток Японского моря. Развитие кладки прослежено до выхода велигеров. Две особи *Y. ornatissima* продемонстрировали сложное поведение, связанное с размножением – брачные «танцы». Брачные «танцы», морфология кладок и раковин велигеров *Y. ornatissima* впервые описаны и проиллюстрированы.

Ключевые слова: заднежаберные моллюски, Philinidae, *Yokoyamaia ornatissima*, размножение, поведение, кладки, протоконх.

**Data on breeding of the euopisthobranch mollusk
Yokoyamaia ornatissima (Yokoyama, 1927)
(Gastropoda: Heterobranchia: Philinidae)
from Vostok Bay (Sea of Japan)**

Elena M. Chaban¹, Alexei V. Chernyshev^{2,3}

¹Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg 199034, Russia
e-mail: echaban@zin.ru

²Far Eastern Federal University, Vladivostok 690600, Russia

³A.V. Zhirmunsky National Scientific Center of Marine Biology,
Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690041, Russia
e-mail: chernyshev.av@dvfu.ru

Egg-clusters of the opisthobranch mollusk *Yokoyamaia ornatissima* (Yokoyama, 1927) have been studied for the first time. Specimens were collected in Vostok Bay (the Sea of Japan, Peter the Great Bay) in August 2018; they laid the egg-clusters in laboratory conditions. The specimens demonstrated complex precopulatory behavior (mating dance). The precopulatory behavior, egg-clusters and shells of veligers have been described and depicted.

Key words: heterobranch mollusks, Philinidae, *Yokoyamaia ornatissima*, eggs-clusters morphology, mating behavior.

Раковинный заднежаберный моллюск *Yokoyamaia ornatissima* (Yokoyama, 1927) был описан по ископаемым остаткам из окрестностей Токио [Yokoyama, 1927], позднее был отмечен в современной фауне Японии [Habe, 1950], России [Чабан, 1999; Чабан, Мартынов, 2005] и указан для северо-запада Тихого океана [Valdés et al., 2016; как *Philine ornatissima*]. Частично редуцированная раковина с несколькими крупными зубчиками по верхнему краю устья позволяет легко идентифицировать особей этого вида. Довольно подробные описания его морфологии (как раковины, так и мягких тканей) приведены в нескольких работах [Чабан, 1999; Чабан, Чернышев, 2014; Habe, 1950; Valdés et al., 2016]. Недавний филогенетический анализ подтвердил принадлежность *Y. ornatissima* к семейству Philinidae [Chaban et al., 2019]. Сведения об экологии этого вида немногочисленны [Мартынов, Коршунова, 2011; Чабан, Чернышев, 2014; Habe, 1964; Hori, 2000; Valdés, 2019]. Известно, что в зал. Восток Японского моря *Y. ornatissima* встречается на илистых грунтах на глубине 1–8 м, кладки откладывает в августе [Чабан, Чернышев, 2014]. Было отмечено [l.c.], что кладки *Y. ornatissima* внешне похожи на кладки *Philine scalpta* A. Adams, 1862, однако подробного описания кладок и велигеров не было приведено.

В августе 2018 г. несколько экземпляров *Y. ornatissima* из зал. Восток содержались в лабораторных условиях в целях получения их кладок и изучения морфологии этих кладок. Особи *Y. ornatissima* отложили несколько кладок. Полной неожиданностью было увидеть сложное «брачное» поведение особей, неизвестное для других филинид. Процесс копуляции у разных видов заднежаберных моллюсков был описан неоднократно [Чернышев, Чабан, 2010; Guiart, 1901; Tchang-Si, 1934; Beeman, 1970; Thompson, 1976; Hamel, Mercier, 2006; Hamel et al., 2008; Lange et al., 2014; и др.], в том числе были приведены изображения спаривающихся особей некоторых цефаласпид: *Philine aperta* (L., 1767) [Guiart, 1901], *Navanax inermis* (J.G. Cooper, 1862) [Leonard, Lukowiak, 1985], *Siphopteron* sp. [Lange et al., 2014]. Было отмечено, что за одну–три недели до копуляции некоторые заднежаберные моллюски собираются в группы и пары [Hamel et al., 2008; Lange et al., 2014], и процессу копуляции некоторых видов предшествует поведение «ухаживания» (precopulatory behavior) [Leonard, Lukowiak, 1985; Karlsson, Haase, 2002; Hamel, Mercier, 2006]. Подробный анализ репродуктивной морфологии и поведения цефаласпид семейств Aglajidae и Gastropteridae был приведен Анте и Михелсом [Anthes, Michiels, 2007]. Мы впервые описываем сложное поведение «ухаживания» филинид. В работе также приведены данные о морфологии кладки и раковины велигера *Y. ornatissima*.

Материал и методика

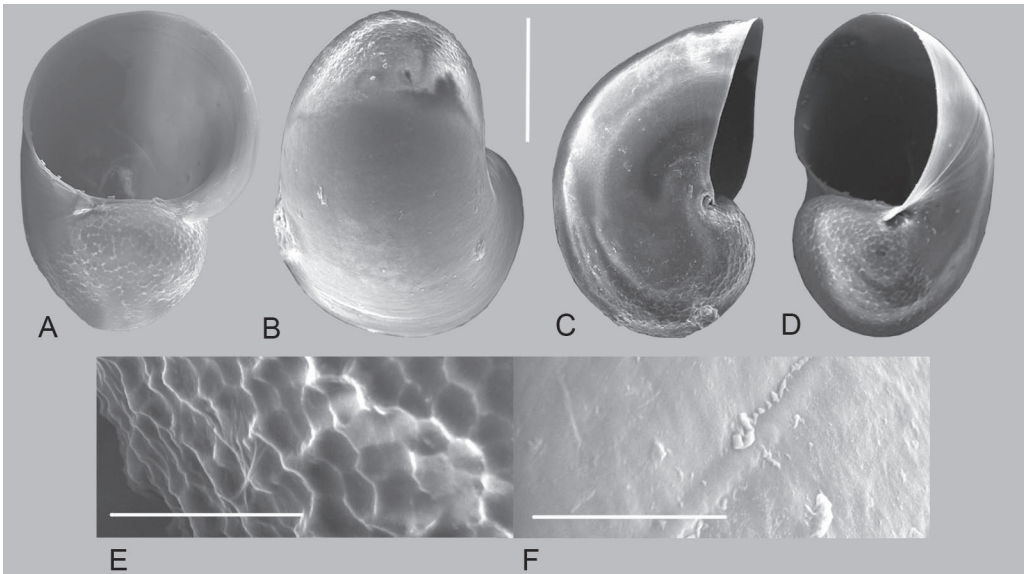
Девять особей *Yokoyamaia ornatissima* длиной 10–15 мм, собранные 2–4 августа в зал. Восток, содержали предварительно в холодильнике при температуре 6°C. Пятого августа их поместили в три пластиковые емкости объемом 250 мл с морской водой, по три особи в каждой емкости, и содержали в лаборатории

(температура воды 18–19°C). Каждые два дня в емкостях производили частичную смену воды. Особей *Y. ornatissima* и отложенные ими кладки изучали и фотографировали с помощью светового микроскопа Leica MZ 12.5 с фотокамерой Leica DFC 290 без измерительной шкалы, и фотоаппарата Olympus Pen-1. Для фотографирования объекты временно перемещали в чашку Петри, а по окончании фотографирования отсаживали обратно в пластиковые емкости. По техническим причинам через 6 дней кладки были перенесены в другое помещение с температурой воздуха 17°C и не наблюдались вплоть до 20 августа, когда в емкостях были обнаружены плавающие преимущественно у дна велигеры, покинувшие яйцевые капсулы. Вылупившихся велигеров фиксировали 70% этиловым спиртом для дальнейшего изучения их раковины с применением сканирующего электронного микроскопа FEI SEM-Quanta 250. Раковины велигеров сушили на воздухе, наклеивали на столики с карбоновой подложкой и напыляли платиной.

Результаты

Из трех емкостей с *Y. ornatissima* кладки правильной формы были обнаружены в двух емкостях, причем, в одной из них особи оказались очень активными и отложили вторую кладку. Первые кладки появились на следующий день после рассадки особей в отдельные емкости (6 августа). Всего при содержании девяти особей *Y. ornatissima* было получено 3 кладки.

Кладка *Y. ornatissima* представляет собой шаровидное студенистое образование (см. фототаблицу, фиг. К, М, N) с первоначальным размером 5x7 мм. Внутри студенистой кладки слабоизвитые нити яйцевых капсул (спираль первого порядка) проходят через всю ширину кладки, образуя спираль второго порядка, но немного не доходят до самих краев кладки так, что по периферии кладки имеется неширокая прозрачная зона слизистого матрикса. Из центра кладки выходит тонкая упругая нить («thread», см. Seager [1979]), сложенная зигзагообразно (см. фототаблицу, фиг. К, М, N, нить отмечена стрелкой). Длина нити превышает диаметр кладки примерно в 5 раз. Нить полностью или частично (см. фототаблицу, фиг. К, М) покрыта слизистым чехликом («gelatinous sheath», см. Seager [1979]). В каждой капсуле находится 1 яйцо. На 5-й день кладки увеличились в объеме в 1.5–2.0 раза до размера 10–12 мм. В каждом яйце стал хорошо заметен велигер (см. фототаблицу, фиг. L, O) с крупным пятном личиночной почки; хорошо было видно вращение велигеров, биение ресничек велюма. Раковина велигеров, недавно покинувших кладку, спиральная (shell-type I, «spiral» согласно классификации Томпсона, в противоположность shell-type II, «egg-shaped», или «inflated» [Thompson, 1976]), состоит из $\frac{3}{4}$ оборота, высотой около 95 мкм и диаметром около 125 мкм (см. рисунок), прозрачная. Протоконх в первой трети оборота имеет скульптурированную поверхность с округлыми тесно расположенными вогнутостями (см. рисунок, E), а остальная часть раковины велигера гладкая, лишь у самого устья едва заметны редкие линии нарастания (см. рисунок, F).



Yokoyamaia ornatissima: раковины недавно вылупившихся велигеров, вид со стороны устья (А), дорсально (В), латерально (слева – С; справа – D); скульптура раковины велигера (первая треть оборота – Е; последняя треть оборота – F) (СЭМ). Масштаб 50 мкм (А–D), 10 мкм (Е, F).

Yokoyamaia ornatissima: shells of newly hatched veligers, ventral view (A), dorsal view (B), lateral (C – left; D – right) view; shell sculpture (the first third of the shell – E; the last third of the shell – F) (SEM). Scale bars 50 μ m (A–D), 10 μ m (E, F).

После откладки кладок, особи *Y. ornatissima* были отсажены. Вскоре было замечено, что две особи лежат без движения параллельно друг другу: особь слева – вентральной стороной вверх, особь справа – дорсальной стороной вверх. После нескольких минут параллельной позиции правая особь также развернулась вентральной стороной вверх и стала медленно скручивать передний конец тела, подворачивая его под левую особь (см. фототаблицу, фиг. А). Особь слева медленно двигала головным концом из стороны в сторону, в то время как особь справа была более активной, она двигалась вокруг другой особи, оставляя за собой слизистый след (см. фототаблицу, фиг. В, С) и вовлекая в «танец» особь слева. Около 20 минут особь слева была малоподвижна и лежала вентральной стороной вверх, однако вскоре и она стала активно двигаться (см. фототаблицу, фиг. D). В последующий час обе особи касались друг друга то передними концами тела, то задними, то вращались, обвивая друг друга (см. фототаблицу, фиг. Е–G) – медленно, но без остановок, плавно переходили от одной взаимной позы к другой. Общее время наблюдений и фотографирования составило 1.5 ч. На следующий день наблюдения были продолжены. При комнатной температуре (22°C) особи активно «танцевали» (см. фототаблицу, фиг. H–I), при этом уже было невозможно определить, какая из особей первоначально была слева и малоподвижная, а какая – справа и более активная, но у одной из них стал заметен вывернутый

пенис (см. фототаблицу, фиг. J). В течение часа наблюдений, как и в предыдущий день, копуляция не была отмечена. Общая продолжительность наблюдений составила 2.5 ч, после чего наблюдение было прекращено.

Обсуждение

Морфология кладки и раковины велигера *Y. ornatissima*

Размножение некоторых представителей заднежаберных моллюсков отряда Cephalaspidea изучено довольно подробно [Guiart, 1901; Brown, 1934; Tchang-Si, 1934; Thorson, 1946; Hamatani, 1962; Horikoshi, 1967; Seager, 1979; Leonard, Lukowiak, 1985; Hamel, Mercier, 2006; Anthes, Michiels, 2007; Lange et al., 2014]. Для филинид описаны и изображены кладки в виде слизистых мешочков шаровидной или овальной формы, имеющие слизистый хвостик [Guiart, 1901; Tchang-Si, 1934; Thorson, 1946; Horikoshi, 1967; Seager, 1979]. Широким концом хвостик крепится к мешочку, а узким удерживается за твердый фрагмент на грунте, так что кладка филинид приподнята над грунтом, как правило, илистым. Яйца находятся внутри прозрачных капсул, которые собраны в слизистый шнур; шнур уложен правильной спиралью внутри мешочка. Для других цефаласпид отмечены слизистые кладки шаровидной или овальной формы, в которых шнур с капсулами уложен произвольно, такие кладки не имеют хвостиков и лежат на водорослях или грунте [Чабан, Чернышев, 2014, для *Cylichnatys angusta* (Gould, 1859); Thorson, 1946, для *Retusa truncatula* (Bruguière, 1792)]. Во всех описанных для цефаласпид кладках, капсулы содержат только одно яйцо. Кладка *Yokoyamaia ornatissima* имеет типичную для филинид форму в виде шаровидного слизистого мешочка со слизистым хвостиком и соответствует «типу С» по системе кладок, предложенной Харст [Hurst, 1967]. Внутри мешочка слизистый шнур с капсулами уложен спиралью и каждая капсула содержит только одно развивающееся яйцо. Внутри слизистого хвостика проходит упругая нить, которая сложена в гармошку и, разворачиваясь, держит кладку у поверхности дна. Подобная структура описана также для *Philine denticulata* (J. Adams, 1800) [Horikoshi, 1967], *Philine gibba* Strebel, 1908 [Seager, 1979] и изображена в кладке *Philine kinglipini* Tchang-Si, 1934 [Tchang-Si, 1934]. Можно предположить, что такая нить внутри слизистого хвостика кладки может быть обнаружена и у других филинид при более тщательном изучении морфологии их кладок.

Размеры кладок филин могут варьировать у разных особей одного вида. Так, для *Philine aperta* указаны кладки от 2 до 4 см в водах Дании [Thorson, 1946] и от 5 до 8 см в Шотландии [Brown, 1934]. Однако можно сказать, что в целом не только имеется прямая корреляция между размером особей вида и размером их кладки, но размер кладки близок к размеру особи. Так, для *Ph. denticulata* (размер особи до 4 мм [Thompson, 1976]) указаны кладки 1–1.5 мм в диаметре [Horikoshi, 1967], для *Hermania scabra* (тело до 20 мм, раковина до 15 мм) – кладки 11x7 мм [Horikoshi, 1967], для *Philine aperta* (тело до 7 см, раковина до 28 мм) – кладки от 2 до 8 см (см. выше). *Y. ornatissima* (тело до 15 мм, раковина 4.4 мм) вполне

соответствует этой зависимости: откладывает кладку диаметром около 7 мм, которая при развитии личинок увеличивается в объеме до 10–12 мм.

Размеры раковин вышедших из кладки велигеров по литературным данным варьируют в пределах от 90х70 мкм у *Ph. denticulata* до 130х100 мкм у *Ph. aperta* [Horikoshi, 1967], и до 375 мкм у *Ph. gibba* [Seager, 1979]. Последний вид размножается при температуре 1.1°C, не имеет пелагической стадии и его велигер развивается внутри кладки в течение 120 дней. Велигеры *Y. ornatissima* быстро развивались при температуре воды 17–19°C: на пятый день в капсулах были хорошо видны подвижные велигеры, вылупились они не позднее, чем на 14-й день откладки. Раковина велигера *Y. ornatissima* около 125х95 мкм – по размерам ближе к раковине велигера *Hermania scabra* [90х80 мкм, см. Horikoshi [1967]]. Особенностью раковин велигеров *Y. ornatissima* является наличие скульптуры на первой трети оборота раковины. Такая скульптура велигеров не была отмечена у других цефаласпид, но описана и изображена у представителей *Nudipleura* (LaForge, Page [2007] для *Berthella californica* (Dall, 1900) и Tsubokawa, Okutani [1991] для *Pleurobranchaea japonica* Thiele, 1925).

Поведение *Y. ornatissima*, связанное с размножением

Описанное выше поведение двух особей *Y. ornatissima* мы трактуем как поведение ухаживания (precopulatory behavior, courtship), поскольку одна из особей демонстрировала свою активность с вывернутым penisом, и эта активность наблюдалась в период, включающий откладку яиц. Такое ухаживание не всегда заканчивается спариванием, например, отмечено, что из числа пар голожаберного моллюска *Palio dubia* (M. Sars, 1829), находящихся в стадии ухаживания, только 51% пар переходят к копуляции, а остальные расходятся [Hamel et al., 2008]. Особенностью ухаживания *Y. ornatissima* является необычно сложный рисунок движений пары, которая медленно, но без остановок, плавно переходила от одной взаимной позы к другой – мы называем его «танцем».

Y. ornatissima существенно отличается по морфологии тела от видов группы *Ph. aperta* (например, от *Ph. scalpta*), к которой этот вид близок согласно молекулярно-филогенетическому анализу [Chaban et al., 2019]: они имеют в большей степени редуцированную раковину, узкие пластинки гизарда, их передний конец тела более узкий и длинный, а пароподии – широкие, но тонкие. Такие особенности тела и позволяют *Y. ornatissima* сильно изгибать и скручивать тело, а также проникать сквозь узкие пространства (в ходе сбора мелкие якомайи нередко пытались пролезть сквозь отверстия сита диаметром 1 мм). Для филинид с широким телом, толстыми пароподиями и хорошо развитой раковиной такое сложное поведение едва ли осуществимо.

Длительность периода, предшествующего копуляции, может быть различной. Так Хэмел с соавт. [Hamel et al., 2008] описывают для *P. dubia* активную фазу ухаживания длительностью 2 ч, когда особи касаются друг друга головами, щупальцами, краями мантии, образуют кольцо и плавают друг за другом, и последующую

пассивную стадию ухаживания длительностью 4–8 ч, когда особи находятся в позе голова–хвост, готовясь к копуляции. Среди цефаласпид, *Hydatina physis* L., 1758 посвящает ухаживанию около 40 минут, в течение которых особи ползают, касаясь головами и краями мантии, занимая в заключение позицию голова–хвост [Hamel, Mercier, 2006]. Подробно изучены временные характеристики размножения двух десятков видов семейства Aglajidae и четырех видов семейства Gastropteridae [Anthes, Michiels, 2007]. Авторы приводят данные о том, что ухаживание у некоторых аглаид может состоять менее чем из трех контактов, и продолжаться, например от 0.2 до 24.9 мин у *Chelidonura hirundinina* (Quoy et Gaimard, 1833), или от 0.8 до 333.4 мин у некоторых особей *Ch. sandrana* Rudman, 1973. Ухаживание у *Y. ornatissima* мы наблюдали на протяжении в общей сложности 2.5 ч. Как и у других заднежаберных моллюсков, стадия, предвещающая копуляцию, у *Y. ornatissima* включает многократные касания головным концом активной особи различных частей тела партнера и активацию последнего. Как и у других цефаласпид, эта стадия у *Y. ornatissima* включает образование слизистого следа одной из особей для привлечения партнера. Результатом такой механической и химической стимуляции является образование пары для успешной копуляции.

Цефаласпиды, как и подавляющее большинство заднежаберных моллюсков, являются синхронными гермафродитами, поэтому для спаривания бывает достаточно 2-х любых особей. Однако, не любая пара копулирует, поэтому имеющиеся девять особей *Y. ornatissima* были нами рассажены по три особи в контейнер, чтобы у них был какой-то выбор. Интересно отметить, что в одном из контейнеров было отложено две кладки. Можно предположить, что: 1) все три особи копулируют цепочкой, тогда одна из них будет функционировать только самкой, другая – как гермафродит, и третья – только самцом; 2) копулировали последовательно две пары в положении «голова – хвост», тогда одна из особей последовательно сменяла ориентацию (что отмечено для Aglajidae [Leonard, Lukowiak, 2008]). Для заднежаберных моллюсков наиболее обычной является копуляция в положении «голова – хвост» [Thompson, 1976], например, для *Alderopsis nigra* (Baba, 1937) (Sacoglossa) [Чернышев, Чабан, 2010]; *Pleurobranchaea maculata* (Quoy et Gaimard, 1832) [Tchang-Si, 1934, как *P. novaezealandiae* Cheeseman, 1878] и *Aeolidiella glauca* (Alder et Hancock, 1845) [Karlsson, Haase, 2002] (Nudipleura); *Phyllaplysia taylori* Dall, 1900 [Beeman, 1970] (Aplysiidae); или для *Bullacta caurina* (Benson, 1842) [Tchang-Si, 1934, как *B. exarata* (Philippi, 1849)], *Siphopteron* sp. [Lange et al., 2014] и *Hydatina physis* [Hamel, Mercier, 2006] (Cephalaspidea). Немногие исключения (копуляция в положении головами в одну сторону – «unilateral») среди заднежаберных отмечены для моллюсков отряда Aplysiida [Thompson, 1976], а также для *Ph. aperta* [Guiart, 1901], в то время как для многих цефаласпид семейств Aglajidae и частично Gastropteridae такая позиция обычна, и они даже образуют цепочки спаривающихся особей [Anthes, Michiels, 2007]. Копуляция у *Y. ornatissima*, вероятно, происходит ночью, как и у *Ph. aperta* [Guiart, 1901], поэтому для изучения этого процесса нужны дополнительные наблюдения.

Благодарности

Авторы благодарны администрации Национального научного центра морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН и сотрудникам биостанции «Восток» за возможность проведения исследований на базе биостанции. Благодарим к.б.н. В.В. Гульбина (ННЦМБ ДВО РАН) за высказанные замечания к рукописи статьи. Исследования проведены с использованием оборудования Центра коллективного пользования «Таксон» Зоологического института РАН (http://www.ckp-rf.ru/ckp/3038/?sphrase_id=8879024). Работа выполнена в рамках бюджетной темы АААА-А19-119020690072-9.

Литература

- Мартынов А.В., Коришунуова Т.А. 2011. Заднежаберные моллюски морей России. Атлас-определитель с обзором биологии. М.: ЗАО «Фитон+». 232 с.
- Чабан Е.М. 1999. Раковинные заднежаберные моллюски отрядов Cephalaspidea и Anaspidea северных и дальневосточных морей России: Дисс. ... канд. биол. наук. С.-Петербург: ЗИН РАН. 257 с.
- Чабан Е.М., Мартынов А.В. 2005. Клад Cephalaspidea // Ю.И. Кантор, А.В. Сысоев. Каталог моллюсков России и сопредельных стран. М.: КМК. С. 169–174.
- Чабан Е.М., Чернышев А.В. 2014. Заднежаберные моллюски отряда Cephalaspidea (Gastropoda: Opisthobranchia) залива Восток Японского моря. Часть 1 // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. Вып. 18. С. 41–62.
- Чернышев А.В., Чабан Е.М. 2010. Первая находка *Alderius nigrus* (Baba, 1937) (Opisthobranchia: Sacoglossa) в морях России // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. Вып. 14. С. 114–118.
- Anthes N., Michiels N.K. 2007. Reproductive morphology, mating behavior, and spawning ecology of cephalaspids sea slugs (Aglajidae and Gastropteridae) // Invertebrate Biology. V. 126, N 4. P. 335–365.
- Beeman R.D. 1970. The anatomy and functional morphology of the reproductive system in the opisthobranch mollusk *Phyllaplysia taylori* Dall, 1900 // Veliger. V. 13, N 1. С. 1–31.
- Brown H.H. 1934. A study of a tectibranch gastropod mollusk, *Philine aperta* (L.) // Transactions of the Royal Society of Edinburgh. V. 58. P. 179–210.
- Chaban E.M., Ekimova I.A., Schepetov D.M., Kohnert P.C., Schrödl M., Chernyshev A.V. 2019. Euopisthobranch mollusks of the order Cephalaspidea (Gastropoda: Heterobranchia) of the Kuril-Kamchatka Trench and the adjacent Pacific abyssal plain with descriptions of three new species of the genus *Spiraphiline* (Philineidae) // Progress in Oceanography. V. 178. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2019.102185>
- Guiart J. 1901. Contribution a l'étude des Gastéropodes Opisthobranches et en particulier des Céphalaspides // Mémoires de la Société Zoologique de France. T. 14. P. 1–217.
- Habe T. 1950. Philinidae in Japan // Illustrated Catalogue of Japanese Shells. N 8. T. Kuroda (Ed.). Kyoto: Molluscan Literature Publishing Committee. P. 48–52.
- Habe T. 1964. Shells of the Western Pacific in Color. Vol. 2. Osaka: Hoikusha. 233 p.
- Hamatani I. 1962. Notes on veligers of Japanese opisthobranchs (5) // Publications of the Seto Marine Biological Laboratory. V. 10, N 2. P. 283–292.
- Hamel J-F., Mercier A. 2006. Factors regulating the breeding and foraging activity of a tropical opisthobranch // Hydrobiologia. V. 571. P. 225–236.
- Hamel J-F., Sargent Ph., Mercier A. 2008. Diet, reproduction, settlement and growth of *Palio dubia* (Nudibranchia: Polyceridae) in the north-west Atlantic // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. V. 88, N 2. P. 365–374.

- Hori S. 2000. Cephalaspidea // T. Okutani (Ed.). Marine Mollusks in Japan. Tokyo: Tokai University Press. P. 732–757.
- Horikoshi M. 1967. Reproduction, larval futures and life history of *Philine denticulata* (J. Adams) (Mollusca – Tectibranchia) // *Ophelia*. V. 4. P. 43–84.
- Hurst A. 1967. The egg masses and veligers of thirty northeast Pacific opisthobranchs // *Veliger*. V. 9. P. 255–288.
- Karlsson A., Haase M. 2002. The enigmatic mating behavior and reproduction of a simultaneous hermaphrodite, the nudibranch *Aeolidiella glauca* (Gastropoda, Opisthobranchia) // *Canadian Journal of Zoology*. V. 80. P. 260–270.
- LaForge N.L., Page L.R. 2007. Development in *Bertella californica* (Gastropoda: Opisthobranchia) with comparative observations on phylogenetically relevant larval characters among nudipleuran opisthobranchs // *Invertebrate Biology*. V. 126, N 4. P. 318–334.
- Lange R., Werminghausen J., Anthes N. 2014. Cephalo-traumatic secretion transfer in a hermaphrodite sea slug // *Proceedings of the Royal Society B*. V. 281, 20132424. [P. 1–6].
- Leonard J.L., Lukowiak K. 1985. Courtship, copulation, and sperm trading in the sea slug, *Navanax inermis* (Opisthobranchia: Cephalaspidea) // *Canadian Journal of Zoology*. V. 63. P. 2719–2729.
- Seager J.R. 1979. Reproductive biology of the Antarctic opisthobranch *Philine gibba* Strebel // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. V. 1, N 1. P. 51–74.
- Tchang-Si. 1934. Contribution a l'étude des Opisthobranches de la côte de Tsingtao // *Contributions from the Institute of Zoology, National Academy of Peiping*. V. 2, N 2. P. 1–148.
- Thompson T.E. 1976. Biology of opisthobranch molluscs. Vol. 1. London: The Ray Society. 207 p.
- Thorson G. 1946. Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates, with special reference to the planktonic larvae in the Sound (Øresund) // *Meddelelser fra Kommissionen for Danmarks Fiskeri-og Havundersøgelser. Serie Plankton*. Bd. 4, N 1. S. 1–523.
- Tsubokawa R., Okutani T. 1991. Early life history of *Pleurobranchaea japonica* Thiele, 1925 (Opisthobranchia: Notaspidea) // *Veliger*. V. 34. P. 1–13.
- Valdés Á. 2019. Northeast Pacific benthic shelled sea slugs // *Zoosymposia*. N 13. P. 242–304.
- Valdés Á., Cadien D.B., Gosliner T.M. 2016. Philinidae, Laonidae and Philinorbididae (Gastropoda: Cephalaspidea: Philinoidea) from the northeastern Pacific Ocean and the Beaufort Sea (Arctic Ocean) // *Zootaxa*. V. 4147, N 5. P. 501–537.
- Yokoyama M. 1927. Mollusca from the upper Musashino of Tokyo and its suburbs // *Journal of the Faculty of Science, Imperial University of Tokyo. Section 2*. V. 1, Pt. 10. P. 391–437.

Published online December 26, 2019

Подпись к фототаблице Explanation of Plate

Yokoyamaia ornatissima: фотографии особей в «брачном танце» (A–I), длина особей 10–15 мм; передний конец тела с вывернутым penisом (J); кладки (K–O), диаметр кладки 7 мм (M), 12 мм (N) (прикрепительная нить отмечена стрелкой), нить сложена (N), нить частично расправлена (M).

Yokoyamaia ornatissima: photographs of a pair of specimens in mating dance (A–I), specimens of 10–15 mm in length; anterior part of the body with sticking penis (J); egg-clusters (K–O), diameter 7 mm (M), 12 mm (N) (a thread marked with arrow), the thread folded (N), the thread partly expanded (M).

