

Вертикальное распределение пелагических личинок некоторых видов морских брюхоногих моллюсков при опреснении и повышении температуры на поверхности водного столба

Л.М. Ярославцева, Э.П. Сергеева

*Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН,
Владивосток 690041, Россия
e-mail: inmarbio@mail.primorye.ru*

Исследовали вертикальное распределение пелагических личинок некоторых видов морских брюхоногих моллюсков при изменении температуры и солености на поверхности водного столба. Показано, что в стратифицированном по температуре столбе воды личинки-велигеры, сохраняя способность к активному движению вверх и вниз, не распределяются по всему объему воды, а концентрируются в слоях воды с определенными температурными условиями. Температуры, оптимальные для развития зародышей в кладках, выхода их из кладок, последующего выживания и роста личинок и температуры, характеризующие слои воды, в которых концентрируются личинки, совпадают. В стратифицированном по солености столбе воды личинки-велигеры при движении к поверхности достигают слоев с определенными соленостными характеристиками и либо не входят в эти слои, либо не задерживаются в них и опускаются ниже, в слои с более высокой соленостью. Личинки избегают те слои, соленость которых оказывает угнетающее действие на их развитие и рост. Таким образом, выходящие во внешнюю среду из кладок личинки брюхоногих моллюсков обладают способностью выбирать слои воды с оптимальными значениями температуры и солености.

Vertical distribution of pelagic larvae of some marine gastropod species at desalination and temperature rise on the surface of water column

L.M. Yaroslavtseva, E.P. Sergeeva

*A.V. Zhirmunsky Institute of Marine Biology, Far East Branch,
Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690041, Russia
e-mail: inmarbio@mail.primorye.ru*

Vertical distribution of pelagic larvae of some marine gastropod species at the change of temperature and salinity on the surface of water column was investigated. It was shown that in stratified by temperature water column larval veligers, retaining the ability for active movement up and down, do not distribute throughout the entire water column, but concentrate in water layers with certain temperature conditions. Investigation of temperature effect on embryos development in layings, coming out of layings, subsequent survival and growth of larvae showed that temperatures, optimal for these developmental stages, and temperatures, typical for water layers, in which larvae concentrate in stratified waters coincide. Moving towards the surface in stratified water column, larval veligers reached layers with certain salinity and either did not enter these layers, or having entered them, did not stay too long in them and left for the lower layers with higher salinity. We showed that larvae left those layers which salinity produced an oppressive effect on their development and growth. The work provides a general conclusion that gastropod larvae, getting out of layings to the environments, have the ability to choose water layers with optimal temperature and salinity.

Как известно, многие брюхоногие моллюски проявляют так называемую заботу о потомстве, заключая оплодотворенные яйца в слизистые, студенистые, кожистые, песчаные кладки и капсулы. Ранее мы попытались выяснить, является ли для зародышей вещество кладок защитой от неблагоприятных изменений в среде обитания. Как показали наши опыты, зародыши в кладках оказались столь же уязвимы к опреснению и осушению, как эмбрионы и личинки видов, половые продукты которых не оформляются в кладки, а выпускаются во внешнюю среду свободной россыпью [Ярославцева и др., 2000; Ярославцева, Сергеева, 2001а, б, 2002]. Эти работы дают основание заключить, что кладки не увеличивают шансы на выживание для развивающихся в них зародышей в случае экстремального опреснения или осушения, а также при изменениях температуры.

В связи с этим мы предположили, что, возможно, существуют какие-то другие особенности развития в кладках, которые могут быть оценены как преимущество по сравнению с зародышами, не имеющими заботы о потомстве. Мы попытались оценить поведение выходящих из кладок личинок-велигеров брюхоногих моллюсков в столбах

воды, стратифицированных по температуре и солености, т.е. смоделировать ситуацию, постоянно встречающуюся в природе, когда поверхностный слой воды перегревается в солнечные дни, либо опресняется – в дождливые. При этом порядок рассуждения был таков: кладки откладываются родительскими особями в условиях, наиболее благоприятных для потомства, это дает основание полагать, что самые ранние этапы развития этих организмов проходят в оптимальных условиях. Особенно это правомочно для стационарных кладок (эферия, криптонатика, например) и пелагических кладок в форме вогнутого диска – присоски, способного плотно прижиматься ко дну (у литторины манджурской, например). Личинки выходят из кладок на стадии велигера с хорошо сформированной раковиной и развитым органом движения – велюмом. Попадая на этой стадии развития в изменчивую среду, особенно в приповерхностных горизонтах, личинки, возможно, способны избегать неблагоприятных условий и выбирать горизонты воды, оптимальные для выживания и роста. С целью проверки этого предположения были поставлены опыты, описанные в настоящей работе.

Материал и методика

Работа выполнена на личинках-велигерах брюхоногих моллюсков: *Lottia dorsuosa*, *L. versicolor*, *Littorina brevicula*, *L. squalida*, *Cryptonatica janthostoma* на биологической станции «Восток» Института биологии моря ДВО РАН (Японское море, зал. Восток). У моллюсков-блюдечек *L. dorsuosa* и *L. versicolor*, как наиболее примитивных представителей

класса Gastropoda, оплодотворение наружное, откладывание половых продуктов во внешнюю среду идет свободной россыпью. Зародыши развиваются в яйцевой оболочке до стадии ресничной бластулы. Моллюсков-блюдечек собирали в нерестовом состоянии в море при температуре 19°C, нерест в лаборатории проходил без стимуляции.

Литторины *L. squalida* и *L. brevicula* в процессе размножения образуют яйцевые планктонные капсулы, в которых зародыши развиваются до стадии велигера и затем выходят во внешнюю среду. Литторин собирали с камней при температуре в море 8–9°C. Моллюски нерестились в лаборатории без стимуляции.

Криптонатика *C. janthostoma* откладывает стационарные кладки, представляющие собой слизистые, инкрустированные песчинками ленты, свернутые в виде усеченного конуса. Кладки собирали в море с глубины до 1 м при температуре 8–10°C и содержали в лаборатории при той же температуре и солености 32‰. Выход личинок на стадии велигера во внешнюю среду происходил через определенное количество дней и зависел от зрелости зародышей в кладках в момент сбора. Личинок кормили один раз в сутки смесью микроводорослей *Nannochloris maculata*, *Dunaliella salina* и *Isochrysis galbana*. Воду во всех экспериментальных сосудах меняли ежедневно.

Вертикальное распределение личинок-велигеров разного возраста изучали в однородных и стратифицированных по температуре и солености столбах воды. Эксперименты проводили в цилиндрах объемом 1 л, диаметром 5.5 см и высотой водного столба 45 см. Для создания стратификации водного столба по температуре, цилиндр заполняли морской водой с температурой 15°C, нижняя часть цилиндра была опущена в широкий сосуд с охлажденной водой со льдом. На поверхность воды в цилиндре наслаивали подогретую морскую воду, пока температура верхнего слоя не достигала 28°C, а температура у дна не опускалась до 7°C.

По всей высоте цилиндра на разных уровнях были закреплены термометры, точность измерения составляла $\pm 0.1^\circ\text{C}$. В этих экспериментах производное количество личинок медленно выпускали при помощи длинной пипетки с надетым на неё гибким шлангом в тот горизонт водного столба, где температура соответствовала температурным условиям, соответствующим таковым в море на момент проведения эксперимента. Чтобы не создавать дополнительного перемешивания в столбе воды, пипетку после запуска личинок жестко фиксировали к краю цилиндра и оставляли ее там до конца эксперимента. Через определенное время, используя пастеровскую пипетку со специально сильно оттянутым длинным концом, брали пробы с разных горизонтов, не допуская перемешивания воды, отмечая температуру в каждом из них. Среднее число личинок подсчитывали из трех проб. Число личинок пересчитывали на объем 1 мл воды.

Градиент по солености в экспериментальных цилиндрах создавали после того, как на дно сосуда были запущены личинки. Пресную воду наслаивали на поверхность морской воды соленостью 32‰. Высота слоя пресной воды составляла 5 мм. Как только личинки распределялись в цилиндре, что было хорошо заметно визуально, брали пробы с разных горизонтов вертикального столба воды: поверхности, середины, дна, а также с того уровня, который препятствовал подъему личинок к поверхности, выше и ниже этого слоя. При этом также использовались описанные выше пастеровские пипетки. Во всех пробах подсчитывали среднее количество личинок и пересчитывали на объем

1 мл. Значение солености с разных уровней водного столба определяли в микрообъемах титрованием азотнокислым серебром.

Для выяснения влияния опреснения на развитие зародышей в кладках использовали кладку криптонастики. Ее разделяли на одинаковые кусочки и помещали в воду соленостью от 32 до 16‰ с интервалом в 2‰. Далее наблюдали за выходом во внешнюю среду личинок-велигеров.

В следующей серии опытов моделировали ситуацию, когда личинки, до выхода их кладки развивавшиеся в нормальной солености, после выхода попадали в опресненную среду. С этой целью личинок-велигеров криптонастики рассадили в воду различной солености от 32 до 16‰. Наблюдения вели

за поведением, ростом и выживанием личинок в течение 10 сут. Поведение велигеров оценивали по количеству активно плавающих особей через час экспозиции в водах различной солености и выражали в процентах от общего числа личинок в опыте [Бергер, 1976]. Длину личинок измеряли под биноклем, на каждую точку брали по 30–50 экз. Возрастом личинок считали количество дней после выхода из кладки.

Контролем во всех опытах служили личинки, культивируемые в воде соленостью 32‰ и температуре, соответствующей температуре воды в море на момент постановки эксперимента. В таблицах приведены либо средние арифметические значения, либо данные, выраженные в процентах по отношению к контролю.

Результаты

В предварительной серии экспериментов исследовали вертикальное распределение личинок в водах, однородных по температуре и солености от поверхности до дна. В наблюдениях, выполненных на личинках брюхоногого моллюска *Cryptonatica janthostoma*, было установлено, что их распределение в столбе воды в значительной степени зависит от возраста. Личинки-велигеры сразу после выхода из песчаной кладки во внешнюю среду устремлялись к поверхности и находились там непродолжительное время. Через сутки личинки распределялись равномерно по всему объему аквариума. Личинки более старшего возраста в основном концентрировались в придонных горизонтах, где активно плавали, лишь периодически всплывая в

толщу воды (табл. 1). Развитие до метаморфоза проходило у дна. Иные результаты дало наблюдение за распределением только что вышедших из кладки личинок-велигеров криптонастики в столбе воды, стратифицированном по температуре (от 28°C на поверхности до 7°C у дна). Оно показало, что личинки, выпущенные в слой воды с температурой 10°C, поднимались к поверхности в более прогретые слои; однако, через 1–1.5 ч картина распределения личинок изменялась: большая часть велигеров сосредотачивалась в слоях воды с температурой 7–10°C. В контрольном цилиндре при постоянной температуре 10°C личинки того же возраста, что и в опыте, в основном находились у поверхности (табл. 2). Таким образом, при температурной стратификации вод,

Таблица 1

Вертикальное распределение личинок разного возраста *Cryptonatica janthostoma* (экз./мл)
Vertical distribution of various age *Cryptonatica janthostoma* larvae (specimens/ml)

Уровень взятия пробы	Возраст, ч		
	1	24	144
Поверхность	45	65	5
Середина	9	87	3
Дно	15	77	96

Таблица 2

Вертикальное распределение личинок-велигеров *Cryptonatica janthostoma* (экз./мл)
в столбе воды, стратифицированном по температуре

Vertical distribution of *Cryptonatica janthostoma* larval veligers (specimens/ml)
in water column stratified by temperature

30 мин		1 ч 30 мин	
Температура, °С	Количество личинок	Температура, °С	Количество личинок
28	20	22	0
23.5	4	21	1
22.5	8	20.5	1
10.8	7	10.5	12
9	3	7.5	16
8.8, дно	6	7, дно	14

личинки-велигеры криптонатики выбирали вполне определенные температурные условия.

Далее были поставлены опыты, задачей которых было определение температуры, оптимальной для личинок криптонатики. Песчаные кладки криптонатики с развивающимися в них зародышами на стадии 2–4 бластомеров, были собраны в море при температуре 7°C. В лаборатории кладки помещали в воду с температурой 7, 10, 15 и 20°C. Развитие зародышей завершалось рассыпанием кладок и выходом во внешнюю среду активно плавающих

личинок-велигеров в диапазоне температур от 7 до 15°C. Температура, при которой содержались кладки, оказывала существенное влияние на скорость развития зародышей и, тем самым, на время их выхода из кладок: развитие в кладках заканчивалось тем раньше, чем выше была температура. Однако слишком высокая температура 20°C оказывала негативное влияние на развивающихся зародышей. Они быстро достигали стадии велигера, но в яйцевой оболочке были слабо подвижны и лишь единичные экземпляры из них выходили из кладок во внешнюю среду.

Такие особи к поверхности не поднимались и вскоре погибли (табл. 3). Таким образом, высокие температуры губительны для зародышей в кладках и вышедших из кладок личинок-велигеров криптонатики. Им необходимы температуры не выше 15°C, и именно такие температуры выбирали личинки в стратифицированных по температуре столбах воды.

В следующей серии опытов изучали распределение при температурной стратификации водного столба личинок другого вида брюхоногих моллюсков – *Lottia dorsuosa*. Личинок брали на стадии велигера в возрасте 5 сут. В предварительной серии опытов исследовали их распределение в вертикальном столбе воды при 18°C (температура в месте обитания моллюсков на момент проведения опытов). Показано, что при

однородной температуре в поверхностных слоях плотность скопления личинок составляла 17 экз./мл, в середине столба воды – 11 экз./мл, у дна их было 7 экз./мл. Такая модель распределения свидетельствует о предпочтении личинками поверхностных горизонтов. При градиенте температур от 27°C на поверхности до 10°C у дна, личинки, выпущенные в слой воды 18°C, через 30 мин скапливались в слоях воды с температурой от 19 до 24.5°C (8–9 экз./мл). У поверхности и в придонных слоях их было не более 1–2 экз./мл. В табл. 4 приведены данные скорости движения личинок вверх и вниз при разных температурах. Приведенные в таблице результаты позволяют сделать вывод о том, что, сохраняя способность к активному движению вверх и вниз в широком диапазоне температур, личинки

Таблица 3

Время выхода личинок *Cryptonatica janthostoma* из кладок при разной температуре

Time length of *Cryptonatica janthostoma* larvae coming out of layings at different temperature

Температура, °C	7	10	15	20
Число суток	30	15	9	10, гибель

Таблица 4

Скорость движения (см/мин) личинок-велигеров *Lottia dorsuosa* в возрасте 5 сут (размер 224 мкм) в столбе воды при разной температуре

Movement velocity (cm/min) of *Lottia dorsuosa* larval veligers at the age of 5 days (224 µm size) in water column at different temperatures

Температура, °C	Движение вверх	Движение вниз
11	7.97	6.56
14	10.37	11.01
16	20.73	11.19
25	30.20	8.16

все же концентрируются в слоях воды с определенной температурой.

Далее нас интересовало поведение личинок брюхоногих моллюсков при соленостной стратификации. Эксперименты поставлены на велигерах *C. janthostoma*, возраст которых составлял 1 сут. Личинок запускали на дно контрольного и опытного цилиндров. В воде соленостью 32‰ контрольного цилиндра личинки поднимались к поверхности. Распределение через 30 мин после запуска было равномерным по всей толще воды (5–6 экз./мл). В опытном цилиндре сразу после запуска личинок был создан градиент по солености от 6.8‰ на поверхности до 32‰ у дна. Личинки, как и в контроле, поднимались вверх, но до самой поверхности не доходили. Достигнув определенного слоя воды, «ударялись» о него, как о преграду, и опускались вниз, в слои воды более высокой солености (32‰), где распределялись равномерно – 7 экз./мл. Слой воды, соленость которого составляла 23.07‰, явился преградой на пути подъема личинок к поверхности.

Для того чтобы выяснить, почему личинки избегают слоев воды соленостью ниже 23‰, были поставлены две серии опытов. Задачей первой серии было выявление порога солености, блокирующего развитие зародышей в

кладках; задача второй серии опытов заключалась в установлении той солености, которая неблагоприятно влияет на свободноплавающих личинок криптонатики при их заносе в опресненные зоны моря. Для решения первой задачи песчаную кладку, с развивающимися в ней зародышами, разделили на равные части и поместили в морскую воду соленостью от 32 до 16‰. Через некоторое время в диапазоне солености 32–18‰ личинки-велигеры начали выходить во внешнюю среду. Отмечена следующая закономерность: чем выше была соленость морской воды, тем меньше времени требовалось для развития зародышей и выхода личинок-велигеров. Личинки, развитие которых проходило при солености от 32 до 22‰, были хорошо подвижны, активно работая вельюмом, всплывали к поверхности аквариума. Личинки, выходившие при солености 20–18‰, были угнетены, двигались менее активно и в основном находились у дна. Более 20% личинок при 18‰ были уродливыми. В воде соленостью 16‰ выхода личинок во внешнюю среду отмечено не было, все зародыши в кладке были уродливыми (табл. 5). Таким образом, для нормального полноценного развития зародышей в песчаной кладке криптонатики соленость окружающей среды должна быть не менее 22‰.

Таблица 5

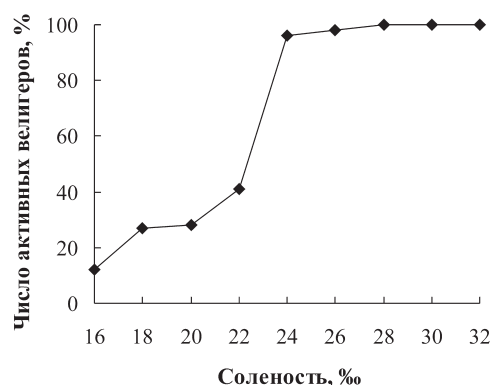
Продолжительность развития зародышей в кладке *Cryptonatica jantosthoma* при различной солености

Time length of embryos development in *Cryptonatica jantosthoma* laying at different salinities

Соленость, ‰	32	26	24	22	20	18	16
Число суток	9	11	12	13	13	14	Выхода нет

Для решения второй задачи создали условия, при которых развитие зародышей в кладке проходило в воде соленостью 32‰. Вышедших из кладки личинок в возрасте 1 сут помещали в воду соленостью от 32 до 22‰ и наблюдали за их поведением, ростом и выживанием в течение 10 сут. Было отмечено, что в диапазоне солености 32–24‰ личинки были активными, постоянно всплывали в толщу воды, скапливаясь в светлой части аквариума. Погибших особей при этих соленостях не было обнаружено. При более значительном опреснении картина была иной. В воде соленостью 22–16‰ личинки были мало активны, в основном лежали на дне, закрыв вход в раковину крышечкой, в толщу воды всплывали лишь единичные особи (см. рисунок).

В воде соленостью 18–16‰ отмечали до 8–10% погибших особей. Наблюдения за ростом личинок в течение 10 сут показали, что велигеры росли только в диапазоне солености 32–22‰. Прирост раковин был тем больше, чем выше была соленость в среде содержания личинок. Так, при контрольной солености 32‰ размеры личинок уве-



Активность личинок-велигеров *Cryptonatica jantosthoma* в воде различной солености через сутки после выхода из кладки.

Activity of *Cryptonatica jantosthoma* larval veligers in water with different salinity after one day of their coming out of a laying.

личились на 14.85%, при солености 22‰ — на 8.34%. Таким образом, соленость ниже 22‰ угнетала развитие зародышей в кладках и последующий рост личинок-велигеров.

Опыты по вертикальному распределению в стратифицированных по солености столбах воды были поставлены также на личинках-велигерах *Lottia dorsuosa*, *L. versicolor*, *Littorina brevicula*, *L. squalida* (табл. 6). Личинки этих

Таблица 6

Соленость слоя воды (‰), до которого личинки-велигеры доходили, поднимаясь со дна к опресненной поверхности

Salinity of a water layer (‰), reached by larval veligers coming up from the bottom to the desalinated surface

Вид	Соленость
<i>Cryptonatica jantosthoma</i>	23.07
<i>Littorina brevicula</i>	22.01
<i>L. squalida</i>	22.52
<i>Lottia dorsuosa</i>	20.97
<i>L. versicolor</i>	20.58

видов вели себя так также, как описанные выше личинки криптонастики: при подъеме вверх не могли преодолеть слои воды определенной солености. Дойдя до этих слоев, они уходили в нижерасположенные слои с более высокой соленостью, где распределялись равномерно (табл. 6).

На основании проведенных в данной работе экспериментов, можно сделать вывод о том, что личинки-велигеры

исследованных видов брюхоногих моллюсков демонстрируют способность выбирать горизонты водной толщи с такой температурой и соленостью, где они могут нормально развиваться и расти. Личинки не входят в те слои воды, пониженная соленость и высокая температура которых, угнетала бы их активность, задерживала рост или приводила к гибели.

Обсуждение

Основным предназначением пелагических личинок морских организмов является пополнение родительских популяций, а также расширение территорий обитания вида. Эти задачи могут быть успешно выполнены только в случае, если количество выживших до оседания личинок будет достаточным для того, чтобы компенсировать естественную гибель части особей родительских популяций и (или) для основания новых размножающихся поселений. Адапционная пластичность личинок, адекватная происходящим в водной толще изменениям, обеспечивает выполнение этих задач.

Среда обитания личинок морских беспозвоночных весьма неоднородна. Слоистое, стратифицированное строение водной толщи обусловлено различными физико-химическими свойствами отдельных ее слоев [Зернов, 1949]. Содержание кислорода, уровень рН, температура, соленость и другие показатели на разных глубинах могут значительно различаться. Особенно велики эти различия в эстуариях. Существует такое понятие, как вертикальная устойчивость слоев воды в море. Слои с различными плотностными характе-

ристиками, зависящими прежде всего от солености и температуры, оказывают сопротивление перемешиванию. Это сопротивление тем более сильно, чем значительнее слои отличаются друг от друга [Зубов, 1957]. Зона перехода между слоями может быть достаточно резкой, не более нескольких сантиметров толщиной [Harder, 1968]. Именно поэтому при гидрологических съемках эта зона трудноуловима.

Как известно, движение личинок у многих беспозвоночных осуществляется вверх благодаря работе ресничного аппарата, движение вниз — это опускание под действием силы тяжести [Милейковский, 1985; Higano, Yasunaga, 1990; Janson et al., 1991; и др.] Перемещение организмов в водной толще не ограничено какими-либо физическими перегородками, барьерами, препятствующими движению. Однако многие исследователи отмечают влияние термо- и пикноклинов на вертикальное распределение личинок в толще воды [Мурина, 1987; Kelly, Silkin, 1982; Williams, 1985; Harding et al., 1987; Thremblay, Sinclair, 1988; Raby, 1994; и др.].

На проблему расселения личинок морских беспозвоночных существуют

две точки зрения. Согласно одной из них – это пассивный процесс. Дрейф личинок полностью зависит от горизонтальных и вертикальных перемещений водных масс [Шилин, 1988; Andrews, 1979; Cronin et al., 1986; Price et al., 1988; White et al., 1988]. Согласно другой точке зрения, в процессе расселения личинок принимает участие активное поведение особей. Перемещение личинок по вертикали обусловлено суточными, как периодическими (приливно-отливными), так и непериодическими ритмами активности, а также гео- и фитотаксисами [Милейковский, 1985; Cragg, 1980; Seliger, 1982; Mann, 1985, 1986; Scheltema, 1986; Dippner, 1987; Price et al., 1988; Jonson et al., 1991; Theebaut et al., 1992; Young, 1995]. В процессе личиночного развития знаки фото- и геотаксисов могут изменяться на противоположные, и это приводит к тому, что личинки, принадлежащие к одному виду, но находящиеся на разных этапах развития, могут обитать на разных глубинах [Кулаковский, Шамарин, 1987; Kaaertvedt et al., 1987; Potter et al., 1987; Wang, Xu, 1997; и др.].

Раннее развитие многих морских беспозвоночных проходит в приповерхностном слое водной толщи, обогащенном микроэлементами, биогенами, насыщенном кислородом, хорошо освещенном [Зайцев, 1970]. В то же время этот горизонт, названный Зайцевым инкубатором молоди, в наибольшей степени подвержен прогреванию в солнечные дни и опреснению – в дождливые. Он представляет собой крайне изменчивую и порой опасную среду для населяющих его организмов. В качестве примера может служить длительное полное опреснение (до 0‰)

верхнего слоя в зал. Восток Японского моря во время знаменитого тайфуна «Джуди» [Брыков, Селин, 1980]. В этом же районе нередки и случаи экстремального нагрева поверхностного слоя воды до 26–27°C. Если учесть, что для личинок морского ежа, размножающегося в это время, критической для развития и роста является температура 23.5–24°C [Сергеева, Ярославцева, 1994], можно без труда предсказать последствия такого перегрева.

Ранее нами в экспериментальных условиях было установлено, что первые свободноплавающие стадии развития морских ежей и двустворчатых моллюсков, независимо от освещенности, поднимаются к самой поверхности водного столба [Ярославцева и др., 1986, 1988, 2002; Ярославцева, Сергеева, 2003]. Аналогичные модели вертикального распределения ранних стадий личинок были получены у устриц [Amemiya, 1928; Seliger et al., 1987], у кукумарии японской [Найденко, Левин, 1983], у офиуры и голотурии [Крючкова, 1987], у ракообразных [Pillar et al., 1989], а также у других видов морских донных беспозвоночных [Шувалов, 1978].

В процессе дальнейшего развития более поздние личинки отходят от поверхности воды, заглубляются в нижележащие слои и перед оседанием демонстрируют явное тяготение ко дну [Mann, 1986; Jacobsen et al., 1990; Mann et al., 1991; Wang, Xu, 1997; Garrison, Morgan, 1999; и др.]. Таким образом, под пресс резких изменений условий среды попадают именно ранние стадии развития беспозвоночных, место пребывания которых на этом этапе развития – поверхностный слой водной толщи.

Ранее нами экспериментально было показано, что в водах, стратифицированных по солености или по температуре, личинки двустворчатых моллюсков и иглокожих, покинув яйцевую оболочку, устремляются к поверхности, входят в слои, температура или соленость которых имеет значения, несовместимые с жизнедеятельностью личинок, остаются в этих слоях и погибают [Ярославцева и др., 2002; Ярославцева, Сергеева, 2003]. Иными словами, ранние личинки двустворчатых моллюсков и иглокожих демонстрируют отсутствие способности избегать слишком опресненные или перегретые слои воды. На более поздних стадиях развития личинки ведут себя иначе: они либо совсем не входят в слои с неблагоприятными для них значениями солености или температуры, либо, войдя в них, не становятся их пленниками, а демонстрируют способность выходить из этих губительных для них слоев. Однако эта способность выбирать среду с подходящими характеристиками проявляется на достаточно поздних стадиях развития. У морского ежа *Strongylocentrotus intermedius*, например, на стадии, когда внутри личинки уже формируется ювенильный еж [Ярославцева, Сергеева, 2003].

В данной работе мы предприняли попытку проанализировать вертикальное распределение в водной толще, стратифицированной по температуре и солености, личинок некоторых видов брюхоногих моллюсков. Как известно, брюхоногих моллюсков отличает от изученных нами ранее двустворчатых и иглокожих присутствие так называемой «заботы о потомстве», наиболее частое выражение которой проявляется в откладывании яиц не свободной россыпью, а

оформление их в кожистые, студенистые, слизистые, песчаные кладки. Из кладок личинки чаще всего выходят на стадии полностью сформировавшегося велигера. Помещая кладки с развивающимися зародышами в опресненную или загрязненную среду, мы пришли к заключению, что эти кладки не являются для эмбрионов защитой от изменений во внешней среде [Ярославцева и др., 2000; Ярославцева, Сергеева, 2001]. Как оказалось, вещество кладок не предохраняет зародышей ни от понижения солености, ни от повышения уровня ядовитых веществ в морской воде. Анализ данных ряда авторов, выполнявших работы на других видах брюхоногих моллюсков подтвердил наше заключение [Бергер, Кузьмин, 1978].

Тем не менее, развитие в кладках должно предоставлять выходящим из них личинкам какое-то преимущество перед личинками двустворчатых и иглокожих, развитие которых с момента оплодотворения проходит без всякой защиты. Возможно, оно заключается в том, что стационарные кладки откладываются в оптимальных для развития личинок условиях. Кроме того, представленные в настоящей работе результаты опытов по поведению личинок в стратифицированных столбах воды позволяют предположить, что преимущество это заключается и в том (а возможно и прежде всего в том), что во внешнюю среду из кладок выходят личинки на той стадии развития (стадии велигера), когда они уже способны избегать слоев воды с неблагоприятными значениями солености и температуры. Практически у всех исследованных нами видов морских беспозвоночных сразу после выхода из яйцевой

оболочки личинки устремляются к поверхности. Период пребывания у поверхности может быть очень непродолжительным [Ярославцева, Сергеева, 2000; Ярославцева и др., 2000, 2001]. Тем не менее, роль этого периода в расселении вида, без сомнения, велика. И, если ранние личинки двустворчатых моллюсков и иглокожих, выйдя на дне из яичевой оболочки и устремляясь к поверхности, застревали и погибали в слишком опресненных или перегретых слоях воды, то личинки брюхоногих

моллюсков, как показали наши исследования, доходили до слоев, значения солености и температуры которых несовместимы с их жизнедеятельностью, после чего они либо не входили в эти слои, либо, войдя, быстро покидали их пределы. Возможно, это одно из главных преимуществ, которое характеризует развитие зародышей в кладках – выпускать личинок в изменчивую внешнюю среду на стадии, когда они уже способны избегать неблагоприятные условия.

Литература

- Бергер В.Я. 1976. О приспособлении к меняющейся солености некоторых литоральных беломорских моллюсков // Соленостные адаптации водных организмов. Л.: Наука. С. 69–111.
- Бергер В.Я., Кузьмин А.Н. 1978. Влияние пониженной солености на развитие некоторых беломорских моллюсков // Зоологический журнал. Т. 57, вып. 11. С. 1632–1635.
- Брыков В.А., Селин Н.И. 1990. Воздействие опреснения морской воды на популяцию морского гребешка // Биология моря. № 4. С. 70–73.
- Зайцев Ю.П. 1970. Морская нейстонология. Киев.: Наукова думка. 364 с.
- Зернов С.А. 1949. Общая гидробиология. М.-Л.: АН СССР. 503 с.
- Зубов Н.Н. 1957. Океанологические таблицы. Л.: Гидрометеиздат. 406 с.
- Кулаковский Э.Е., Шамарин А.Ю. 1987. Некоторые экологические характеристики ранних стадий развития мидий (*Mytilus edulis*) Белого моря в связи с вопросами марикультуры // Моллюски. Результаты и перспективы их исследований: Всесоюзное совещание по изучению моллюсков. Ленинград, апрель 1987 г. Авторефераты докладов. Л. С. 343–344.
- Милейковский С.А. 1985. Личинки морских донных беспозвоночных и их роль в биологии моря. М.: Наука. 119 с.
- Мурина В.В. 1987. Вертикальное распределение пелагических личинок полихет в западной части Черного моря // Экология моря (Киев). № 26. С. 31–37.
- Найденко В.П., Левин И.С. 1983. Опыт выращивания голотурии *Cuscutaria japonica* в лабораторных условиях // Биология моря. № 4. С. 61–65.
- Сергеева Э.П., Ярославцева Л.М. 1994. Влияние температуры на ранние стадии развития морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* // Биология моря. Т. 20, № 3. С. 229–237.
- Шилин М.Б. 1988. Поведение в планктоне личинок донных беспозвоночных // Материалы 2 Всесоюзной конференции «Простейшие нервные системы и их значение для теории и практики». Казань, 4–6 октября 1988 г. Л. С. 327–330.
- 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. 2001а. Эффективность защиты эмбрионов и личинок в кладках брюхоногого моллюска *Ephera turrita* от изменений солености и осушения // Биология моря. Т. 27, № 1. С. 21–26.
- Ярославцева Л.М., Сергеева Э.П. 2001б. Соленостные адаптации брюхоногих моллю-

- сков *Littorina mandshurica* и *L. squalida* из полносоленого и опресняемого районов обитания // Биология моря. Т. 26, № 4. С. 254–258.
- 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. 2003. Реакция личинок *Mytilus trossulus* (Bivalvia, Mytilidae) на опреснение и повышение температуры поверхности водного столба // Биология моря. Т. 29, № 3. С. 184–188.
- Ярославцева Л.М., Сергеева Э.П., Кашенко С.Д. 2002. Вертикальное распределение личинок морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* при поверхностном опреснении // Биология моря. Т. 28, № 3. С. 208–213.
- 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.
- Amemiya I. 1928. Ecological studies of Japanese oysters, with special reference to salinity of their habitats // Journal of the College of Agriculture, Imperial University of Tokyo. V. 9, N 5. P. 333–397.
- Andrews J.D. 1979. Pelecypoda: Ostreidae // Reproduction of Marine Invertebrates. A.C. Giese, I.S. Pearse (Eds.). V. 5. N.Y., San Francisco, London: Academic Press. P. 293–341.
- Cragg S.M. 1980. Swimming behavior of the larvae of *Pecten maximus* (L.) (Bivalvia) // Journal of the Marine Biological Association of the U.K. V. 60. P. 551–564.
- Cronin T.W., Forward R.B. 1986. Vertical migration cycles of crab larvae and their role in larval dispersal // Bulletin of Marine Science. V. 39, N 2. P. 192–201.
- Dippner J.W. 1987. A note on plankton transport in relation to residual circulation // Meeresforschung. V. 31, N 3–4. P. 193–198.
- Harder W. 1968. Reactions of plankton organisms to water stratification // Limnology and Oceanography. V. 13, N 1. P. 156–168.
- Harding G.C., Pringle J.D., Vass W.P., Sifford J., Smith S. 1987. Vertical distribution and daily movements of larvae lobster *Homarus americanus* over Browns Bank, Nova Scotia // Marine Ecology Progress Series. V. 41, N 1. P. 29–41.
- Higano J., Yasunaga Y. 1990. Поведение личинок *Meretrix lamarckii* при плавании [перевод с японского] // Bulletin of the Hokkaido National Fisheries Research Institute. N 11. P. 43–51.
- Jonson P.R., Andre C., Lindegarth M. 1991. Swimming behaviour of marine bivalve larvae in a flume boundary-layer flow: evidence for near-bottom confinement // Marine Ecology Progress Series. V. 79, N 1. P. 67–76.
- Kaaertvedt S., Aknes D.L., Egge J.K. 1987. Effect of light on the vertical distribution of *Pecten maximus* larvae // Marine Ecology Progress Series. V. 40. P. 195–197.
- Kelly P., Silkin S.D., Van Heukelem W.F. 1982. A dispersal model for larvae of the deep sea red crab *Geryon quinquedens* based upon behavioral regulation of vertical migration in the hatching stage // Marine Biology. V. 72. P. 35–43.
- Mann R. 1985. Seasonal changes in the depth distribution of bivalve larvae on the southern New England shelf // Journal of Shellfish Research. V. 5, N 2. P. 57–64.
- Mann R. 1986. *Arctica islandica* (Linne) larvae: active depth regulators or passive particles // American Malacological Bulletin Special Edition. V. 3. P. 51–57.
- Mann R., Campos B.M., Luckenbach M.W. 1991. Swimming rate and responses of larvae of three mactrid bivalves to salinity discontinuities // Marine Ecology Progress Series. V. 68, N 3. P. 257–269.
- Pillar S.C., Armstrong D.A., Hutchings L. 1989. Vertical migration, dispersal and transport of *Euphausia lucens* in the southern Benguela Current // Marine Ecology Progress Series. V. 53. P. 179–190.
- Potter D.C., Lough R.G. 1987. Vertical distribution and sampling variability of larvae and juvenile sand lance (*Ammodytes* sp.) on Nanuteket shoals and Georges Bank // Journal of Northwest Atlantic Fishery Science. V. 7, N 2. P. 107–116.
- Price H.J., Paffenhöfer G.A., Boyd C.M., Cowles T.J., Donaghay P.L., Hammer W.M., Lampert W., Quetin L.B., Ross R.M., Strickler J.R., Youngbluth M.J. 1988. Future studies of zooplankton behavior: question and technological developments // Bulletin of Marine Science. V. 43, N 3. P. 853–872.
- Raby D., Lagadeus Y., Dodson J.J., Mingelbier M. 1994. Relationship between feeding and vertical distribution of bivalve larvae in stratified and mixed waters // Marine Ecology Progress Series. V. 103, N 3. P. 275–284.
- Scheltens R.S. 1986. On dispersal of planktonic lar-

- vae of benthic invertebrates: an eclectic overview and summary of problems // Bulletin of Marine Science. V. 39, N 2. P. 290–322.
- Seliger H.H., Boggs J.A., Rivkin R.B., Biggley W.H.* 1982. The transport of oyster larvae in an estuary // Marine Biology. V. 71, N 1. P. 57–72.
- Theebaut E., Dauvin J., Lagadeuc Y.* 1992. Transport of *Owenia fusiformis* larvae (Annelida: Polychaeta) in the Bay of Seine. I. Vertical distribution in relation to water column stratification and ontogenetic vertical migration // Marine Ecology Progress Series. V. 80, N 1. P. 29–39.
- Tremblay M.J., Sinclair M.* 1990. Diel vertical migration of sea scallop larvae *Platinopecten magellanicus* in a shallow embayment // Marine Ecology Progress Series. V. 67, N 1. P. 19–25.
- Wang W.X., Xu Z.Z.* 1997. Larval swimming and postlarval drifting behavior in the infaunal bivalve *Sinonovacula constricta* // Marine Ecology Progress Series. V. 148, N 1. P. 71–81.
- White R.G., Hill A.E., Jones D.A.* 1988. Distribution of *Nephrops norvegicus* (L.) larvae in the western Irish Sea: an example of advective control on recruitment // Journal of Plankton Research. V. 10, N 4. P. 735–747.
- Williams R., Lindley J.A.* 1982. Variability in abundance, vertical distribution and ontogenetic migrations of *Thysanoessa longicaudata* (Crustacea: Euphausiacea) in the North-Eastern Atlantic ocean // Marine Biology. V. 69. P. 321–330.
- Young C.M.* 1995. Behavior and locomotion during the dispersal phase of larval life // Ecology of Marine Invertebrate Larvae. Boca Raton: CRC Press. P. 249–278.