

УДК 594.3:574.3

ОСОБЕННОСТИ РАЗМНОЖЕНИЯ, РОСТ И ФОРМА РАКОВИНЫ У БРЮХОНОГОГО МОЛЛЮСКА *BOREOTROPHON CANDELABRUM* (REEVE, 1848) (MURICIDAE) ИЗ ЗАЛИВА ПЕТРА ВЕЛИКОГО ЯПОНСКОГО МОРЯ

© 2021 г. Н. И. Селин*

Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН,
Владивосток 690041, Россия

*e-mail: nikselin@yandex.ru

Поступила в редакцию 21.05.2020 г.

После доработки 20.07.2020 г.

Принята к публикации 29.09.2020 г.

Исследованы особенности размножения, рост и изменчивость формы раковины у брюхоногого моллюска *Boreotrophon candelabrum* (Reeve, 1848) из зал. Петра Великого Японского моря. При содержании в аквариальных условиях моллюски начинали откладывать прозрачные полусферические яйцевые капсулы в конце апреля при температуре воды более 5.6°C. Особи с высотой раковины 38–51 мм откладывали по 13–46 яйцевых капсул, диаметр основания которых составлял от 6.0 до 10.1 мм. В каждой капсуле находилось от 411 до 1710 яиц диаметром 0.204 ± 0.024 мм. В природных условиях яйцевые капсулы появлялись в первой половине мая, были обычны в мае – в первой половине июня и единично встречались до конца лета. Выход личинок из яйцевых капсул в море наблюдали с середины мая. Установлено, что наиболее интенсивно моллюски росли в первые два года жизни; высота раковины у двухлетних особей составляла около 35 мм. Затем ежегодные приросты раковины снижались, и в возрасте шести лет моллюски почти достигали максимального размера, зарегистрированного в природе и полученного расчетным путем для уравнения Берталанфи, которое имеет вид: $L_t = 61.2 [1 - e^{-0.5572(t - 0.4672)}]$. Форма раковины моллюсков существенно варьировала в зависимости от условий обитания; габитус, приводимый при описании видовых характеристик *B. candelabrum* (см.: Голиков, Кусакин, 1978), был характерен лишь для 17% особей популяции залива.

Ключевые слова: *Boreotrophon candelabrum*, сроки размножения, плодовитость, форма раковины, рост, изменчивость, влияние среды, залив Петра Великого, Японское море

DOI: 10.31857/S0134347521020091

Брюхоногий моллюск *Boreotrophon candelabrum* (Reeve, 1848) является представителем семейства Muricidae, необыкновенно обильного вида в тропических морях и довольно скромно представленного в умеренной зоне (Egorov, 1992, 1993; Houart et al., 2019). Он распространен в Японском море у берегов Кореи, России, Японии (о-ва Хонсю и Хоккайдо, включая тихоокеанское побережье), на Южно-Курильском мелководье и у южного Сахалина (Голиков, Кусакин, 1978; Nigo et al., 1999; Гульбин, 2004; Min, 2004; Кантор, Сысоев, 2005; Gulbin, 2009). Биология бореотрофона почти не изучена; сведения по экологии вида ограничены краткой информацией, полученной более 50 лет назад для обитателей прибрежных вод Южных Курил и зал. Посыта (Голиков, Скарлато, 1967; Скарлато и др., 1967; Голиков, Кусакин, 1978), которую с большей или меньшей полнотой цитируют разные исследователи. Известно, что *B. candelabrum* является активным хищником, рацион которого составляют в основном сравнительно мелкие двустворчатые и брюхоногие моллюски (Голиков, Кусакин, 1978; Се-

лин и др., 1986). Недавно были оценены обилие и популяционная структура *B. candelabrum* в зал. Восток Японского моря (Селин, 2020) с целью изучения современного состояния популяции в этой части ареала. Настоящая работа является фрагментом данного исследования и посвящена описанию особенностей размножения, роста и изменчивости формы раковины у *B. candelabrum*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проводили в зал. Восток (зал. Петра Великого Японского моря); использовали возможности материально-технической базы Морской биологической станции “Восток” Национального научного центра морской биологии ДВО РАН. Изучали изменчивость формы раковины у *Boreotrophon candelabrum* в зависимости от условий обитания моллюсков, безвыборочно собранных в 2014 г. на трех участках побережья залива, которые различались удаленностью от открытой части моря, прибойностью, типом грунта и составом донного населения. Станция 1 распо-

лагалась в кутовой части залива; она характеризуется мелководностью (глубина 1–6 м), сильным заилением грунта и отсутствием прибойя. Станция 2 – это приглубый (8–10 м) слегка заиленный участок дна с обильным развитием друз мидии Грея *Crenomytilus grayanus* и модиолуса *Modiolus kurilensis* и отсутствием прибойя. Станция 3 – прибойный мелководный (глубина 1–2 м) гравийно-галечный с валунами участок дна (подробнее см.: Селин, 2020). В каждой выборке оценивали численность особей с целой раковиной (в соответствии с описанием: Голиков, Кусакин, 1978), с поврежденной раковиной (отсутствовала часть оборотов раковины, осевых ребер и др.), а также с раковинами с эрозией и/или эпибионтами. У целых раковин (не менее шести оборотов, при этом наличие зародышевой раковины не учитывали) штангенциркулем с точностью до 0.1 мм измеряли высоту (H) и диаметр последнего оборота (D) без учета осевых ребер. Данные использовали для расчета уравнений линейной зависимости D от H.

При экспериментальном изучении особенностей размножения *B. candelabrum* в декабре 2019 г. 100 экз. этого вида, отловленных в море, поместили в эмалированную ванну, где содержали при постоянном протоке морской воды вместе с двустворчатым моллюском *Ruditapes philippinarum*, который является одним из предпочитаемых объектов питания бореотрофона (Голиков, Кусакин, 1978). В марте–апреле при медленном повышении температуры воды моллюски приступили к оплодотворению, образуя скученные группы из двух–трех особей. Часть предположительно самок с высотой раковины 38–51 мм рассадили в 5 аквариумов (размер 40 × 25 × 20 см) из оргстекла по 3 экз. разного размера в каждый. За этими и оставшимися в ванной животными наблюдали до октября. Затем их выпустили в море. На дно аквариумов в качестве дополнительного субстрата были помещены по два–три небольших валуна, несколько створок раковин двустворчатых моллюсков и живые особи *R. philippinarum* в качестве пищи. Отмечали начало откладки капсул каждой особью и определяли количество капсул (N_{cap}). У моллюсков разного размера произвольно брали по 10 капсул и под биноклем измеряли их диаметр (d, мм). Подсчитывали количество яиц в каждой капсуле (N_{egg}) и определяли диаметр у 30 яиц; рассчитывали средний диаметр капсулы и яиц, а также среднее количество последних. Перед вылуплением личинок, находившихся на стадии велигера, подсчитали их численность в 22 капсулах диаметром 7.0–9.2 мм. Данные использовали для расчета уравнения линейной зависимости между этими показателями и высотой раковины *B. candelabrum*. Отмечали время опустошения капсул от личинок. В период частых погружений в районе исследований в легководолазном снаряжении визуально оценивали встречаемость яйцевых капсул бореотрофона в весенне–осеннее время.

Для оценки роста использовали моллюсков, собранных на станции 2. С марта 2017 г. по январь 2018 г. ежемесячно безвыборочно отбирали 5–7 особей *B. candelabrum* разного размера, у которых анализировали динамику формирования светлых и темных полос на крышечке раковины (оперкулюме). В мае 2018 г. взяли массовую выборку моллюсков. У всех особей измерили высоту раковины и подсчитали число темных полос на оперкулюме, принимая их за годовые метки, по аналогии с определением возраста у других брюхоногих моллюсков, имеющих крышечку раковины с ядром и концентрическими линиями нарастания (Голиков, Кусакин, 1978; Голиков, 1980; Kideys, 1996; Селин, 2003). Моллюски с наиболее отчетливыми метками служили основой для построения кривой группового линейного роста по конечным размерам. Возрастные изменения высоты раковины аппроксимировали уравнением Берталанфи, которое часто используется при изучении роста брюхоногих и двустворчатых моллюсков, а также других животных (Мина, Клевезаль, 1976; Селин, 1990а; Selin, 2008; Cob et al., 2009; Zotin, 2018, и др.). Оно имеет вид:

$L_t = L_\infty[1 - e^{-k(t-t_0)}]$, где L_t – высота раковины в возрасте t лет; L_∞ – физиологически возможная предельная высота раковины, мм; k – коэффициент затухания процесса роста; t_0 – возраст, при котором $L_t = 0$.

Статистическая обработка данных выполнена с использованием обычных приемов корреляционно-регрессионного и ковариационного (ANCOVA) анализов, представленных в пакете прикладных компьютерных программ SPSS17.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Особенности размножения

В аквариальных условиях в зимний период моллюски были довольно инертными, совершали кратковременные хаотичные перемещения, долго оставались неподвижными и не питались. Первые яйцевые капсулы самки откладывали в конце третьей декады апреля, когда температура воды в аквариумах составляла 5.6°C. Субстратом служили оргстекло стенок аквариумов и раковины двустворчатых моллюсков (рис. 1), на валунах капсул не отмечено. Массовую откладку капсул моллюсками наблюдали во второй половине мая, когда температура воды превысила 8°C. С июня и до конца лета образования новых капсул не отмечено. Пустые капсулы, свидетельствовавшие о выходе личинок в воду, наблюдали с середины мая, но наиболее активным этот процесс был в конце мая – в первых числах июня при температуре воды 12–17°C. К июлю, когда температура воды в море в дневное время достигала 18–19°C, в аквариальных условиях все капсулы были пустыми, однако в природе за много лет наблюдений они были отмечены как единичные несколько раз вплоть до сентября на створках и живых митили-

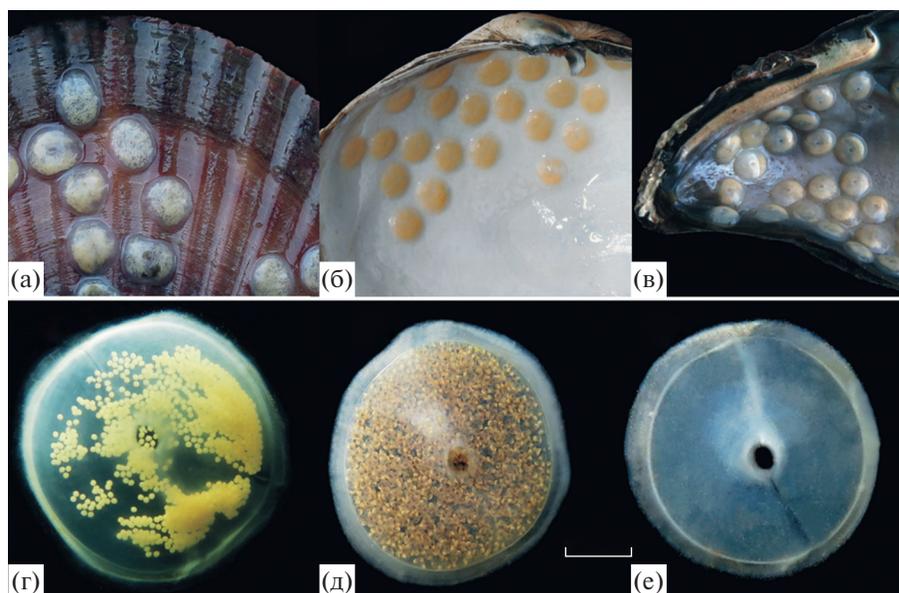


Рис. 1. Яйцевые капсулы *Boreotrophon candelabrum* на створке раковины двусторчатых моллюсков *Mizuhopecten yessoensis* (а), *Callista brevisiphonata* (б) и *Crenomytilus grayanus* (в); вид капсулы с яйцами (г), капсула перед выпуском личинок в море (д) и после их выпуска (е). Масштаб: г–е – 2 мм.

дах, на крупных баянусах и в других местах обычного обитания взрослых особей.

Самка размером 38–51 мм откладывала от 13 до 46 яйцевых капсул. Наблюдалась положительная корреляция (коэффициент детерминации $r^2 = 58.6\%$) между размером моллюска и количеством произведенных капсул (рис. 2, табл. 1). Отдельная капсула представляла собой прозрачное полусферическое образование с плотной и прочной оболочкой. Диаметр капсулы положительно коррелировал с высотой раковины моллюска ($r^2 = 67.4\%$). Например, моллюски размером 40 и 50 мм откладывали капсулы, диаметр которых в среднем составлял соответственно около 6.7 и 8.6 мм. В капсуле находились яйца желтого цвета с диаметром 0.204 ± 0.024 мм. Численность яиц колебалась от 411 до 1710 экз. и положительно коррелировала с высотой раковины моллюска ($r^2 = 85\%$). Значимых различий между численностью яиц в капсуле и личинок, выходящих из капсулы в воду на стадии велигера, не зарегистрировано (ANCOVA; $P > 0.069$).

Рост моллюсков

Размерно-частотное распределение *B. candelabrum* по массовой выборке с глубины 8–10 м свидетельствует о том, что с некоторой долей условности в скоплении можно выделить лишь три размерно-возрастные группы (рис. 3а). В первую группу входили самые мелкие особи с высотой раковины менее 20 мм. На довольно светлой зеленовато-желтой крышечке раковины данных моллюсков слегка выделялся лишь немного затемненный участок ядра. Это была молодь, пополнившая донное население в прошедший летний сезон; ее абсолютный возраст составлял полгода (0+). Вторую группу составляли моллюски размером 25–40 мм, имевшие на крышечке раковины затемненный участок ядра и одну или (реже) две темные концентрические линии, свидетельствовавшие о задержке роста моллюска в зимнее время при низкой температуре воды. Возраст этих особей составлял соответственно полтора года (1+) и более двух лет (2+). Третья группа была представлена остальными моллюсками размером

Таблица 1. Параметры уравнений, описывающих взаимосвязь высоты раковины и показателей репродукции *Boreotrophon candelabrum*

Зависимость	Коэффициент		SEa	SEb	r^2	n
	a	b				
$N_{\text{cap.}} = a + bH$	-0.1605	1.7427	22.2625	0.4883	58.6	11
$d = a + bH$	-1.1200	0.1947	0.5618	0.0121	67.4	128
$N_{\text{egg}} = a + bH$	-2871.2	85.1307	7.2160	334.7720	82.3	31

Примечание. H – высота раковины, мм; $N_{\text{cap.}}$ – количество яйцевых капсул, приходящихся на одну самку; d – диаметр яйцевой капсулы, мм; N_{egg} – количество яиц в капсуле. Здесь и в табл. 2: SEa – стандартная ошибка коэффициента a ; SEb – стандартная ошибка коэффициента b ; r^2 – коэффициент детерминации, %; n – объем выборки, экз.

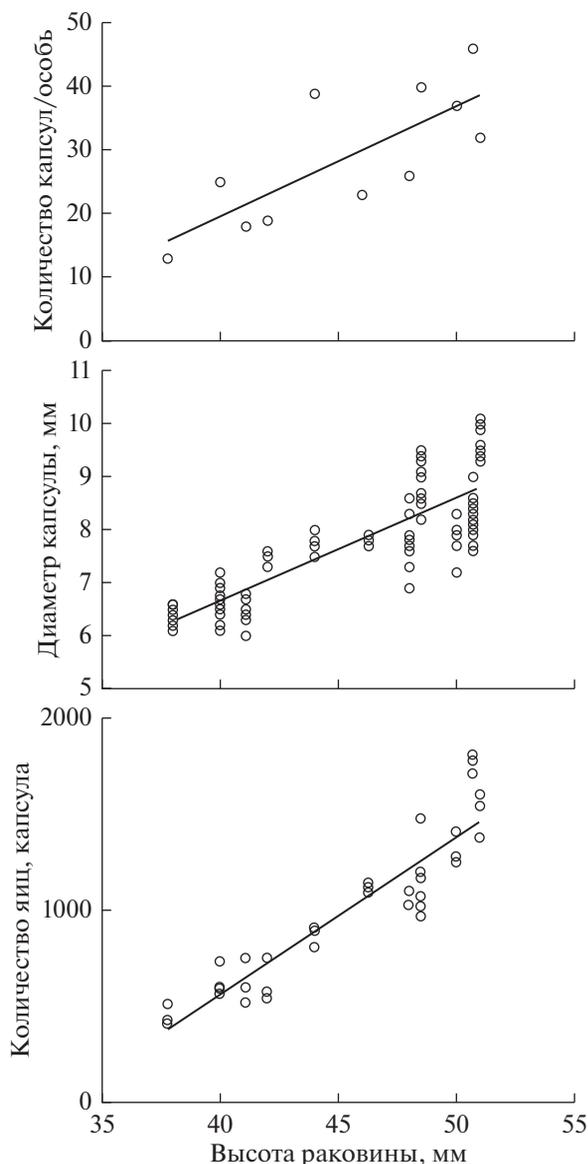


Рис. 2. Зависимость репродуктивных характеристик от размера тела самок у *Boreotrophon candelabrum*.

до 62 мм, имевшими на крышечке от двух до семи концентрических линий.

В первые два весенне-осенних сезона моллюски росли наиболее интенсивно. В это время их ежегодный прирост в среднем составлял 15.4 и 20.5 мм, а высота раковины к третьему сезону в среднем достигала 35 мм (рис. 3б). В дальнейшем рост моллюсков постепенно замедлялся и у моллюсков старше шести лет ежегодный прирост раковины не превышал 1 мм. В этом возрасте высота раковины у моллюсков в среднем составляла около 60 мм, что лишь немного меньше зарегистрированной в природе и расчетной предельной величины L_{∞} в уравнении Бергаланфи, имеющем для данных условий обитания следующий вид: $L_t = 61.2 [1 - e^{-0.5572(t - 0.4672)}]$ (стандартная ошибка

L_{∞} равна 1.5, стандартная ошибка коэффициента $e - 0.4446$, коэффициента $t_0 - 0.3712$; коэффициент детерминации r^2 равен 94.4%). Возрастные изменения массы тела моллюсков соответствовали S-образной кривой: до 4-летнего возраста ежегодный прирост массы тела увеличивался, а затем снижался и у животных старше шести лет не превышал 1 г.

Исследование пропорций тела у бореотрофона из зал. Восток показало, что у моллюсков из разных мест обитания в онтогенезе диаметр последнего оборота раковины изменялся относительно ее высоты с разной интенсивностью (рис. 4, табл. 2). При равной высоте раковины у моллюсков, обитавших в районе станции 3 у относительно открытого побережья, диаметр последнего оборота был значимо больше, чем у моллюсков из других районов (ANCOVA; $P < 0.001$; коэффициент частичной регрессии r^2 для размера составляет 95.9%, для станций – 68.3%). Чем ближе располагалось скопление моллюсков к кутовой части залива, тем меньше у особей был диаметр последнего оборота раковины.

Форма раковины

Для *B. candelabrum* из популяции зал. Восток характерна стройная веретеновидная раковина высотой до 62 мм. Она имеет семь оборотов; иногда на верхнем обороте видны остатки зародышевой раковинки, почти в сохранности отмеченной только у нескольких годовалых особей. Осевая скульптура раковины, придающая моллюскам необыкновенно экзотический вид, представлена едва видимыми тонкими линиями нарастания и широкими (до 12 мм) вогнутыми пластинками, в большей или меньшей степени угловатыми на плече оборотов. Осевые пластинки характерны для моллюсков разного размера (возраста) и наиболее хорошо выражены на последнем обороте раковины (рис. 5). У относительно молодых особей одна–три крайние пластинки, прилегающие к устью, обычно тонкие и ломкие, часто окрашены в молочно-белый с фиолетовыми вкраплениями цвет, контрастирующий с серо-зеленым или серо-бурым фоном раковины (рис. 5з–5к, wr). У старых особей приустьевая осевая пластинка, как правило, самая толстая, ее край образует ребро из нескольких приростов (слоев) (рис. 5а, gl). Количество пластинок на последнем завитке раковины колеблется от 6 до 12 и не зависит от ее размера.

Моллюски с такими “эталонными” характеристиками раковины в природе немногочисленны. В частности, в популяции *B. candelabrum* в зал. Восток доля особей с раковиной из семи оборотов составляла лишь около 1.5%. Чаще встречались моллюски с раковиной из шести оборотов (15.3%), а доля моллюсков с раковиной из пяти оборотов достигала 56.5%. Почти четвертую часть населения составляли моллюски с раковиной из четырех оборотов, и очень редко встречались осо-

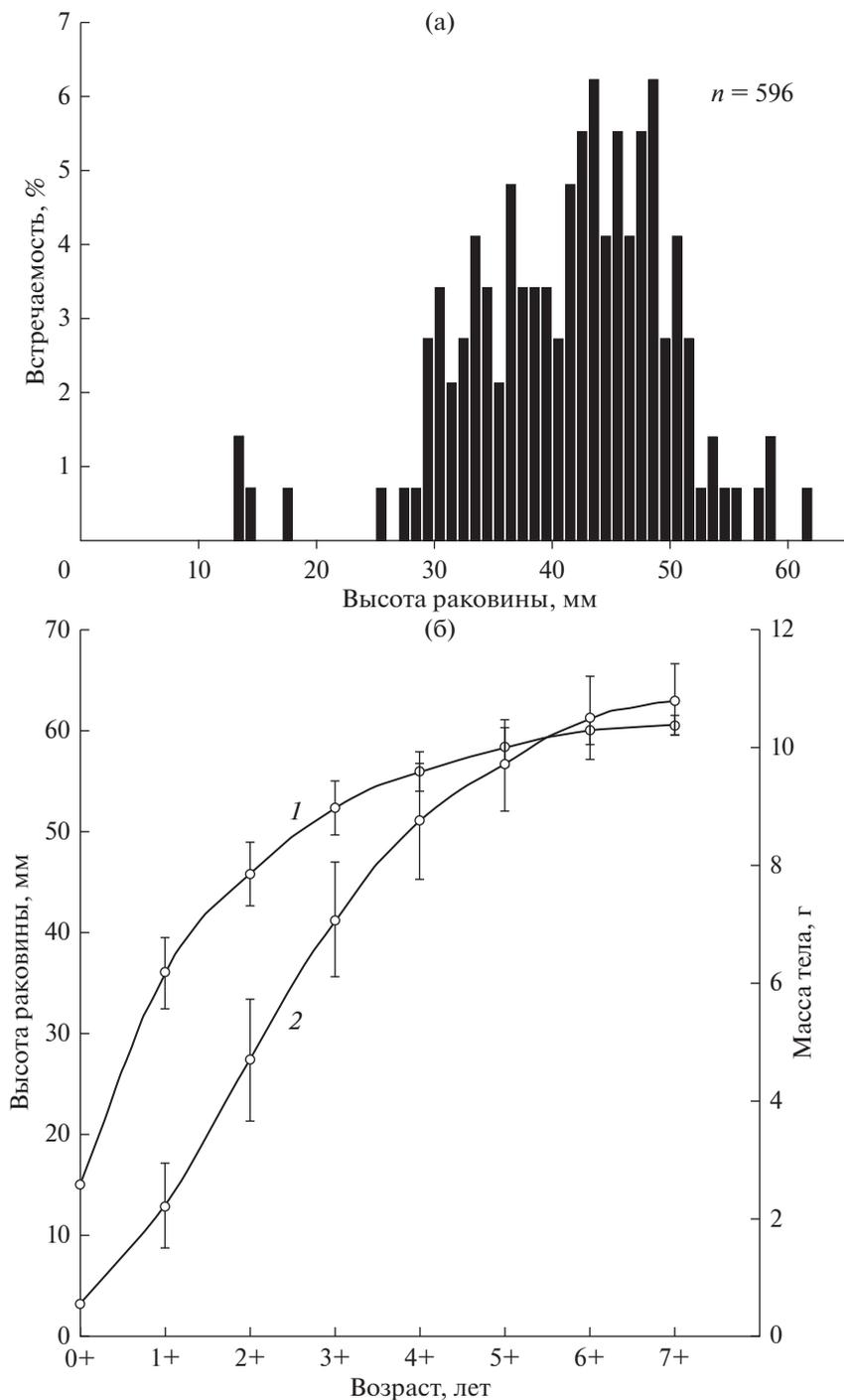


Рис. 3. Размерный состав скопления (а) и рост (б) *Boreotrophon candelabrum*. 1 – возрастные изменения высоты раковины, 2 – возрастные изменения прижизненной массы тела. Вертикальные линии – стандартная ошибка.

би с раковиной из трех оборотов (2%). Раковина моллюсков из пяти, четырех и трех оборотов обычно имела остатки утраченной верхней части. Еще значительнее были различия между моллюсками с разных станций. Достаточно отметить, что на станциях 1 и 3 не обнаружены моллюски с раковиной из семи оборотов, особи с раковиной из трех оборотов составляли соответственно 7.3 и

8.8%. На станции 2 раковина с семью оборотами отмечена почти у 5% моллюсков, с шестью – у 30%, а моллюски с раковиной с тремя оборотами не найдены.

На станциях 1 и 3 раковины моллюсков сохранились хуже, чем на станции 2 (рис. 5в–5ж). Осевые пластинки раковин были небольшими или отсутствовали, место положения пластинок мож-

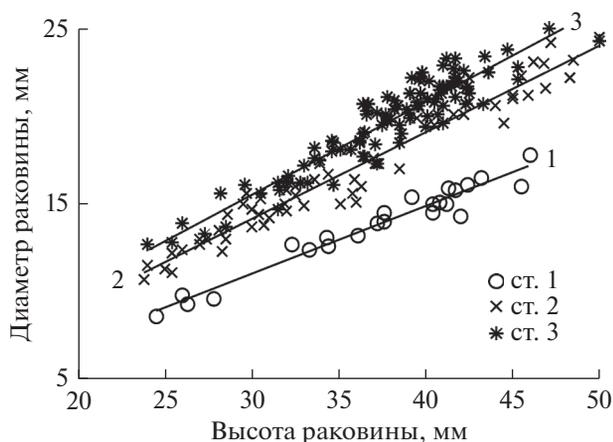


Рис. 4. Изменение в онтогенезе пропорций раковины у *Boreotrophon candelabrum* из разных мест обитания. 1–3 – станции.

но было определить лишь по характерной волнистости поверхности раковины. Большинство относительно крупных раковин в большей или меньшей степени были покрыты известковыми водорослями, домиками полихет и источены сверлильщиками.

ОБСУЖДЕНИЕ

Сроки размножения гидробионтов обычно обусловлены зоогеографической принадлежностью и/или комплексом физиологических адаптаций вида, а также динамикой локальных условий среды. В умеренных широтах, для которых характерны значительные сезонные колебания температуры, благоприятные для размножения условия наступают с приходом теплого времени года и связаны с положительными значениями температуры воды. В Северном полушарии весной при незначительном прогреве воды начинают нереститься широко распространенные арктические и бореально-арктические по происхождению виды животных, затем по мере повышения температуры размножаются бореальные виды, а позднее и субтропические. Данную последовательность неоднократно отмечали для брюхоногих и двустворчатых моллюсков, иглокожих и других животных (Матвеева, 1974а, 1974б; Касьянов и др., 1976; Голиков, Кусакин, 1978, и др.). Для низкобореальных моллюсков, к которым относится и *Boreotrophon candelabrum*, характерно

размножение весной – в начале лета; благоприятной является температура воды 6–14°C (Голиков, 1980; Скарлато, 1981). Минимальная температура, при которой начинается размножение, у разных видов различается, нередко ниже указанных величин, но укладывается в диапазон 1.5–6.0°C (Селин, 1990б; Боруля, 2000; Колбин, Куликова, 2008; Куликова и др., 2009, и др.). В аквариальных условиях откладка капсул у бореотрофона началась при температуре 5.6°C. В зал. Петра Великого Японского моря такие температурные условия наблюдаются в конце апреля и осенью, но в последнем случае повторного размножения не отмечено.

Результаты проведенного исследования свидетельствуют о том, что *B. candelabrum* размножается один раз в год в весенне-летнее время, откладывая на субстрат характерные полусферические яйцевые капсулы с прочной оболочкой. Они обеспечивают защиту развивающихся яиц от неблагоприятного воздействия среды и являются ярким свидетельством заботы родителей о потомстве, как и необыкновенно разнообразными по размеру, форме и пространственной организации кладки многих других брюхоногих моллюсков (Thorson, 1946; Fretter, Graham, 1962; Кауфман, 1977; Голиков, Кусакин, 1978; Чухчин, 1984, и др.). В яйцевой капсуле *B. candelabrum* с высотой раковины 40–50 мм содержится от 400 до 1700 довольно мелких яиц диаметром 0.204 ± 0.024 мм. Каждая особь бореотрофона в зависимости от индивидуальных особенностей и размера тела откладывает по 13–46 яйцевых капсул, следовательно, плодовитость *B. candelabrum* колеблется в широком диапазоне – от 5.2 до 680 тыс. яиц (в среднем 26 598 яиц). Эти характеристики свидетельствуют о том, что данный вид обладает сравнительно высокой плодовитостью, хотя известно, что у брюхоногих моллюсков в целом в зависимости от типа развития индивидуальная плодовитость варьирует в еще большем диапазоне – от нескольких десятков до нескольких сотен тысяч яиц (Jablonski, Lutz, 1983).

Температура воды выше 6°C является благоприятной для размножения и оптимальной для обитания бореотрофона (Golikov, Scarlato, 1973; Голиков, 1980, и др.). В частности, это проявляется в интенсивном росте моллюсков в весенне-осеннее время, особенно в первые годы их жизни. Отметим, что летом встречаются молодые моллюски с высотой раковинки 1.8–10 мм, т.е. недавно пополнившие поселение взрослых особей (Голи-

Таблица 2. Параметры уравнений, описывающих взаимосвязь высоты (H) раковины с диаметром последнего оборота (D) у *Boreotrophon candelabrum* из разных мест обитания

Район	Коэффициент		SEa	SEb	r^2	n
	a	b				
Станция 1	-0.5319	0.3857	0.6993	0.0186	95.1	23
Станция 2	-0.6622	0.4938	0.5046	0.0136	95.5	64
Станция 3	-0.3301	0.5285	0.7608	0.0200	87.5	101

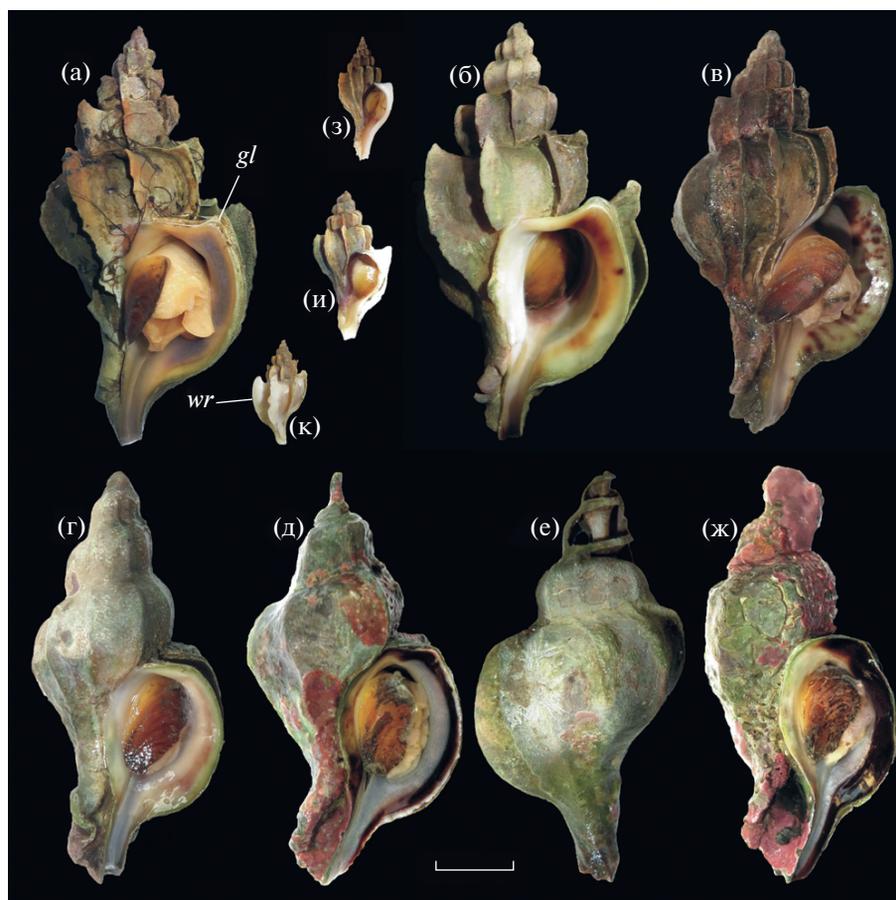


Рис. 5. Изменчивость формы раковины у *Boreotrophon candelabrum* из зал. Восток. Взрослые моллюски: а, б — отмечены только на другах митилид в местах, защищенных от волн (станция 2); в–е — встречаются в кутовой мелководной части залива и у открытых прибойных берегов (станции 1 и 3); ж — характерны для илесто-валунного мелководья (станция 1); з–к — молодь, встречается во всех биотопах. Условные обозначения: *gl* — линии нарастания на плече раковины; *wr* — белые тонкие осевые пластинки. Масштаб — 10 мм.

ков, Скарлато, 1967; Селин, 2020), а к зиме размер их раковины составляет 16–17 мм. Интенсивный рост этих особей весной следующего года приводит к тому, что ко времени появления в поселении нового спата в июне–июле высота раковины даже самых мелких особей в зависимости от условий обитания достигает 22–25 мм (Селин, 2020).

Условия обитания отражаются не только на темпах роста, но и на форме раковины бореотрофона. Анализ изменения в онтогенезе пропорций раковины у моллюсков из трех районов залива, различающихся по физико-химическим параметрам среды, показал значимые различия в соотношении высоты раковины — диаметр последнего оборота. В районе станции 2 на глубине 8–10 м моллюски локализованы преимущественно над поверхностью дна на другах мидии Грея и модиолуса, где омываются потоками слабого приливотливного течения. Как правило, они имеют элегантную раковину с четко выраженными морфологическими признаками, перечисляемыми при характеристике вида (Голиков, Кусакин, 1978). При равной высоте раковины у моллюсков этого поселения диаметр последнего оборота меньше,

чем у обитателей относительно открытого и прибойного участка в районе станции 3 на глубине 1–2 м. Обычно такую зависимость связывают с большим развитием ноги у моллюсков из прибойных мест обитания, полагая, что, чем больше нога, тем выше вероятность удержаться от смыва с грунта в периоды активной гидродинамики (Crothers, 1981, 1983; Cambridge, Kitching, 1982; Селин, 1994, и др.). Адаптивную природу такой морфологической изменчивости формы раковины у брюхоногих моллюсков подтверждает и тот факт, что особи *B. candelabrum* из кутовой части залива, где отсутствует какое-либо волновое воздействие, характеризуются наименьшим диаметром последнего оборота раковины.

Форма и внешний вид раковины моллюсков в значительной мере зависят от конкретных условий жизни и биотических взаимодействий в донном сообществе. Важным является механическое воздействие среды в периоды активной гидродинамики, проявляющееся в виде больших или небольших нарушений целостности раковины и истирания структурных элементов (осевых пластинок, стенок раковины отдельных оборотов,

сифонального участка и т.д.). Значительные изменения габитуса бореотрофона вызывают и эпибионты, в частности, известковые водоросли, особенно мощно и регулярно покрывающие скально-валунный субстрат и раковины моллюсков, обитающих в районе станции 3, но отсутствующие у особей на станции 2. В кутовой части залива изъяны раковин моллюсков обычно выражены в виде эрозии, распространяющейся от верхних оборотов раковины к нижним, особенно в области швов. Это связано с тем, что здесь моллюски обитают на заиленном дне в условиях интенсивного осадконакопления, обусловленного береговым стоком и отмиранием обильных макрофитов. Часто моллюски погружены в осадок (Селин, 2020), для которого характерно высокое содержание гуминовых соединений, обеспечивающих формирование слабокислой среды (Даувальтер, 2006), деструктивно воздействующей на кальцитовую раковину. Разрушению раковины способствует и активная деятельность организмов-сверлильщиков (микроводоросли, полихеты спиониды и т.д.). С возрастом все эти изменения раковины у моллюска проявляются ярче.

Таким образом, в зал. Петра Великого *V. can-delabrum*, как и многие другие низкорореальные моллюски, размножается в апреле–мае, а в отдельные годы, по-видимому, и в начале июня при температуре воды 5.6°C и выше. Оплодотворение внутреннее; многочисленные яйца развиваются в полусферических прочных капсулах, которые самки откладывают в местах зимовки и обычного летнего пребывания на валунных и смешанных грунтах защищенных и умеренно прибойных мелководий заливов и бухт. С середины лета наблюдается пополнение донного населения молодью, которое, как показывают результаты наших более ранних исследований (Селин, 2020), происходит регулярно и обильно. Комплекс адаптаций, присущих виду, обеспечивает широкое расселение бореотрофона и быстрый рост, проявляется в значительной морфологической изменчивости раковины. Необыкновенная вариабельность габитуса моллюсков зависит также от степени сохранности раковины и обилия эпибионтов.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор искренне благодарен анонимным рецензентам за конструктивные критические замечания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Боруля Е.М. Некоторые особенности строения кладок и эмбрионального развития четырех видов промысловых гастропод сем. Buccinidae зал. Петра Великого // Изв. ТИНРО. 2000. Т. 127. С. 524–535.
- Голиков А.Н. Моллюски Buccininae Мирового океана. Л.: Наука. 1980. 508 с. (Фауна СССР. Моллюски; Т. 5. Вып. 2).
- Голиков А.Н., Кусакин О.Г. Раковинные брюхоногие моллюски литорали морей СССР. Л.: Наука. 1978. 292 с.
- Голиков А.Н., Скарлато О.А. Моллюски залива Посыет (Японское море) и их экология // Тр. ЗИН АН СССР. 1967. Т. 42. С. 5–152.
- Гульбин В.В. Фауна брюхоногих переднежаберных моллюсков залива Петра Великого Японского моря и ее биогеографический состав // Биол. моря. 2004. Т. 30. № 1. С. 20–29.
- Даувальтер В.А. Исследование физического и химического состава донных отложений при оценке экологического состояния водоемов: учеб. пособ. по дисциплине “Геохимия окружающей среды” для направления 511100 “Экология и природопользование” и специальности 013600 “Геоэкология”. Мурманск: Изд-во МГТУ. 2006. 84 с.
- Кантор Ю.И., Сысоев А.В. Каталог моллюсков России и сопредельных стран. М.: Товарищество науч. изд. КМК. 2005. 627 с.
- Касьянов В.Л., Кукин А.Ф., Медведева Л.А., Яковлев Ю.М. Сроки размножения и состояние гонад в нерестовый период у массовых видов двустворчатых моллюсков и иглокожих залива Восток Японского моря // Биол. исслед. залива Восток. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1976. С. 156–167.
- Кауфман З.С. Особенности половых циклов беломорских беспозвоночных. Л.: Наука. 1977. 265 с.
- Колбин К.Г., Куликова В.А. Личиночное развитие брюхоногого моллюска *Epheria turrita* (Gastropoda: Littorinidae) // Биол. моря. 2008. Т. 34. № 5. С. 374–376.
- Куликова В.А., Колбин К.Г., Ярославцева Л.М. Размножение и развитие брюхоногих моллюсков рода *Littorina* (Gastropoda: Littorinidae) в заливе Петра Великого Японского моря // Бюл. Дальневост. малак. о-ва. 2009. Вып. 13. С. 5–16.
- Матвеева Т.А. Особенности цикла размножения у некоторых двустворчатых моллюсков залива Посыета (Японское море) // Гидробиол. и биогеог. шельфов холодных и умеренных вод Мирового океана. Л.: Наука. 1974а. С. 64–65.
- Матвеева Т.А. Экология и жизненные циклы массовых видов брюхоногих моллюсков Баренцева и Белого морей // Сезонные явления в жизни Белого и Баренцева морей. Л.: Наука. 1974б. С. 65–190.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А. Рост животных. М.: Наука. 1976. 291 с.
- Селин Н.И. Распределение и рост двустворчатых моллюсков списулы и мактры в заливе Петра Великого // Биол. моря. 1990а. № 3. С. 28–38.
- Селин Н.И. Биология брюхоногого моллюска *Cryptonatica janthostoma* из Японского моря // Биол. моря. 1990б. № 2. С. 28–34.
- Селин Н.И. Распределение, морфология и продукционные показатели брюхоногого моллюска *Littorina kurila* в районе вулканогенных проявлений (Курильские острова) // Биол. моря. 1994. Т. 20. № 2. С. 126–136.
- Селин Н.И. Рост и продолжительность жизни брюхоногого моллюска *Nucella heyseana* (Gastropoda) из

- залива Петра Великого Японского моря // Биол. моря. 2003. Т. 29. № 2. С. 115–119.
- Селин Н.И. Влияние условий среды на распределение и размерный состав брюхоногого моллюска *Boreotrophon candelabrum* (Reeve, 1848) (Muricidae) в заливе Восток Японского моря // Биол. моря. 2020. Т. 46. № 3. С. 174–181.
- Селин Н.И., Понуровский С.К., Черняев М.Ж. Влияние хищной гастроподы *Cryptonatica janthostoma* на структуру популяции двустворчатого моллюска *Ruditapes philippinarum* // Биол. моря. 1986. № 5. С. 72–74.
- Скарлато О.А. Двустворчатые моллюски умеренных широт западной части Тихого океана. Л.: Наука. 1981. 479 с.
- Скарлато О.А., Голиков А.Н., Василенко С.В. и др. Состав, структура и распределение донных биоценозов в прибрежных водах залива Посъет (Японское море) // Исслед. фауны морей. 1967. Т. 5(13). С. 5–61.
- Чухчин В.Д. Экология брюхоногих моллюсков Черного моря. Киев: Наукова думка. 1984. 176 с.
- Cambridge P.G., Kitching J.A. Shell shape in living and fossil (Norwich Crag) *Nucella lapillus* (L.) in relation to habitat // J. Conchol. 1982. V. 31. P. 31–38.
- Cob Z.C., Arshad A., Bujang J.S., Ghaffar M.A. Age, growth, mortality and population structure of *Strombus canarium* (Gastropoda: Strombidae): variations in male and female sub-populations // J. Appl. Sci. 2009. V. 9. № 18. P. 3287–3297.
- Crothers J.H. Shell-shape variation in Faroese dog-whelks (*Nucella lapillus* (L.)) // Biol. J. Linn. Soc. 1981. V. 15. № 4. P. 327–337.
- Crothers J.H. Some observations on shell-shape variation in North American populations of *Nucella lapillus* (L.) // Biol. J. Linn. Soc. 1983. V. 19. № 3. P. 237–274.
- Egorov R.V. Guide to Recent molluscs of northern Eurasia. 1. Gastropods of the families Muricidae and Thaididae from the seas of Russia // Ruthenica. 1992. V. 2. № 1. P. 63–75.
- Egorov R.V. Trophoninae (Muricidae) of Russian and adjacent waters // Ruthenica. 1993. Suppl. 1. 48 p.
- Fretter V., Graham A. British Prosobranch Molluscs. Their functional anatomy and ecology. Ray Soc. Publ. № 114. London: Ray Soc. 1962. 755 p.
- Golikov A.N., Scarlato O.A. Method for indirectly defining optimum temperatures of inhabitancy for marine cold-blooded animals // Mar. Biol. 1973. V. 20. P. 1–5.
- Gulbin V.V. Review of the shell-bearing gastropods in the Russian waters of the East Sea (Sea of Japan). III. Caenogastropoda: Neogastropoda // Korean J. Malacol. 2009. V. 25. № 1. P. 51–70.
- Higo S., Callomon P., Goto Y. Catalogue and bibliography of the marine shell-bearing Mollusca of Japan: Gastropoda, Bivalvia, Polyplacophora. Scaphopoda. Elle Sci. Publ. 1999. 748 p.
- Houart R., Vermeij G., Wiedrick S. New taxa and new synonymy in Muricidae (Neogastropoda: Pagodulinae, Trophoninae, Ocenebrinae) from the Northeast Pacific // Zoosymposia. 2019. V. 13. P. 184–241.
- Jablonski D., Lutz R.A. Larval ecology of marine benthic invertebrates: paleobiological implications // Biol. Rev. 1983. V. 58. P. 21–89.
- Kideys A.E. Determination of age and growth of *Buccinum undatum* L. (Gastropoda) off Douglas, Isle of Man // Helgol. Meeresunters. 1996. V. 50. P. 353–368.
- Min D.-K. Mollusks in Korea. Seoul: Min Molluscan Research Institute. 2004. 566 p.
- Selin N.I. Distribution, population structure and growth of *Protothaca euglypta* (Sowerby, 1914) (Bivalvia: Veneridae) from the Northwestern Part of the East Sea of Russia // Korean J. Malacol. 2008. V. 24. № 2. P. 81–87.
- Thorson G. Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates, with special reference to the planktonic larvae in the Sound (Øresund) // Medd. Komm. Dan. Fisk. Havunders. Ser. Plankton. 1946. V. 4. № 1. 529 p.
- Zotin A.A. Individual growth of *Planorbarius corneus* (Planorbidae, Gastropoda) in postlarval ontogenesis // Russ. J. Dev. Biol. 2018. V. 49. № 6. P. 371–378.

Peculiarities of Reproduction, Growth and Shell Shape in the Gastropod *Boreotrophon candelabrum* (Reeve, 1848) (Muricidae) from Peter the Great Bay, Sea of Japan

N. I. Selin

*A.V. Zhirmunsky National Scientific Center of Marine Biology, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences,
Vladivostok 690041, Russia*

The reproduction, growth, and variability of the shape of the shell in the gastropod *Boreotrophon candelabrum* from Peter the Great Bay (Sea of Japan) were investigated. In aquarium conditions, the mollusks started to lay transparent hemispherical egg capsules in late April at a water temperature of 5.6°C. The females with a shell height of 38–51 mm laid 13–46 egg capsules. The diameter of the base of the egg capsules ranged from 6.0 to 10.1 mm. Each capsule contained from 411 to 1710 eggs with a diameter of 0.204 ± 0.024 mm. In nature, egg capsules appeared in the first half of May and were commonly found in May–the first half of June; a few may be encountered until September. The release of the larvae from the egg capsules into the sea occurred from the second half of May. Mollusks grew most intensively in the first two years of life and reached a shell height of about 35 mm. Then, the annual shell growth decreased, and at the age of 6 years, mollusks almost attained the maximum size observed in nature. It was calculated for the von Bertalanffy equation, which looks like: $L_t = 61.2 [1 - e^{-0.5572(t - 0.4672)}]$. The shape of the shell of *B. candelabrum* significantly varied depending on habitat conditions. The habitus given in the species description (Golikov, Kusakin, 1978) was only observed for 17% of the population in the bay.

Keywords: *Boreotrophon candelabrum*, reproduction time, fecundity, shell shape, growth, variability, environmental effect, Peter the Great Bay, Sea of Japan