

Развитие личиночной и ювенильной раковины сверлящего двустворчатого моллюска *Zirfaea crispata* (Bivalva, Pholadidae) в Белом море

Л.П. ФЛЯЧИНСКАЯ, П.А. ЛЕЗИН

Зоологический институт РАН, Университетская наб., 1, Санкт-Петербург, 199034, РОССИЯ; e-mail: Lyudmila.Flyachinskaya@zin.ru

Development of the larval and juvenile shell of boring bivalve *Zirfaea crispata* (Bivalva, Pholadidae) in the White Sea

L.P. FLYACHINSKAYA, P.A. LEZIN

Zoological Institute of RAS, Universitetskaya nab., 1, Saint-Petersburg, 199034, RUSSIAN FEDERATION; e-mail: Lyudmila.Flyachinskaya@zin.ru

ABSTRACT. Development of the larval and juvenile shells of the White Sea bivalve *Zirfaea crispata* has been studied. The main stages of shell development from D-stage to early juveniles were described. The formation of larval hinge, consisting of two small teeth on the left valve and two teeth of different size on the right valve was observed. The complex shape of the large tooth on the right valve was noted at the pre-metamorphosis stages. Development of a structure, typical for certain Pholadidae – an articular connection on the ventral edge of the shell was recorded. This connection consists of a rectangular tooth on the right valve and a depression, flanked by small projections, on the left valve. The ventral connection starts to form at the larval size of 300 µm and becomes fully formed prior to metamorphosis. After metamorphosis the ventral connection does not disappear, but continues to grow with the growing edge of dissoconch. The role and functional importance of this structure in *Zirfaea* is discussed.

Бискайского залива и берегов Дании [Abbott, 1955; Скарлато, 1981]. В отечественных водах зирфея обитает в тихоокеанском регионе, отдельные находки отмечены также в Баренцевом море и на побережье Мурмана [Скарлато, 1981; Касьянов и др., 1983; Galkin, 1998].

В Белом море неоднократно находили субфоссильные раковины и ходы зирфеи в субстрате [Дерюгин, 1928; Наумов, 2006], однако живые представители вида не были описаны. В 2004 году в планктоне Кандалакшского залива Белого моря были обнаружены личинки *Z. crispata* на разных стадиях развития [Флячинская, Лезин, 2007; 2008a].

В 2006-2008 гг. предпринимались попытки поиска взрослых моллюсков. К сожалению, поиски не дали результатов и взрослые представители вида не были найдены [Флячинская, Лезин, 2008a]. Тем не менее, личиночные стадии зирфеи регулярно встречаются в планктоне, что позволяет говорить о существовании стабильного поселения взрослых моллюсков в регионе [Флячинская, Лезин, 2007].

В работе рассматривается личиночное и раннее постметаморфозное развитие *Zirfaea crispata* в Белом море.

Материалы и методы

Исследования проводили на Беломорской Биологической станции Зоологического института РАН (Кандалакшский залив Белого моря) в течение 2003-2012 гг. Основная часть сборов проводилась в акватории губы Чупа вблизи биостанции. Личинок *Zirfaea* на разных стадиях развития получали из планктона, с помощью планктонной сети Джеди с размером ячеи 100 мкм. Полученный материал при необходимости доращивали в лабораторных условиях. Животных содержали в полиэтиленовых контейнерах при постоянной аэрации и плотности посадки 1-2 экз. на 1 мл воды. Температура воды в контейнерах (11-12.5°C) соответствовала температуре верхних слоев воды в море. Соленость (24‰) также

Введение

Сверлящие моллюски рода *Zirfaea* Gray, 1842 широко распространены в северном полушарии. Зирфеи обитают в сублиторальной зоне, высверливая ходы в плотных субстратах. Обычны на плотных илах, глинах, также поселяются в песчанниках и затопленной древесине [Turner, 1955].

Род *Zirfaea* ограничен в распространении бо-реальными водами. Один из наиболее массовых и широко распространенных видов, *Zirfaea crispata* (Linnaeus, 1758) населяет как американский, так и европейский берега Атлантики [Abbott, 1955; Turner, 1955]. На побережье Европы *Z. crispata* встречается от побережья Норвегии до

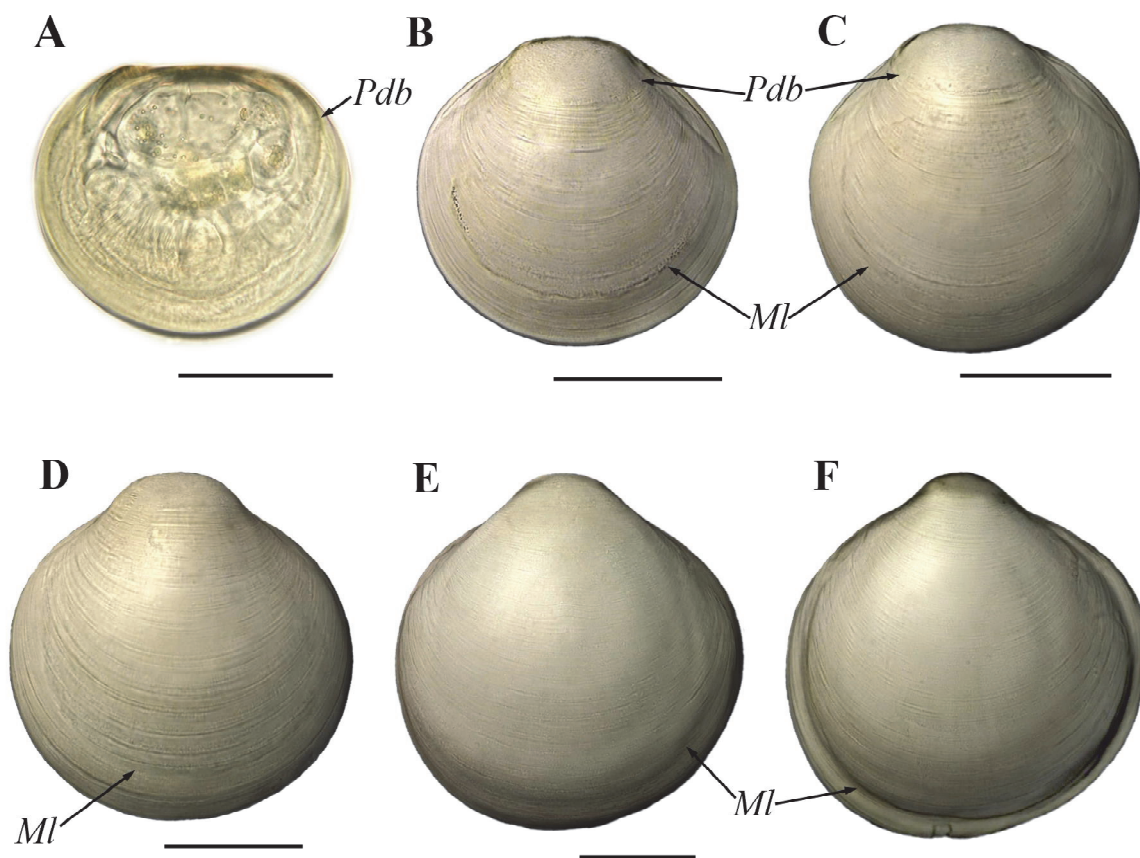


РИС. 1. Личиночные раковины *Zirfaea crispata* на разных стадиях развития (правая створка): **A.** 105 мкм. **B.** 190 мкм. **C.** 220 мкм. **D.** 250 мкм. **E.** 300 мкм. **F.** 330 мкм. *Ml* – мантийная линия; *Pdb* – граница между продиссоконхом I и II. **A** – прижизненная фотография; **B-F** – реконструкции раковины. Масштаб: **A** – 50 мкм; **B-F** – 100 мкм.

FIG. 1. Larval shells of *Zirfaea crispata* on the different stages of development (right valves). **A.** 105 μm . **B.** 190 μm . **C.** 220 μm . **D.** 250 μm . **E.** 300 μm . **F.** 330 μm . *Ml* – mantle line; *Pdb* – border between the prodissoconch I and II. **A** – photograph of live larva; **B-F** – reconstructions of shells. Scale bars: **A** – 50 μm ; **B-F** – 100 μm .

соответствовала солености воды в море. Перед метаморфозом животных рассаживали по чашкам Петри, в которых и проходило оседание. Осевших моллюсков содержали в лабораторных условиях при той же температуре и солености воды.

Животных, достигших необходимого размера, помещали в детергент, который растворял мягкие ткани личинки, оставляя тонкие структуры раковины неповрежденными [Флячинская, Лезин, 2008]. Животные оставались в растворе детергента до разделения створок раковины. Затем очищенные створки помещали на предметное стекло выпуклой стороной вверх и проводили пошаговую микрофотосъемку. Для фотосъемки использовали микроскоп МББ-1 (увеличение $\times 400$) и цифровую фотокамеру Nikon Coolpix 4500. Съемку проводили с фиксированным сдвигом фокуса по направлению снизу вверх. Для каждой створки раковины получали, таким образом, серию микрофотографий (от 10 до 20) на разных глубинах фокусировки [Flyachinskaya, Lezin, 2006].

На основе серии микрофотографий с использованием оригинальной методики строили трехмерную реконструкцию раковины. Готовая реконструкция представляет собой трехмерное изображение объекта, содержащее информацию о форме, окраске и скульптуре раковины [Flyachinskaya, Lezin, 2006].

Исследование личиночного замка и строения края раковины также проводили на очищенных от мягких тканей створках. Для получения детальных изображений использовали методику многократного наложения фотографий, сделанных с разной глубиной резкости [Флячинская, Лезин, 2008]. Такой же метод использовали для получения изображений осевших моллюсков.

Результаты

Личинки *Zirfaea crispata* на разных стадиях развития встречаются в исследованных акваториях в период с июля по ноябрь. Численность личинок невелика и на несколько порядков ниже, чем численность таких массовых видов, как ми-

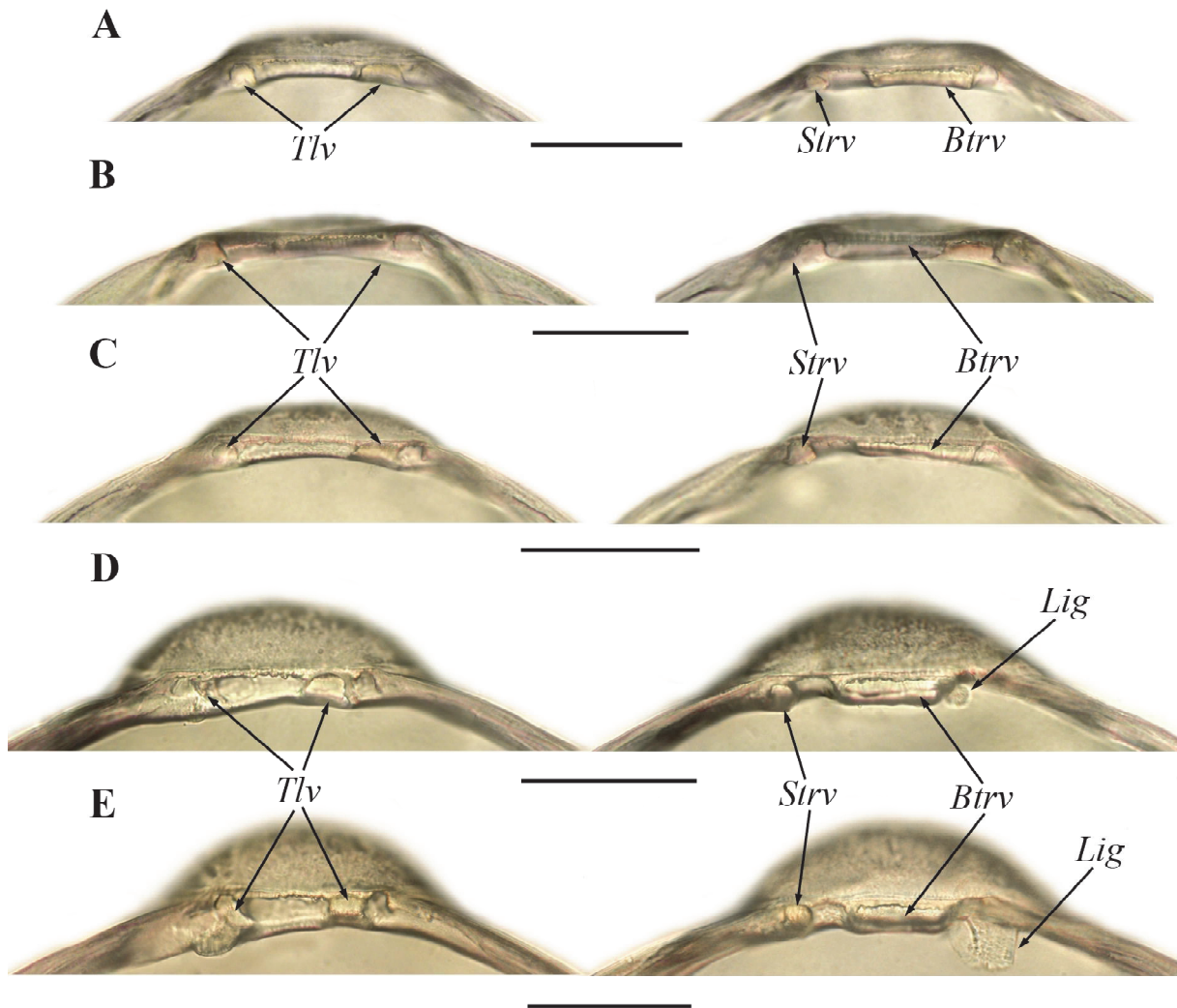


РИС. 2. Замок личинки *Zirfaea crispata* на разных стадиях развития: **A.** 190 мкм. **B.** 220 мкм. **C.** 250 мкм. **D.** 300 мкм. **E.** 330 мкм. *Btrv* – большой зуб правой створки, *Lig* – лигament, *Strv* – малый зуб правой створки, *Tlv* – зубы левой створки. Масштаб 50 мкм. В каждой позиции слева показана левая створка.

FIG. 2. Larval hinge of *Zirfaea crispata* on the different stages of development. **A.** 190 µm. **B.** 220 µm. **C.** 250 µm. **D.** 300 µm. **E.** 330 µm. *Btrv* – big tooth of the right valve, *Lig* – ligament, *Strv* – small tooth of the right valve, *Tlv* – teeth of the left valve. Scale bar 50 µm. At the each position the left valve situated on the left.

дия или макома. Максимальная численность личинок *Zirfaea* в планктоне отмечается в августе-сентябре.

Самой ранней из обнаруженных нами стадий являются личинки зирфеи на стадии прямого замка. Длина раковины личинки составляет порядка 100 мкм. На этой стадии большая часть раковины представлена точечной зоной (продиссоконх I, размер около 80-90 мкм), замочный край прямой без обособленных макушек (Рис. 1A).

При размере 190 мкм, у личинок появляется отчетливо выраженная радиальная зона (продиссоконх II) с заметными концентрическими линиями нарастания и начинают формироваться макушки (Рис. 1B). Раковина округлая, переднее плечо несколько длиннее заднего. Окраска светло-желтая, отмечается неявная концентрическая

исчерченность, отчетливо заметна мантийная линия. Личиночный замок на этой стадии уже хорошо дифференцирован и представлен двумя зубами на каждой створке (Рис. 2A). Правая створка несет крупный плоский зуб в центральной части и небольшой зуб, занимающий латеральное положение в передней части замка. На левой створке отмечаются два небольших зуба по бокам выемки, в которую входит большой зуб другой створки.

Велигеры размером 200-250 мкм отличаются более округлой формой и более темной окраской. Макушки раковины на этой стадии развития отчетливо выражены и имеют вздутую форму (Рис. 1 C-D). Створки очень выпуклые, за счет чего форма раковины близка к шарообразной. Раковина, практически круглая на ранних стади-

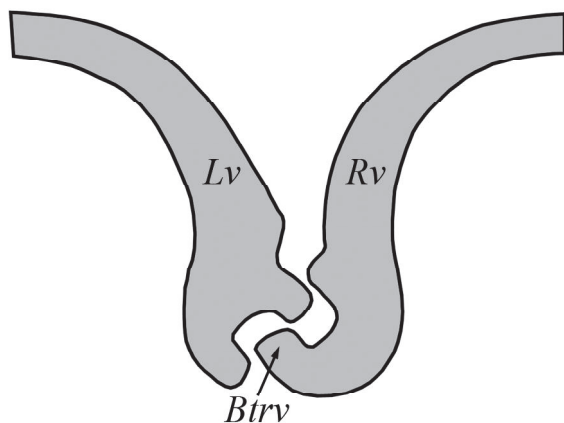


РИС. 3. Форма большого зуба правой створки на стадии 300 мкм (сагиттальный разрез замка). *Btrv* – большой зуб правой створки, *Lv* – левая створка, *Rv* – правая створка.

FIG. 3. The shape of the large teeth of right valve on the stage 300 µm (sagittal section of the hinge). *Btrv* – big tooth of the right valve, *Lv* – left valve, *Rv* – right valve.

ях, при размере 250 мкм несколько вытягивается в дорзо-вентральном направлении так, что высота раковины превышает длину.

Личинки зирфеи на поздних стадиях развития легко отличаются от личинок других видов шарообразной формой и резко отграниченными шишковидными макушками (Рис. 1 E-F). Характерной особенностью живых личинок являются также крупные, выступающие за пределы раковины сифоны. Раковина зирфеи при размерах 300–330 мкм приобретает грязно-белую окраску, часто с красноватым оттенком за счет просвечивающих мягких тканей. У живых личинок выделяется темноокрашенная пищеварительная железа с крупными жировыми включениями.

Количество зубов личиночного замка остается неизменным с момента их появления до метаморфоза, однако морфология зубов претерпевает некоторые изменения. Большой зуб правой створки постепенно удлиняется в перпендикулярном плоскости створки направлении. При размере животного порядка 300 мкм в середине зуба образуется изгиб в вентральном направлении, так что в итоге зуб приобретает сложную черпаловидную форму (Рис. 3). Соответствующим образом изменяется морфология выемки на противоположной створке. На этой же стадии развития задний боковой зуб левой створки уменьшается в размерах и сдвигается в центральном направлении при формировании личиночного лигамента (Рис. 2D). Начало образования лигамента отмечено при размере животного около 300 мкм. Полностью сформированный личиночный лигамент занимает латеральное положение в задней части замка (Рис. 2E). Хорошо заметны

латеральные структуры замка, состоящие из гребней на правой створке и фланцев – на левой (Рис. 4A).

Еще одной характерной особенностью велигеров *Zirfaea* на поздних стадиях развития является строение края личиночной раковины. При размере раковины 300 мкм ее края начинают уплощаться. При размере животного 320–330 мкм край раковины резко отграничивается от ее центральной части, внутренняя часть краев утолщается. После этого посередине утолщения по периметру каждой створки раковины формируются два выступа в форме валиков (Рис. 4A). В районе замка и латеральных замковых структур валики отсутствуют. При смыкании створок раковины, выступы одной створки входят в промежутки между выступами другой, дополнительно герметизируя раковину.

Одновременно с утолщением краев раковины, в вентральной части створок начинается образование характерной для некоторых *Pholadidae* структуры – вентрального сочленения. На вентральной части правой створки формируется небольшой выступ, на соответствующей части левой створки образуются две небольшие выпуклости с промежутком между ними (Рис. 4B). На данном этапе развития сочленение еще не функционирует. Незадолго до метаморфоза, когда личинка достигает размера 320–330 мкм, вентральное сочленение полностью развито и представляет собой четырехугольный зубовидный выступ на правой створке, который при смыкании раковины плотно входит в углубление, образованное двумя небольшими выступами на левой створке (Рис. 4C).

Метаморфоз наступает при размере животного 330–340 мкм. Формирование диссоконха на ранних этапах после метаморфоза (непиоконх) происходит преимущественно в вентральном и проксимальном направлениях (Рис. 5A). Нарастание диссоконха на правой раковине происходит более активно, что приводит к небольшой асимметрии сворок. На переднем крае раковины молодого моллюска начинают формироваться гребни с зубчатыми выступами (Рис. 5B). Нарастание по нижнему краю происходит более интенсивно, вследствие чего раковина становится зияющей. Вентральное сочленение, продолжая развиваться, смещается к краю раковины. По мере продвижения, за выступом на краю раковины остается бороздка, особенно отчетливо выраженная на правой створке (Рис. 5 A-B).

Обсуждение

Размножение и ранние этапы развития *Z. crispata* изучены весьма слабо [Turner, 1955]. Согласно наблюдениям Бушар-Шантеро, опло-

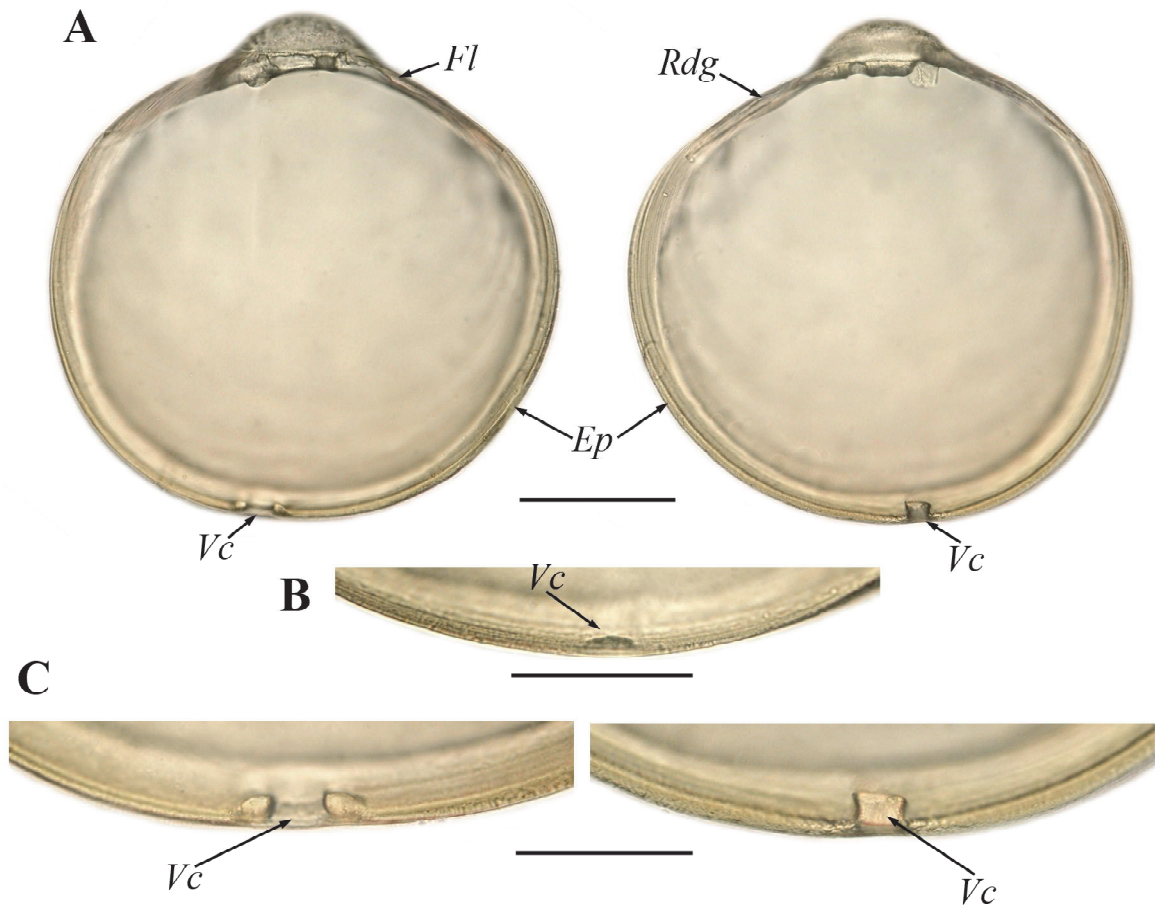


РИС. 4. Вентральное сочленение и строение края личиночной раковины *Zirfaea crispata*. А. Край личиночной раковины. В. Вентральное сочленение на стадии 300 мкм. С. На стадии 330 мкм. Ep – валики на краю раковины, Fl – фланцы, Rdg – гребни, Vc – вентральное сочленение. Масштаб: А – 100 мкм; В-С – 50 мкм.

FIG. 4. Ventral connection and morphology of larval shell edge of *Zirfaea crispata*. А. The edge of larval shell. В. Ventral connection on the stage 300 µm. С. 330 µm. Ep – edge projections, Fl – flanks, Rdg – ridges, Vc – ventral connection. Scale bars: А – 100 µm; В-С – 50 µm.

дотворение зирфеи внутреннее и молодь покидает мантийную полость взрослых моллюсков на стадии раннего велигера [Bouchard-Chantereaux, 1879]. Однако, по данным Гриффина [Griffin, 1899] размер зрелого яйца зирфеи составляет 40 мкм, что противоречит данным о развитии ранних стадий в мантийной полости родителей. Размеры яйца при развитии в мантийной полости, как правило, значительно больше. Размер 40-50 мкм указывает на наружное оплодотворение и планктонное развитие [Малахов, Медведева, 1991].

В северных районах личинки зирфеи встречаются в июне-июле [Sullivan, 1948]. В умеренных водах велигеры присутствуют в планктоне большую часть года, наибольшая численность личинок отмечается в осенний период [Jørgensen, 1946; Thorson, 1946; Куликова, Колотухина, 1989]. В исследованных нами акваториях личинки зирфеи встречены в период с июля по ноябрь (с

пиком численности в августе-сентябре), что соответствует скорее динамике умеренных широт, чем арктического региона.

Размер раковины ранних стадий зирфеи по данным разных авторов варьирует от 76 до 135 мкм [Jørgensen, 1946; Sullivan, 1948]. Длина личиночной раковины зирфеи на стадии прямого замка в Белом море составляет около 100 мкм, что согласуется с литературными данными. Оседание личинок зирфеи в северных районах происходит при размере 345-350 мкм [Jørgensen, 1946; Sullivan, 1948], в тихоокеанском регионе при размере порядка 300 мкм [Куликова, Колотухина, 1989]. В Белом море оседание *Zirfaea* происходит при длине раковины 330-340 мкм, что сопоставимо с данными, полученными другими авторами в Северной Атлантике.

Развитие личиночной раковины *Z. crispata* в Белом море практически не отличается от развития зирфеи описанного в других регионах

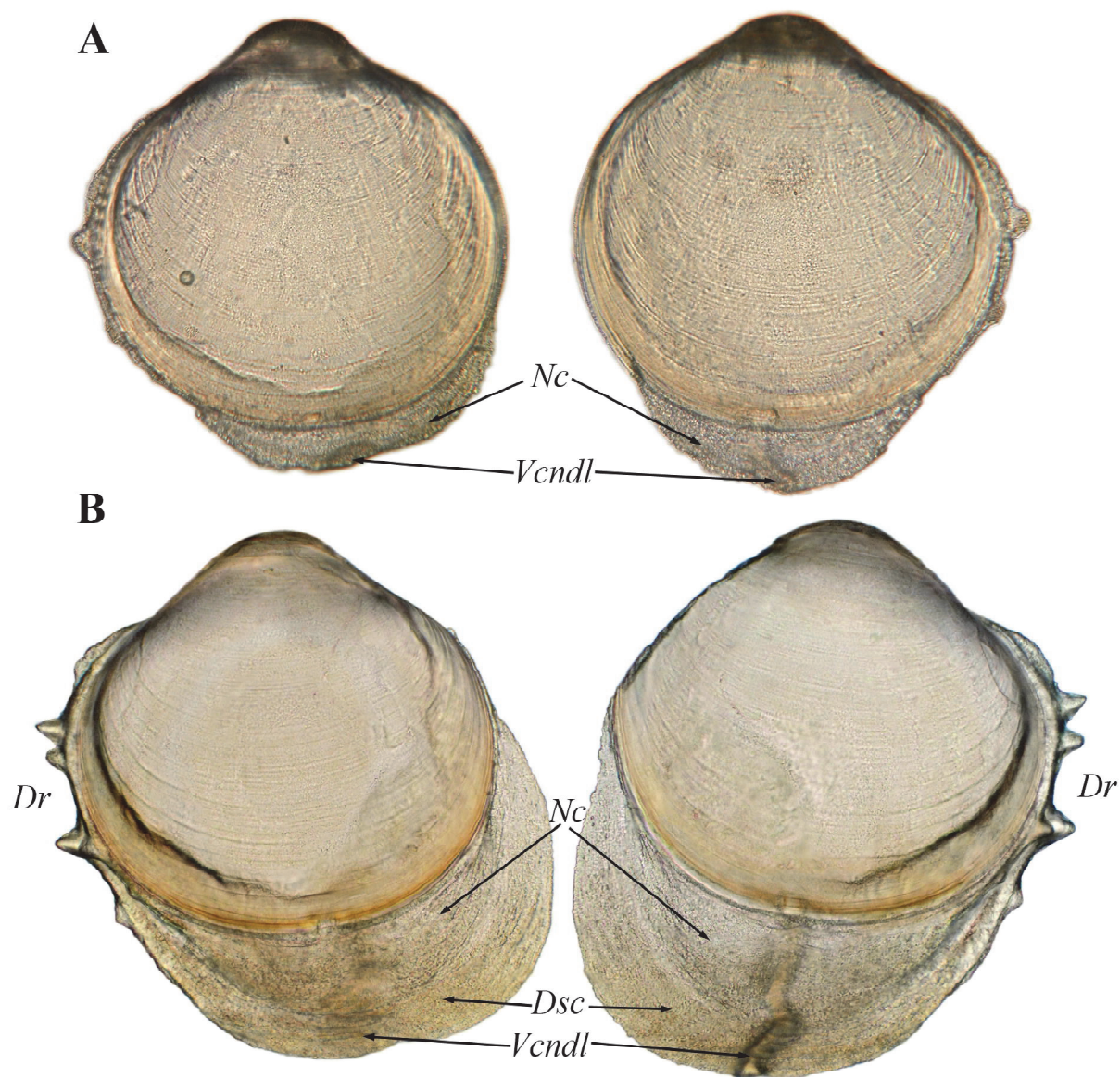


РИС. 5. Ювенильная раковина *Zirfaea crispata*. **А.** 10 дней после метаморфоза. **Б.** 30 дней после метаморфоза. *Dsc* – диссоконх, *Dr* – гребни с зубчатыми выростами, *Nc* – непиоконх, *Vcndl* – вентральный мыщелок. Масштаб 100 мкм. В каждой позиции слева показана левая створка.

FIG. 5. Juvenile shell of *Zirfaea crispata*. **A.** 10 days after metamorphosis. **B.** 30 days after metamorphosis. *Dsc* – dissoconch, *Dr* – denticulate ridges, *Nc* – nepioconch, *Vcndl* – ventral condyle. Scale bar 100 μ m. At the each position the left valve situated on the left.

[Jørgensen, 1946; Sullivan, 1948; Rees, 1950; Куликова, Колотухина, 1989; Касьянов *и др.*, 1983].

Для представителей семейства Pholadidae характерен личиночный замок, состоящий из четырех зубов (по два на каждой створке), где один из зубов правой створки крупнее остальных [Rees, 1950; Захваткина, 1959; Chanley, 1965; Boyle, Turner, 1976; Culliney, Turner, 1976; Le Pennec, 1980; Ito, 1998]. В ранних исследованиях *Zirfaea crispata* отмечается наличие двух больших зубов личиночного замка на каждой створке раковины

[Jørgensen, 1946]. Дифференциация зубов замка описана у личинок размером 200 мкм, что соответствует данным, полученным в нашей работе.

В более поздних исследованиях, выполненных на тихоокеанских *Zirfaea crispata*, отмечаются различия в размере замковых зубов [Куликова, Колотухина, 1989; Касьянов *и др.*, 1983]. У *Zirfaea crispata* описан замок, образованный двумя зубами одинаковой величины на левой створке и двумя зубами на правой створке. Один из зубов правой створки отличается большей дли-

ной и занимает центральное положение, а меньший, расположен в передней части замка [Куликова, Колотухина, 1989; Касьянов и др., 1983]. Такая картина полностью соответствует наблюдаемой нами структуре замка зирфеи. Некоторыми авторами отмечается формирование переднего зуба правой створки непосредственно перед метаморфозом [Куликова, Колотухина, 1989], тогда как представленные в нашей работе данные показывают, что этот зуб закладывается одновременно с остальными зубами замка. Стоит также отметить, что другими авторами не отмечено изменение размеров и формы большого зуба правой створки замка перед оседанием. Это может быть связано со сложностью обработки замка на этой стадии развития и плотностью замочного контакта, что приводит к обламыванию оконечности большого зуба. Надо заметить, что сходное увеличение длины крупного зуба правой створки на поздних стадиях описано и для других Pholadidae. Однако формирование изгиба оконечности зуба у них отмечено не было [Захваткина, 1959].

Непосредственно рядом с замком, на дорзальной стороне раковины располагаются латеральные структуры замка, представленные фланцами на левой створке и гребнями на правой. Такое строение латеральных структур характерно для *Z. crispata* и ряда других фолатид [Захваткина, 1959; Culliney, Turner, 1976; Касьянов и др., 1983]. Интересно также отметить изменение строения краев створки раковины на поздних стадиях развития зирфеи. Наблюдаемое утолщение края по периметру створок и формирование системы выступов и углублений на наш взгляд, носит характер гомологии с латеральными структурами замка. Однако, без детального исследования морфологии этих образований, на данный момент трудно сделать более определенные выводы.

Во всех исследованиях, посвященных развитию *Zirfaea crispata*, описано формирование специфичной замкоподобной структуры на вентральном крае створок [Werner, 1939; Jørgensen, 1946; Rees, 1950; Куликова, Колотухина, 1989; Касьянов и др., 1983]. У личинок размером 300 мкм начинается формирование бугорка на одной створке и соответствующего ему углубления на другой [Jørgensen, 1946; Касьянов и др., 1983]. Полученные нами данные показали, что бугорок представляет собой зубец достаточно сложной четырехугольной формы на правой створке. Левая створка несет два выступа с углублением между ними, куда плотно входит зубец при смыкании створок. Считается, что подобная структура вентрального края у зирфеи формируется перед метаморфозом и полностью исчезает после оседания моллюска [Касьянов и др., 1983]. Тем

не менее, анализ раковины постметаморфозной *Zirfaea* показывает, что вентральное сочленение не исчезает после метаморфоза и развивается вместе с растущим вентральным краем диссоконха.

Наличие вентрального сочленения у личинок на поздних стадиях развития характерно также и для других моллюсков семейства Pholadidae. Сходные структуры описаны у ряда представителей родов *Zirfaea*, *Barnea* и *Martesia* и некоторых видов из семейства Teredinidae [Захваткина, 1959; Boyle, Turner, 1976; Касьянов и др., 1983; Ito, 1998; 1999; 2005]. Функциональное значение вентрального сочленения в течение длительного времени считалось неясным [Захваткина, 1959; Boyle, Turner, 1976], однако исследования Ito [1999; 2005] показали участие этой структуры в процессе сверления. На примере *Zirfaea subconstricta* (Yokoyama, 1924) (= *Penitella gabbii*, Tryon, 1863) и *Barnea manilensis* (Philippi, 1847) продемонстрировано развитие ларвального вентрального сочленения в вентральный мышелок (ventral condyle) ювенильной раковины [Ito, 1998; 1999; 2005]. Вместе с дефинитивным замком, такой мышелок образует у молодых моллюсков дорзо-вентральную ось, относительно которой двигаются створки раковины при сверлении субстрата [Ito, 2005]. Свободному движению створок способствует выраженная после метаморфоза разноразмерность створок [Ito, 2005]. Наблюдаемое у *Z. crispata* развитие вентральной структуры после метаморфоза и выраженная асимметрия створок позволяют предполагать сходное функциональное назначение вентрального сочленения.

Благодарности

Авторы благодарны Сухотину А.А. и проф. Бергеру В.Я. (ЗИН РАН) за поддержку работы и ценные замечания при подготовке рукописи. Исследования выполнены в рамках темы Госзадания "Фауна Белого моря и сопредельных водоемов" и поддержаны ФАНО России «Морские экспедиции».

Литература

- Дерюгин К.М. 1928. Фауна Белого моря и условия её существования. *Исследования морей СССР*, 7-8: 1-511.
- Захваткина К.А. 1959. Личинки двустворчатых моллюсков Севастопольского района Черного моря. *Труды Севастопольской Биологической Станции*, 11: 108-152.
- Касьянов В.Л., Крючкова Г.А. Куликова В. А. Медведева Л. А. 1983. *Личинки морских двустворчатых моллюсков и иглокожих*. Наука, Москва, 214 с.
- Куликова В.А., Колотухина Н.А. 1989. *Пелагические личинки двустворчатых моллюсков Японского моря. Методы, морфология, идентификация*.

- Препринт №21, Институт биологии моря ДВО РАН, Владивосток, 60 с.
- Малахов В.В., Медведева Л.А. 1991. *Эмбриональное развитие двустворчатых моллюсков в норме и при воздействии тяжелых металлов*. Наука, Москва, 132 с.
- Наумов А.Д. 2006. *Двустворчатые моллюски Белого моря. Опыт эколого-фаунистического анализа*. ЗИН РАН, Санкт-Петербург, 351 с.
- Скарлато О.А. 1981. Двустворчатые моллюски умеренных вод северо-западной части Тихого океана. *Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим институтом АН СССР*. 126. Ленинград, Наука: 1-477.
- Флячинская Л.П., Лезин П.А. 2007. Ларватор и бентос. Неидентифицируемые личинки двустворчатых моллюсков в Белом море. *2-я международная конференция "Экологические исследования беломорских организмов"*. Санкт-Петербург: 141-142.
- Флячинская Л.П., Лезин П.А. 2008. Развитие личиночной и ювенильной раковины у беломорского двустворчатого моллюска *Hiatella arctica* (Linnaeus, 1767). *Зоология беспозвоночных*, 5(1): 39-46.
- Флячинская Л.П., Лезин П.А. 2008а. Развитие личиночной и ювенильной раковины двустворчатого моллюска *Zirphaea crispata*, недавно обнаруженного в Белом море. *Материалы научной конференции, посвященной 70-летию Беломорской Биологической станции МГУ. "Гриф и К"*, Москва: 127-130.
- Abbott R.T. 1955. *American seashells*. D. Van Nostrand Company, Inc., New York, 540 p.
- Bouchard-Chantreaux P. 1879. Observations sur divers mollusques marins du Boullonnais. *Journal de Conchyliologie*, 27: 122-125.
- Boyle P.J., Turner R.D. 1976. The larval development of the wood boring piddock *Martesia striata* (L.) (Mollusca: Bivalvia: Pholadidae). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 22(1): 55-68.
- Chanley P.E. 1965. Larval development of a boring clam, *Barnea truncata*. *Chesapeake Science*, 6(3): 162-166.
- Culliney J.L., Turner R.D. 1976. Larval development of the deep-water wood boring bivalve, *Xylophaga atlantica* Richards (Mollusca, Bivalvia, Pholadidae). *Ophelia*, 15(2): 149-161.
- Flyachinskaya L.P., Lezin P.A. 2006. Using 3D reconstruction method in the investigations of Bivalvia larval development (by the example of *Hiatella arctica* L.). *Proceedings of the Zoological Institute RAS*, 310: 45-50.
- Galkin, Y.I. 1998. Long-term changes in the distribution of molluscs in the Barents Sea related to the climate. *Reports on Polar Research*, 287: 100-143.
- Griffin B.B. 1899. Studies on the maturation, fertilization, and cleavage of *Thalassema* and *Zirphaea*. *Journal of Morphology*, 15(3): 583-634.
- Ito Y. 1998. Hinge development and functional morphology in the larvae and early postlarvae of the boring bivalve, *Barnea manilensis* (Pholadidae). *Venus*, 57: 191-207.
- Ito Y. 1999. Ontogenetic changes in boring behavior by the rock-boring bivalve, *Barnea manilensis* (Pholadidae). *Veliger*, 42(2): 157-168.
- Ito Y. 2005. Functional shell morphology in early developmental stages of a boring bivalve *Zirfaea subconstricta* (Pholadidae). *Palaeontological Research*, 9(2): 189-202.
- Jørgensen C.B. 1946. Reproduction and larval development of Danish bottom invertebrates. Lamellibranchia. *Meddelelser fra Kommissionen for Danmarks Fiskeriog Havundersøgelser. Serie Plankton*, 4: 277-311.
- Le Pennec M. 1980. The larval and post-larval hinge of some families of bivalve molluscs. *Journal of the Marine Biological Association UK*, 60: 601-617.
- Rees C.B. 1950. The identification and classification of Lamellibranch larvae. *Hull Bulletins of Marine Ecology*, 3(19): 73-104.
- Sullivan C.M. 1948. Bivalve larvae of Malpeque bay, P.E.I. *Fisheries Research Board of Canada*, 77: 1-36.
- Thorson G. 1946. Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates; with special reference to the planktonic larvae in the Sound (Øresund). *Meddelelser fra Kommissionen for Danmarks Fiskeri- og Havundersøgelser. Serie Plankton*, 4(1): 1-523.
- Turner R.D. 1955. The family Pholadidae in the Western Atlantic and the Eastern Pacific, Part I—Pholadinae. *Johnsonia*, 3(33): 1-64.
- Werner B. 1939. Über Entwicklung und Artunterscheidung von Muschellarven des Nordsee planktons, unter besonderer Berücksichtigung der Schalentwicklung. *Zoologische Jahrbucher*, 66(1): 1-54.

РЕЗЮМЕ. Исследовано развитие личиночной и ювенильной раковины двустворчатого моллюска *Zirfaea crispata* в Белом море. Описаны основные этапы развития раковины от стадии прямого замка до ранних ювенильных стадий. Прослежено формирование личиночного замка, состоящего из двух небольших зубов левой створки и двух зубов разного размера на правой части замка. Отмечается сложная форма большего зуба правой створки на предметаморфозных стадиях. Рассматривается развитие характерной для некоторых Pholadidae структуры – сочленения на вентральном крае раковины. Сочленение состоит из четырехугольного зубца на правой створке и соответствующего ему углубления, обрамленного небольшими выступами, на левой. Вентральное сочленение начинает закладываться при размере личинки 300 мкм и полностью формируется перед метаморфозом. После метаморфоза вентральное сочленение не исчезает, а продолжает развиваться вместе с растущим краем диссоконха. Обсуждается роль и функциональное значение данной структуры у *Zirfaea*.