

Некоторые аспекты репродуктивной стратегии Prosobranchia залива Петра Великого Японского моря

К.Г. Колбин, В.А. Куликова

*Институт биологии моря имени А.В. Жирмунского ДВО РАН,
Владивосток 690059, Россия
e-mail: kgkolbin@yandex.ru*

Среди донных морских беспозвоночных наблюдается большое разнообразие типов развития, у брюхоногих переднежаберных моллюсков встречаются практически все их варианты. На основании собственных исследований и литературных данных получено относительно полное представление о размножении и развитии 54 видов переднежаберных брюхоногих моллюсков в зал. Петра Великого Японского моря: 10 видов имеют планктотрофное развитие, 35 – лецитотрофное, для 9 видов тип развития достоверно не установлен. Из 35 видов с лецитотрофным развитием 7 имеют пелагическое лецитотрофное развитие, 24 – прямое, 2 – демерсальное, 2 – живорождение. Установлено, что у этих моллюсков отсутствует широко распространенный среди большинства других групп донных беспозвоночных полностью пелагический планктотрофный тип развития. Показано морфологическое разнообразие кладок Prosobranchia и их защитная функция при раннем развитии моллюсков.

Ключевые слова: брюхоногие моллюски, репродуктивная стратегия, Японское море.

Some aspects of reproductive strategy of Prosobranchia from Peter the Great Bay, Sea of Japan

K.G. Kolbin, V.A. Kulikova

*A.V. Zhirmunsky Institute of Marine Biology, Far East Branch,
Russian Academy of Sciences, 690059, Russia, Vladivostok
e-mail: kgkolbin@yandex.ru*

Many types of reproductive development among marine bottom invertebrates are known and prosobranch gastropods exhibit most of them. Original and published data provide insight into the reproduction and development of 54 prosobranch species from Peter the Great Bay (Sea of Japan): ten species have planktotrophic development; 35 – lecithotrophic; for 9 species, type of development is not reliably established. Among 35 species with lecithotrophic development, seven species have partially pelagic lecithotrophic development, 24 – direct development, 2 – demersal and 2 – ovoviviparity. It was shown that in contrast to most groups of benthic invertebrates there is no completely pelagic planktotrophic development among prosobranchs. The paper provides data on morphological diversity of prosobranchs egg masses. Protective function of egg masses during the mollusk's early development is shown.

Key words: gastropods, reproductive strategy, Sea of Japan.

Переднежаберные брюхоногие моллюски (Prosobranchia) – одна из больших групп донных беспозвоночных, обитающих в Мировом океане. Только в зал. Петра Великого (Японское море) их насчитывается не менее

200 видов [Адрианов, Кусакин, 1998; Гульбин, 2000; Golikov et al., 2001]. Исследования онтогенеза морских гастропод ведутся давно и плодотворно, однако работы по репродуктивной биологии Prosobranchia дальневосточных морей России немногочисленны. Вместе с тем, именно специфика онтогенеза, включающая особенности эмбрионального, личиночного и раннего послеличинного развития, определяет уровень организации животных. Недостаточная изученность жизненного цикла представителей различных таксономических групп Prosobranchia затрудняет понимание механизма адаптивных возможностей и многих черт их биологии.

Специальных работ по репродуктивной стратегии Prosobranchia зал. Петра Великого нет, имеется лишь работа

В.Л. Касьянова [1989] по репродуктивной стратегии морских двустворчатых моллюсков и иглокожих. Сведения по остальным группам, включая брюхоногих моллюсков, фрагментарны. Среди брюхоногих переднежаберных моллюсков черты репродуктивной биологии наиболее разнообразны и их особенности находят отражение в организации личинок моллюсков. С физиологической точки зрения все личинки делятся на планктотрофных и лецитотрофных [Иванова-Казас, 1977, 1995]. Для зал. Петра Великого относительно полные сведения о размножении и развитии имеются только для 54 видов. Десять видов имеют планктотрофную и 35 – лецитотрофную личинку, для девяти видов тип развития достоверно не установлен.

Морфологические аспекты

Планктотрофное развитие

Для большинства видов Prosobranchia с мелкими яйцами (диаметром до 200 мкм) характерно развитие с пелагической планктотрофной личинкой [Иванова-Казас, 1995; Lebour, 1937; Thorson, 1946, 1950]. В зал. Петра Великого из 54 исследованных видов развитие девяти частично пелагическое планктотрофное с формированием кладки (см. таблицу). Яйцеклетки этих видов, как правило, имеют небольшие размеры, от 60 мкм у *Littorina mandshurica* (Schrenck, 1861), до 180 мкм у *Littorina brevicula* (Philippi, 1844) и в период размножения группируются самками в кладки. Морфология и состав кладок моллюсков этой группы весьма разнообразны (см. рисунок, А–Н):

1. Слизистые кладки формируют *Odostomia fujitanii* Yokoyama, 1927 [Миничев, 1971]; *Diffalaba picta* (A. Adams,

1861) [Куликова и др., 2000]; *Epheria decorata* [Голиков, Кусакин, 1978]; *Epheria turrita* (A. Adams, 1861) [Колбин, Куликова, 2008].

2. Пелагические капсулы формируют *Littorina squalida* Broderip et Sowerby, 1829, *L. brevicula*, *L. mandshurica* [Куликова и др., 2009].

3. Кладки, яйца которых заключены в клейкие, окруженные песчинками, обломками раковин и детритом коконы формирует *Cryptonatica janthostoma* (Deshayes, 1839) [Куликова и др., 2007].

4. Округлые яйцевые капсулы, прикрепленные к субстрату единично или небольшими группами, формируют *Caecum derjugini* Golikov, 1967, *Caecum bucerium* Golikov, 1967 [Колбина, Куликова, 2005, 2007] и *Caecum* sp. (собств. данные).

Репродуктивные особенности массовых видов брюхоногих переднежаберных моллюсков зал. Петра Великого Японского моря
Reproductive peculiarities of common species of prosobranch gastropod mollusks in Peter the Great Bay, Sea of Japan

Семейство	Вид	Биогео- графиче- ская ха- ракте- ристика	Глубина обитания, м	Сроки размноже- ния	Темпе- ратура размно- жения, °C	Диаметр зрелого яйца, мкм	Оплодо- творение	Продолжи- тельность развития, сут	Развитие	Источник
Тихоокеанские субтропическо-низкобореальные и субтропические виды Pacific subtropical-low boreal and subtropical species										
Lottiidae	<i>Lottia kogamogai</i>	СТ-НБ	0–2	I половина июля	19–20	165	Наружное	3	Пелагическое, лещитотрофное	Собств. данные
	<i>Niveotectura pallida</i>	СТ-НБ	0–30	Август– сентябрь	16–19	200	Наружное	14–21	Пелагическое, лещитотрофное	Коренбаум, 1983
Trochidae	<i>Lirularia iridescens</i>	СТ-НБ	0–32	II половина августа	21–23	115	Наружное, кладка	6–7	Прямое	Собств. данные
	<i>Tegula rustica</i>	СТ	0–50	Август	20–23	145	Наружное	6–7	Пелагическое, лещитотрофное	Куликова, Омельяненко, 2000
Littorinidae	<i>Littorina brevicula</i>	СТ-НБ	0–3	Апрель– июнь	6–15	120–180	Внутреннее, пелагическая капсула	25	Частично пелагическое, планктотрофное	Собств. данные
Travadiidae	<i>Fluvioicingula nipponica</i>	СТ-НБ	0–1	?	?	?	?	?	Живорождение?	Голиков, Кусакин, 1978

Продолжение таблицы

Семейство	Вид	Биогео- графиче- ская характе- ристика	Глубина обитания, м	Сроки размноже- ния	Темпе- ратура размно- жения, °C	Диаметр зрелого яйца, мкм	Оплодо- творение	Продолжи- тельность развития, сут	Развитие	Источник
Nassariidae	<i>Nassarius fraterculus</i>	СТ-НБ	0–5	Июнь– август	?	?	Внутреннее, кладка	?	Прямое	Голиков, Кусакин, 1978
	<i>N. multigranulosus</i>	СТ-НБ	0–5	Июль	?	?	Внутреннее, кладка	?	Прямое	Голиков, Кусакин, 1978
	<i>Ceratosstoma burnettii</i>	СТ-НБ	0–40	?	?	?	Внутреннее, кладка	?	?	Амю, 1963
Muricidae	<i>Rapana venosa</i>	СТ-НБ	3–12	Июль– сентябрь	18–27	180–280	Внутреннее, кладка	Около 4 нед.	Демерсальное	Раков, 1998
	<i>Tritonalia japonica</i>	СТ-НБ	0–17	Июнь– июль	?	?	Внутреннее, кладка	?	Прямое	Голиков, Кусакин, 1978
Тихоокеанские низкобореальные виды Pacific lowboreal species										
Lottiidae	<i>Lottia versicolor</i>	НБ	0–10	I половина июля	19–20	175	Наружное	7	Пелагическое, лецитотрофное	Собств. данные
	<i>Nipponacmea moskalevi</i>	НБ	0–0.5	I половина июля	19–20	130.5	Наружное	4	Пелагическое, лецитотрофное	Собств. данные

Продолжение таблицы

Семейство	Вид	Биогео- графиче- ская характе- ристика	Глубина обитания, м	Сроки размноже- ния	Темпе- ратура размно- жения, °C	Диаметр зрелого яйца, мкм	Оплодо- творение	Продолжи- тельность развития, сут	Развитие	Источник
Lepetidae	<i>Limalepeta lima</i>	НБ	2–40	I половина июля	17–18	145	Наружное	4	Пелагическое, лецитотрофное	Собств. данные
Trochidae	<i>Margarites pilsbryi</i>	НБ	1–60	?	?	?	Кладка	?	?	Голиков, Кусакин, 1978
Turbinidae	<i>Homalopoma sangarensense</i>	НБ	0–30	Июль	19–20	188	Внутреннее, кладка	?	Прямое	Собств. данные
Litiopidae	<i>Diffalaba picta</i>	НБ	0–44	Июль– август	19–23	80	Внутреннее, кладка	25–27	Частично пелагическое, планктотрофное	Куликова и др., 2000
Calyptraeidae	<i>Crepidula derjugini</i>	НБ	0–130	Май	?	?	Внутреннее, кладка	?	?	Голиков, Кусакин, 1978
Littorinidae	<i>Ephera decorata</i>	НБ	0–28	?	?	?	Внутреннее, кладка	?	Частично пелагическое, планктотрофное	Голиков, Кусакин, 1978
	<i>E. turrita</i>	НБ	0–25	Март– апрель	3–10	120–130	Внутреннее, кладка	20	Частично пелагическое, планктотрофное	Собств. данные

Продолжение таблицы

Семейство	Вид	Биогео- графическая характеристика	Глубина обитания, м	Сроки размноже- ния	Темпе- ратура размно- жения, °C	Диаметр зрелого яйца, мкм	Оплодо- творение	Продолжи- тельность развития, сут	Развитие	Источник
Littorinidae	<i>Littorina mandshurica</i>	НБ	0–1	Апрель– июнь	6–15	60–80	Внутреннее, пелагическая капсула	45	Частично пелагическое, планктотрофное	Собств. данные
Naticidae	<i>Lunacia pila</i>	НБ	6–65	Март– июль	5–15	Около 500	Внутреннее, кладка	?	Прямое	Яковлев, Колотухина, 1996
Caecidae	<i>Caecum derjugini</i>	НБ	0–10	I половина июля	18–20	75	Внутреннее, кладка	30	Частично пелагическое, планктотрофное	Собств. данные
	<i>C. bucerium</i>	НБ	0–9	I половина июля	18–20	95	Внутреннее, кладка	30	Частично пелагическое, планктотрофное	Собств. данные
Caecidae	<i>Caecum</i> sp.	НБ?	0–10	I половина июля	18–20	95	Внутреннее, кладка	30	Частично пелагическое, планктотрофное	Собств. данные
Falsicingulidae	<i>Falsicingula athera</i>	НБ	0–20	Июль– август	19–21	?	Внутреннее, кладка	?	Прямое	Собств. данные
Buccinidae	<i>Neptunea constricta</i>	НБ	20–100	Май, сентябрь	1.5–12	420	Внутреннее, кладка	5–15 мес.	Прямое	Боруля, 2000; Репина, 2005

Семейство	Вид	Биогео- графическая характери- стика	Глубина обитания, м	Сроки размноже- ния	Темпе- ратура размно- жения, °C	Диаметр зрелого яйца, мкм	Оплодо- творение	Продолжи- тельность развития, сут	Развитие	Источник
	<i>N. polycostata</i>	НБ	25–95	Май, сентябрь	8–12	430	Внутреннее, кладка	5–15 мес.	Прямое	Боруля, 2000; Репина, 2005
	<i>N. bulbacea</i>	НБ	0.5–585	?	9–14	?	Внутреннее, кладка	?	Прямое	Голиков, Кусакин, 1978
	<i>N. arthritica</i>	НБ	0–150	?	12–16	?	Внутреннее, кладка	?	Прямое	Голиков, 1963; Голиков, Кусакин, 1978
Buccinidae	<i>Buccinum verkruzeni</i>	НБ	15–320	Май, сентябрь	1.5–12	260	Внутреннее, кладка	5–15 мес.	Прямое	Боруля, 2000; Репина, 2005
	<i>B. opisthoplectum</i>	НБ	54–154	Июль– сентябрь	?	?	Внутреннее, кладка	?	Прямое	Голиков, 1980
	<i>Buccinum ochotense timesa</i>	НБ	0–500	?	?	?	Внутреннее, кладка	?	Прямое	Голиков, 1980
	<i>B. middendorffi</i>	НБ	0–50	?	?	?	Внутреннее, кладка	?	Прямое	Голиков, Кусакин, 1978; Голиков, 1980

Продолжение таблицы

Семейство	Вид	Биогео- графиче- ская ха- ракте- ристика	Глубина обитания, м	Сроки размноже- ния	Темпе- ратура размно- жения, °C	Диаметр зрелого яйца, мкм	Оплодо- творение	Продолжи- тельность развития, сут	Развитие	Источник
Columbellidae	<i>Mitrella burchardii</i>	НБ	0–18	Июнь	?	?	Внутреннее, кладка	?	?	Голиков, Кусакин, 1978
Nassariidae	<i>Boreotrophon candelabrum</i>	НБ	0–90	?	?	?	Внутреннее, кладка	?	?	Голиков, Кусакин, 1978
Muricidae	<i>Nucella heyseana</i>	НБ	0–15	?	?	?	Внутреннее, кладка	?	Демерсальное	Заславская, Колотухина, 1999
Omalogyridae	<i>Ammonicera vladivostokensis</i>	НБ	0–5	Сентябрь	?	200	Внутреннее, кладка	?	Прямое	Чернышев, 2003
Pyramidellidae	<i>Odostomia fujitani</i>	НБ	0–5	Май– июнь	18–19	?	Внутреннее, кладка	20–24	Частично пелагическое, планктотрофное?	Миничев, 1971
Тихоокеанские широкобореальные виды Pacific widely distributed boreal species										
Lottiidae	<i>Erginus sybariticus</i>	ШБ	3–40	Март, июль	1–15	?	?	?	Живорождение	Собств. данные
	<i>E. puniceus</i>	ШБ	3–40	Июль	15	?	?	?	Живорождение	Собств. данные

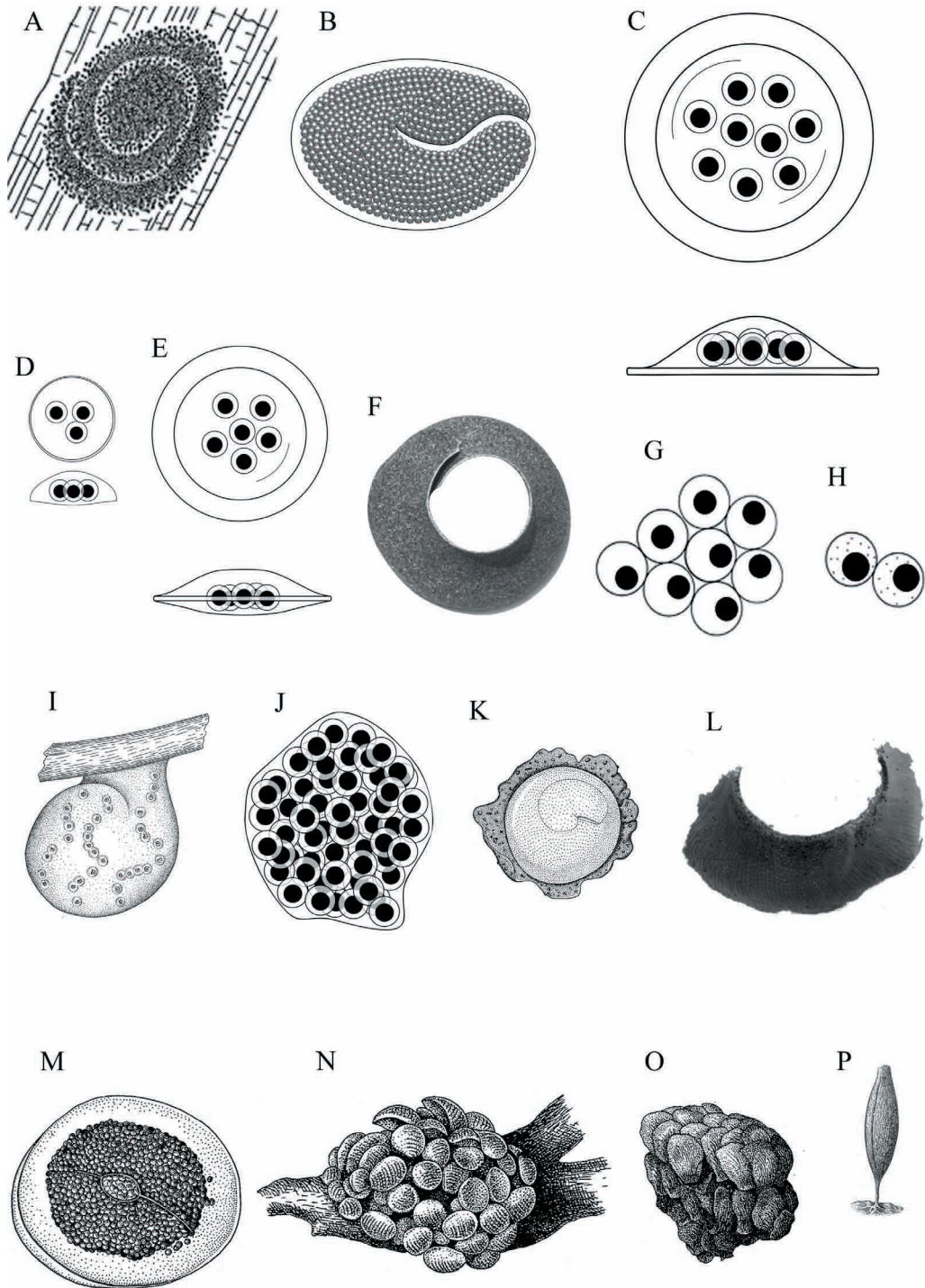
Продолжение таблицы

Семейство	Вид	Биогео- графическая характери- стика	Глубина обитания, м	Сроки размноже- ния	Темпе- ратура размно- жения, °С	Диаметр зрелого яйца, мкм	Оплодо- творение	Продолжи- тельность развития, сут	Развитие	Источник
Lottiidae	<i>Lotia persona</i>	ШБ	0–5	II половина июля	19–20	145	Наружное	3	Пелагическое, лецитотрофное	Собств. данные
Trochidae	<i>Margarites helcinus</i>	ШБ	0–214	?	?	?	Кладка	?	?	Голиков, Кусакин, 1978
Calyptraeidae	<i>Crepidula grandis</i>	ШБ	0–230	?	?	?	Внутреннее, кладка	?	?	Голиков, Кусакин, 1978
	<i>Lacuna minor</i>	ШБ	0–25	?	?	?	Внутреннее, кладка	?	Прямое	Голиков, Кусакин, 1978
Littorinidae	<i>Littorina sitkana</i>	ШБ	0–15	Апрель– июнь	6–15	200–260	Внутреннее, кладка	25–26	Прямое	Собств. данные
	<i>L. squalida</i>	ШБ	0–20	Май– июнь	10–15	85–100	Внутреннее, пелагическая капсула	24–26	Частично пелагическое, планктотрофное	Собств. данные
Naticidae	<i>Cryptonatica janthostoma</i>	ШБ	1–63	Июль	10–11	176	Внутреннее, кладка	90	Частично пелагическое, планктотрофное	Собств. данные

Окончание таблицы

Семейство	Вид	Биогео- графическая характеристика	Глубина обитания, м	Сроки размноже- ния	Темпе- ратура размно- жения, °С	Диаметр зрелого яйца, мкм	Оплодо- творение	Продолжи- тельность развития, сут	Развитие	Источник
Falsicingulidae	<i>Falsicingula kurilensis</i>	ШБ	0–15	?	?	?	Внутреннее, кладка	?	Прямое	Голиков, Кусакин, 1978
	<i>Neptunea lyrata</i>	ШБ	17–87	Май– июнь	1–5	?	Внутреннее, кладка	5–15 мес.	Прямое	Голиков, 1963
Buccinidae	<i>Buccinum bayani</i>	ШБ	110–500	Май, сентябрь	1.5–2.5	260	Внутреннее, кладка	5–15 мес.	Прямое	Боруля, 2000; Репина, 2005
	<i>B. mirandum</i>	ШБ	0–60	?	?	?	Внутреннее, кладка	?	Прямое	Голиков, 1980
Muricidae	<i>Nucella freycineti</i>	ШБ	0–20	?	?	?	Внутреннее, кладка	?	Прямое	Голиков, Кусакин, 1978
Muricidae	<i>Nucella lima</i>	ШБ	0–25	?	?	?	Внутреннее, кладка	?	Прямое	Голиков, Кусакин, 1978

Примечание. СТ – субтропические виды; СТ-НБ – субтропическо-низкобореальные виды; НБ – низкобореальные виды; ШБ – широкобореальные виды.
Note. СТ – subtropical species; СТ-НБ – subtropical-lowboreal species; НБ – lowboreal species; ШБ – widely distributed boreal species.



Заклученные в плотные яйцевые оболочки эмбрионы на ранних стадиях развития защищены от неблагоприятных условий. Для большинства видов, обитающих на илистых грунтах, характерны слизистые кладки, сформированные на морских травах или водорослях. Стенки таких кладок плохо защищают от изменений температуры и солености, но препятствуют заилению эмбрионов и обеспечивают их аэрацию. Кладки с плотными стенками защищают эмбрионы от хищников [Чухчин, 1984; Ярославцева и др., 2000, 2001; Ярославцева, Сергеева, 2002].

Период развития моллюсков в кладках у видов с планктотрофной личинкой относительно короткий и может длиться до 7 сут (моллюски рода *Caecum*, *Littorina*), и лишь у *C. janthostoma*, личинки которого используют в качестве питания другие яйца, развитие в кладке длится около 20 сут. Пелагическая фаза этих видов может быть весьма продолжительной. Самую короткую пелагическую стадию в зал. Петра Великого имеет *E. turrita* (до 13 сут), наиболее

продолжительную – моллюски рода *Caecum* (до 30 сут) и *C. janthostoma* (до 1.5 мес.). Пелагические велигеры достигают высокой морфологической организации, их велюм, помимо двигательной, выполняет функцию питания. В зал. Петра Великого личинки всех исследованных видов имеют только двулопастной велюм, однако размеры паруса сильно варьируют. Так, наибольший размах паруса имеют личинки *C. janthostoma* и *D. picta*, пелагическая стадия которых наиболее продолжительна. Велюм последнего вида имеет неравные по размеру лопасти, одна лопасть значительно крупнее другой. Наблюдения за поведением личинок этого вида показали, что большая лопасть паруса используется личинкой для прикрепления к поверхностной пленке воды, что способствует возможности её пассивного переноса течениями на дальние расстояния.

Как отмечает большинство авторов [Thorson, 1950; Jablonsky, Lutz, 1983; Lima, Lutz, 1990 – цит. по: Sasaki, 1998], у планктотрофных личинок выс-

Морфология кладок Prosobranchia: **A** – *Diffalaba picta* (по: Куликова и др. [2000]), **B** – *Epheria turrita* (по: Колбин, Куликова [2008]), **C** – *Littorina mandshurica* (по: Куликова и др. [2009]), **D** – *Littorina brevicula* (по: Куликова и др. [2009]), **E** – *Littorina squalida* (по: Куликова и др. [2009]), **F** – *Cryptonatica janthostoma* (по: Куликова и др. [2007]), **G** – *Caecum derjugini* (Колбин, Куликова [2005]), **H** – *Caecum bucerium* (Колбин, Куликова [2005]), **I** – *Homalopoma sangarense* (по: Голиков, Кусакин [1978]), **J** – *Littorina sitkana* (по: Куликова и др. [2009]), **K** – *Falsicingula kurilensis* (по: Голиков, Кусакин [1978]), **L** – *Lunacia pila* (собств. данные), **M** – *Boreotrophon candelabrum* (по: Голиков, Кусакин [1978]), **N** – *Buccinum undatum* (по: Голиков, Кусакин [1978]), **O** – *Neptunea bulbacea* (по: Голиков, Кусакин [1978]), **P** – *Nucella heyseana* (по: Голиков, Кусакин [1978]).

Morphology of egg masses of Protobranchia: **A** – *Diffalaba picta* (after Kulikova et al. [2000]), **B** – *Epheria turrita* (after Kolbin, Kulikova [2008]), **C** – *Littorina mandshurica* (after Kulikova et al. [2009]), **D** – *Littorina brevicula* (after Kulikova et al. [2009]), **E** – *Littorina squalida* (after Kulikova et al. [2009]), **F** – *Cryptonatica janthostoma* (after Kulikova et al. [2007]), **G** – *Caecum derjugini* (after Kolbin, Kulikova [2005]), **H** – *Caecum bucerium* (after Kolbin, Kulikova [2005]), **I** – *Homalopoma sangarense* (after Golikov, Kussakin [1978]), **J** – *Littorina sitkana* (after Kulikova et al. [2009]), **K** – *Falsicingula kurilensis* (after Golikov, Kussakin [1978]), **L** – *Lunacia pila* (own data), **M** – *Boreotrophon candelabrum* (after Golikov, Kussakin [1978]), **N** – *Buccinum undatum* (after Golikov, Kussakin [1978]), **O** – *Neptunea bulbacea* (after Golikov, Kussakin [1978]), **P** – *Nucella heyseana* (after Golikov, Kussakin [1978]).

ших переднежаберных брюхоногих моллюсков существует явное отличие в скульптуре между эмбриональной (протоконх-1) и личиночной (протоконх-2) раковинами. Так, у личинок *Cumatium cutaceum* (Lamarck, 1816) и *C. corrugatum* (Lamarck, 1816) участок раковины, формирующийся при развитии внутри кладки (протоконх-1), имеет сетчатую скульптуру, а участок раковины, формирующийся после вылупления личинки (протоконх-2), гладкий с тонкими линиями нарастания [Ramón, 1991]. Протоконх-1 *Polinices lewissii* (Gould, 1847) на поверхности имеет крупные гранулы, протоконх-2 гладкий с мощными концентрическими гребнями [Kingsley et al., 2005]. Скульптура протоконха-1 *Carinaria lamarki* Blainville, 1817 представлена крупными гранулами, а протоконх-2 имеет радиальные ребра [Thiriot-Quiévreux, 1975]. Раковина пелагических личинок исследованных нами видов также состоит из двух участков: протоконх-1 и протоконх-2, скульптура которых различна. Так, у личинок *C. derjugini*, *C. bucerium*, *Caecum* sp. (Caecidae) протоконх-1 име-

ет сетчатую скульптуру, протоконх-2 гладкий с тонкими линиями нарастания. Протоконх-1 *C. janthostoma* (Naticidae) на поверхности несет крупные гранулы, поверхность протоконха-2 представлена концентрическими ребрами и тонкими линиями нарастания. У исследованных видов сем. Littorinidae поверхность личиночной раковины также неоднородна, как правило, протоконх-1 покрыт гранулами, которые у *L. brevicula* сгруппированы в цепочки, протоконх-2 гладкий только у *L. squalida*. На поверхности личиночного участка *E. turrita* часть гранул сливается в тонкие радиальные ребрышки по два на боковых поверхностях, у *L. brevicula* гранулы образуют прерывистые цепочки, а у *L. mandshurica* личиночной участок раковины покрыт отчетливыми линиями нарастания с редкими мелкими гранулами. Для моллюсков с пелагическим планктотрофным развитием морфология раковин и её скульптура являются наиболее показательным признаком для видовой идентификации личинок, а также служит индикатором типа развития вида.

Лецитотрофное развитие

Общеизвестно, что виды с диаметром яиц более 200 мкм имеют лецитотрофное развитие [Иванова-Казас, 1995]. В зал. Петра Великого из 54 исследованных видов (см. таблицу) семь имеют полностью пелагическое лецитотрофное развитие: *Limalepeta lima* (Dall, 1918) [Колбин, 2006], *Lottia kogatogai* Sasaki et Okutani, 1994, *Lottia persona* (Rathke, 1833) [Колбин, Куликова, 2011], *Lottia versicolor* (Moskalev in Golikov et Scarlato, 1967), *Nipponacmea moskalevi* Chernyshev et Chernova, 2002

[Колбин, Куликова, 2002], *Niveotectura pallida* (Gould, 1859) [Коренбаум, 1983], *Tegula rustica* (Gmelin, 1791) [Куликова и др., 2000]. Исключение представляет *N. moskalevi* [Колбин, Куликова, 2002], диаметр яйца которого равен 130.5 мкм. Виды с таким типом развития не формируют кладки, а выметывают яйца свободной россыпью, и лишь *L. versicolor* [Колбин, Куликова, 2002] выпускает яйцеклетки, сгруппированные в слизистую массу, которая растворяется спустя несколько часов после нереста.

Подобное явление характерно для некоторых представителей рода *Patella* [Fretter, Graham, 1962] и *Acmaea* [Fritchman, 1961a, b, c]. Их яйца окружены слизистой оболочкой, которая сбрасывается еще до оплодотворения. Вероятно, эта оболочка препятствует быстрой дисперсии яиц во время нереста, что в дальнейшем увеличивает процент оплодотворения. Для видов с пелагическим лецитотрофным развитием характерна короткая продолжительность развития [Иванова-Казас, 1995; Lebour, 1937; Thorson, 1946, 1950; Fritchman, 1961a, b, c; Fretter, Graham, 1962; Sasaki, 1998]. Продолжительность развития видов этой группы в исследуемой акватории изменяется в пределах от 3 (*L. kogamogai*, *L. persona* [Колбин, Куликова, 2011]) и 7 (*L. versicolor* [Колбин, Куликова, 2002]) до 14–21 сут у *N. pallida* [Коренбаум, 1983].

Морфология пелагических личинок видов с лецитотрофным развитием проста, небольшой велюм не разделен на лопасти и выполняет лишь функцию передвижения. Личиночная раковина симметрична, не закручена. Скульптура протоконха практически однородна и состоит только из одного участка – протоконха-1, протоконх-2 не формируется в результате отсутствия экзопитания. Вероятно, сравнительно малые размеры личинок, легкая, без оборотов раковина увеличивают плавучесть личинок, что компенсирует недоразвитый велюм и позволяет личинкам активно плавать. Простое строение пелагических личинок и короткие сроки развития связаны с ограниченным запасом питательных веществ. Несмотря на непродолжительное пребывание личинок в планктоне, виды с пелагическим лецитотрофным

развитием широко распространены в Мировом океане.

Среди Prosobranchia с лецитотрофным развитием в зал. Петра Великого 24 вида имеют прямое развитие (см. таблицу). Зрелые яйцеклетки этих видов наиболее крупные: наименьший диаметр яйца (200 мкм) имеет *Ammonicera vladivostokensis* Chernyshev, 2003 [Чернышев, 2003], а наибольший (500 мкм) – *Lunatia pila* (Pilsbry, 1911) [Яковлев, Колотухина, 1996]. Для всех видов с прямым развитием характерно формирование кладок, морфология которых весьма разнообразна. Кладки этих видов могут быть (см. рисунок, I–P):

1. Слизистые: *Lirularia iridescens* (Schrenck, 1863), *Homalopoma sangarense* (Schrenck, 1862) (собств. данные), *Littorina sitkana* Philippi, 1846 [Куликова и др., 2009], *Lacuna minor* (Dall, 1919) [Голиков, Кусакин, 1978].

2. Округлые яйцевые капсулы, прикрепленные к субстрату единично или небольшими группами: *A. vladivostokensis* [Чернышев, 2003], *Falsicingula athera* Golikov et Scarlato, 1967 (собств. данные), *Falsicingula kurilensis* (Pilsbry, 1905) [Голиков, Кусакин, 1978].

3. Яйца, заключенные в клейкие коконы, окруженные песчинками, обломками раковин и детритом: *L. pila* [Яковлев, Колотухина, 1996].

4. Кладки в виде кожистых коконов разнообразной формы: моллюски рода *Buccinum* и *Neptunea* [Голиков, 1963, 1980], *Boreotrophon candelabrum* (Reeve, 1848), *Mitrella burchardii* (Dunker, 1877), *Nassarius fraterculus* (Dunker, 1860), *Nassarius multigranulosus* (Dunker, 1847), *Tritonalia japonica* (Dunker, 1860), *Nucella freycineti* (Deshayes, 1839), *Nucella lima* (Gmelin, 1791) [Голиков, Кусакин, 1978].

Высокое разнообразие и сложная организация кладок большинства видов Prosobranchia, имеющих прямое и демерсальное развитие, связаны с тем, что их эмбриональное и личиночное развитие полностью проходит под покровами оболочек, основная задача которых сводится к защите потомства. Развитие в таких кладках продолжительное: от 24–26 сут у *L. sitkana* [Куликова и др., 2009] до 30 сут у *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) [Раков, 1998] и 15 мес. у *Neptunea constricta* (Dall, 1907), *Neptunea polycostata* Scarlato in Galkin et Scarlato, 1955 [Боруля, 2000], *Neptunea lyrata lyrata* Gmelin, 1791 [Голиков, 1963]. Лишь у *L. iridescens* оно составляет 6–7 сут (собств. данные). Личинки некоторых видов в процессе развития получают дополнительную энергию, поедая соседние яйца (адельфофагия), эмбрионы и яйцевые оболочки и других эмбрионов [Касьянов, 1989; Clark, Jensen, 1981, цит. по: Иванова-Казас, 1977, 1995]. Из числа исследованных видов в зал. Петра Великого адельфофагия и каннибализм свойственны моллюскам сем. Buccinidae, в кладках которых наружные капсулы содержат стерильные яйца, служащие питательным резервом для потомства. В среднем одна развивающаяся особь потребляет до 100 яиц [Голиков, 1963, 1980; Боруля, 2000; Репина, 2005]. По данным Яковлева и Колотухиной [1996], личинки *L. pila* в процессе развития также питаются соседними яйцами. Исследованный нами вид *L. iridescens* для вида с прямым развитием имеет слишком малые размеры яиц (115 мкм). Вероятно, недостаток желтка компенсируется коротким сроком развития (6–7 сут) и поеданием личинками яйцевых оболочек, так как

в течение всего процесса развития мы не наблюдали ни адельфофагию, ни каннибализм. Личинки видов с прямым развитием чаще всего имеют недоразвитые личиночные органы, но иногда под покровами яйцевых оболочек формируются полноценные велигеры [Иванова-Казас, 1995; Lebour, 1937; Thorson, 1946, 1950]. Велигеры большинства видов имеют своеобразный парус небольших размеров, нередко разделенный на две лопасти, обеспечивающий движение личинок внутри капсул и захват желточных гранул. Раковина таких личинок состоит из одного отдела, но в отличие от видов с пелагическим лецитотрофным развитием имеет разнообразную форму и скульптуру поверхности. Так, у трохид с прямым развитием поверхность протоконха имеет сетчатую скульптуру с ячейей неправильной формы [Hickman, 1992]; у *A. vladivostokensis* [Чернышев, 2003] скульптура протоконха мало отличается от такового телеоконха и имеет тонкие линии нарастания с концентрическими гребнями; поверхность личиночного и ювенильного участков *L. sitkana* покрыта крупными гранулами [Куликова и др., 2009]. Как отмечает Голиков [1980], скульптура поверхности личиночных раковин букцинид не пригодна для использования в разделении видов по причине их сходства, но может быть использована при идентификации до более высокого таксона, например, семейства.

Среди видов с лецитотрофным развитием в исследуемой акватории два вида живородящих: *Erginus sybariticus* (Dall, 1871) и *Erginus puniceus* Lindberg, 1988 (см. таблицу). Личинки *E. sybariticus* и *E. puniceus* (собств. данные) сходны с таковыми прочих видов Patellogastropoda,

лишь к велюму с латеральных сторон прикреплены полупрозрачные мешочки с жировыми включениями внутри, которые, вероятно, выполняют дыхательную и питательную функции.

В отличие от двустворчатых моллюсков и большинства иглокожих [Касьянов, 1989], брюхоногие моллюски обладают более высокой степенью заботы о потомстве, так как среди них гораздо больше видов, формирующих кладки и имеющих прямое развитие и живорождение. Живорождение является наиболее выраженной формой заботы о потомстве, так как это единственный вариант, при котором потомство наиболее эффективно защищено от неблагоприятных условий среды. Так, совершая миграции, взрослые особи перемещаются вместе с потомством, надежно защищенном в выводковой камере. У некоторых видов иглокожих забота о потомстве заключается в вынашивании личинок до пелагической (планктотрофное развитие) или ювенильной (лецито-

трофное развитие) стадии в специальной выводковой камере. Двустворчатые моллюски инкубируют личинок в мантийной полости до полного развития в ювенильную особь (лецитотрофное развитие) или до пелагической стадии (планктотрофное развитие), а также могут формировать кладки в виде простых слизистых шнуров, но основными типами развития для них остаются полностью пелагическое лецитотрофное и планктотрофное [Касьянов и др., 1983; Касьянов, 1989]. Среди Prosobranchia виды, которые в наименьшей степени претерпели эволюционные изменения, сохраняют примитивные черты в развитии, в то время как у эволюционно продвинутых видов наблюдается широкое разнообразие типов развития и заботы о потомстве. Это единственная группа, большинство видов которой формирует разнообразные кладки, эффективно защищающие эмбрионы на ранних этапах или в течение всего развития [Fretter, Graham, 1962].

Экологические аспекты

Рассматривая репродуктивную биологию брюхоногих моллюсков необходимо уделять внимание не только морфологическим, но и экологическим аспектам. Распространение вида определяется пределом его выносливости к температуре, однако общеизвестно, что диапазон температур размножения уже температурного диапазона обитания вида. Залив Петра Великого располагается в умеренной зоне Тихого океана и находится под влиянием как теплых, так и холодных течений, что создает благоприятные условия для существования многих видов моллюсков. В заливе обитают брюхоногие передне-

жаберные моллюски, принадлежащие к 7 биогеографическим группам, включающим тропическо-субтропические, субтропические, субтропическо-низкобореальные, низкобореальные, высокобореальные, широкобореальные, бореальноарктические виды [Голиков, Кусакин, 1978; Гульбин, 2004], однако развитие бореально-арктических видов не изучено.

В исследуемой акватории из 54 исследованных видов 11 относится к наиболее теплолюбивым – субтропическим и субтропическо-низкобореальным (см. таблицу). Эти виды обитают от верхней литорали до глубин 30–50 м,

размножаются в июле–сентябре в период относительно высокой температуры воды (16–23°C) (см. таблицу). Исключение представляет литоральный вид *L. brevicula*, размножение которого происходит с апреля по июнь при повышении температуры воды от 6 до 15°C. Для моллюсков этой группы характерны все типы развития. Развитие с пелагической лецитотрофной личинкой происходит у трех видов: *L. kogamogai* (собств. данные), *T. rustica* [Куликова, Омеляненко, 2000], *N. pallida* [Коренбаум, 1983]. Частично пелагическое планктотрофное развитие имеет только *L. brevicula* [Куликова и др., 2009]. У четырех видов прямое развитие: *L. iridescens* (собств. данные), *T. japonica*, *N. fraterculus*, *N. multigranulosus* [Голиков, Кусакин, 1978]. Один вид имеет демерсальное развитие: *R. venosa* [Раков, 1998]. *Fluviocingula nipponica* (Kuroda et Habe, 1954) – предположительно живородящий вид [Голиков, Кусакин, 1978].

Среди представителей этой группы у видов, размножающихся при наиболее высоких значениях температуры, продолжительность полного развития (от оплодотворения яйцеклетки до начала метаморфоза) самая короткая – от 3 до 7 сут. У *L. brevicula* с планктотрофной личинкой и самой низкой температурой размножения период развития наиболее продолжительный – 25 сут.

Следующую группу образуют 27 низкореальных видов (см. таблицу). Они обитают на разных глубинах – от верхней литорали до 100 м и глубже. В отличие от первой группы, эти моллюски размножаются в более широком диапазоне времени (март–сентябрь) и температур (1.5–23°C) (см. таблицу). Среди мелководных моллюсков пер-

выми начинают размножаться представители сем. Littorinidae: *E. turrita* [Колбин, Куликова, 2008] в марте–апреле при температуре воды 3–10°C и *L. mandshurica* [Куликова и др., 2009] с апреля по июнь при температуре 6–15°C. Однако большая часть низкореальных видов, обитающих на небольших глубинах, размножается в самое теплое время года (июль–август) при температуре 17–23°C. Виды, обитающие в нижнем горизонте литорали и глубже (до 100–320 м), размножаются с весны до начала лета (март–июнь) при температуре воды от 1.5 до 15°C: *L. pila* [Яковлев, Колотухина, 1998], *N. constricta*, *N. polycostata*, *Buccinum verkruseni* Kobelt, 1882 [Боруля, 2000; Репина, 2005]. Среди видов, обитающих на небольших глубинах, преобладают два типа развития: пелагическое лецитотрофное (*L. versicolor*, *N. moskalevi* [Колбин, Куликова, 2002]) и частично пелагическое планктотрофное (*E. turrita*, *L. mandshurica* [Куликова и др., 2009], *C. derjugini*, *C. bucerius* [Колбин, Куликова, 2005, 2007] и *D. picta* [Куликова и др., 2000]). У видов, населяющих нижний горизонт литорали, основным типом развития является прямое, и лишь один исследованный нами вид (*L. lima*) имеет пелагическую лецитотрофную личинку [Колбин, 2006]. Длительность развития видов этой группы варьирует в широких пределах – от 4 сут до 15 мес. Виды с пелагическим лецитотрофным развитием, подобно таковым из предыдущей группы, независимо от глубины обитания имеют укороченное развитие, продолжительность которого составляет 4–7 сут. Период развития видов с пелагической планктотрофной личинкой может длиться от 20 (*E. turrita* [Колбин, Куликова, 2008]) до 45 сут

(*L. mandshurica* [Куликова и др., 2009]). Представители сем. Buccinidae *B. verkrusenii*, *N. constricta* и *N. polycostata*, обитающие на больших (до 100–300 м) глубинах, развиваются в течение 5–15 мес. в температурном диапазоне от 1.5 до 12°C [Боруля, 2000; Репина, 2005].

Прочие 16 остальных видов – широкобореальные (см. таблицу). В зал. Петра Великого они обитают в самом широком диапазоне глубин: от 0–5 м – *L. persona* [Голиков, Кусакин, 1978], до 110–500 м – *Buccinum bayani* Zenkevitch, 1963 [Голиков, 1980]. Виды этой группы наиболее экологически пластичные, период их размножения в основном приходится на весну – начало лета с температурами от 1–5°C для *Neptunea lyrata* [Голиков, 1963], до 19–20°C для *L. persona* [Колбин, Куликова, 2011] (см. таблицу). Для видов, обитающих на небольших глубинах, характерно пелагическое лецитотрофное (*L. persona* [Колбин, Куликова, 2011]) или частично пелагическое планктотрофное (*L. squalida* [Куликова и др., 2009], *C. janthostoma* [Куликова и др., 2007]) развитие, и лишь один вид (*L. sitkana* [Куликова и др., 2009]) имеет прямое развитие. У более глубоководных видов *N. lyrata* [Голиков, 1963] и *B. bayani* [Боруля, 2000; Репина, 2005] наблюдается прямое развитие, у *Erginus puniceus* и *Erginus sybariticus* – живорождение (собств. данные). Моллюски родов *Buccinum*, *Neptunea* и *Erginus* размножаются дважды: в начале весны и в середине лета при температуре воды от 1 до 15°C (см. таблицу). Наиболее короткую продолжительность развития (менее одного месяца) имеют у литоральные виды сем. Lottiidae и Littorinidae. У прочих видов, обитающих на больших глубинах, она изменяется от 3 до 15 мес.

Таким образом, среди моллюсков, принадлежащих к разным биогеографическим группам, широко распространены практически все типы развития, от пелагического лецитотрофного до прямого, и лишь среди широкобореальных видов присутствует еще и живорождение.

Как уже было отмечено, рассматриваемые нами виды обитают на различных глубинах, от 0 до 500 м. Литораль является наиболее нестабильной частью океана, периодические колебания уровня воды и осушка прибрежной части дна на продолжительное время, существенные суточные и сезонные колебания температуры, резкие перепады солености создают нестабильные условия для её обитателей. Именно в этой зоне репродуктивная стратегия Prosobranchia характеризуется наибольшим разнообразием типов развития. Так, в зал. Петра Великого среди видов, обитающих на небольших глубинах (0–15 м), имеет место 4 типа развития: полностью пелагическое лецитотрофное, частично пелагическое планктотрофное с формированием кладки, демерсальное и прямое. Преобладающими являются два первых типа. Литоральные и проникающие в верхнюю сублитораль виды, развитие которых полностью пелагическое лецитотрофное, независимо от биогеографической принадлежности размножаются в самое теплое время года. Данный тип развития характерен для представителей наиболее древних моллюсков – археогастропод. Нерест этих видов в значительной степени зависит от температуры воды и других факторов окружающей среды. Так, собственные наблюдения и литературные данные показали, что

нерестовый период морских блюдечек, для которых основным типом развития является полностью пелагическое лецитотрофное [Иванова-Казас, 1977; Lebour, 1936; Fritchman, 1961a, b, c, 1962; Fretter, Graham, 1962; Sasaki, 1998; Kay, Emlet, 2002; и др.], происходит в узком температурном диапазоне, а также в значительной степени сопряжен с приливно-отливной периодичностью. Эта зависимость является одним из основных условий для успешного воспроизводства потомства, так как в течение суток места обитания моллюсков могут осушаться на продолжительное время. В онтогенезе этих видов имеет место сокращение продолжительности развития, в связи с чем период их размножения приходится на наиболее теплое время года. Так, на примере морских блюдечек, обитающих на литорали зал. Петра Великого видно, что практически у всех этих видов период развития короткий (4–7 сут), и лишь у *N. pallida* развитие может продолжаться до 3 недель [Коренбаум, 1983]. Следует отметить, что *N. pallida* в зал. Петра Великого на литорали встречается крайне редко и, по-видимому, размножается только в сублиторали. Укороченное пелагическое развитие лецитотрофное развитие препятствует разносу личинок на дальние расстояния, что, в свою очередь, обеспечивает их оседание вблизи родительских особей.

Для большинства эволюционно продвинутых видов переднежаберных моллюсков зал. Петра Великого, обитающих на небольших глубинах (0–15 м), характерно внутреннее оплодотворение, частично пелагический планктотрофный с формированием кладки или прямой типы развития. В этих случаях

развитие эмбрионов и личинок проходит под покровами оболочек, что существенно увеличивает процент выживания на ранних стадиях развития, а у видов с прямым развитием смертность на личиночной стадии сводится к минимуму. Период размножения данных видов растянут с весны до осени в зависимости от их теплолюбивости, а продолжительность их развития, в отличие от видов с пелагическим лецитотрофным типом развития, существенно увеличивается и может достигать 1.5 мес. при диапазоне температур от 1 до 23°C (см. таблицу). Прямое развитие имеют всего два вида, *Littorina sitkana* [Куликова и др., 2009] и *L. iridescens* (собств. результаты), однако из-за небольшого запаса желтка в яйцеклетках размножение и развитие второго вида, в отличие от *L. sitkana*, укороченное. И лишь у двух видов, *Nucella heyseana* (Dunker, 1882) [Заславская, Колотухина, 1999] и *R. venosa* [Раков, 1998], был отмечен демерсальный тип развития, при котором личинки после выхода из кладки плавают в придонном слое воды в течение нескольких часов.

Однако существует и определенная связь типов развития моллюсков с глубиной их обитания, определяющей такие важнейшие параметры среды, как температурный режим, соленость и обеспеченность пищей. На глубинах 15–30 м встречаются виды, имеющие как частично пелагическое планктотрофное развитие с формированием кладки (*C. janthostoma*), так и живорождение (*E. puniceus*, *E. sybariticus*). Репродуктивный период таких видов в основном приходится на весну – начало лета при относительно низкой температуре воды (от 1.5 до 12°C), что в совокупности с большим запасом желтка в яйцах

способствует наиболее продолжительному эмбриональному и личиночному развитию (от 5 до 15 мес.). Среди моллюсков, обитающих в зал. Петра Великого на глубинах от 30 м и глубже, преобладают виды с прямым развитием (см. таблицу).

Имеющиеся данные по репродуктивной биологии брюхоногих переднежаберных моллюсков в зал. Петра Великого показывают, что основная доля видов с пелагической личинкой приходится на виды, обитающие на небольших глубинах (0–30 м), с увеличением глубины число таких видов сокращается, и начинают преобладать виды с прямым развитием. На примере исследованных видов Prosobranchia зал. Петра Великого просматривается связь между вертикальным распределением моллюсков и способами их размножения и развития. Так, у видов, обитающих главным образом в верхней сублиторали, преобладает прямое развитие, в меньшей степени встречается частично пелагическое развитие и живорождение. У видов, обитающих преимущественно на литорали, преобладает пелагическое лецитотрофное и частично пелагическое планктотрофное развитие с формированием кладки (см. таблицу).

Таким образом, на основе оригинальных и литературных данных, среди 54 видов моллюсков, обитающих в зал. Петра Великого, нами были выявлены 5 вариантов развития: частично пелагическое планктотрофное с формированием кладки, полностью пелагическое лецитотрофное, прямое, живорождение и демерсальное. Преобладающими типами развития являются прямое (24 вида) и частично пелагическое планктотрофное (10 видов). Для 7 видов тип развития не выяснен, известно лишь то, что в процессе размножения они формируют кладки (см. таблицу). Характерно, что у Gastropoda отсутствует полностью пелагический планктотрофный тип развития в отличие от большинства других групп морских беспозвоночных (Nemertea, Polychaeta, Bivalvia, Echinodermata и др.) [Иванова-Казас, 1995].

В целом размножение переднежаберных моллюсков в зал. Петра Великого охватывает широкий диапазон времени (с марта по сентябрь) и температур (от 1 до 23°C), что свидетельствует об их высокой экологической пластичности за счет разнообразия типов развития и морфологических адаптаций.

Благодарности

Работа поддержана грантом ДВО РАН 12-III-B-06-100.

Литература

- Адрианов А.В., Кусакин О.Г. 1998. Таксономический каталог биоты залива Петра Великого Японского моря. Владивосток: Дальнаука. 350 с.
- Боруля Е.М. 2000. Некоторые особенности строения кладок и эмбрионального развития четырех видов промысловых гастропод сем. Buccinidae зал. Петра Великого // Известия Тихоокеанского научно-исследовательского рыбохозяйственного центра. Т. 127. С. 524–535.
- Голиков А.Н. 1963. Брюхоногие моллюски рода *Neptunea* Bolten. М.–Л.: Изд-во АН СССР. 217 с.
- Голиков А.Н. 1980. Моллюски Buccinidae Мирового океана. Л.: Наука. 446 с.

- Голиков А.Н., Кусакин О.Г. 1978. Раковинные брюхоногие моллюски литорали морей СССР. Л.: Наука. 292 с.
- Гульбин В.В. 2004. Фауна брюхоногих переднежаберных моллюсков залива Петра Великого Японского моря и её биогеографический состав // Биология моря. Т. 30, № 1. С. 20–29.
- Заславская Н.И., Колотухина Н.К. 1999. Генетическая изменчивость брюхоногого моллюска *Nucella heyseana* // Биология моря. Т. 25, № 2. С. 113–116.
- Иванова-Казас О.М. 1977. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных: Трохофорные, щупальцевые, щетинкочелюстные, погонофоры. М.: Наука. 312 с.
- Иванова-Казас О.М. 1995. Эволюционная эмбриология животных. СПб.: Наука. 565 с.
- Касьянов В.Л. 1989. Репродуктивная стратегия морских двустворчатых моллюсков и иглокожих. Л.: Наука. 181 с.
- Касьянов В.Л., Крючкова Г.А., Куликова В.А., Медведева Л.А. 1983. Личинки морских двустворчатых моллюсков и иглокожих. М.: Наука. 216 с.
- Колбин К.Г. 2006. Размножение и развитие морского блюдечка *Limalepeta lima* (Dall, 1818) (Gastropoda: Lepetidae) из залива Петра Великого Японского моря // Биология моря. Т. 32, № 4. С. 305–307.
- Колбин К.Г., Куликова В.А. 2002. Размножение и развитие *Lottia versicolor* и *Nipponacmea moskalevi* (Gastropoda, Lottiidae) // V региональная конференция по актуальным проблемам экологии, морской биологии и биотехнологии: Материалы конференции студентов, аспирантов и молодых ученых ДВГУ (Академия экологии, морской биологии и биотехнологии), ИБМ ДВО РАН. Владивосток, 21–24 ноября 2002. Владивосток: Изд-во ДВГУ. С. 61–62.
- Колбин К.Г., Куликова В.А. 2005. Размножение и развитие переднежаберных брюхоногих моллюсков семейства Caecidae в заливе Петра Великого (Японское море) // Зоология беспозвоночных Т. 2, № 2. С. 217–223.
- Колбин К.Г., Куликова В.А. 2007. Онтогенез и таксономия брюхоногих моллюсков семейства Caecidae в заливе Петра Великого (Японское море) // Моллюски. Морфология, таксономия, филогения, биогеография и экология: Сборник научных работ по материалам Седьмого (XVI) совещания по изучению моллюсков. С.-Пб., 14–17 ноября 2006 г. СПб.: ЗИН РАН. С. 91–94.
- Колбин К.Г., Куликова В.А. 2008. Личиночное развитие брюхоногого моллюска *Epheria turrita* (Gastropoda: Littorinidae) // Биология моря. Т. 34, № 5. С. 374–376.
- Колбин К.Г., Куликова В.А. 2011. Размножение и личиночное развитие морского блюдечка *Lottia persona* (Rathke, 1833) (Gastropoda: Lottiidae) // Биология моря. Т. 37, № 3. С. 229–232.
- Коренбаум Е.С. 1983. Репродуктивный цикл, гаметогенез и личиночное развитие брюхоногого моллюска *Actaea pallida* // Биологические ресурсы шельфа, их рациональное использование и охрана: Тезисы докладов Второй региональной конференции молодых ученых и специалистов Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 39–40.
- Куликова В.А., Колбин К.Г., Колотухина Н.К. 2007. Размножение и личиночное развитие брюхоногого моллюска *Cryptonatica janthostoma* (Gastropoda: Naticidae) // Биология моря. Т. 33, № 5. С. 374–378.
- Куликова В.А., Колбин К.Г., Ярославцева Л.М. 2009. Размножение и развитие брюхоногих моллюсков рода *Littorina* (Gastropoda: Littorinidae) в заливе Петра Великого Японского моря // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. Вып. 13. С. 5–16.
- Куликова В.А., Омеляненко В.А. 2000. Размножение и личиночное развитие брюхоногого моллюска *Tegula rustica* в заливе Петра Великого Японского моря // Биология моря. Т. 26, № 2. С. 124–126.
- Куликова В.А., Омеляненко В.А., Айздайчер Н.А. 2000. Размножение и личиночное развитие брюхоногого моллюска *Alaba vladivostokensis* в заливе Восток Японского моря // Биология моря. Т. 26, № 5. С. 348–350.
- Миничев Ю.С. 1971. К биологии некоторых видов пирамиделлид (Gastropoda, Pyramidellidae) зал. Посьета Японского моря // Исследования фауны морей. Т. 8(16). С. 221–229.
- Миничев Ю.С., Старобогатов Я.И. 1971. Основные особенности эволюции половой системы гастропод // Зоологический журнал. Т. 50, № 9. С. 1309–1321.
- Раков В.А. 1998. Рапана *Rapana venosa* (Valenciennes): (Gastropoda, Thaididae) в зал. Петра Великого Японского моря // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. Вып. 2. С. 81–101.

- Ретина Е.М. (Боруля Е.М.). 2005. Промысловые брюхоногие моллюски сем. Buccinidae залива Петра Великого: структура поселений и особенности биологии. Автореферат дисс. ... канд. биол. наук. Владивосток: ДВГУ МОН РФ. 20 с.
- Чернышев А.В. 2003. Три новых вида рода *Amonicera* Vayssiere, 1893 (Gastropoda, Omalogyridae) из Японского моря // *Ruthenica* (Русский малакологический журнал). Т. 13, № 2. С. 107–112.
- Чухчин В.Д. 1984. Экология брюхоногих моллюсков Черного моря. Киев: Наукова думка. 176 с.
- Яковлев Ю.М., Колотухина Н.К. 1996. Размножение брюхоногих моллюсков *Cryptonatica janthostoma* (Deshayes, 1841) и *Lunatia pila* (Pilsbry, 1911) (Gastropoda, Naticidae) в Японском море // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. Вып. 1. С. 61–68.
- 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., Куликова В.А. 2000. Соленостные адаптации брюхоногих моллюсков *Littorina mandshurica* и *Littorina squallida* на разных стадиях жизненного цикла // Биология моря. Т. 26, № 4. С. 254–258.
- Ярославцева Л.М., Сергеева Э.П., Куликова В.А. 2001. Эффективность защиты эмбрионов и личинок в кладках брюхоногого моллюска *Epheria turrita* от изменений солености и осушения // Биология моря. Т. 27, № 1. С. 21–26.
- Amio M. 1963. A comparative embryology of marine gastropods with ecological conditions // Journal of the Shimonoseki University of Fisheries V. 12, N 2–3. P. 229–358.
- Fretter V., Graham A. 1962. British Prosobranch Molluscs. Their Functional Anatomy and Ecology. London: Ray Society. 755 p.
- Fritchman H.K. 1961a. A study of the reproductive cycle in the California Acmaeidae (Gastropoda). Part. I // *Veliger*. V. 3, N 2. P. 57–63.
- Fritchman H.K. 1961b. A study of the reproductive cycle in the California Acmaeidae (Gastropoda). Part. II // *Veliger*. V. 3, N 3. P. 95–105.
- Fritchman H.K. 1961c. A study of the reproductive cycle in the California Acmaeidae (Gastropoda). Part. III // *Veliger*. V. 4, N 4. P. 41–47.
- Fritchman H.K. 1962. A study of the reproductive cycle in the California Acmaeidae (Gastropoda). Part. IV // *Veliger*. V. 4, N 1. P. 134–139.
- Golikov A.N., Sirenko B.I., Gulbin V.V., Chaban E.M. 2001. Checklist of shell-bearing gastropods of the northwestern Pacific // *Ruthenica* (Russian Malacological Journal). V. 11, N 2. P. 153–173.
- Hickman C.S. 1992. Reproduction and development of Trochacean gastropods // *Veliger*. V. 35, N 4. P. 345–272.
- Jablonski D., Lutz R.A. 1983. Larval ecology of marine benthic invertebrates: paleobiological implications // *Biological Reviews*. V. 58. P. 21–89.
- Kay M.C., Emlet R.B. 2002. Laboratory spawning, larval development, and metamorphosis of the limpets *Lottia digitalis* and *Lottia asmi* (Patellogastropoda, Lottiidae) // *Invertebrate Biology* V. 121, N 1. P. 11–24.
- Kingsley-Smith P.R., Richardson C.A., Seed R. 2005. Growth and development of the veliger larvae and juveniles of *Polinices pulchellus* (Gastropoda: Naticidae) // *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. V. 85, N 1. P. 171–174.
- Lebour M.V. 1936. Notes of the eggs and larvae of some Plymouth Prosobranchs // *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. V. 20, N 3. P. 547–566.
- Lebour M.V. 1937. The eggs and larvae of the British prosobranchs with special reference to those living in the plankton // *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. V. 22, N 1. P. 105–166.
- Ramón M. 1991. Spawning and development characteristics of *Cymatium cutaceum* and *C. corrugatum* (Gastropoda: Prosobranchia) in the laboratory // *Ophelia*. V. 33, N 1. P. 31–43.
- Sasaki T. 1998. Comparative anatomy and phylogeny of the recent Archaeogastropoda (Mollusca: Gastropoda) // *Bulletin, The University Museum, The University of Tokyo*. N 38. P. 1–224.
- Thiriot-Quiévreux C. 1975. Observations sur les larves et les adultes de Carinariidae (Mollusca: Heteropoda) de l'Océan Atlantique Nord // *Marine Biology*. V. 32. P. 379–388.
- Thorson G. 1946. Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates, with special reference to the planktonic larvae in the Sound (Oresund) // *Meddelelser fra Kommissionen for Danmarks Fiskeri og Havundersøgelser. Serie V*. 4, N 1. P. 1–523.
- Thorson G. 1950. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates // *Biological Reviews*. V. 25, N 1. P. 1–45.