

На правах рукописи

КОЛБИН Константин Геннадьевич

**РАЗМНОЖЕНИЕ И РАЗВИТИЕ НЕКОТОРЫХ МАССОВЫХ ВИДОВ
ПЕРЕДНЕЖАБЕРНЫХ БРЮХОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ ЗАЛИВА ПЕТРА
ВЕЛИКОГО ЯПОНСКОГО МОРЯ**

03.03.05 – биология развития, эмбриология

03.02.04 – зоология

Автореферат диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Владивосток – 2010

Работа выполнена в Учреждении Российской академии наук Институте биологии моря им. А.В. Жирмунского Дальневосточного отделения РАН

Научные руководители: кандидат биологических наук, ст.н.с.
Куликова Валентина Александровна

доктор биологических наук, доцент
Чернышев Алексей Викторович

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, ст.н.с.
Долматов Игорь Юрьевич

доктор биологических наук, профессор
Раков Владимир Александрович

Ведущая организация Учреждение Российской академии наук
Зоологический институт РАН

Защита состоится 27 декабря 2010 г. в 10 часов на заседании диссертационного совета Д005.008.01 при Учреждении Российской академии наук Институте биологии моря им. А.В. Жирмунского Дальневосточного отделения РАН по адресу:
690041, г. Владивосток, ул. Пальчевского, 17.
Факс (4232)310900, электронный адрес: inmarbio@mail.primorye.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Учреждения Российской академии наук Института биологии моря им. А.В. Жирмунского Дальневосточного отделения РАН

Автореферат разослан “__” ноября 2010 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук

Ващенко

М.А. Ващенко

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность. Переднежаберные брюхоногие моллюски Prosobranchia – одна из больших по числу видов 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 послеличного развития, определяет уровень организации животных. Недостаточная изученность жизненного цикла представителей различных таксономических групп Prosobranchia затрудняет понимание механизма адаптивных возможностей и многих черт их биологии.

В пределах Prosobranchia, особенно среди мелких форм, репродуктивная стратегия весьма разнообразна и видоспецифична: различны характер копуляции и способы оплодотворения, периодичность репродуктивных циклов, плодовитость, строение половых клеток, типы и формы кладок, типы развития и метаморфоза, а потому эта группа может быть использована в качестве модельной для исследования различных вариантов репродуктивных стратегий и, соответственно, новых концепций эволюции онтогенеза донных беспозвоночных.

Цель и задачи работы.

Цель работы - исследовать размножение и развитие массовых видов брюхоногих переднежаберных моллюсков залива Петра Великого и выявить особенности их репродуктивной стратегии.

Для достижения поставленной цели необходимо решить следующие задачи:

1. Определить сроки размножения и типы развития ряда массовых видов брюхоногих переднежаберных моллюсков.
2. Провести описание и сравнительный анализ строения кладок и личинок, а также выделить их основные идентификационные признаки.
3. На основе данных о жизненных циклах, морфологии личинок и взрослых форм уточнить видовой состав представителей сем. Caecidae.
4. Проанализировать морфологические и экологические аспекты репродуктивной стратегии переднежаберных моллюсков залива Петра Великого.

Научная новизна. В ходе работы было исследовано размножение и развитие 19 видов брюхоногих переднежаберных моллюсков из 11 родов и 7 семейств. Для 17 видов впервые приведены данные по размножению с описанием строения кладок и личинок и исследована скульптура раковин личинок с использованием световой и

сканирующей электронной микроскопии, что позволило выделить их видоспецифичные признаки. Для двух видов внесены дополнения по морфологии личиночных раковин.

Среди брюхоногих переднежаберных моллюсков зал. Петра Великого выявлены 5 вариантов репродуктивных стратегий, характеризующихся различными типами развития. Показано, что у этих моллюсков отсутствует широко распространенный среди большинства других таксономических групп донных беспозвоночных полностью пелагический планктотрофный тип развития. Отмечено, что в зал. Петра Великого характер репродуктивной стратегии не определяется биогеографической принадлежностью вида. Вместе с тем настоящее исследование показало связь между глубиной обитания вида и способом размножения и развития.

Характер раннего онтогенеза, строение личиночных и ювенильных раковин *Brochina derjugini* и *Fartulum bucerium* совместно с данными аллозимного анализа и морфологии копулятивного аппарата взрослых форм позволили выделить третий вид, принадлежащий к сем. Caecidae и объединить все эти виды в один род *Caecum*.

Впервые изучены личинки моллюсков рода *Erginus*, у которых обнаружены не типичные для других пателлогастропод пузыревидные лопасти, прикрепленные к вельюму.

Теоретическое и практическое значение работы. Результаты настоящего исследования могут найти применение в решении задач, связанных с проблемами систематики, таксономии и филогенетических взаимоотношений переднежаберных брюхоногих моллюсков. Полученные результаты лягут в основу атласа-определителя кладок и личинок этой группы моллюсков и будут использованы в гидробиологических исследованиях для идентификации личинок при обработке планктонных проб. Приведенные в работе сведения по репродуктивной стратегии *Prosobranchia* могут быть использованы при разработке мер борьбы с видами, представляющими опасность для марикультуры.

Личное участие в получении научных результатов. В работе использован материал, полученный автором. Диссертантом самостоятельно проведено исследование размножения и развития 17 видов *Prosobranchia* в зал. Петра Великого, данные по 2 видам были дополнены исследованием морфологии личиночной раковины. Рисунки, схемы, СЭМ фотографии и фототаблицы сделаны автором диссертации. Соискателем проведен анализ собственных и литературных данных по размножению и развитию *Prosobranchia* в зал. Петра Великого.

Апробация работы. Материалы диссертации были представлены на конференции студентов, аспирантов и молодых ученых НОЦ ДВГУ «Фундаментальные исследования морской биоты: биология, биохимия и

биотехнология» (Владивосток, 2002); V региональной конференции по актуальным проблемам экологии, морской биологии и биотехнологии (Владивосток, 2002); VII совещании по изучению моллюсков «Моллюски. Морфология, таксономия, филогения, биогеография и экология» (Санкт-Петербург, 2006). Результаты исследований докладывались на семинарах и ежегодных научных конференциях Института биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН (2005-2010 гг).

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 9 работ (в том числе 3 статьи в журналах, рекомендованных ВАК, 3 статьи в других изданиях, 3 публикации в материалах конференций).

Структура и объем работы. Диссертационная работа изложена на 125 страницах и состоит из введения, 4 глав, выводов и списка литературы. Работа включает 22 рисунка и 7 таблиц. Список литературы состоит из 130 наименований цитированных работ, 82 из них на иностранных языках.

Благодарности. Автор выражает глубокую признательность научным руководителям к.б.н. В.А. Куликовой и д.б.н. А.В. Чернышеву за помощь на всех этапах планирования и выполнения работы; к.б.н. С.А. Тюрину за помощь в сборе материала, а также всему коллективу Лаборатории эмбриологии Учреждения Российской академии наук Института биологии моря им. А.В. Жирмунского Дальневосточного отделения РАН.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

В главе обобщаются литературные сведения по размножению и развитию брюхоногих переднежаберных моллюсков Мирового океана, в том числе морей Дальнего Востока России. Показаны особенности строения яйцеклеток у переднежаберных моллюсков с различными типами развития. Рассмотрены типы и особенности развития брюхоногих переднежаберных моллюсков согласно системе Торсона (Thorson, 1946, 1952), доработанной Милейковским (1971).

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объекты исследования. Объектами исследования послужили 19 видов брюхоногих переднежаберных моллюсков из 7 семейств:

Класс Gastropoda

Семейство Lottiidae Gray, 1840

Подкласс Prosobranchia

Род *Erginus* Jeffreys, 1877

Семейство Lepetidae Gray, 1850

E. sybariticus (Dall, 1871)

Род *Limalepeta* Moskalev, 1977

E. puniceus Lindberg, 1988

L. lima (Dall, 1918)

Род *Lottia* Gray, 1833

- L. kogamogai* Sasaki et Okutani, 1994
- L. persona* (Rathke, 1833)
- L. versicolor* (Moskalev in Golikov et Scarlato, 1967)
- Род *Nipponacmea* Sasaki et Okutani, 1993
- N. moskalevi* Chernyshev et Chernova, 2002
- Семейство Trochidae Rafinesque, 1815
- Род *Lirularia* Dall, 1909
- L. iridescens* (Schrenck, 1863)
- Род *Tegula* Lesson, 1835
- T. rustica* (Gmelin, 1791)
- Семейство Litiopidae Gary, 1847
- Род *Diffalaba* Iredale, 1936
- D. picta* (A. Adams, 1861) [= *Alaba vladivostokensis* Bartsch, 1929]
- Семейство Littorinidae Children, 1834
- Род *Littorina* Férussac, 1822
- L. brevicula* (Philippi, 1844)
- L. mandshurica* (Schrenck, 1861)
- L. sitkana* Philippi, 1846
- L. squalida* Broderip et Sowerby, 1829
- Род *Epheria* Leach in Gray, 1847
- E. turrita* (A. Adams, 1861)
- Семейство Naticidae Guilding, 1834
- Род *Cryptonatica* Dall, 1892
- C. janthostoma* Dall, 1892
- Семейство Caecidae Gray, 1850
- Род *Caecum* Fleming, 1813
- C. (Brochina) derjugini* (Golikov in Golikov et Scarlato, 1967)
- C. (Fartulum) bucerium* (Golikov in Golikov et Scarlato, 1967)
- Caecum* sp.

Методы исследований. Основные исследования проводили в заливе Восток (зал. Петра Великого) на Морской биологической станции “Восток” в период с 2004 по 2008 гг. Материалы по некоторым видам были собраны в Уссурийском и Амурском заливах. Готовых к нересту моллюсков и их кладки собирали во время отлива на литорали с различных поверхностей: с каменистого, песчано-галечного, илистого грунтов, с листьев морских трав, со слоевищ и ризоидов водорослей. Виды, обитающие на глубинах более 2 м, были собраны с использованием легкого водолазного снаряжения. Моллюсков содержали в аквариуме с морской водой, взятой в местах их обитания, при постоянной аэрации и температуре, идентичной таковой в естественных условиях. Нерест стимулировали резким увеличением температуры воды на 1.5-2°C.

Ранние личинки видов с наружным оплодотворением промывали морской водой, стерилизованной ультрафиолетовым облучением и перемещали в отдельные стеклянные сосуды объемом 300 мл. Кладки видов с прямым и частично пелагическим развитием содержали в отдельных аквариумах объемом от 300 мл до 10 л по одному или нескольку экземпляров в зависимости от размеров кладок. Личинок сразу после

выхода из кладок промывали в ситах с ячейей 50-80 мкм и помещали в сосуды того же объема. Воду в культурах с личинками меняли каждые 48 часов.

Планктотрофных личинок кормили смесью микроводорослей *Dunaliella salina* и *Nannochloris maculata* при концентрации 9×10^3 кл/мл через каждые двое суток. Более поздних личинок кормили той же смесью с добавлением *Phaeodactylum tricornutum* и *Chaetoceros* sp. при общей концентрации 15×10^3 кл/мл.

Как только личинки развивались до стадии позднего велигера или педивелигера, в культуры вносили подходящий для оседания субстрат, взятый из мест обитания взрослых особей.

Строение кладок и личинок исследовали с использованием бинокюляра МБС-10 и стереомикроскопа Leica MZ 12.5 с цифровой камерой Leica DFC 290, светового микроскопа Leica DM4500B. Исследование ультраскульптуры личиночных раковин проводили с помощью сканирующих электронных микроскопов LEO 430 и EVO-40. Предварительно раковины фиксировали в 70% этиловом спирте, сушили в спиртах возрастающей концентрации и ацетоне, а затем наклеивали на столики и напыляли золотом или платиной.

Дополнительно для исследования морфологии и сроков нахождения в планктоне личинок отлавливали в естественной среде с помощью планктонной сети Джеди. Пробы планктона собирали еженедельно с середины июня по сентябрь.

ГЛАВА 3. БИОЛОГИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ, СТРОЕНИЕ КЛАДОК И ЛИЧИНОК Семейства Lepetidae и Lottiidae

Из 7 исследованных видов лишь *Erginus sybariticus* и *E. puniceus* живородящие, их личиночное развитие происходит в специальной выводковой камере. Остальные 5 видов (*Limalepeta lima*, *Lottia kogamogai*, *L. versicolor*, *L. persona*, *Nipponacmea moskalevi*) имеют наружное оплодотворение и пелагическое лецитотрофное развитие. Самки выметывают крупные, богатые желтком яйцеклетки диаметром 130-175 мкм. Самые крупные яйца имеет *L. versicolor*, а наиболее мелкие – *N. moskalevi*. Пелагические личинки очень схожи между собой и на световом уровне неразличимы. Личинка (велигер) имеет простой, не разделенный на лопасти веллум и симметричную мешковидную раковину с большим округлым устьем. Длина раковин личинок пателлогастропод колеблется в пределах 174-188 мкм, ширина – 130-145 мкм. Исключение представляет *N. moskalevi*, имеющая личиночную раковину длиной 145.5 мкм. К моменту оседания размеры раковин личинок этих видов начинают существенно различаться (см. таблицу).

В общих чертах личиночные раковины этих семейств имеют сходные форму и скульптуру поверхности (рис. 2А-Д). Основные отличия сводятся к наличию (*L. lima*,

L. persona) или отсутствию (*L. versicolor*, *L. kogamogai*, *N. moskalevi*) радиальных ребер, форме раковины, которая может быть округлой (*L. versicolor*), слегка (*L. kogamogai*, *N. moskalevi*) или значительно вытянутой (*L. lima*, *L. persona*), а также степенью выраженности боковых углублений. Веллигеры живородящего вида *E. sybariticus* сходны с таковыми других видов Patellogastropoda, но к его велюму с латеральных сторон прикреплены полупрозрачные мешочки с жировыми включениями внутри, которые, вероятно, выполняют дыхательную и питательную функции.

Средние размеры яиц и раковин личинок Patellogastropoda

Вид	Диаметр яйца, мкм	Веллигер		Педивеллигер	
		длина, мкм	ширина, мкм	длина, мкм	ширина, мкм
<i>Limalepeta lima</i>	145	188	140	230	160
<i>Lottia kogamogai</i>	165	174	145	203	145
<i>L. persona</i>	145	174	145	180	145
<i>L. versicolor</i>	175	180	130	210	140
<i>N. moskalevi</i>	130.5	145	130.5	190	145

Семейство Trochidae

Оба исследованных вида этого семейства имеют наружное оплодотворение и лецитотрофное развитие. Яйцеклетки *Tegula rustica* крупные, диаметром 145 мкм. Личинки очень схожи с таковыми Patellogastropoda и характеризуются простым, не разделенным на лопасти велюмом, симметричной мешковидной раковинкой длиной 190-200 и шириной 140-150 мкм (Куликова, Омеляненко, 2000). С латеральных сторон раковины хорошо заметны два небольших углубления, устье большое, округлое, скульптура раковины представлена широкими волнистыми линиями в поперечном направлении (рис. 2E). В отличие от *T. rustica* развитие *Lirularia iridescens* прямое, самки формируют кладки на листьях морских трав. Каждая кладка диаметром 2-3 мм представляет собой скопление яйцевых капсул диаметром 275 мкм, окруженных студенистой оболочкой, посредством которой они соединяются друг с другом. В результате плотных контактов происходит деформация студенистой оболочки, и она принимает вид многогранника (рис. 1A). В каждой капсуле содержится по одному яйцу размером 115 мкм. Из яйцевых оболочек выходят уже

ювенильные особи с длиной раковин около 500 мкм. Поверхность эмбрионального участка раковины имеет равномерно-сетчатую скульптуру, а личиночный и ювенильный участки несут тонкие линии нарастания и широкие радиальные ребра (рис. 2Ж).

Семейство Littorinidae

Из 5 исследованных видов 4 имеют частично пелагическое планктотрофное развитие (*Ephera turrita*, *Littorina brevicula*, *Littorina mandshurica*, *Littorina squalida*), и 1 вид – прямое развитие (*Littorina sitkana*). Донно-пелагические кладки *L. brevicula*, *L. mandshurica*, *L. squalida* представляют собой капсулы округлой дисковидной формы, различающиеся размерами, степенью выпуклости верхнего и нижнего краев, а также шириной периферического края (рис. 1Б-Г). *L. mandshurica* имеет самую большую (диаметр 1180-1270 мкм) капсулу с сильно выпуклой верхней частью и плоским дном, края которых, смыкаясь, образуют широкий краевой обод. Капсула содержит 8-15 яиц диаметром 60-80 мкм. Наиболее мелкие (350-440 мкм) донно-пелагические капсулы с сильно выпуклой верхней и слабо выпуклой нижней сторонами имеет *L. brevicula*. Капсула содержит 1-3 яйца диаметром 120-180 мкм. Капсулы *L. squalida* схожи с таковыми *L. mandshurica*, но отличаются более выпуклой нижней стороной. Внутри каждой капсулы содержится от 4 до 14 яиц диаметром 95-100 мкм. Два других вида – *E. turrita* и *L. sitkana* формируют прикрепленные к субстрату кладки (рис. 1Д-Е). Субстратом для кладок первого вида служат слоевища *Sargassum pallidum*, *Ulva fenestrata* и листья *Zostera marina*, для второго – нижняя поверхность камней и расщелины скал. Кладки *E. turrita* имеют вид замкнутого кольца кремового или зеленого цвета, внутри которого находится множество яйцевых капсул, покрытых общей плотной слизистой полупрозрачной оболочкой. В каждой капсуле содержится только одно яйцо диаметром 120-130 мкм. Кладки *L. sitkana* представляют собой студенистую прозрачную массу грязно-белого или желтоватого цвета, содержащую от 60 до 400 линзовидных яйцевых капсул с одной яйцеклеткой диаметром 200-260 мкм. Только что вышедшие личинки *L. brevicula* имеют раковину с одним оборотом размером 180-200 мкм. К моменту оседания личинок количество оборотов их раковин увеличивается до двух, первый виток раковины значительно выступает над вторым. Раковина только что вышедших велигеров *L. squalida* прозрачная, размером 130-150 мкм. Размеры ранних пелагических личинок *L. mandshurica* составляет 190-200 мкм по высоте и 140-150 мкм по ширине раковины. Раковины только что вышедших из кладок личинок *E. turrita* имеют 1.2 оборота, полупрозрачные, с широким овально-округлым устьем. Из кладок *L. sitkana* выходит уже сформированная молодь с размером раковины 490-500 мкм.

Одной из характерных особенностей всех личинок сем. Littorinidae является S-образно изогнутое устье и наличие над ним выдающегося вперед острого выроста (козырька).

Поверхность личиночных раковин внутри семейства разнообразна. Протоконх *E. turrita* (рис. 2К) покрыт мелкими гранулами, плотность которых уменьшается по направлению от первого (эмбрионального) оборота. К устью часть гранул сливается в тонкие радиальные ребрышки, по два на боковых поверхностях. Скульптура личиночной раковины *L. brevicula* (рис. 2М) представлена крупными гранулами, часть которых сливается в радиальные цепочки, широко отстоящие друг от друга. *L. squalida* (рис. 2Н) имеет гладкую раковину с тонкими линиями нарастания и небольшим числом мелких гранул на поверхности. Поверхность протоконха *L. mandshurica* (рис. 2Л) гладкая, с тонкими линиями нарастания, лишь на эмбриональном обороте находятся мелкие гранулы. У *L. sitkana* (рис. 2О) скульптура личиночной раковины представлена мелкими гранулами, которые на последних оборотах формируют плотно расположенные друг к другу радиальные цепочки.

Семейство Caecidae

Брюхоногие моллюски *Caecum (Brochina) derjugini*, *Caecum (Fartulum) bucerium* и *Caecum* sp. имеют частично пелагическое планктотрофное развитие. Самки *C. derjugini* формируют кладки на нижней поверхности камней в виде рыхлого скопления округлых яйцевых капсул диаметром 175 мкм, число которых варьирует от 3 до 18 (рис. 1Ж). Самки *C. bucerium* формируют кладки в корневищах морских трав *Zostera* sp. и ризоидах *Costaria costata* в виде единичных или сгруппированных по 2-3 округлых капсул диаметром 175 мкм, к поверхности которых приклеены частички грунта (рис. 13). В капсулах обоих видов содержится только по одному яйцу диаметром 75 (*C. derjugini*) и 95 мкм (*C. bucerium*, *C. sp.*). Личинки *C. derjugini* и *C. bucerium* абсолютно идентичны: только что вышедшие личинки имеют прозрачную плоскоспиральную раковину размером 110 мкм с одним оборотом и двулопастной велюм с темно-бурой пигментацией по краям. К моменту оседания число оборотов раковины возрастает до 2.5, и её размер увеличивается до 250 мкм. Микроскульптура эмбрионального участка раковины (протоконх-1) представлена мелкой неправильной сеточкой, в то время как поверхность личиночного (протоконх-2) и ювенильного (телеоконх) участков гладкая с тонкими линиями нарастания (рис. 23-И). После завершения личиночного развития и прохождения метаморфоза ювенильная раковина продолжает расти, не образуя оборотов и приобретает вид слегка изогнутой трубки, на границе протоконха и телеоконха начинают формироваться перегородка (септа) и вырост (мукро). В дальнейшем личиночная раковина обламывается.

С целью подтвердить видовую самостоятельность двух внешне схожих видов (*C. derjugini* и *C. bucerium*) был сделан аллозимный анализ, результаты которого показали, что кроме этих видов существует еще и третий вид, предварительно названный нами *Caecum* sp. (Zaslavskaya, Kolbin, 2009). Все 3 вида различаются строением копулятивного аппарата. Характер раннего онтогенеза, строение личиночных и ювенильных раковин этих видов, вместе с данными аллозимного анализа и морфологии копулятивного органа взрослых форм, подтверждают их близкое родство и позволяют отнести к роду *Caecum*.

Семейство Naticidae

Исследованный вид *Cryptonatica janthostoma* имеет частично пелагическое планктотрофное развитие с формированием кладки в виде усеченного конуса, состоящего из свернутой кольцом инкрустированной песчинками широкой ленты. Диаметр основания кладки составляет 8.8 см, вершины – 3.7 см. Цвет кладки варьирует в соответствии с цветом грунта от желтого до темно-серого (рис. 1И). Внутри ленты в один слой располагаются капсулы диаметром 770 мкм, в которых находится по 18-26 яиц, однако к концу развития их число уменьшается в результате резорбции, и из каждой капсулы выходит лишь 12-16 велигеров (Яковлев, Колотухина, 1996). При 1.2 оборотах длина раковины велигеров составляет 250 мкм. Велюм двулопастной с длинными ресничками и темной пигментацией в виде крупных пятен, распределенных в виде цепочки по его краям. Лопасты велюма одинаковы по размеру и форме. Личиночная раковина слабо окрашена и прозрачна. Скульптура эмбрионального участка раковины представлена крупными гранулами неправильной формы; поверхность личиночного участка раковины гладкая, с острыми концентрическими гребнями и тонкими линиями нарастания (рис. 2Р).

Семейство Litiopidae

Исследованный вид *Diffalaba picta* (= *Alaba vladivostokensis*) имеет частично пелагическое планктотрофное развитие. На поверхности *Zostera marina* и *Sargassum* sp. самки формируют кладки в виде лент, свернутых спиралью, длиной до 1 см, и шириной – 0.5 см (рис. 1К). Из кладок выходят велигеры с раковинкой в 1.5 оборота размером 140-145 мкм. Личинки имеют хорошо сформированный двулопастной велюм и недоразвитую ногу. К моменту оседания личинки число оборотов раковины увеличивается до 3-3.5 при высоте 350-400 мкм и ширине 280-300 мкм. Поверхность личиночной раковины *D. picta* гладкая, скульптура представлена тонкими линиями нарастания, по всей поверхности протоконха-1 хаотично располагаются округлые гранулы, ближе к эмбриональному обороту они могут иметь звездчатую форму (рис.

2П₁). На протоконхе-2 сохраняются только округлые гранулы, на дорсальной стороне проходит гребень в виде цепочки из слившихся округлых гранул (рис. 2П₂). По мере дальнейшего роста личиночной раковины происходит уменьшение числа гранул и исчезновение гребня, при этом скульптура последних оборотов протоконха-2 представлена только тонкими линиями нарастания.

ГЛАВА 4. НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ РЕПРОДУКТИВНОЙ СТРАТЕГИИ PROSOBRANCHIA

4.1. Морфологические аспекты

Среди донных морских беспозвоночных наблюдается большое разнообразие репродуктивных стратегий, у брюхоногих переднежаберных моллюсков встречаются практически все их варианты. Особенности репродуктивной стратегии вида находят отражение в организации его личинок. С физиологической точки зрения все личинки делятся на планктотрофных и лецитотрофных (Иванова-Казас, 1977, 1995).

Собственные исследования и литературные данные дают относительно полное представление о размножении и развитии 54 видов переднежаберных брюхоногих моллюсков в зал. Петра Великого: 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.

Планктотрофная стратегия. Для большинства видов с мелкими яйцами (диаметром менее 180 мкм) характерно развитие с пелагической планктотрофной личинкой. В зал. Петра Великого развитие 10 видов частично пелагическое планктотрофное с формированием кладки. Яйцеклетки этих видов, как правило, имеют небольшие размеры, от 60 мкм у *L. mandshurica*, до 180 мкм у *L. brevicula*. В период размножения самки видов с планктотрофной стратегией группируют яйца в коконы или кладки. Морфология и состав кладок моллюсков этой группы весьма разнообразны:

1. Слизистые кладки формируют *Odostomia fujitanii* (Миничев, 1971), *D. picta* (Куликова и др., 2000), *Epheria decorata* (Голиков, Кусакин, 1978), *E. turrita* (Колбин, Куликова, 2008).
2. Пелагические капсулы формируют *L. squalida*, *L. brevicula*, *L. mandshurica* (Куликова и др., 2009).
3. Кладки, яйца которых заключены в клейкие, окруженные песчинками, обломками раковин и детритом ленты, характерны для *C. janthostoma* (Куликова и др., 2007).

4. Округлые яйцевые капсулы, прикрепленные к субстрату единично или небольшими группами: *Caecum derjugini*, *C. bucerium* (Колбин, Куликова, 2005, 2007) и *C. sp.*

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 воды, но препятствуют заилению эмбрионов и обеспечивают их аэрацию.

Как правило, среди видов с планктотрофной стратегией период развития в кладках относительно короткий и длится не более 7 суток (моллюски родов *Caecum*, *Littorina*), и лишь у *Cryptonatica janthostoma*, личинки которой используют в качестве трофического резерва другие яйца, развитие в кладке длится до 20 суток. Пелагическая фаза таких видов более продолжительна. Самую короткую пелагическую стадию в исследованной акватории имеет *E. turrita* (до 13 суток), наиболее продолжительную – моллюски рода *Caecum* (до 30 суток) и *C. janthostoma* (до 1.5 месяцев).

Велигеры видов с планктотрофной стратегией достигают относительно высокой морфологической организации, их велюм наряду с двигательной выполняет и ряд других функций, среди которых основной является функция питания. Личинки всех исследованных видов имеют двулопастной велюм, однако размеры паруса сильно варьируют. Так, наибольший размах паруса имеют личинки *C. janthostoma* и *D. picta*, пелагическая фаза которых наиболее продолжительна. Велюм последнего вида имеет неравные по размеру лопасти. 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, а также для “ощупывания” субстрата при оседании.

Раковина планктотрофных личинок исследованных нами видов состоит из двух участков: эмбрионального (протоконх-1) и постэмбрионального (протоконх-2), скульптура которых различна. Как правило, скульптура эмбрионального участка раковины более сложная, чем личиночного. Так, у личинок *C. derjugini*, *C. bucerium*, *C. sp.* протоконх-1 имеет сетчатую скульптуру, протоконх-2 гладкий, с тонкими линиями нарастания. Протоконх-1 *C. janthostoma* на поверхности несет крупные гранулы, поверхность протоконха-2 представлена концентрическими ребрами и тонкими линиями нарастания. У личинок исследованных видов сем. Littorinidae поверхность личиночной раковины также неоднородна, как правило, протоконх-1 равномерно покрыт гранулами, за исключением *L. brevicula*, у которого гранулы сгруппированы в цепочки, протоконх-2 гладкий только у *L. squalida*, у остальных видов в разной степени гранулирован. На поверхности личиночного участка раковины *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 является наиболее показательным признаком для видовой идентификации личинок, а также служит индикатором типа развития вида.

Лецитотрофная стратегия. В заливе Петра Великого у 35 видов лецитотрофное развитие, 7 из них имеют полностью пелагическое развитие: *Niveotectura pallida* (Коренбаум, 1983), *Tegula rustica* (Куликова и др., 2000) *Limalepeta lima*, *Lottia kogamogai*, *L. versicolor*, *L. persona*, *Nipponacmea moskalevi*. Общеизвестно, что гастроподы с диаметром яиц более 200 мкм имеют лецитотрофное развитие (Lebour, 1938; Thorson, 1946, 1950; Иванова-Казас, 1995). Однако у видов с пелагической лецитотрофной личинкой происходит уменьшение диаметра яиц. Так, среди проанализированных нами видов наименьший диаметр яиц (130 мкм) имеет *Nipponacmea moskalevi*, а наибольший (200 мкм) – *Niveotectura pallida*. Виды с таким типом развития не формируют кладки, а выметывают яйца свободной россыпью, и лишь у *L. versicolor* яйцеклетки сгруппированы в слизистую массу, которая растворяется спустя несколько часов после нереста. Продолжительность развития видов этой группы в исследуемой акватории относительно короткая и изменяется в пределах от 3 (*L. kogamogai*, *L. persona*) и 7 (*L. versicolor*) до 14-21 (*N. pallida*) суток (Коренбаум, 1983). Пелагические личинки у видов с лецитотрофной стратегией морфологически схожи. Небольшой веллум не разделен на лопасти и выполняет лишь функцию передвижения. Личиночная раковина симметричная и незакрученная. Скульптура протоконха практически однородна и состоит только из одного участка – протоконха-1, в то время как протоконх-2 не формируется в результате отсутствия экзопитания. Вероятно, сравнительно малые размеры личинок, легкая, без оборотов раковина увеличивают плавучесть личинок, что компенсирует недоразвитый веллум. Простое строение пелагических личинок и короткие сроки развития связаны с ограниченным запасом питательных веществ.

24 вида имеют прямое развитие. Зрелые яйцеклетки этих видов более крупные: наименьший диаметр яйца (200 мкм) имеет *Ammonicera vladivostokensis* (Чернышев, 2003), а наибольший (500 мкм) – *Lunatia pila* (Яковлев, Колотухина, 1996). Для видов с прямым развитием характерно формирование кладок, которые подразделяются на 4 типа:

1. Слизистые кладки, состоящие из большого числа яйцевых капсул: *Lirularia iridescens*, *Homalopoma sangarensis*, *Littorina sitkana* (собств. данные), *Lacuna minor* (Голиков, Кусакин, 1978).

2. Яйцевые капсулы, прикрепленные к субстрату единично или небольшими группами: *A. vladivostokensis* (Чернышев, 2003), *Falsicingula athera* (собств. данные), *F. kurilensis* (Голиков, Кусакин, 1978).
3. Яйца, заключенные в клейкие ленты, окруженные песчинками, обломками раковин и детритом: *Lunacia pila* (Яковлев, Колотухина, 1996).
4. Кладки в виде кожистых коконов разнообразной формы: моллюски родов *Buccinum* и *Neptunea* (Голиков, 1963, 1980; Боруля, 2000; Репина, 2005), *Boreotrophon candelabrum*, *Mitrella burchardii*, *Nassarius fraterculus*, *N. multigranosus*, *Tritonalia japonica*, *Nucella freycineti*, *N. lima* (Голиков, Кусакин, 1978).

Разнообразие и сложная организация кладок большинства видов этой группы связаны с тем, что их эмбриональное и личиночное развитие полностью проходит под покровами оболочек, основная функция которых сводится к защите потомства. Развитие в кладках продолжительное: от 24-26 суток у *L. sitkana* до 15 месяцев у *Neptunea constricta*, *N. polycostata* (Боруля, 2000), *N. lyrata lyrata* (Голиков, 1963). Лишь *L. iridescens* развивается за 6-7 суток. Личинки некоторых видов в процессе развития получают дополнительную энергию, поедая соседние яйца (адельфофагия), эмбрионы (каннибализм) и яйцевые оболочки (Clark, Jensen, 1981, цит. по: Касьянов, 1989; Иванова-Казас, 1977, 1995). Среди исследованных в зал. Петра Великого видов 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 (Кусакин Голиков, 1963, 1980; 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 суток) и поеданием личинками яйцевых оболочек, так как в течение всего процесса развития мы не наблюдали ни адельфофагию, ни каннибализм. Личинки видов с лецитотрофной стратегией и прямым развитием чаще всего имеют недоразвитые личиночные органы, но иногда под покровами яйцевых оболочек формируются полноценные велигеры (Lebour, 1938; Thorson, 1946, 1950; Иванова-Казас, 1995). Парус велигеров большинства видов имеет небольшие размеры и нередко разделен на две лопасти, обеспечивающие движение личинок внутри капсул и захват желточных гранул. Раковина таких личинок состоит только из одного отдела с однородной скульптурой 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 (1962), поверхность личиночных раковин бужцинид непригодна для использования в идентификации видов по причине их сходства, но может быть использована для идентификации до более высокого таксона, например семейства.

Среди видов с лецитотрофным развитием в исследуемой акватории обнаружены два вида живородящих – *Erginus sybariticus* и *E. puniceus*. Их личинки сходны с таковыми прочих видов Patellogastropoda, лишь к вельюму с латеральных сторон прикреплены полупрозрачные мешочки с жировыми включениями внутри, которые, вероятно, выполняют дыхательную и питательную функции. К предположительно живородящим видам относится *Fluviocingula nipponica* (Голиков, Кусакин, 1978).

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, 1982).

4.2. Экологические аспекты

В зал. Петра Великого обитают брюхоногие переднежаберные моллюски, принадлежащие к 7 биогеографическим группам: тропическо-субтропические, азиатские субтропические, азиатские субтропическо-низкобореальные, тихоокеанские низкобореальные, тихоокеанские высокобореальные, тихоокеанские широкобореальные, бореально-арктические виды (Голиков, Кусакин, 1978; Гульбин, 2004).

В исследованной акватории из 54 исследованных видов 11 относится к наиболее теплолюбивым – субтропическим и субтропическо-низкобореальным. Как правило, эти виды обитают на глубинах до 50 метров, размножаются в июле-сентябре в период относительно высокой температуры воды (16-23°C). Исключение представляет литоральный вид *L. brevicula*, размножение которого происходит с апреля по июнь при температуре воды 6-15°C. Для моллюсков этой группы характерны все типы развития. Развитие с пелагической лецитотрофной личинкой происходит у трех видов: *Lottia kogamogai*, *Tegula rustica* (Куликова, Омеляненко, 2000) и *Niveotectura pallida* (Коренбаум, 1983). Частично пелагическое планктотрофное развитие имеет один вид – *Littorina brevicula*. У четырех видов развитие прямое: *L. iridescens* и *Tritonalia japonica*, *Nassarius fraterculus*, *N. multigranosus* (Голиков, Кусакин, 1978). *Rapana venosa* (Раков, 1998) имеет демерсальное развитие.

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

Следующую группу образуют 27 низкобореальных видов. 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). Среди мелководных моллюсков первыми начинают размножаться представители сем. Littorinidae: *E. turrita* в марте-апреле при температуре воды 3-10°C и *Littorina mandshurica* с апреля по июнь при температуре 6-15°C. Однако большая часть низкобореальных 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), могут размножаться с весны до начала лета (март-июнь) при температуре воды от 1.5 до 15°C. К таким видам относятся *Lunatia pila* (Яковлев, Колотухина, 1998), *Neptunea constricta*, *N. polycostata*, *Buccinum verkruseni* (Боруля, 2000; Репина, 2005). Среди видов, обитающих на небольших глубинах (0-15 м), преобладают два типа развития – пелагическое лецитотрофное (*Lottia versicolor*, *Nipponacmea moskalevi*) и частично пелагическое планктотрофное (*Epheria turrita*, *L. mandshurica*, *Caecum derjugini*, *C. bucerium*, *C. sp.* и *D. picta*). У видов, населяющих нижний горизонт литорали, основным является прямой тип развития, и лишь исследованный нами вид *Limalepeta lima* имеет пелагическую лецитотрофную личинку. Длительность развития видов этой группы варьирует в широком диапазоне – от 4 суток до 15 месяцев. Виды с пелагическим лецитотрофным развитием, подобно таковым предыдущей группы, независимо от глубины обитания имеют укороченное развитие, продолжительность которого составляет 4-7 суток. Период развития видов с пелагической планктотрофной личинкой может длиться от 20 (*Epheria turrita*) до 45 (*Littorina mandshurica*) суток. Представители сем. Buccinidae (*Buccinum verkruseni*, *Neptunea constricta* и *N. polycostata*), обитающие на больших, до 100-300 м, глубинах, развиваются в течение 5-15 месяцев в температурном диапазоне от 1.5 до 12°C (Боруля, 2000; Репина, 2005).

16 остальных видов – широкобореальные. В зал. Петра Великого они обитают в самом широком диапазоне глубин: от 0-5 м – *Lottia persona*, до 110-500 м – *Buccinum bayani* (Голиков, 1980). Виды этой группы самые экологически пластичные, период их размножения в основном приходится на весну – начало лета с температурами от самых низких, 1-5°C для *Neptunea lyrata* (Голиков, 1963), до 19-20°C для *L. persona*. Для видов, обитающих на небольших глубинах, характерно пелагическое лецитотрофное

(*L. persona*) или частично пелагическое планктотрофное (*L. squalida*, *C. janthostoma*) развитие, и лишь один вид, *L. sitkana*, имеет прямое развитие. У более глубоководных видов *N. lyrata* (Голиков, 1963), *B. bayani* (Боруля, 2000; Репина, 2005) наблюдается прямое развитие, у *Erginus puniceus* и *E. sybariticus* – живорождение. Моллюски родов *Buccinum*, *Neptunea* и *Erginus* размножаются дважды: в начале весны и в середине лета при температуре воды от 1 до 15°C. Самая низкая продолжительность развития, менее одного месяца, отмечена у литоральных видов из сем. Lottiidae и Littorinidae. У видов, обитающих на больших глубинах, она изменяется от 3 до 15 месяцев.

Из вышесказанного следует, что в каждой из биогеографических групп Prosobranchia встречаются практически все типы развития, от пелагического лецитотрофного до прямого, а у широкобореальных встречается и живорождение.

Вместе с тем, анализ имеющихся данных по размножению и развитию Prosobranchia в зал. Петра Великого показал взаимосвязь между глубиной обитания моллюсков и способами их размножения и развития. Так, среди видов, обитающих на небольших глубинах (0-15 м), встречаются все типы развития: полностью пелагическое лецитотрофное, частично пелагическое планктотрофное с формированием кладки, демерсальное, прямое и живорождение. Преобладающими являются два первых типа. Виды, в развитии которых присутствует пелагическая лецитотрофная личинка, независимо от биогеографической принадлежности размножаются в самое теплое время года, а виды с пелагическим планктотрофным и прямыми типами развития размножаются с весны до осени в зависимости от их теплолюбивости.

На умеренной глубине (15-30 м) также встречаются все типы развития, однако преобладают частично пелагический планктотрофный и прямой. Среди моллюсков, обитающих на наибольших (30-500 м) глубинах, преобладают виды с прямым развитием. Их репродуктивный период, как правило, приходится на весну – начало лета с относительно низкой температурой воды (от 1.5 до 12°C), что в совокупности с большим запасом желтка в яйцах обеспечивает наиболее продолжительное, от 1.5 до 15 месяцев, развитие. На глубинах более 50 м отсутствуют виды с пелагической личинкой, и лишь один вид, *L. lima*, обитающий на глубинах до 120 м, имеет пелагическое лецитотрофное развитие.

Таким образом, на основе оригинальных и литературных данных среди 54 видов моллюсков, обитающих в зал. Петра Великого нами были выявлены 5 вариантов репродуктивных стратегий, характеризующихся следующими типами 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 (табл. 7). Основная доля моллюсков с пелагической личинкой приходится на виды, обитающие на небольших глубинах, с увеличением глубины число таких видов сокращается, и начинают преобладать виды с прямым развитием. 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.

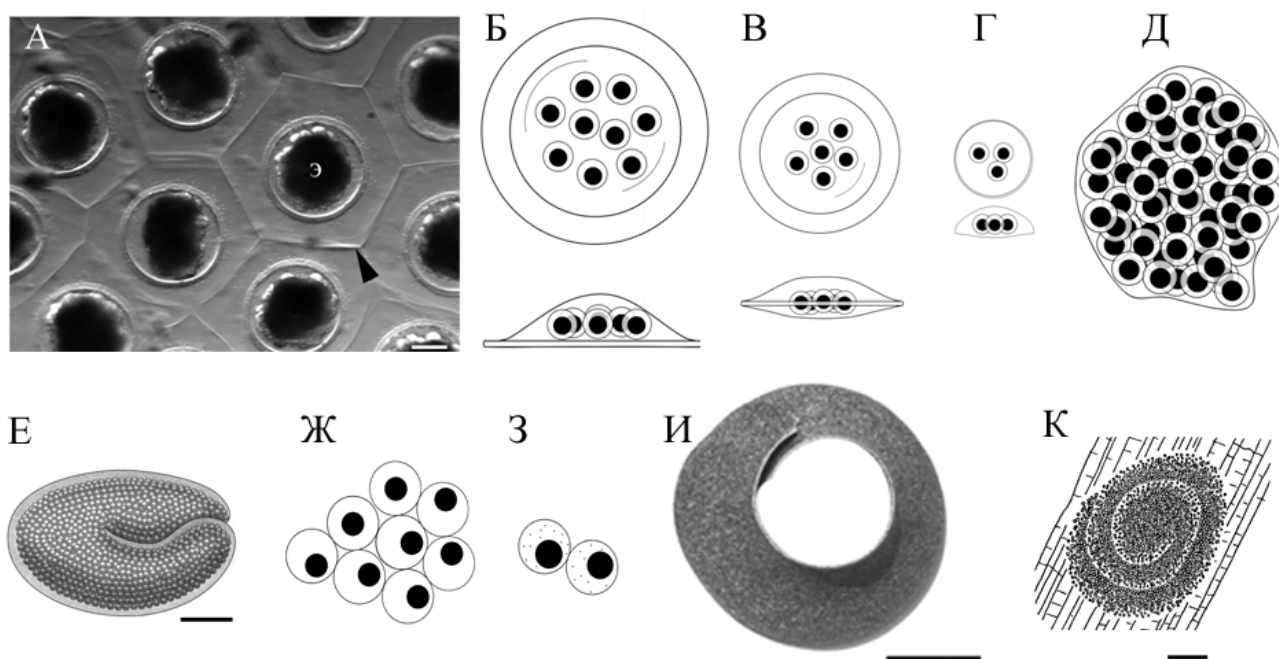


Рис. 1. Кладки исследованных моллюсков.

А – *Lirularia iridescens*; Б – *Littorina mandshurica*; В – *Littorina squalida*; Г – *Littorina brevicula*; Д – *Littorina sitkana*; Е – *Epheria turrita*; Ж – *Caecum derjugini*; З – *Caecum bucerium*; И – *Cryptonatica janthostoma*; К – *Diffalaba picta* (по: Куликова и др., 2000). Масштабная линейка: А – 60 мкм; Б – 3 мм; К – 5 мм.

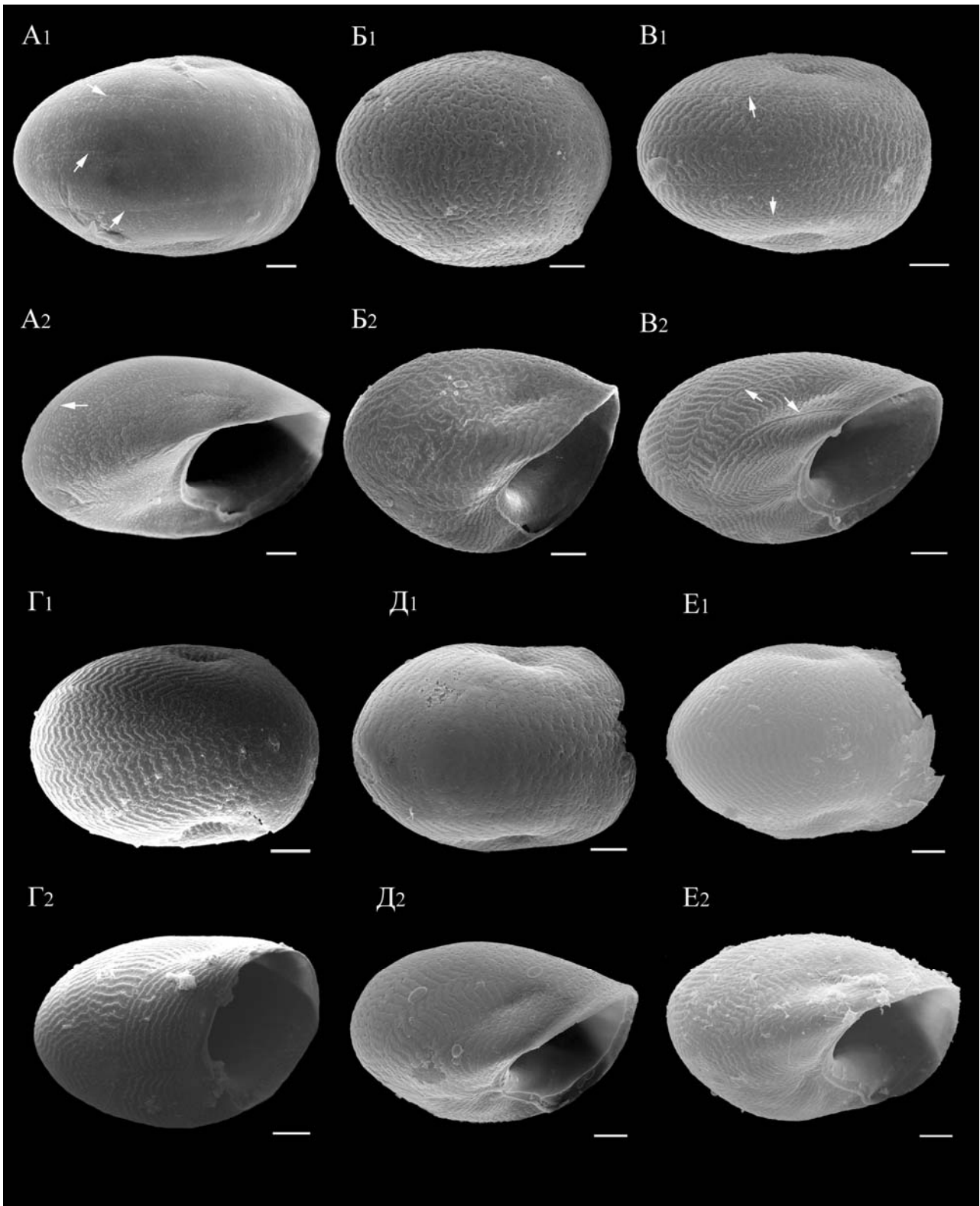
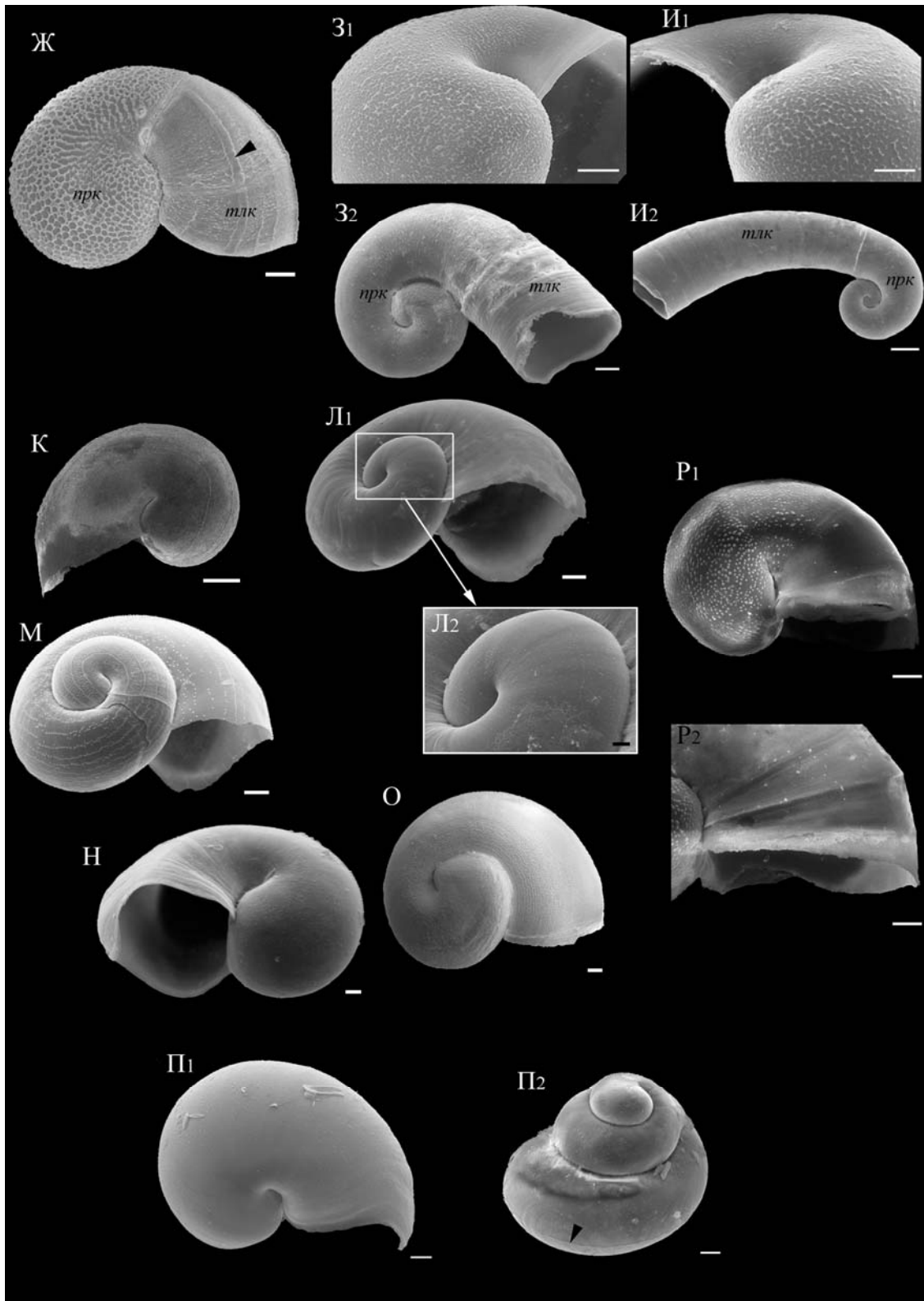


Рис. 2. Личиночные раковины исследованных моллюсков.
 А – *Limalepeta lima*; Б – *Lottia versicolor*; В – *L. persona*; Г – *L. kogamogai*; Д – *Nipponacmea moskalevi*; Е – *Tegula rustica*. А₁-Е₁ – дорсальная сторона, А₂-Е₂ – латеральная сторона. Масштабная линейка – 20 мкм.



Продолжение рисунка 2.

Ж – *Lirularia iridescens*; З – *Caecum derjugini*; И – *Caecum bucerium*; К – *Epheria turrita*; Л – *Littorina mandshurica*; М – *L. brevicula*; Н – *L. squalida*; О – *L. sitkana*; П – *Cryptonatica janthostoma*; Р – *Diffalaba picta*. Масштабная линейка (мкм): Ж, З₂, Л₁, М, П₂ – 30; З₁, И₁, Л₂, О, П₁ – 10; И₂ – 90; Г – 25; Р – 20.

ВЫВОДЫ

1. На основании собственных и литературных данных среди 54 видов *Prosobranchia*, обитающих в зал. Петра Великого, выделены 5 вариантов репродуктивных стратегий, характеризующихся следующими типами развития: частично пелагическое планктотрофное с формированием кладки (10 видов), полностью пелагическое лецитотрофное (7 видов), прямое (25 видов), живорождение (2 вида), демерсальное (2 вида). Для 7 видов тип развития не выяснен, известно лишь, что в процессе размножения они формируют кладки.
2. В зал. Петра Великого среди *Prosobranchia* отсутствует взаимосвязь между биогеографической принадлежностью видов и типом их развития, однако хорошо выражена связь между типом развития и глубиной обитания вида. Большинство литоральных видов развивается с пелагической личинкой, в сублиторали и в верхней шельфовой зоне преобладают, как правило, виды с прямым развитием и живорождением.
3. Наибольшая репродуктивная активность *Prosobranchia* отмечена с мая по июль. Максимум размножающихся видов зарегистрирован в июле. В зал. Петра Великого субтропическо-низкобореальные и тропические виды размножаются в самое теплое время года, бореальные – в широком диапазоне температур.
4. Выявлено, что основными таксономическими признаками кладок *Prosobranchia* служат размеры, общее строение, число и особенности расположения капсул в них, количество и размеры яиц в капсуле, а также тип субстрата, используемый при формировании кладок.
5. Пелагические личинки большинства видов *Prosobranchia* идентифицируются по размерам, форме, особенностям строения и скульптуре раковины, форме, размерам и пигментации вельюма, пигментации мягкого тела. В свою очередь, морфология раковин и её скульптура служат индикатором типа развития вида.
6. Характер раннего онтогенеза, строение личиночных и ювенильных раковин *Caecum derjugini* и *C. bucerium*, совместно с данными аллозимного анализа и морфологии копулятивного органа взрослых форм, подтверждают их близкое родство и позволяют отнести к роду *Caecum* в составе подродов *Brochina* и *Fartulum*. Выявлен криптический вид из рода *Caecum*, отличающийся от *C. derjugini* и *C. bucerium* строением копулятивного аппарата.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи, опубликованные в ведущих рецензируемых научных журналах:

1. **Колбин К.Г.** Размножение и развитие морского блюдечка *Limalepeta lima* (Dall, 1818) (Gastropoda: Lepetidae) из залива Петра Великого Японского моря // Биол. моря. 2006. Т. 32, № 4. С. 305–307.
2. **Куликова В.А., Колбин К.Г., Колотухина Н.К.** Размножение и личиночное развитие брюхоногого моллюска *Cryptonatica janthostoma* (Gastropoda: Naticidae) // Биол. моря. 2007. Т. 33, № 5. С. 374–378.
3. **Колбин К.Г., Куликова В.А.** Личиночное развитие брюхоногого моллюска *Epheria turrita* (Gastropoda: Littorinidae) // Биол. моря. 2008. Т. 34, № 5. С. 374–376.

Публикации в материалах конференций:

1. **Колбин К.Г.** Размножение и развитие моллюска *Brochina derjugini* (Caecidae, Gastropoda) в заливе Петра Великого // Фундаментальные исследования морской биоты: биология, химия и биотехнология: Материалы конф. студентов, аспирантов и молодых ученых НОЦ ДВГУ "Морская биота". Владивосток, октябрь 2002 г. Владивосток: Изд-во ДВГУ. 2002. С. 40–42.
2. **Колбин К.Г., Куликова В.А.** Размножение и развитие *Lottia versicolor* и *Nipponacmea moskalevi* (Gastropoda, Lottiidae) // V регион. конф. по актуальным проблемам экологии, морской биологии и биотехнологии: Материалы конф. студентов, аспирантов и молодых ученых ДВГУ (академия экологии, морской биологии и биотехнологии), ИБМ ДВО РАН. Владивосток, 21–24 ноября 2002. Владивосток: Изд-во ДВГУ. 2002. С. 61–62.
3. **Колбин К.Г., Куликова В.А.** Онтогенез и таксономия брюхоногих моллюсков семейства Caecidae в заливе Петра Великого (Японское море) // Моллюски. Морфология, таксономия, филогения, биогеография и экология: Сб. науч. работ по материалам Седьмого (XVI) совещания по изучению моллюсков. СПб., 14–17 ноября 2006 г. СПб.: ЗИН РАН. 2007. С. 91–94.

Статьи, опубликованные в других изданиях:

1. **Колбин К.Г., Куликова В.А.** Размножение и развитие переднежаберных брюхоногих моллюсков семейства Caecidae в заливе Петра Великого (Японское море) // Зоол. бесп. 2005. Т.2, №.2. С. 217–223.
2. **Куликова В.А., Колбин К.Г., Ярославцева Л.М.** Размножение и развитие брюхоногих моллюсков рода *Littorina* (Gastropoda: Littorinidae) в заливе Петра Великого Японского моря // Бюлл. Дальневосточного малакол. об-ва. 2009. Вып. 13. С. 5–16.
3. **Zaslavskaya N.I., Kolbin K.G.** Genetic and morphological evidence of the existence of three gastropod species of the family Caecidae in Vostok Bay (Peter the Great Bay, Sea of Japan) // Бюлл. Дальневосточного малакол. об-ва. 2009. Вып. 13. С. 55–62.