

ПРОВ 98

АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ
ИМЕНИ А. О. НОВАЛЕВСКОГО

ЭКОЛОГО— МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ДОННЫХ ОРГАНИЗМОВ

Институт биологии
южных морей АН УССР

БИБЛИОТЕКА

№ 33582

ИЗДАТЕЛЬСТВО
" НАУКОВА ДУМКА "
КИЕВ — 1970

- F r e t t e r V. a, G r a h a m A. British prosobranch molluscs - their functional anatomy and ecology, 1962.
- K a y A. The functional morphology of *Cypraea caputserpentis* L. and interpretation of the relationships among the Cypraeacea. - Int. Revue ges. Hydrobiol., 45, 2.
- R i a b e c J. Anatomie des Cypraeidae. - Archiv Mus. Paris, 14, 75, 1937.
- S h i - K u e i W u. Comparative functional studies of the digestive system of the muricid gastropods *Drupa ricina* and *Merula granulata*. - Malacologia, 3, 2, 1966.

ОСЕДАНИЕ И МЕТАМОРФОЗ ЛИЧИНОК МОЛЛЮСКА-КАМНЕТОЧКА PHOLAS DAKTYLIUS L I N N E

Г.А.Киселева

Фоласы - обитатели прибрежных скал, сложенных из песчаников, известняков, глинистых сланцев. Моллюски, воуравливаясь в бетонные сооружения, мрамор, гнейсы, могут разрушать породу намного тверже своих раковин^х. Тем не менее фоласы были найдены также и в мягких грунтах (Тиггер, 1954). В.Н.Никитин (1951) отмечал, что плотность поселения черноморских фоласов в мягких мергелистых породах может достигать очень больших величин - до 2500 живых моллюсков на м², а интенсивность работы настолько значительна, что может обуславливать быстрое размытие источенной породы, понижая грунт на 3-4 см в год. Мы находили личинок в плотном глинистом иле Севастопольской бухты в районе Инкермана, в устье реки Черной, у самого уреза воды.

При размножении фоласы, как и большинство двустворчатых моллюсков, выметывают половые продукты в воду. Яйца черноморских *Pholas dactylus* достигают 50 μ (Захваткина, 1959). Велигер *Ph. dactylus* описан Кендлером (Kändler, 1926), Рисом (Rees, 1950) и К.А.Захваткиной (1959). Данных о поведении личинок в период выбора субстрата, подходящего для оседания и окончания метаморфоза, нет.

^х Справочник по экологии морских двустворок, 1966.

Цель настоящей работы - изучить анатомию личинок *Ph. dactylus* и функциональные изменения, происходящие в организме в период метаморфоза, а также поведение личинок при оседании и способы первоначального воуравливания.

Личинок фоласа, длиной 290-300 μ , вылавливали из планктона Севастопольской бухты на поздней стадии великонхи. Для последующего анатомирования личинок и молодь фиксировали сулемой с уксусной кислотой и после целлоидин-парафиновой заливки изучали на срезах, окрашенных гематоксилином по Гейденгайну. Для приготовления тотальных препаратов личинок окрашивали спиртовым борным кармином и пикроиндигокармином.

Опыты по изучению избирательной способности личинок к субстрату ставили в чашках Бовери и в специальных сосудах с лунками для субстрата. Субстратом для оседания служили: веточки цистозир, мелкозернистый песок, кусочки известняка, глинистый ил, мелкотолченное стекло. Контролем была либо чистая морская вода, либо глинистый ил, где были найдены взрослые особи. Воду для опытов брали из наиболее чистых районов бухты и перед использованием не фильтровали. В эксперименте личинок не подкармливали, состояние проверяли через двое суток, иногда и через более продолжительное время.

Переход от свободно плавающей стадии великонхи к прикрепленной форме представляет собой один из наиболее критических периодов в жизни особи. Этот период характеризуется специфическими реакциями поведения, способствующими выбору необходимого субстрата для оседания, последующим процессам быстрой (в большинстве случаев) потери паруса и относительно медленного формирования и роста органов тела.

Великонха *Ph. dactylus* на плавающей-ползающей стадии развития аналогична большинству зрелых личинок двустворчатых моллюсков, имеет хорошо развитый парус и ногу, благодаря которой может передвигаться по субстрату (рис. 1, п, н).

Створки раковины соединяются с помощью лигамента и замка, представленного двумя одинаковыми по величине зубами на левой створке и двумя разными - на правой (Захваткина, 1959). Передний и задний замыкательные мускулы (рис. 3, па, за) развиты хорошо, причем передний несколько больших размеров. С ростом осевшей молоди передний аддукторный мускул развивается сильнее и у взрослых особей почти вдвое больше заднего (Fig-

chon, 1955). Мантия личинок лежит под раковиной и состоит из одного слоя клеток.

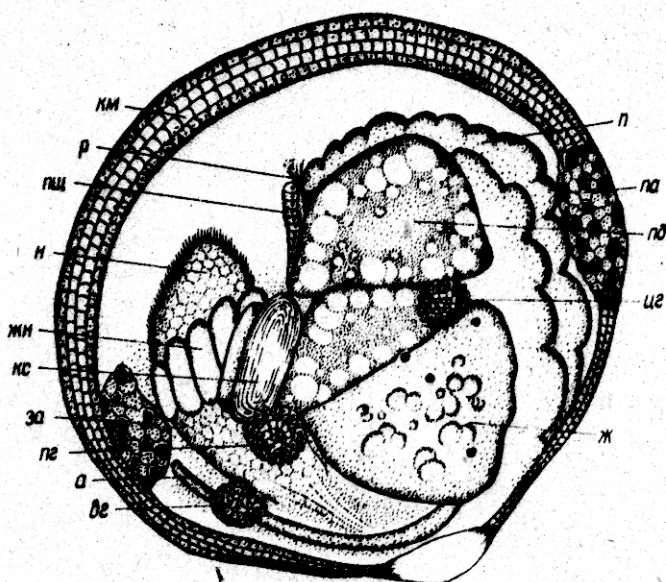


Рис. 1. Строение великонхи *Pholas dactylus*.

Клиновидная нога, со слабо развитой подальней мускулатурой, снаружи покрыта однослойным эпителием. Между верхушкой ноги и педальным ганглием располагается большая биссусная железа (рис. 2, ж) с протоком (рис. 2, пбж). После того как осевшая молодь займет в субстрате определенное вертикальное положение, нога перестает быть органом движения по поверхности, а выполняет функцию опоры моллюска при сверлении. В связи с этим утрачивается и биссусная железа. Аналогичная дегенерация биссусной железы, необходимой на самых ранних этапах сверления, отмечена Н.А.Милутиной (1959) для личинок *Teredo navalis*. Биссусная железа исчезает у них уже на третьи сутки, когда моллюск образует в дереве неглубокую ямку.

Пища собирается ресничками паруса и направляется в рот (рис. 3, р), расположенный сзади паруса. Ресничные клетки, покрывающие стенки пищевода (рис. 1, пц), несут пищевые частицы в желудок (рис. 1, ж), состоящий из двух отделов. К желудку в особом мешке примыкает массивный кристаллический стебелек

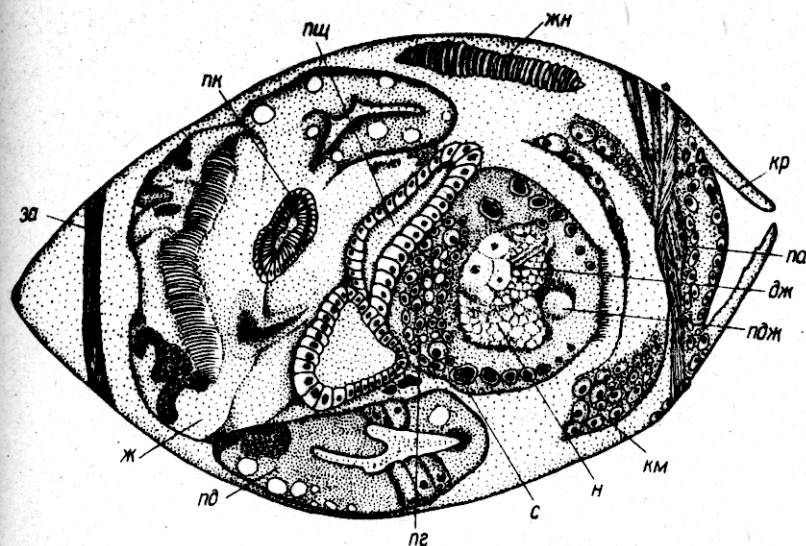


Рис. 2. Фронтальный срез великонхи *Pholas dactylus*.

(см. рис. 1, кс), способствующий перевариванию. С желудком соединяются также два компактных пищеварительных дивертикула (рис. 2, пд).

Нервная система представлена по типу ганглиев (см. рис. 1, вг, пр, цг). Церебральный ганглий располагается у нижней части пищевода, рядом с апикальной пластинкой паруса. Педальный ганглий с паройстатоцистов, несущихстатолиты (рис. 2, с), находится в основании ноги. Висцеральный ганглий лежит впереди заднего аддуктора. Специальные чувствительные органы представлены у великонхи фоласа двумястатоцистами и апикальной пластинкой, имеющей два чувствительных жгута. У плавающей личинки контакт этих чувствительных жгутов с какой-либо поверхностью или препятствием вызывает сокращение паруса. Последующему расправлению его также предшествует появление чувствительных жгутов через приоткрытые створки раковины (рис. 2, кр-край раковины). Сокращение паруса происходит с помощью хорошо развитой пары ретракторных мускулов. Три-четыре жаберных нити, характерные для зрелой личинки фоласа, располагаются ближе к задней части тела (рис. 1, жн).

Торсон (Thorson, 1952) подчеркивал, что многие личинки

обладают способностью выбирать субстрат, на котором они, как донные обитатели, могли бы проводить дальнейшую жизнь. Таким образом, устанавливается первичная корреляция между характером грунта и составом животных, вследствие чего происходит формирование или пополнение биоценозов. По отношению к физико-химическим факторам личинки гораздо чувствительнее, чем взрослые особи.

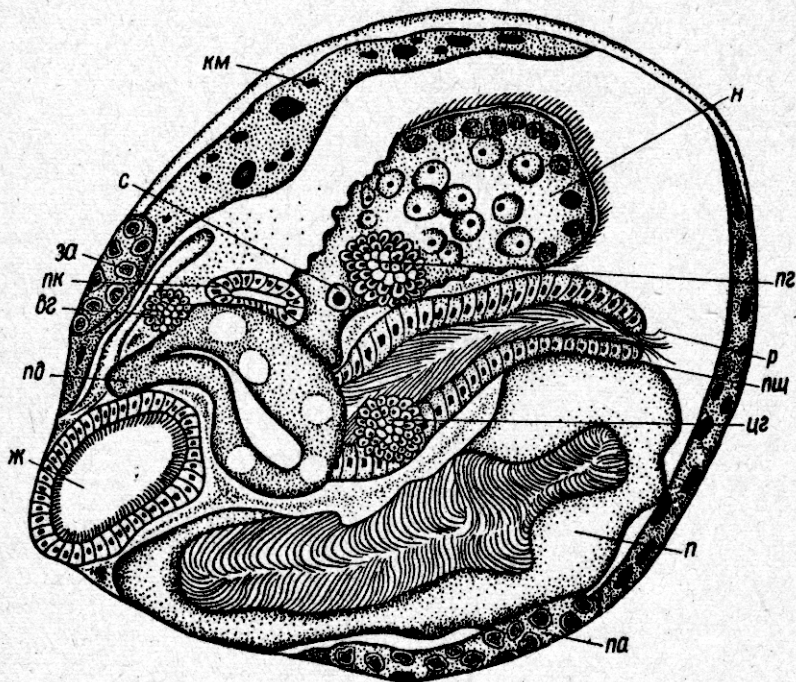


Рис. 3. Сагиттальный срез великонки *Pholas dactylus*.
Обозначения те же, что на рис. 1, 2.

Для выяснения избирательности субстрата личинками *Ph. dactylus* была поставлена серия опытов. В качестве субстрата личинкам предлагали глинистый ил, кусочки известняка, мелкозернистый песок, веточки цистозиры. При проверке выяснилось, что почти все личинки осели и приступили к сверлению хода в глинистом иле (табл. I). На остальные субстраты личинки садились, ползали по нему непродолжительное время, после чего расправляли парус, поднимались в толщу воды и продолжали плавать. У осев-

ших личинок уже на второй день не было видно паруса и хорошо заметны сифоны, выступающие из небольшого углубления. Было поставлено также несколько опытов, где все названные субстраты одновременно помещали в чашку с несколькими лунками и туда пускали плавающих личинок. Опыты показали четкую избирательность субстрата личинками фоласа. Большая часть личинок оседала в лунки, где находился плотный глинистый ил. Остальные субстраты оказались непригодными для их оседания. При отсутствии подходящего субстрата личинки фоласа в экспериментальных условиях способны задерживать окончание метаморфоза до 17 дней. Эта задержка является одним из наиболее выгодных приспособлений личинок, способствующих лучшему отбору необходимого субстрата и увеличивающая степень выживаемости вида.

Важно выяснить, какие факторы влияют на выбор личинками определенного субстрата для оседания. Опыты, в которых использовали сыпучие субстраты (песок, толченное стекло, ил, очищенный от органических веществ), показали, что оседание личинок фоласа не может происходить на рыхлые грунты. Это легко объясняется строением оседающей личинки и ее последующим образом жизни. Молодь должна укрепиться в субстрате, пригодном для последующего существования. В сыпучем грунте или в легко взму-

Т а б л и ц а I
Избирательная способность личинок *Pholas dactylus*
к субстрату

Номер опыта	Количество личинок, осевших на				Контроль
	глинистый ил	мелкозернистый песок	известняк	цистозиру	
1	38	1	0	0	0
2	37	2	0	0	0
3	35	1	0	0	0
4	32	0	0	0	0
5	32	2	1	0	0

П р и м е ч а н и е . Здесь и в табл. 2, в каждой чашке с определенным субстратом находилось по 40 личинок.

чиваемом иле личинкам не удастся занять такое закрепленное положение, и они легко могут быть засыпаны частицами взвеси. При наблюдении за оседанием личинок на живой песок и толченное стекло, частицы которых были одинаковы по величине, но различались по количеству органического вещества, выяснилось, что личинки не оседают ни на один из этих субстратов (табл. 2). Неоднократно опускаясь на рыхлый грунт, они ползали по нему, пытались воуравливаться, но снова всплывали и продолжали поиски. В опытах, где очищенный от органических веществ ил был плотно утрамбован так, что почти не наблюдалось взмучивания, происходило оседание личинок. В данном случае очищенный от органических веществ ил мог служить субстратом, пригодным для окончательного оседания и последующего метаморфоза. Эти опыты продемонстрировали преимущество физических свойств грунта над химическими, хотя последние, очевидно, имеют немаловажное значение. Так, сравнивая оседание личинок на живой глинистый ил и на ил уплотненный, очищенный от органических веществ, оказалось, что более интенсивно личинки оседают на глинистый ил, где имеется достаточное количество органических веществ (см. табл. 2).

Личинки донных беспозвоночных, как и их взрослые формы, входят в состав биоценозов, что вызывает необходимые адаптации друг к другу и к продуктам жизнедеятельности. В связи с этим при оседании на благоприятный субстрат, где уже имеются поселения особей своего вида, у личинок некоторых прикрепленных бентосных животных выработалась реакция так называемого "стадного поведения" (Knight-Jones, 1951, 1953; Thorson, 1957; Киселева, 1967). Наши эксперименты также продемонстрировали массовое оседание личинок фоласа вблизи осевшей молодежи. В сосуд с глинистым илом, где находились молодые фоласы, пускали плавающих личинок. Контролем был такой же сосуд с глинистым илом без осевших особей. Опыты показали наиболее быстрое и массовое оседание личинок в сосуде с поселениями фоласов. Через 24 час в сосуде с предварительно осевшими формами произошло оседание 96% личинок, тогда как в контроле — только 47%. Эти опыты свидетельствуют о том, что личинки могут улавливать органические вещества, выделяемые особями своего вида либо в растворе, либо адсорбированными на твердой поверхности. Ответной реакцией на восприятие личинками органических ве-

Влияние физических и химических свойств субстрата
на оседание личинок *Pholas dactylus*

Номер опыта	Количество личинок, осевших на					Контроль
	глинистый ил (с органикой)	очищенный ил (уплотненный)	очищенный ил (рыхлый)	толченное стекло	мелкозер- нистый пе- сок (с орга- никой)	
I	38	I4	I	0	0	0
2	36	9	2	0	0	0
3	37	I2	0	0	I	0
4	32	I3	I	I	0	0
5	30	7	0	0	2	0
6	37	5	0	2	I	0

ществ является массовое оседание их на уже населенный субстрат, заведомо благоприятный для последующей жизни.

Интересно установить, каким образом личинки начинают сверлить твердые субстраты. В опытах нам ни разу не пришлось наблюдать за оседанием личинок на куски известняка, на которых взрослые фоласы были встречены в естественных условиях. Если личинок поместить в чашки с известняком, их оседание задерживалось на значительное время и часто они гибли. Субстрат, на который происходило бы первоначальное оседание, а потом перемещение осевшей молодежи на постоянное место обитания (как например, первоначальное оседание личинок мидий на водоросли и гидроида (De Blok, Geelen, 1956; Киселева, 1966), у фоласов не обнаружено. К тому же, строение ноги фоласов не позволяет им быть достаточно подвижными, чтобы перемещаться в поисках благоприятного субстрата.

Была поставлена серия экспериментов, где небольшой кусок известняка перед опытом был покрыт достаточно толстым слоем глинистого ила. Через двое суток, оседая на поверхность такого субстрата, личинки стабилизировали положение тела и метаморфизировали. По мере роста у молодежи появлялись специальные приспособления для сверления, с помощью которых происходило дальнейшее постепенное увеличение хода, и молодежь начинала сверлить твердые поверхности. В море, очевидно, личинка также не может оседать на твердый субстрат и сразу приступить к сверлению. Лишь при оседании в щели камней, углубления, ямки, заполненные илом и детритом, личинка может стабилизировать положение тела, необходимое для последующего воуравливания в твердый субстрат. Первоначальное закапывание в мягкий, но не сыпучий субстрат происходит с помощью ноги, которая присасывается к поверхности, позже положение тела молодежи дополнительно укрепляется биссусом. Стабилизация моллюска необходима для закрепления на поверхности и постепенного углубления в субстрат. Заняв вертикальное положение в грунте, фоласы начинают приоткрывать и захлопывать створки, но не до конца, так как на этой стадии уже хорошо развиты сифоны. Это движение, очевидно, видоизмененный обычный "шаг" двустворчатых при стабилизации моллюска на одном месте. На ранней стадии молодежь закрепляется ногой, приоткрывает створки и, сильно наклоняясь вперед, осуществляет первичные, самые трудные элементы бурения. Рав-

номерные удары створок раковины в передний конец хода при одновременном неполном повороте вокруг своей оси способствуют постепенному углублению хода. Первоначальное расширение хода осуществляется поочередным закрыванием и раскрыванием створок. В начальный период бурения над всеми прочими движениями преобладают удары тела моллюска, одетого в раковину. В дальнейшем с появлением большого количества различных по строению зубчиков буравящая деятельность фоласов значительно усложняется. Тернер (1954) указывал, что бурение производится не только раковиной, но значительную роль в этом процессе играют также нога, мантия, сифоны и вода. Взрослые фоласы с помощью переднего аддуктора приводят во взаимное соприкосновение передние края створок. Затем сокращаются спинные мускулы, которые быстро сближают спинные края (раскрывая раковину с брюшной стороны). Сокращение заднего аддуктора сближает задние края и закрывает раковину. Все процессы совершаются очень быстро, и приведенные в движение острые шипы раковины интенсивно разрушают породу.

После окончательного оседания у личинок *Ph.dactylus* (размером 290-310 μ) исчезает парус. Его полная редукция происходит постепенно, в результате уменьшения и углубления к верхушке раковины. Некоторые части паруса подтягиваются к пищеводу и срастаются с моллюском, как это наблюдается у *Ostrea edulis* (Cole, 1938) и *Teredo navalis* (Милутина, 1959). По мере исчезновения паруса увеличиваются сифоны, и нога, занимая место паруса, поворачивается в сторону, противоположную сифонам. Число жаберных нитей также увеличивается, окончательно формируются почки и сердце.

Заключение

В экспериментальных условиях было прослежено поведение личинок *Ph.dactylus* в период выбора субстрата для оседания, первичные этапы сверления хода в различных субстратах и изменения, происходящие в теле осевшей личинки в период метаморфоза.

Личинки *Ph.dactylus* обладают хорошо выраженной избирательной способностью по отношению к субстрату. Активные поиски субстрата, пригодного для оседания, способствуют лучшему выживанию личинок и сохранению вида. При отсутствии такового метаморфоз личинок в экспериментальных условиях может задерживаться до 17 дней.

Оседаящие личинки не могут сразу приступать к сверлению твердых поверхностей из-за отсутствия специальных приспособлений. Поэтому первоначальная постройка хода может осуществляться в мягких, но не сыпучих грунтах. В экспериментальных условиях наиболее благоприятным субстратом для оседания личинок является глинистый ил. И лишь впоследствии, с появлением дополнительных приспособлений для сверления и после стабилизации положения тела в субстрате, молодь может, продолжая углублять свой ход, приступать к сверлению твердых поверхностей.

Оседанию личинок *Ph.dactylus* на определенном месте способствует уже имеющееся поселение особей своего вида. Улавливая метаболиты, выделяемые моллюсками своего вида, личинки в массовом количестве оседают на заселенный субстрат. У осевших личинок, размером 290-310 μ , наблюдается быстрая потеря паруса, непродолжительное функционирование биссусной железы и проявление сифонов. Изменение внутренних органов, происходящее при метаморфозе осевшей молоди, осуществляется очень медленно.

ЛИТЕРАТУРА

З а х в а т к и н а К.А. Личинки двустворчатых моллюсков севастопольского района Черного моря. - В кн.: Тр. Севастоп. биол. ст., II, 1959.

К и с е л е в а Г.А. Некоторые вопросы экологии личинок черноморской мидии. - В кн.: Распределение бентоса и биологии донных животных в южных морях. "Наукова думка", К., 1966.

К и с е л е в а Г.А. Влияние субстрата на оседание и метаморфоз личинок бентосных животных. - В кн.: Донные биоценозы и биология бентосных организмов Черного моря. "Наукова думка", К., 1967.

М и л ю т и н а Н.А. Наблюдения над *teredo navalis* в период его оседания и первоначального внедрения в дерево. - Зоол. журн., 38, 4, 1959.

Н и к и т и н В.Н. К вопросу об изучении камнеточцев в Черном море. - ДАН СССР, 80, 3, 1951.

Справочник по экологии морских двустворок. (Под ред. Л.Ш. Давиашвили). "Наука", М., 1966.

C o l e H. The fate of the larvae organs in the metamorphosis of *Ostrea edulis*. - J.Mar. Biol. Assoc., 22, 1938.

- De Blok W. a. Geelen H. The substratum required for the settling of mussel (*Mytilus edulis*). -Arch. neerl. zool., 13 (suppl. 1), 1956.
- Kändler R. Muschellarven aus dem Helgolander Plankton. Bestimmung ihrer Artzugehörigkeit durch Aufzucht. -Wiss. Meeresunt., N.F. Abt., Helgoland, 16, 5, 1926.
- Knight-Jones E.W. Gregariousness and some other aspects of the settling behaviour of *Spirorbis*. -J. Mar. Biol. Assoc., 30, 2, 1951.
- Knight-Jones E.W. Laboratory experiments on gregariousness during setting in *Balanus balanoides* and other barnacles. -J. Exper. Biol., 30, 2, 1953.
- Purchon R.D. The structure and function of the British Pholadidae (rock-boring Lamellibranchia). -Proc. Zool. Soc., 124, 1955.
- Rees C.B. The identification and classification of lamellibranch larvae. -Hull. Bull. mar. ecol., 3, 19, 1950.
- Thorsen G. Zur jetzigen Lage der marinen Bodentier-Ökologie. -Zool. Anz., 16, Suppl., 1952.
- Thorsen G. Bottom communities (sublittoral or shallow shelf). -Treatise Mar. Ecol. and Paleoecol., 1, Geol. Soc. America, Memoir 67, 1957.
- Turner R.D. The family Pholadidae in the Western Atlantic and the Eastern Pacific. Part I- Pholadinae. -*Johnsonia*, 3, 33, 1954.

ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИИ РАЗМНОЖЕНИЯ *SEPIA PHARAONIS*
ЕННЕНБЕРГ И ЕЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ В
СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ИНДИЙСКОГО ОКЕАНА

Г.В.Зуев

Каракатица *Sepia pharaonis* (Cephalopoda, Sepiidae) принадлежит к числу наиболее крупных и массовых видов сем. Sepiidae. Она широко распространена в Западной Пацифике и Индийском океане, от Японии и Австралии до восточного побережья Африки, в Красном море. В последние годы, в связи с распространением советского рыболовного промысла на акваторию Индийского океана, эта каракатица добывалась траулерами в