

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ
УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
«МУРМАНСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ТЕХНИЧЕСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ»

Естественно-технологический институт
Кафедра Биологии и водных биоресурсов

ВЫПУСКНАЯ КВАЛИФИКАЦИОННАЯ РАБОТА

**Фауна и изменчивость моллюсков подкласса Vetigastropoda в морях
евразийской Арктики**

Выполнила:

студентка 2 курса

группы ББ13о-1 ЕТИ МГТУ

_____Кроль Е. Н.

06.03.01 Биология

направленность Гидробиология

Научный руководитель:

к.б.н, зам. директора по науке ММБИ

_____Ишкулов Д. Г.

Научный консультант:

к.б.н., доцент кафедры Биологии и водных биоресурсов

_____Кравец П. П.

Зав. выпускающей кафедрой Биологии и водных биоресурсов:

к защите допускаю _____Шошина Е. В.

Мурманск

2019

СОДЕРЖАНИЕ

РЕФЕРАТ	4
УСЛОВНЫЕ ОБОЗНАЧЕНИЯ	5
ВВЕДЕНИЕ	6
1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	11
1.1 Физико-географическая характеристика евразийской Арктики и прилегающей части Тихого океана	11
1.1.1 Баренцево море	11
1.1.2 Белое море.....	14
1.1.3 Карское море	15
1.1.4 Море Лаптевых	16
1.1.5 Восточно-Сибирское море	19
1.1.6 Чукотское море	20
1.1.7 Берингово море	20
1.2 Зоогеографическое деление евразийской Арктики и прилегающей части Тихого океана	22
1.3 Общая характеристика моллюсков подкласса Vetigastropoda	25
1.4 История изучения моллюсков подкласса Vetigastropoda в морях евразийской Арктики	27
1.5 Микроветигастроподы — микромоллюски подкласса Vetigastropoda ...	30
1.5.1 Моллюски рода <i>Anatoma</i> Woodward, 1859 в морях российского сектора Арктики	30
1.5.2 Фауна семейства Skenidae W. Clark, 1851 в морях евразийской Арктики.....	32
1.5.3 Подсемейство Moelleriinae Hickman et McLean, 1990 в северо-западной Пацифике	32

1.6	Исследование изменчивости <i>Solariella obscura</i> (Couthouy, 1838).....	33
2.	МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ.....	36
3.	РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ.....	42
3.1	Видовой состав рода <i>Anatoma</i> Woodward, 1859 в Российском секторе Арктики.....	42
3.2	Фауна моллюсков семейства <i>Skeneidae</i> W. Clark, 1851 в евразийской Арктике.....	54
3.3	Представители подсемейства <i>Moelleriinae</i> McLean, 1990 в северо-западной части Тихого океана.....	61
3.4	Изменчивость морфологии <i>Solariella obscura</i> (Couthouy, 1838) в морях евразийской Арктики и прилегающей части Тихого океана.....	69
3.4.1	Изменчивость раковины <i>Solariella obscura</i> (Couthouy, 1838).....	69
3.4.2	Изменчивость слепых отростков желудка <i>Solariella obscura</i> (Couthouy, 1838).....	76
	ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	79
	ВЫВОДЫ.....	80
	СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	81

РЕФЕРАТ

Выпускная квалификационная работа «Фауна и изменчивость моллюсков подкласса Vetigastropoda в морях евразийской Арктики» выполнена студенткой группы Бм17о-1 Естественно-технологического института МГТУ Кроль Екатериной Николаевной.

Целью работы являлось изучение разнообразия и изменчивости представителей подкласса Vetigastropoda в морях Евразийской Арктики. Материалом для исследования послужили музейные коллекции Vetigastropoda Зоологического института Российской академии наук, лаборатории макроэкологии и биогеографии беспозвоночных (г. Санкт-Петербург) и Мурманского морского биологического института КНЦ РАН (г. Мурманск).

В российском секторе Арктики обнаружено три вида рода *Anatoma*: *Anatoma crispata*, вид *A. schanderi*, и новый вид для науки с плоским завитком. Вид *A. schioettei* был сведен в синонимы *A. crispata*. В Баренцевом и Карском морях по предварительным данным обитает четыре вида семейства Skeneidae: *Skenea rugulosa*, *S. trochoides*, *S. basistriata*, *S. ossiansarsi*. В состав подсемейства Moelleriinae был включен еще один вид — *Spiromoelleria maculata*, который ранее считался представителем рода *Homalopoma* из подсемейства Coloniinae.

С помощью методов многомерного анализа было показано, что параметры раковины не связаны с вариантами, выделенными по скульптуре. Степень развития слепого отростка желудка *Solariella obscura* зависит от высоты раковины, и, следовательно, возраста моллюска.

Дипломная работа изложена на 91 странице машинописного текста и состоит из введения, трех глав, заключения, выводов и списка использованной литературы. Иллюстрированный материал включает 2 таблицы и 28 рисунков. Список литературы содержит из 100 источников, из которых 55 на иностранных языках.

УСЛОВНЫЕ ОБОЗНАЧЕНИЯ

рак = пустые раковины;

экз. = раковины с телом;

ЗИН = Зоологический институт Российской академии наук, г. Санкт-Петербург;

ТИГ РАН = Камчатский филиал ФГБУН Тихоокеанского института географии ДВО РАН, г. Петропавловск-Камчатский;

ЛМББ = лаборатория макроэкологии и биогеографии беспозвоночных, Санкт-Петербургский государственный университет, г. Санкт-Петербург;

СЭМ = сканирующий электронный микроскоп;

ОБ = количество оборотов;

ВР = высота раковины;

ВПО = высота последнего оборота;

ВУ = высота устья;

ШР = ширина раковины;

ШУ = ширина устья;

ШП = ширина пупка.

ВВЕДЕНИЕ

Подкласс *Vetigastropoda* — монофилетическая группа организмов, или клада, представители которой широко распространены в Мировом океане и характеризуются большим разнообразием внешней и внутренней морфологии. Их раковины кубаревидной, конической или блюдцевидной формы часто имеют вырезку. Размеры варьируют от примерно 1 мм у микромоллюсков семейства *Scissurellidae* Gray, 1847 до 30 см в надсемействе *Haliotoidea* Rafinesque, 1815. Такие мантийные органы, как осфрадии, ктенидии и гипобранхиальные железы могут быть симметричными или асимметричными. Характеристики раковины и радулы, и реже — мягкого тела (анатомия ктенидиев, строение пищеварительной системы и чувствительных эпиподиальных структур) традиционно используются в классификации *Vetigastropoda*.

В настоящее время в подкласс *Vetigastropoda* входят следующие надсемейства: *Pleurotomarioidea* Swainson, 1840; *Scissurelloidea* Gray, 1847; *Lepetodriloidea* McLean, 1988; *Fissurelloidea* Fleming, 1822; *Haliotoidea* Rafinesque, 1815; *Lepetelloidea* Dall, 1882; *Seguenzioidea* Verrill, 1884; *Trochoidea* Rafinesque, 1815, три из которых обитают в морях евразийской Арктики и прилегающей части Тихого океана (*Fissurelloidea* Fleming, 1822; *Scissurelloidea* Gray, 1847; *Trochoidea* Rafinesque, 1815) (Nekhaev, 2014, Bouchet et al, 2017).

Несмотря на многолетнее изучение фауны в Арктике, которое началось еще в первой половине XVIII века, отдельных исследований по представителям *Vetigastropoda* мало. Первая специальная работа (Галкин, 1955), посвященная этой группе в морях евразийской Арктики, появилась лишь в середине XX века. Большую часть публикаций по моллюскам морей российского сектора Арктики составляют краткие экологические сводки и видовые списки.

В современных работах, среди которых каталог моллюсков России и сопредельных стран (Кантор, Сысоев, 2006) и чек-листы (Golikov et al, 2001; Palerud

et al, 2004; Sirenko et al., 2013; Nekhaev, 2014), видовой состав Vetigastropoda описан недостаточно полно.

В настоящее время практически не изучены микроветигастроподы семейств Skeneidae и Anatomidae в Арктических водах восточнее Норвегии, тогда как этим моллюскам в Норвежском море и северной Атлантике посвящены специальные работы (Warén, 1991; 1993; Høisæter, Geiger, 2011).

В северо-западной части Пацифики, граничащей с Арктическими областями известны два представителя подсемейства Moelleriinae Hickman et McLean, 1990 — *Moelleria costulata* (Møller, 1842) и *Spiromoelleria quadrae* (Dall, 1897). Однако на основании новых данных о строении скульптуры раковины и крышечки в эту группу должен быть перенесен еще один вид — «*Homalopoma*» *maculata* (Golikov et Gulbin, 1978) в род *Spiromoelleria* Baxter et McLean, 1984.

Ранее для полиморфного вида *Solariella obscura* (Couthouy, 1838) были выделены три конхологические формы, различающиеся степенью развития скульптуры (Галкин, 1955). Разные авторы находили взаимосвязь между степенью развития скульптуры и формой раковины (Warén, 1993), однако это не было проверено статистически. Изучение изменчивости пищеварительной системы *Solariella obscura* показало, что форма слепых отростков желудков у разных особей неодинаково (Кроль, Нехаев, 2016).

Целью настоящей работы являлось изучение разнообразия и изменчивости представителей подкласса Vetigastropoda в морях Евразийской Арктики.

Для достижения цели были поставлены следующие задачи:

- 1 Провести ревизию микромоллюсков рода *Anatoma* Woodward, 1859 в российском секторе Арктики.
- 2 Изучить фауну семейства Skeneidae Clark, W., 1851 в западной части евразийской Арктики.
- 3 Провести ревизию представителей подсемейства Moelleriinae Hickman et McLean, 1990 в Арктике и прилегающей части северо-западной Пацифики.

- 4 Изучить изменчивость внутренней и внешней морфологии *Solariella obscura* (Couthouy, 1838) в евразийской Арктике.

Предмет исследования: фауна и изменчивость представителей рода *Anatoma*, семейства Skeneidae, подсемейства Moelleriinae, вида *Solariella obscura*.

Объект: представители рода *Anatoma*, семейства Skeneidae, подсемейства Moelleriinae, вида *Solariella obscura*.

Актуальность: несмотря на многолетнее изучение фауны в Арктике, которое началось еще в первой половине XVIII века, отдельных исследований по представителям Vetigastropoda мало. В настоящее время практически не изучены микроветигастроподы семейств Skeneidae и Anatomidae в Арктических водах восточнее Норвегии, как и представители подсемейства Moelleriinae в северо-западной Пацифике. Остаётся непонятным таксономический статус подвидовых форм *Solariella obscura*.

Научная новизна: обнаружено три новых вида для исследуемого региона (один из рода *Anatoma*, два из семейства Skeneidae). Уточнён видовой состав и распространение микроветигастропод в Арктике и северо-западной части Тихого океана. Статистически протестирована связь параметров, определяющих форму раковины, и изменчивость скульптуры полиморфного вида *Solariella obscura*.

Практическая значимость: представители Vetigastropoda являются частью многих бентосных сообществ, поэтому могут служить биологическими индикаторами гидрологического режима. Полученные данные могут быть использованы для мониторинга окружающей среды, выявления изменений происходящих из-за изменений климата и антропогенной деятельности.

Знания об изменчивости и видовом составе арктических Vetigastropoda позволят прийти к пониманию эволюционных путей как внутри группы, так и в типе Mollusca.

Публикации:

- 1 Кроль Е. Н. Видовой состав и распределение раковинных Gastropoda в районе

- западного побережья архипелага Новая Земля / Материалы XXXIV конференции молодых ученых ММБИ КНЦ РАН, посвященной 50-летию со дня рождения члена-корреспондента РАН Д. Г. Матишова. Мурманск : ММБИ КНЦ РАН, 2016. С. 55—57.
- 2 Кроль Е. Н., Нехаев И. О. Изменчивость слепого отростка желудка у *Solariella obscura* (Vetigastropoda: Trochoidea: Solariellidae) // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. 2016. Вып. 20. № 2. С. 89—96.
 - 3 Кроль Е. Н., Нехаев И. О. Раковинные Gastropoda западного побережья архипелага Новая Земля и прилегающей акватории Баренцева моря / Сборник тезисов студенческой научно-технической конференции. Мурманск : Издательство МГТУ, 2016. С. 153—155.
 - 4 Кроль Е. Н., Нехаев И. О. Изучение изменчивости формы раковины *Solariella obscura* (Gastropoda: Vetigastropoda: Trochoidea) методами многомерного анализа / Развитие арктических территорий: опыт, проблемы, перспективы : материалы международной научно-практической конференции (12-15 декабря 2017 г.). Красноярск : Научноинновационный центр, 2018. С. 313—316.
 - 5 Nekhaev I. O., Krol E. N. Diversity of shell-bearing gastropods along the western coast of the Arctic archipelago Novaya Zemlya: an evaluation of modern and historical data // Polar Biology. 2017. V. 40. N 11. P. 2279—2289.
 - 6 Sirenko B. I., Merkuliev A. V., Krol E. N., Danilin D. D., Nekhaev I. O. To a species composition of subfamily Moelleriinae Hickman et McLean, 1990 (Mollusca: Gastropoda: Colloniidae) in the northwestern Pacific // Ruthenica. 2018. V. 28. N 1. P. 19—25.
 - 7 Krol E. N., Nekhaev I. O. Variation of shell shape in *Solariella obscura* (Vetigastropoda: Trochoidea) in the Eurasian Arctic seas and adjacent part of the Western Pacific Океан // The Bulletin of the Russian Far East Malacological Society. 2018. V. 22. N 1/2. P. 69—78.

Сдано в печать:

- 1 Nekhaev I. O., Krol E. N. A review of the genus *Anatoma* Woodward, 1859 in the Eurasian Arctic Seas (Gastropoda: Vetigastropoda) // *Zoosystematica Rossica*.

Апробация работы была проведена на следующих конференциях: «Школа по морской биологии» на базе ПИНРО и ММБИ; международной научно-практической конференции «Развитие арктических территорий: опыт, проблемы, перспективы» (12-15 декабря 2017); всероссийской студенческой научно-технической конференции, СНТК-2018 (17 апреля 2018); предзащита дипломной работы 07 июня 2019, МГТУ; предзащита дипломной работы 17 июня 2019, МГТУ.

Хочу выразить благодарность научному консультанту Нехаеву И.О. (лаборатория макроэкологии и биогеографии беспозвоночных, Санкт-Петербургский государственный университет, г. Санкт-Петербург) за неоценимую помощь в рецензировании этой дипломной работы, предоставленные изображения Vetigastropoda со сканирующего электронного микроскопа и фотоаппарата, возможность работы с коллекциями моллюсков из ЛМББ, а также полезные наставления и вклад в развитие меня как исследователя и личности; Сиренко Б.И. (Зоологический институт Российской академии наук, г. Санкт-Петербург) за предоставленную возможность работы за личным биноклем с музейными коллекциями и совместную работу над публикацией, посвященной семейству Moelleriinae; Пикаловой Р.А. (Зоологический институт Российской академии наук, г. Санкт-Петербург) за предоставленную возможность работы с музейными коллекциями Vetigastropoda.

Часть исследований была выполнена в рамках гранта Президента РФ для молодых кандидатов наук № МК-4797.2018.4 (руководитель И. О. Нехаев).

1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1 Физико-географическая характеристика евразийской Арктики и прилегающей части Тихого океана

Большую часть евразийской Арктики составляет Северный Ледовитый океан — самый маленький по площади и глубине среди всех океанов Земли. Его площадь составляет 14750000 км², средняя глубина — 1225 м, максимальная — 5527 м в Гренландском море. Расположен между Евразией и Северной Америкой. Соединен с Атлантическим океаном через Девисов и Датский проливы, с Тихим — через Берингов пролив.

Моря Северного Ледовитого океана являются шельфовыми, частично или полностью находятся за Полярным кругом, разделены между собой островами и условными линиями, на юге граничат с Евразией, на севере — сообщаются с океаном и отделены от него границей, проходящей по кромке шельфа. Окраинные моря: Баренцево, Карское, Восточно-Сибирское, Чукотское, Лаптевых, Бофорта, Линкольна, Гренландское, Норвежское. Внутренние моря: Баффина и Белое.

Крупнейшие острова и архипелаги в океане: остров Гренландия, архипелаги Новая Земля, Шпицберген, Северная Земля, Земля Франца-Иосифа, Новосибирские острова, острова Конг Оскар, Врангеля, Колгуев, Вайгач.

В центральной части Северного Ледовитого океана круглогодично присутствует подвижный ледяной покров.

Прилегающая часть Тихого океана — Берингово море, которое является окраинным морем Тихого океана. Оно частично расположено на шельфе и сообщается с Чукотским морем и Северным Ледовитым океаном через Берингов пролив.

1.1.1 Баренцево море

Окраинное шельфовое море площадью 1600000 км², расположенное за

Полярным кругом (Ozhigin et al, 2011). Является самым глубоким среди шельфовых морей, окружающих Северный Ледовитый океан. Глубина в открытой части варьирует от 20 м в районе Шпицбергенской банки до примерно 500 м около острова Медвежий, средняя глубина составляет 220 м (Ozhigin et al, 2011).

На севере ограничено линией, проходящей вдоль края материкового склона к северу Шпицбергена и Земли Франца-Иосифа; на западе — вдоль шельфа между западной Норвегией и Шпицбегеном; на востоке — от мыса Кользат на Земле Франца-Иосифа до мыса Желания на Новой Земле и далее вдоль западного побережья Новой Земли, через проливы Карские Ворота и Югорский Шар (Ozhigin et al, 2011). На юге имеет естественный рубеж — побережье Кольского полуострова и сообщается с Белым морем через Горло Белого моря (Добровольский, Залогин, 1982; Ozhigin et al, 2011). На севере Баренцево море свободно сообщается с Северным Ледовитым океаном, на западе — с Норвежским и Гренландским морями, на востоке — с Карским морем (Добровольский, Залогин, 1982).

В Баренцевом море существует несколько архипелагов. Самый крупный из них — Шпицберген площадью 62700 км², вокруг которого расположено несколько островов разной величины, в том числе остров Медвежий. В северной части моря находится архипелаг Земля Франца-Иосифа, состоящий из 191 острова общей площадью 16134 км², в восточной — два крупных острова и многочисленные мелкие, расположенные рядом, составляют архипелаг Новая Земля площадью 81200 км² (Ozhigin et al, 2011).

Юго-западная часть Баренцева моря никогда не замерзает благодаря тому, что в нее со стороны Норвежского моря приходит теплое Нордкапское течение, распадающееся на две крупных ветви. Одна из них тянется вдоль западной границы Баренцева моря, другая — Мурманское течение — не доходя до Новой Земли поднимается в северо-восточном направлении вдоль Северо-Канинской, Гусиной и Новоземельской банок; в северную и западную части из Карского моря и Северного Ледовитого океана заходят холодные течения (рисунки 1, 2А) (Ozhigin et al, 2011).

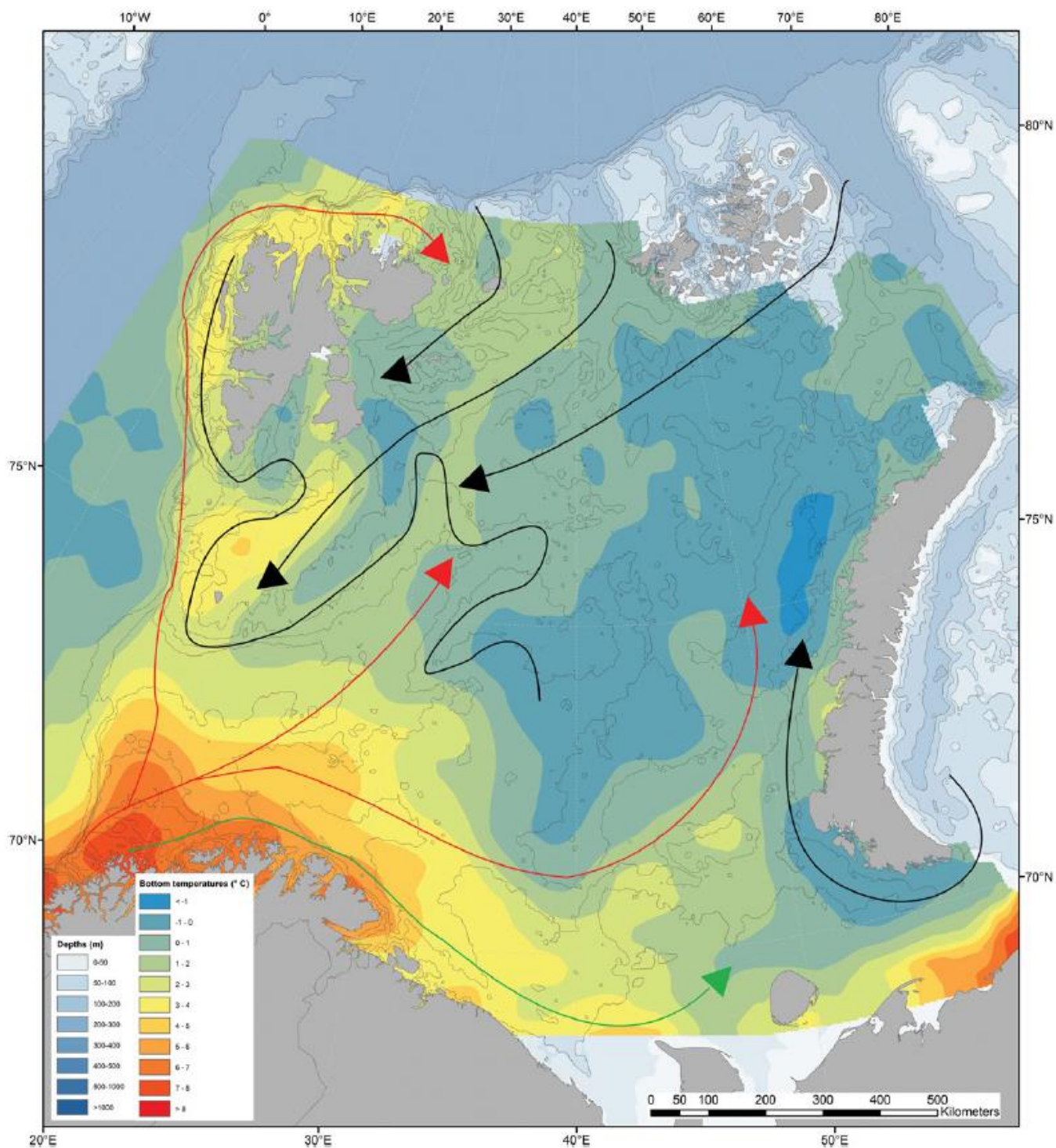


Рисунок 1 — Течения в Баренцевом море (из Jørgensen et al, 2014). Условные обозначения: красные стрелки — теплые течения, черные стрелки — холодные течения, зеленая стрелка — прибрежное течение

Зимой в юго-западной части Баренцева моря температура воды на глубине до 200-300 м составляет $+4...+5$ °С, а в центральной части опускается до 0 °С и остается более-менее постоянной на протяжении всего года, северо-восточная часть в это время покрыта льдом. Летом в юго-западной части поверхностные воды до глубины 20-50 м прогреваются до $+7...+10$ °С; в северо-восточной части температура воды у поверхности колеблется в пределах $0...+5$ °С, на глубине 100 м и более — $0...-1$ °С (Ozhigin et al, 2011). В центральной части в это время года температура поверхностных вод составляет $+5...+6$ °С. Соленость колеблется в пределах 32,8-34,4‰ в направлении с севера на юг (Ozhigin et al, 2011).

Летом под влиянием материкового стока опресняется юго-восточная часть моря, которую поэтому называют Печорским морем (рисунок 2С). В этой акватории во время таяния льдов соленость понижается до 25‰ (Добровольский, Залогин, 1982).

1.1.2 Белое море

Расположено в северной части умеренного пояса, за Полярным кругом находятся только некоторые его северные части. Глубоко врезано в сушу и соединено с Баренцевым морем через мелководный пролив Горло Белого моря (Добровольский, Залогин, 1982). Площадь Белого моря равна 90000 км². Средняя глубина составляет 67 м, максимальная — 350 м в Кандалакшском заливе (Добровольский, Залогин, 1982). Самые глубокие районы — Бассейн и Кандалакшский залив. Северная часть моря самая мелководная — глубины не более 50 м (Добровольский, Залогин, 1982).

Границы Белого моря — естественные рубежи, за исключением северной части, где оно отделено от Баренцева моря условной линией, проходящей от мыса Канин Нос на полуострове Канин до мыса Святой Нос на Кольском полуострове (рисунок 2В).

Самый крупный архипелаг в Белом море — Соловецкие острова площадью 347 км², состоящий из шести крупных и около 100 мелких островов. Рядом с

полуостровом Канин расположены гряды банок — «Северные кошки» (Добровольский, Залогин, 1982).

Зимой море покрыто льдом, температура поверхности воды в это время года в заливах равна $-0,5...-0,7^{\circ}\text{C}$, в Бассейне достигает $-1,3^{\circ}\text{C}$, в Горле и северной части моря опускается до $-1,9^{\circ}\text{C}$. Летом температура воды на глубине до 30-40 м в Кандалакшском заливе повышается до $+14...+15^{\circ}\text{C}$, в Бассейне — до $+12...+13^{\circ}\text{C}$, в Воронке и Горле — до $+7...+8^{\circ}\text{C}$ (Добровольский, Залогин, 1982). В это время года температура воды на глубине более 130 м остается отрицательной и составляет — $1,4^{\circ}\text{C}$.

Материковый сток в Белом море сосредоточен на востоке (Добровольский, Залогин, 1982). Зимой соленость поверхностных вод колеблется в пределах 27,5-30,0‰ с юга на север. Весной поверхностные воды сильно опреснены на востоке — до 10-12‰ в Двинском заливе, на западе — до 23,0-27,0‰ (Добровольский, Залогин, 1982). На глубине от 200 м соленость в течение года остается постоянной — 30‰ (Добровольский, Залогин, 1982).

1.1.3 Карское море

Шельфовое окраинное море площадью 893400 км², расположенное за Полярным кругом. Мелководные плато и глубоководные желоба обуславливают неровный рельеф дна (Добровольский, Залогин, 1982). В направлении с севера на юг расположены два желоба: Святой Анны с глубиной 300-620 м и Воронина глубиной до 420 м. Их разделяет Центральное Карское плато глубиной 50 м (Добровольский, Залогин, 1982). В море преобладают глубины до 100 м, средняя глубина — 111 м, максимальная — 620 м в Желобе Св. Анны.

Ограничено побережьем Евразии и островом Вайгач на юге, архипелагами Новая Земля и Земля Франца-Иосифа на западе, архипелагом Северная Земля и островом Гейберга на востоке (рисунок 2D) (Добровольский, Залогин, 1982). На севере сообщается с Северным Ледовитым океаном, на западе — с Баренцевым морем через проливы Карские Ворота и Югорский Шар, на востоке — с морем

Лаптевых через проливы Вилькицкого, Евгенова, Шокальского.

В Карском море находится много островов, расположенных в северо-восточной части моря: группы островов Арктического института и Известий ЦИК, острова Белый площадью 1900 км², Земля Визе — 288 км², Вилькицкого — 170 км², Неупокоева — 80 км² (Добровольский, Залогин, 1982).

Северо-восточная часть моря покрыта льдом в течение года, тогда как юго-западная — с ноября по июнь-июль. Зимой в подледном слое и на дне температура воды примерно одинакова и равна -1,5...-1,7°C. В районе проникновения глубинных атлантических вод в желоба Св. Анны и Воронина на глубине 100-200 м температура достигает +1...+1,5°C (Добровольский, Залогин, 1982). Летом на свободных ото льда пространствах поверхность воды прогревается до +3...+6°C. До глубины 10-18 м она остается выше 0°C в этих районах, а затем резко понижается по мере приближения ко дну (Добровольский, Залогин, 1982). В остальных частях моря температура поверхности в целом, не меняется, так как солнечное тепло расходуется на таяние льдов.

Материковый сток Карского моря сосредоточен на юге и составляет больше половины материкового стока во все моря сибирской Арктики (Добровольский, Залогин, 1982). Летом поверхностные воды в южной части опресняются до 3-5‰. Зимой соленость поверхности на юге увеличивается до 25-30‰ (Добровольский, Залогин, 1982). На дне соленость более-менее постоянна в течение года и равна 35‰. В северной части моря, благодаря свободному сообщению с океаном, этот показатель тоже не изменяется и составляет 33-34‰ (Добровольский, Залогин, 1982).

1.1.4 Море Лаптевых

Окраинное шельфовое море площадью 672000 км², расположенное за Полярным кругом. Глубина моря возрастает с юга на север от 25 до 100 м. В северной части, где заканчивается шельф, глубина резко увеличивается до 2000 м. Максимальная глубина — 3385 метров, средняя глубина — 540 метров

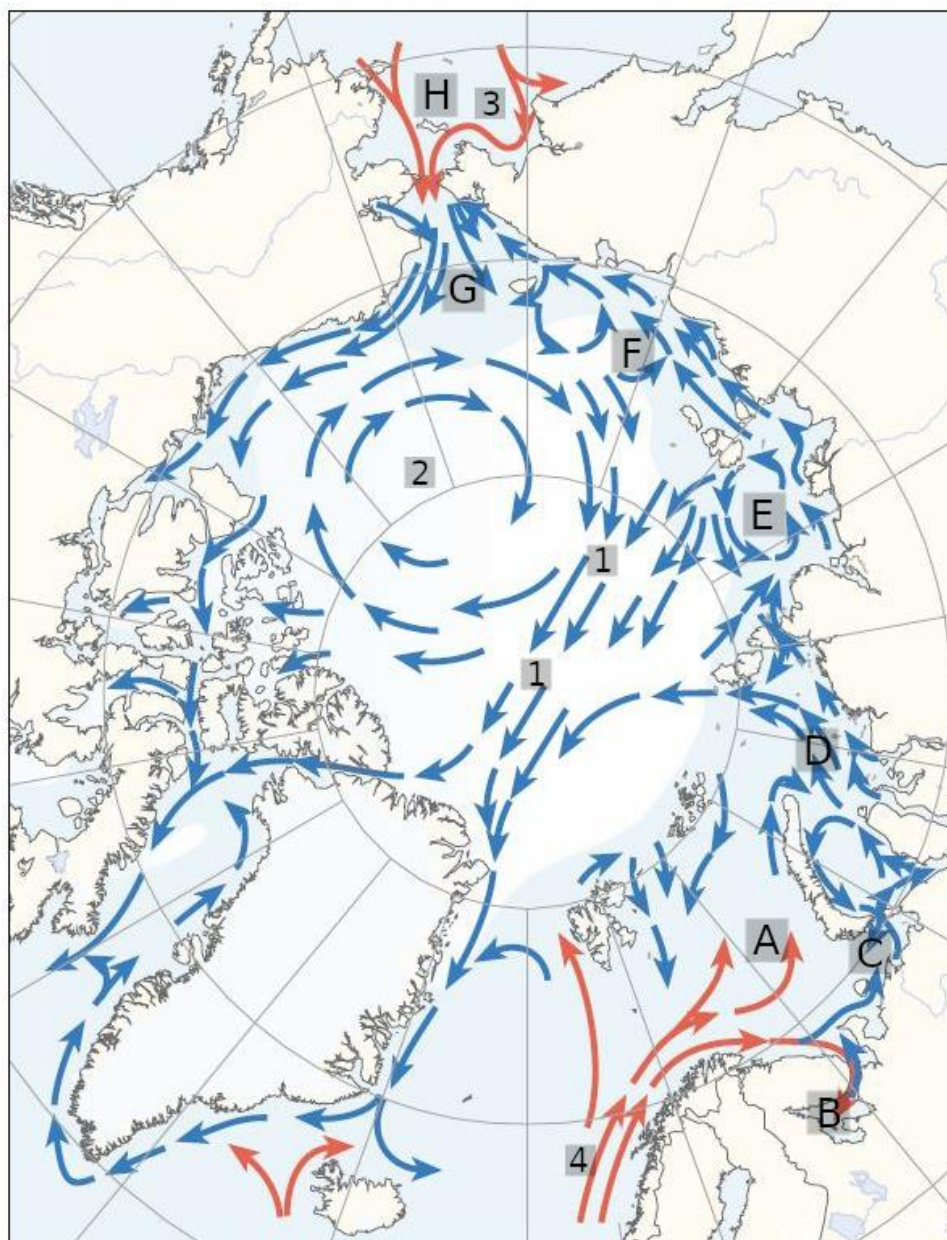
(Добровольский, Залогин, 1982).

На западе море Лаптевых ограничено архипелагом Северная Земля и Таймырским полуостровом, на юге — побережьем Евразии, на востоке — Новосибирскими островами (рисунок 2Е) (Добровольский, Залогин, 1982). На севере свободно сообщается с Северным Ледовитым океаном и отделено от него условной линией, соединяющей мыс Молотова и северную оконечность острова Котельный. На западе море Лаптевых сообщается с Карским морем через проливы Вилькицкого, Евгенова и Шокальского, на востоке соединено с Восточно-Сибирским морем проливами Санникова и Дмитрия Лаптева (Добровольский, Залогин, 1982).

Преимущественно в западной части моря Лаптевых расположено несколько десятков островов. Наиболее крупные одиночные острова: Большой Бигичев площадью 1764 км², Бельковский — 500 км², Малый Таймыр — 250 км², и группы островов Комсомольской Правды, Вилькицкого, Фаддея (Добровольский, Залогин, 1982).

С октября по май море покрыто льдом. Зимой температура воды от поверхности до дна колеблется в пределах -0,8...-1,7°C. Летом поверхность воды в прибрежной части прогревается до +10...+14°C, в центральных районах — до +3...+5°C, в северо-западной части моря — до +0,8...+1°C, на востоке — до +6...+8°C (Добровольский, Залогин, 1982). На глубине от 25 м в юго-восточном и центральном районах температура остается отрицательной и составляет -1,4...-1,5°C.

Море находится под влиянием материкового стока (Добровольский, Залогин, 1982). Зимой соленость поверхностных вод на западе равна 34‰, на востоке — 25‰. Летом на юго-востоке соленость понижается до 5‰, на севере — до 10-15‰, на западе остается высокой — 30-32‰ (Добровольский, Залогин, 1982). На глубине от 10-15 м соленость в течение года не изменяется и составляет 33‰ (Добровольский, Залогин, 1982).



— Cold ocean current Pack ice
— Warm ocean current

Рисунок 2 — Карта течений в морях евразийской Арктики и прилегающей части Тихого океана (из library.arcticportal.org/1375). Буквами обозначены моря исследуемого региона: А — Баренцево; В — Белое; С — Печорское; D — Карское; E — Лаптевых; F — Восточно-Сибирское; G — Чукотское; H — Берингово. Цифрами обозначены основные течения: 1 — Трансарктическое; 2 — круговорот в море Бофорта; 3 — Аляскинское; 4 — Северо-Атлантическое

1.1.5 Восточно-Сибирское море

Шельфовое окраинное море, расположенное за Полярным кругом между Новосибирскими островами и островом Врангеля. Площадь Восточно-Сибирского моря равна 944600 км² (Добровольский, Залогин, 1982). Рельеф дна более-менее ровный. По направлению с запада на восток глубина увеличивается с 20 до 54 м, в районе северной границы моря доходит до 200 м (Добровольский, Залогин, 1982). Максимальная глубина составляет 915 м.

На западе ограничено линией, проходящей через о. Котельный и вдоль восточной границы моря Лаптевых; на юге — побережьем Евразии; на востоке граница проходит от точки с координатами 76°N 180°E до о. Врангеля; на севере — вдоль материкового склона (рисунок 2F) (Добровольский, Залогин, 1982). На севере Восточно-Сибирское море свободно сообщается с Северным Ледовитым океаном; на западе — с морем Лаптевых через проливы Санникова и Дмитрия Лаптева, на востоке — с Чукотским морем через пролив Лонга.

Небольшое количество островов в море расположено по периферии, среди которых архипелаг Новосибирские острова общей площадью 38400 км², находящийся в северо-западной части моря (Добровольский, Залогин, 1982).

Практически круглый год море покрыто льдом. Температура воды на поверхности понижается с юга на север, а с глубиной практически не изменяется (Добровольский, Залогин, 1982). На севере температура воды в течение года составляет около -1,8°C. Летом на юге температура поверхностных вод прогревается до +5°C, в устьях рек — до +7°C (Добровольский, Залогин, 1982).

Материковый сток в Восточно-Сибирском море сосредоточен на юге и по сравнению с морями Карским и Лаптевых невелик. Зимой соленость в восточной части моря у поверхности равна 30‰ (Добровольский, Залогин, 1982). Летом в этом районе она понижается до 10-15‰, вблизи устьев крупных рек — до нуля. На глубине соленость составляет 32‰ (Добровольский, Залогин, 1982).

1.1.6 Чукотское море

Окраинное шельфовое море, большая часть которого находится за Полярным кругом. Расположено между Чукоткой и Аляской (Добровольский, Залогин, 1982). Площадь Чукотского моря составляет 595000 км². Дно моря ровное, преобладают глубины 50 м, максимальная глубина — 1256 м (Добровольский, Залогин, 1982).

На западе Чукотское море ограничено линией, проходящей через о. Врангеля и далее вдоль восточной границы Восточно-Сибирского моря, на юге — северной границей Берингова пролива (рисунок 2G). На западе сообщается через пролив Лонга с Восточно-Сибирским морем, на юге через Берингов пролив — с Беринговым морем, на востоке свободно соединяется с морем Бофорта, на севере — с Северным Ледовитым океаном (Добровольский, Залогин, 1982).

В Чукотском море расположены одиночные острова: Врангеля площадью 7670 км², Геральд — 11,3 км², Колючин — 8 км².

Практически целый год море покрыто льдами (Добровольский, Залогин, 1982). Зимой температура воды в северной части равна -1,7°C, в восточной составляет +1,8°C. Летом теплое Аляскинское течение растапливает лед в южной части моря (Добровольский, Залогин, 1982). В районе Берингова пролива в этот период температура воды увеличивается до +12°C, а в восточной части — до +4...+12°C и остается положительной до самого дна.

Материковый сток небольшой (Добровольский, Залогин, 1982). Зимой соленость колеблется в пределах 31-33,5‰ (Добровольский, Залогин, 1982). Летом соленость воды на поверхности увеличивается с запада на восток от 28‰ до 30-32‰, вблизи устьев крупных рек составляет 3-5‰, в районе Берингова пролива — 32,5‰. На дне соленость в течение года не меняется и составляет 31,7-33,5‰ (Добровольский, Залогин, 1982).

1.1.7 Берингово море

Окраинное море смешанного материково-океанического типа площадью 2315000 км². Расположено на севере Тихого океана и отделено от него Алеутскими и

Командорскими островами (Добровольский, Залогин, 1982). Преобладают глубины до 500 м, средняя глубина — 1640 м, максимальная — 4151 м. Северо-восточная часть моря, расположенная на шельфе, мелководная (Добровольский, Залогин, 1982). В юго-западной части глубины достигают 4000 м. Подводными хребтами Ширшова и Бауэrsa в глубоководном районе дно разделено на три котловины: Алеутская, Бауэрс, Командорская (Добровольский, Залогин, 1982).

На севере Берингово море ограничено линией, проходящей от мыса Новосильского на Чукотском полуострове до мыса Йорк на полуострове Сьюард, на востоке — побережьем Северной Америки, на юге — линией от мыса Хабучь на Аляске через Алеутские острова до мыса Камчатского, на западе — побережьем азиатского материка (рисунок 2Н). Сообщается на севере с Чукотским морем и Северным Ледовитым океаном через Берингов пролив, на юге через Камчатский пролив — с Тихим океаном (Добровольский, Залогин, 1982).

Островов в море не много: на западе расположен остров Карагинский площадью 1935,97 км², на юге — группы Алеутских и Командорских островов, на востоке — острова Святого Лаврентия площадью 4640,12 км², Святого Матвея — 357,049 км², Нельсон — 2183 км², Нунивак — 4226,8 км².

Поверхность моря, за исключением Берингова пролива, большую часть года покрыта льдом (Добровольский, Залогин, 1982). Зимой температура воды до глубины 25-50 метров составляет -1,7...-3°C, летом прогревается до +7...+10°C. На больших глубинах температура в течение года остается постоянной (Добровольский, Залогин, 1982). На глубине 50-200 м температура составляет -1,7°C, до 1000 м — +2,5...+4°C, более 1000 м — +1,5...+3°C.

Материковый сток сосредоточен в северной части моря (Добровольский, Залогин, 1982). Соленость поверхностных вод уменьшается от 33-33,5‰ на юге, до 31,0‰ на востоке и северо-востоке и 28,6‰ в Беринговом проливе. На глубине от 100 м соленость в течение года постоянна и равна 33,2-33,3‰ (Добровольский, Залогин, 1982).

1.2 Зоогеографическое деление евразийской Арктики и прилегающей части Тихого океана

Биогеографическое районирование акваторий проводят для Мирового океана в целом или для всех океанов по отдельности. Моря отдельно, как правило, не рассматривают. Некоторые авторы проводят районирование океана в соответствии с вертикальной зональностью, т. е. отдельно для литорали, шельфа, батииали, абиссали и ультраабиссали (Гурьянова, 1972), другие считают правильным рассматривать разные глубины как одно целое (Жирков, 2010; Миронов, 1994; Кафанов, 1991).

Существующие схемы основаны на разных методах и применимы только к той группе биоты (в отношении животных обычно это классы), для которой их делали (Жирков, 2010). Относительно много составлено схем по биогеографии шельфа Мирового океана: фитогеографическое районирование по макрофитам (Жирков, 2010), различные варианты зоогеографического деления (Гурьянова, 1964; Зезина, 1971; Несис, 1982) и биогеографическое районирование (Briggs, 1995). Данных по более глубоким зонам Мирового океана меньше: районирование батииали проведено Зезиной (1973), районирование абиссали и ультраабиссали — Виноградовой (1977), гипотетическая схема районирования сублиторали и верхней батииали предложена Мироновым (1994).

Только Северный Ледовитый океан в пределах его географических единиц районировали полностью на всех глубинах по единой методике. В нем было выделено от трех до девяти районов (чем больше данных по исследуемому региону, тем больше районов) (Жирков, 2010). Разными авторами предложены схемы деления Северного Ледовитого океана для всего бентоса (Зенкевич, 1947), ракообразных (Гурьянова, 1951; Кусакин, 1979), головоногих (Несис, 1982), двустворчатых (Филатова, 1957) и некоторых групп брюхоногих моллюсков: род *Neptunea* Röding,

1798 (Голиков, 1963), семейство Buccinidae Rafinesque, 1815 (Голиков, 1980) и Mangeliidae P. Fischer, 1883 (=Oenopotinae Bogdanov, 1987) (Богданов, 1990). На основе этих данных Жирков (2010) предложил компилятивную схему районирования Северного Ледовитого океана по полихетам, где выделил глубоководный и шельфовый регионы. Глубоководный включал две провинции, шельфовый — пять (Жирков, 2010).

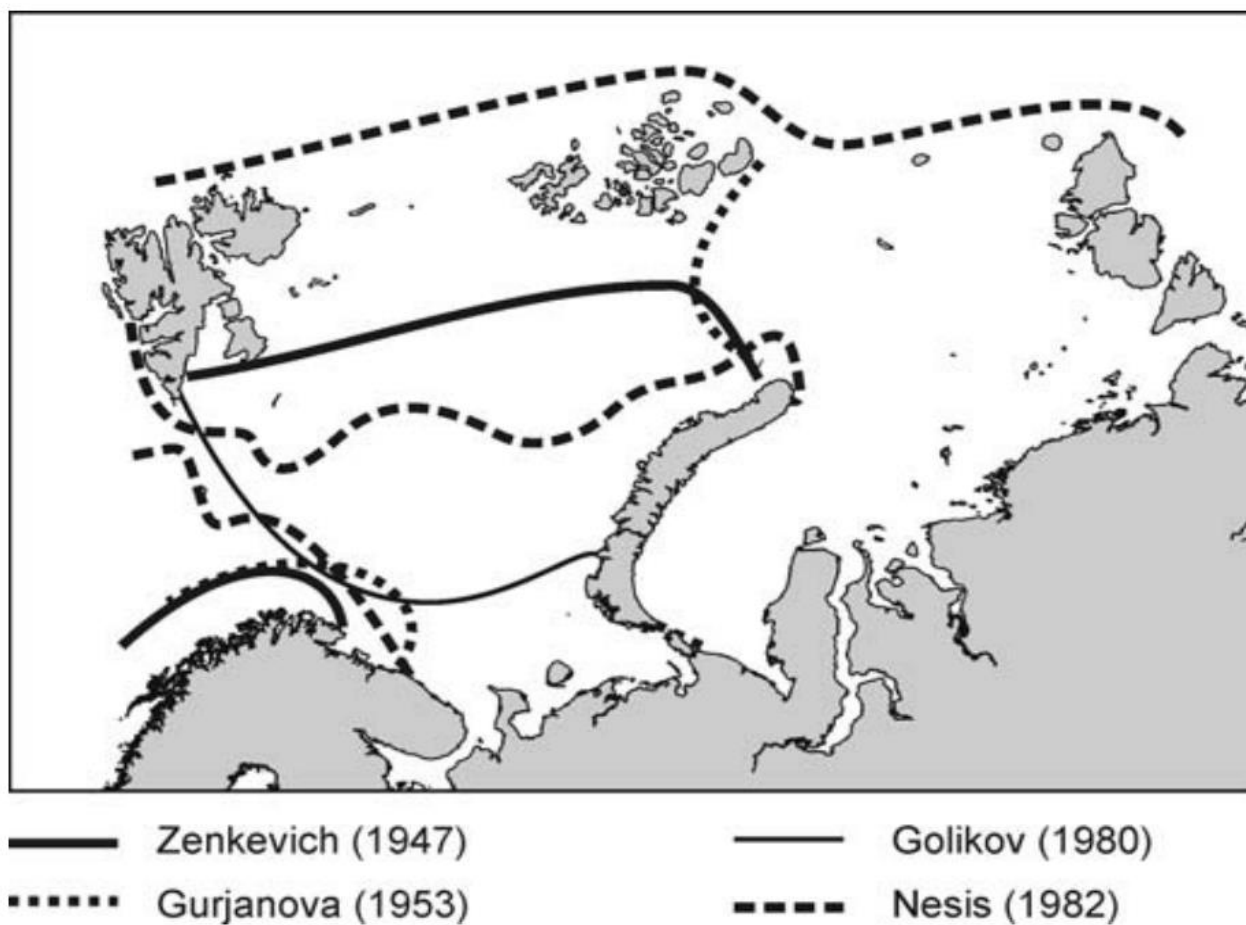


Рисунок 3 — Биogeографическая граница Арктики в работах разных авторов (из Jirkov, 2013)

В Баренцевом море встречаются арктические, boreальные и аркто-boreальные виды, поэтому через эту акваторию с середины XIX века проводят биogeографическую границу арктической и boreальной областей. Единого мнения о положении этой границы, как и о том, что такое арктический вид, не существует

(Jirkov, 2013). В зависимости от изучаемой группы животных авторы приходили к разным результатам (рисунки 3, 4).

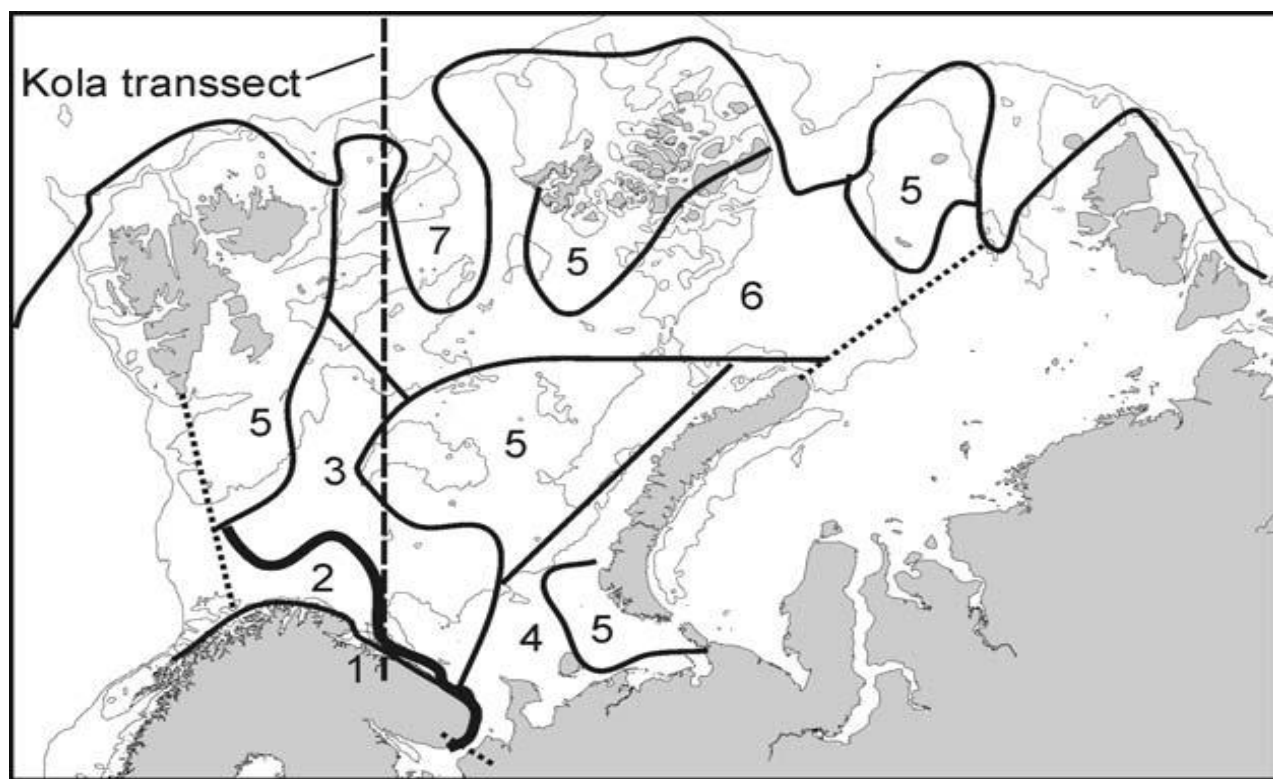


Рисунок 4 — Схема биогеографического районирования Баренцева моря (из Jirkov, 2013). Цифрами на рисунке показаны провинции: 1 — Скандинавская мелководная, 2 — Приатлантическая шельфовая, 3 — Низкоарктическая западная, 4 — Низкоарктическая восточная; 5 — Северо-полярная шельфовая; 6 — Нижнесублиторально-верхнебатиальная Северополярная; 7 — Глубоководная Северополярная; точечные линии — условные границы Баренцева моря; жирная линия — биогеографическая граница Арктики; пунктирная линия (Kola transect) — Кольский меридиан

На основании данных по иглокожим в этой акватории Шорыгиным были выделены три биогеографические группы животных — аркто-бореальные, бореальные и арктические. Аркто-бореальные виды доминировали практически во всем море, в Варангер-фьорде и некоторых теплых норвежских фьордах —

бореальные, в районах крайнего севера Баренцева моря и Карских ворот — арктические (Шорыгин, 1928). Жирков на основе хорологических данных по полихетам всю фауну Баренцева моря вместо привычных трех групп разделил на девять (Jirkov, 2013). Эти группы относились к двум провинциям — арктической и бореальной. В первую входила северо-восточная часть Баренцева моря, во вторую — юго-западная. Жирковым также была рассмотрена биогеографическая структура Белого моря. В этой акватории встречались шельфовые арктические, аркто-бореальные и бореальные виды (Жирков, 2010). Основываясь на данных по бентосу в целом, Зенкевич (1947) провел биогеографическую границу Арктики в направлении с запада на восток от южной оконченности Шпицбергена к северу Новой Земли и от северо-востока Финнмарка вдоль побережья Норвегии. На основании данных по *Vaccinidae* граница была проведена от северо-западной оконченности Южного острова Новой Земли до юга Шпицбергена (Голиков, 1980). По головоногим моллюскам — от северо-востока Кольского полуострова к Гренландскому морю, от северной оконченности Новой Земли к югу Шпицбергена и вдоль северных берегов архипелагов Шпицберген, Земля Франца-Иосифа и Северная Земля (Несис, 1982). По полихетам — от Горла Белого моря вдоль Мурмана к району полуострова Рыбачий и далее до западной границы Баренцева моря южнее острова Медвежий (Jirkov, 2013).

1.3 Общая характеристика моллюсков подкласса *Vetigastropoda*

Моллюски подкласса *Vetigastropoda* широко распространены в Мировом океане от приливно-отливных зон до больших глубин. Представители этой группы имеют разнообразную внешнюю и внутреннюю морфологию. Их кубаревидные, конические или блюдцевидные раковины (Галкин, 1955; Aktipis, Giribet, 2011) часто снабжены вырезкой (Aktipis, Giribet, 2011). Размеры моллюсков варьируют от

примерно 1 мм у семейства Scissurellidae Gray, 1847 до 30 см в надсемействе Haliotoidea Rafinesque, 1815. Мантийные структуры (осфрадии, ктенидии и гипобранхиальные железы) могут быть симметричными или асимметричными (Aktipis, Giribet, 2011). Для классификации Vetigastropoda традиционно используют данные по анатомии ктенидиев, строению пищеварительной системы и чувствительных эпиподиальных структур (Aktipis, Giribet, 2011), а также признаки раковин и радул.

Практически все моллюски подкласса Vetigastropoda раздельнополые, за исключением некоторых глубоководных видов.

Биотические отношения внутри группы и ее представителей с другими организмами изучены неполно. Известно, что их поедают бентосоядные ластоногие, птицы, рыбы и хищные беспозвоночные (*Natica clausa*, *Paralithodes camtschatica*) (Галкин, 1955). *Margarites helycinus* конкурирует с *Lacuna vincta* за места на ламинарии (Галкин, 1955). Представители подкласса Vetigastropoda питаются в основном мшанками, оболочниками и губками, Haliotoidea и Trochoidea Rafinesque, 1815 являются фитофагами, глубоководные виды — детритофагами.

Группу Vetigastropoda с момента неоднократно пересматривали в связи с необходимостью понимания эволюционных путей внутри класса Gastropoda. Первоначально исследовали основывались на данных по внутренней и внешней морфологии моллюсков (Salvini-Plawen, 1980; Salvini-Plawen, Haszprunar, 1987; Haszprunar, 1988; Ponder, Lindberg, 1997), а с конца XX века начали активно применять молекулярный подход (Geiger, Thacker, 2005; Aktipis, Giribet, 2011; Uribe et al, 2015). В настоящее время Vetigastropoda — клада морских брюхоногих моллюсков (Bouchet, Rocroi, 2005) (монофилетическая группа, имеющая одного общего предка на «дереве жизни»), которую традиционно рассматривают как подкласс (Bouchet et al, 2017).

В подкласс Vetigastropoda входят следующие надсемейства: Pleurotomarioidea Swainson, 1840; Scissurelloidea Gray, 1847; Lepetodriloidea McLean, 1988;

Fissurelloidea Fleming, 1822; Haliotoidea; Lepetelloidea Dall, 1882; Seguenzioidea Verrill, 1884; Trochoidea, три из которых обитают в российском секторе Арктики (Fissurelloidea Fleming, 1822; Scissurelloidea Gray, 1847; Trochoidea) (Nekhaev, 2014; Bouchet et al, 2017).

1.4 История изучения моллюсков подкласса Vetigastropoda в морях евразийской Арктики

Исследования фауны Vetigastropoda обычно проводились в рамках исследований всей фауны и/или всей донной фауны.

Систематическое исследование фауны Арктики началось в первой половине XVIII века. Миддендорфом (Middendorff, 1849) был сделан первый обзор моллюсков в морях России.

Видовой состав раковинных брюхоногих моллюсков в Баренцевом море в целом описан в каталоге Брызгина (Брызгин и др., 1981).

Донные моллюски побережья Норвегии описаны в монографии Сарса (Sars, 1878) и более поздних работах Хоисаэтера (Høisæter, 2009, 2010); арктической части Норвежского моря — в статье Варена и Буше (Warén, Bouchet, 1979).

По моллюскам мурманского берега был составлен аннотированный список видов (Герценштейн, 1885). Дерюгиным (1915) была сделана крупная работа по изучению фауны Кольского залива. Современные исследования этого района, в основном, посвящены изучению донных сообществ в целом (Фролова и др. 2003; Любина и др., 2014).

По району разреза «Кольский меридиан» (рисунок 4, Kola transect) (стандартный гидрологический разрез в Баренцевом море, проходящий по меридиану 33°10' E от Кольского залива до 75° E на север (Стрелкова, 2016), где уже более 100 лет проводятся исследования донной фауны (Нехаев, Любин, 2016),

наиболее полный список видов донных беспозвоночных был опубликован Дерюгиным (1924). Особое внимание видовому составу брюхоногих и лопатоногих моллюсков в этой акватории уделено в недавних исследованиях (Нехаев, Любин, 2016).

Северная часть Баренцева моря изучена слабо. По результатам экспедиции 1908 года на Шпицберген, Однер (Odhner, 1915) описал моллюсков из этого района.

Видовые списки моллюсков восточной части Баренцева моря были опубликованы на основании данных, полученных в экспедициях Н.А.Э. Норденшёльда в 1875-1876 гг. и 1878-1879 гг. (Leche, 1878; Aurivillius, 1885). По результатам исследований этого района в 1908 году составлен аннотированный список моллюсков (Dautzenberg, Fischer, 1911). Большой объем зоологического материала был собран в ходе норвежской экспедиции на Новую Землю в 1921 году и описан в работе Грига (Grieg, 1924). По заливу Моллера, Черной губе и Маточкиному Шару в рамках исследований окружающей среды вдоль Северного морского пути (судоходного пути между Атлантическим и Тихим океанами) были опубликованы подробные списки видов бентосных животных с описанием природных условий (Ушаков, 1927; 1931; Гурьянова, Ушаков 1928). Более поздние исследования восточной части Баренцева моря представляют собой краткие экологические сводки (напр. Дерюгин, 1927; Голиков, Аверинцев, 1977; Денисенко и др. 1995; Pogrebov et al., 1997; Фролова и др. 2011).

В Печорском море относительно недавние исследования посвящены изучению структуры донных сообществ и их распределению (Denisenko et al, 2003).

По моллюскам белого моря составлен определитель (Голиков, 1987). Раковинные брюхоногие моллюски из Карского моря описаны в работах Любина (2000; 2003). Исследованы заднежаберные моллюски Восточно-Сибирского моря и моря Лаптевых (Чабан, 2004; 2010).

По сравнению с другими морями евразийской Арктики и прилегающей части Тихого океана, фауна в Баренцевом море, особенно в районе мурманского берега,

остается наиболее подробно изученной (Nekhaev, 2016).

Несмотря на многолетнюю историю изучения фауны в евразийской Арктике и прилегающих акваториях, первые отдельные работы по представителям группы Vetigastropoda в этом регионе появились примерно в середине XX века. Одной из таких работ стала монография Галкина (1955), посвященная моллюскам подкласса Vetigastropoda в восточной Арктике. Позднее благодаря использованию дночерпателей (вместо драг и донных тралов) для отбора проб появилось больше данных о мелких представителях донной фауны (Nekhaev, Krol, 2017). С появлением сканирующего микроскопа произошло событие под названием protoconch revolution (Bouchet, Strong, 2010) — стало возможным изучать очень мелкие объекты, например, скульптуру раковин и протоконхов моллюсков под большим увеличением и получать их точные фотографии. В результате этого в северной Атлантике была проведена ревизия рода *Anatoma* (Høisæter, Geiger, 2011), а также группы средиземноморских Skeneidae Clark W., 1851 (Warén, 1992) и рода *Skenea* Fleming, 1825 в районе Исландии и Скандинавии (Warén, 1991; 1993).

Современные видовые списки, в которых описан видовой состав Vetigastropoda в евразийской Арктике — это каталог моллюсков России и сопредельных стран (Кантор, Сысоев, 2006) и чек-листы (Golikov et al, 2001; Palerud et al, 2004; Sirenko et al., 2013; Nekhaev, 2014).

Подкласс Vetigastropoda до сих пор остается плохо изученным в евразийской Арктике. Во-первых, ввиду особенностей сбора и последующей обработке проб с конца XIX до начала XX века (Nekhaev, Krol, 2017) оказался не полностью учтен видовой состав некоторых мелких моллюсков из этой группы. Во-вторых, подкласс Vetigastropoda, как и остальные брюхоногие моллюски, редко вносят значимый вклад в количественные характеристики донной фауны, собираемой при помощи дночерпателей, поэтому их точный видовой состав в исследуемом регионе не выявляли (Нехаев, Любин, 2016). В-третьих, некоторые авторы допускали ошибки в идентификации видов (Nekhaev, 2016).

1.5 Микроветигастроподы — микромоллюски подкласса Vetigastropoda

Микромоллюски во взрослом состоянии достигают не более 5-7 мм в размерах. Ввиду своего небольшого размера они могут быть утеряны при промывке проб на судне. По сравнению с более крупными Vetigastropoda, их сложнее идентифицировать с помощью стереоскопического микроскопа: часто они могут быть приняты за ювенильные раковины крупных улиток или ошибочно отнесены к представителям других таксонов микромоллюсков. Вследствие этого, а также специфики исследований в евразийской Арктике (глава 1.4), в некоторых группах микроветигастропод, обитающих в этих акваториях, долгое время признавали гораздо меньше видов, чем оказалось на самом деле. Среди микромоллюсков предположительно еще около тысячи неописанных видов (Geiger et al, 2007). Фауна моллюсков небольшого размера в конечном итоге может составить большую часть биоразнообразия.

В исследуемом регионе обитают микроветигастроподы рода *Anatoma* Woodward, 1859, семейства Skeneidae W. Clark, 1851 и подсемейства Moelleriinae Nickman et McLean, 1990.

1.5.1 Моллюски рода *Anatoma* Woodward, 1859 в морях российского сектора Арктики

Моллюски рода *Anatoma* относятся к семейству Anatomidae McLean, 1989 (Geiger, Sasaki, 2009) и встречаются во всех морях Мирового океана. Раковины *Anatoma* имеют селенизону (рисунок 5, *s*) с вырезкой ближе к устью и часто — фуникулус (рисунок 5, *f*) — шнурок, соединяющий нижний коллюмельярный край устья и пупок. Расстояние между началом селенизоны и швом последующего

оборота (*sutsel*) (рисунок 5, *st*) как и предыдущие признаки, имеет систематическое значение.

Долгое время многие авторы считали, что в Арктике и северной Атлантике семейство Anatomidae представлено единственным видом *Anatoma crispata* (Fleming, 1828) (Sars, 1878; Герценштейн, 1885; Горбунов, 1946; Golikov, 1995; Golikov et al, 2001; Nekhaev, 2014). Недавно ХоисаETER и Гейгер (Høisæter, Geiger, 2011) провели ревизию рода *Anatoma* в северной Атлантике и обнаружили в этом районе пять видов рода.

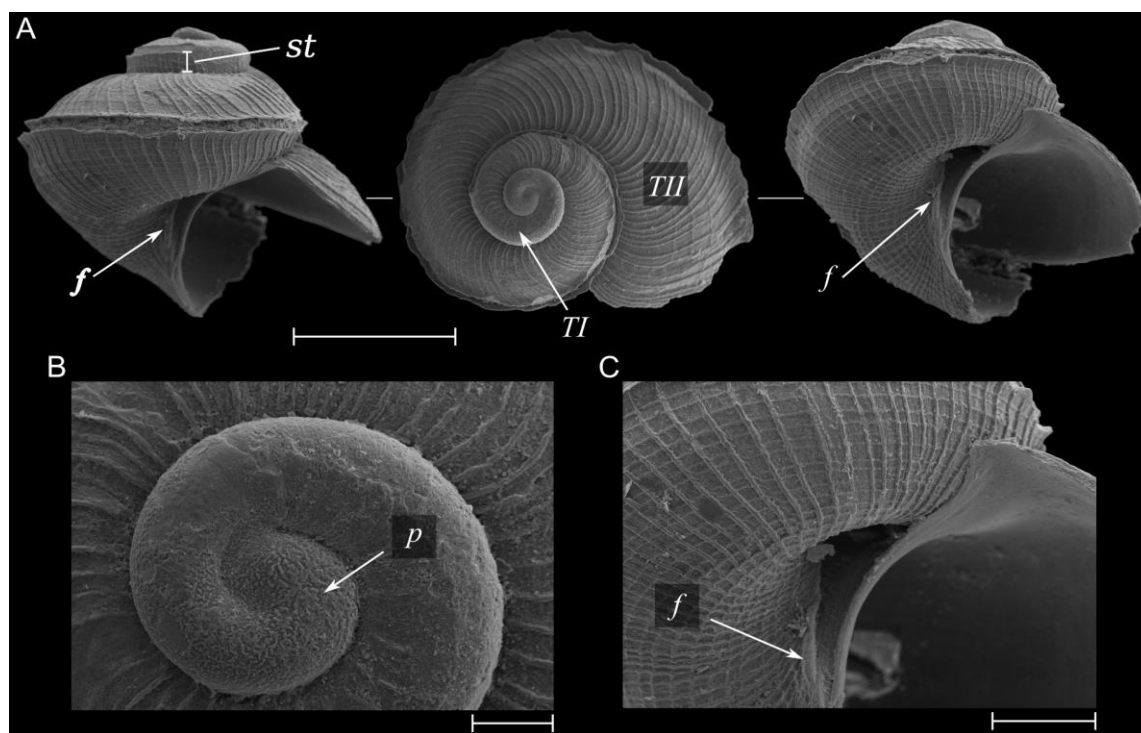


Рисунок 5 — Раковина *Anatoma* Woodward, 1859. В — детали протоконха; С — детали фуникулуса; *st* — *sutsel*; *f* — фуникулус; *TI* — телеоконх I; *TII* — телеоконх II; *p* — протоконх . Масштабные линейки: А = 1 мм; В = 100 мкм; С = 300 мкм

Однако новая информация о моллюсках этого рода в морях евразийской Арктики практически отсутствует. Нехаевым (Nekhaev, 2014) было отмечено, что в юго-западной части Баренцева моря встречается единственный вид *Anatoma crispata sensu stricto*. Тем не менее, при повторном изучении его материала и коллекций

моллюсков из других частей Российской Арктики были получены новые данные по систематике и распространению видов рода *Anatoma*.

1.5.2 Фауна семейства Skenidae W. Clark, 1851 в морях евразийской Арктики

Представители семейства Skeneidae имеют небольшие размеры от 0,8 до 5 мм. Их раковины могут быть кубаревидными или уплощенными, гладкими или с выраженной скульптурой, часто расположенной вокруг пупка (Галкин, 1955; Warén, 1992). Для идентификации видов обычно используют морфологию радулы и раковины (Nekhaev, 2014; Warén, 1991, 1993). Половая система Skeneidae изучена слабо. Известно, что представители этого семейства являются гермафродитами и имеют большой пенис различной формы у правого переднего угла параподиума (Warén, 1992).

Skeneidae северо-восточной Атлантики изучены в работах Варена (Warén, 1991, 1992, 1993). В морях Арктики восточнее Норвегии об этом семействе известно мало. В различных фаунистических исследованиях описаны лишь два вида: *Skenea trochoides* (Friele, 1876) и *Skenea basistriata* (Jeffreys, 1877). Относительно недавно в чек-листе по моллюскам Мурманска Нехаевым (Nekhaev, 2014) помимо ранее известных видов были отмечены два новых для региона — *Skenea rugulosa* (Sars G. O., 1878) и *Skenea ossiansarsi* Warén, 1991. В районе Кольского полуострова автором был отмечен еще один вид — *Skenea* cf. *trochoides*, отличающийся от *Skenea trochoides* более крупными размерами.

При изучении коллекций ЗИН из морей евразийской Арктики были получены новые данные о фауне Skeneidae.

1.5.3 Подсемейство Moelleriinae Nickman et McLean, 1990 в северо-западной Пацифике

В подсемействе Moelleriinae, относящемся к семейству Colloniidae Cossmann, 1917, известно только три вида: *Moelleria costulata* (Møller, 1842), *Spiromoelleria quadrae* (Dall, 1897) и *Spiromoelleria kachemakensis* Baxter et McLean, 1984 (Голиков,

Гульбин, 1978; Кантор, Сысоев, 2006; Sirenko et al., 2013). Как и представители рода *Homalopoma* Carpenter, 1864 из семейства Colloniidae Cossmann, 1917, все три вида имеют известковую крышечку и рипидоглоссную радулу (Schroeder, 2012). Однако *Moelleria* Jeffreys, 1865 и *Spiromoelleria* Baxter et McLean, 1984, в отличие от *Homalopoma*, имеют мультиспиральный рисунок на внешней стороне крышечки, которая не может втягиваться глубже краев устья (Baxter, McLean, 1984). В соответствии с этим, вид, описанный ранее как *Homalopoma maculata* Golikov et Gulbin, 1978 должен быть удален из рода *Homalopoma*, потому что он имеет мультиспиральный рисунок на внутренней стороне крышечки, которая не втягивается глубже краев устья.

Спиральная скульптура *Homalopoma maculata* характерна для *Spiromoelleria*, а *Homalopoma maculata* не имеет типичной черты рода *Moelleria* — сливающиеся элементы осевой скульптуры.

1.6 Исследование изменчивости *Solariella obscura* (Couthouy, 1838)

Представители Trochoidea часто характеризуются высокой внутривидовой изменчивостью морфологии раковины. Галкин (1955) пытался объяснить конхологическую изменчивость таких видов, обитающий в евразийской Арктике и северо-западной части Тихого океана. Наиболее изменчивых представителей Trochoidea автор разделил на экологические (вариететы) и географические (подвиды) категории. В частности, для вида *Solariella obscura*, широко распространенного в арктических водах Северного полушария, были выделены следующие формы: var. *intermedia* (рисунок 6А) имел скульптуру из спиральных бороздок, покрывающих всю поверхность раковины и линий роста, встречался на глубине 6-90 м; типичная форма (рисунок 6В) характеризовалась наличием 2-3 спиральных ребер на последнем обороте и осевой скульптуры из ребер или складок,

обитала на глубине 3-355 м; спиральная скульптура *Solariella obscura* var. *bella* (рисунок 6С) состояла из 3-4 гребней на последнем обороте, вариант встречался на глубине 39-513 м (Галкин, 1955).

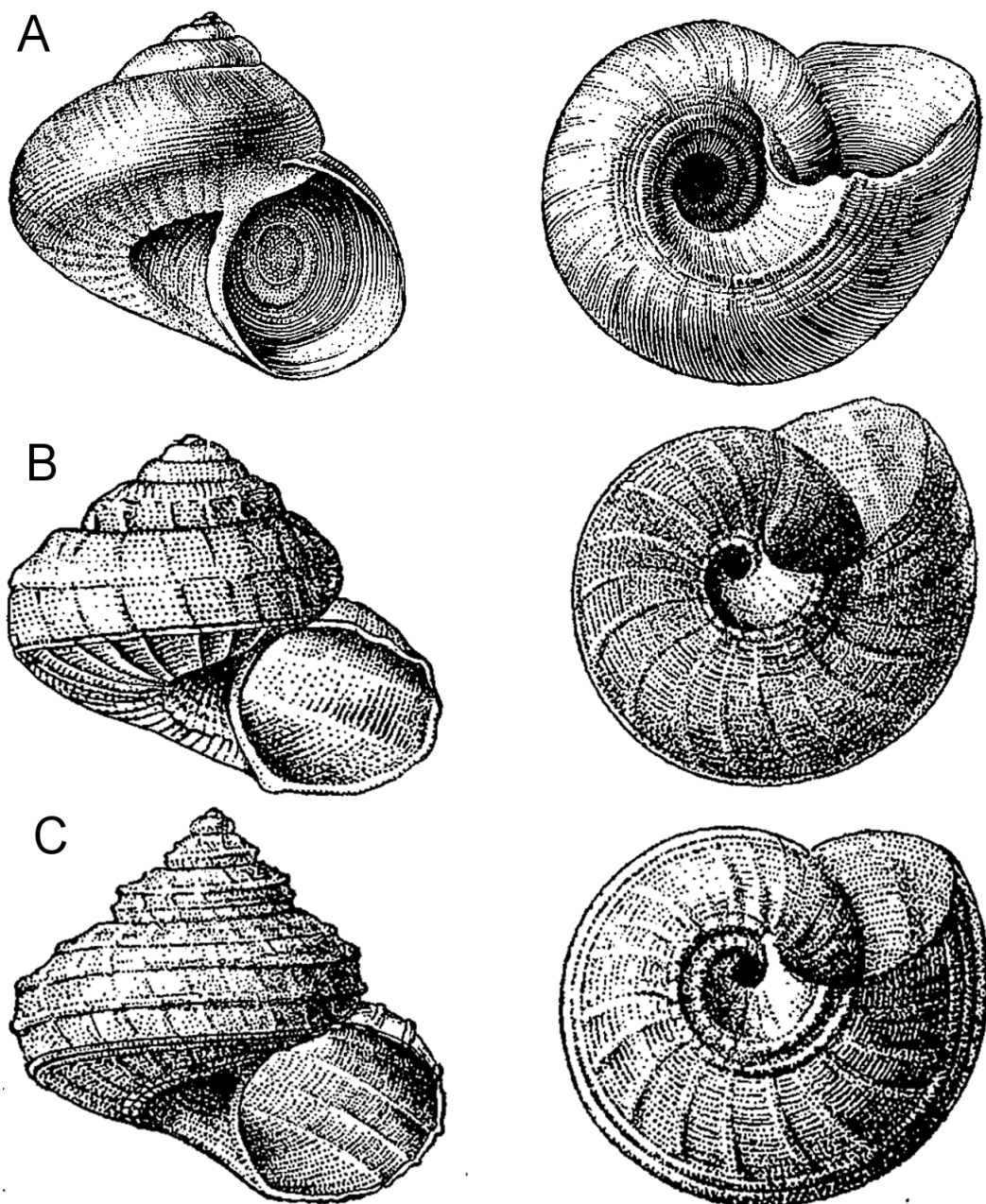


Рисунок 6 — Конхологические формы *Solariella obscura* (Couthouy, 1838). А — *Solariella obscura* var. *intermedia*, В — типичная форма, С — *Solariella obscura* var. *bella* (Галкин, 1955)

Предполагалось, что экземпляры с хорошо развитой скульптурой (т. е. принадлежащие к var. *bella* у Галкина) имели более высокий завиток, чем экземпляры практически без скульптуры или гладкие (var. *intermedia*) (Галкин, 1955; Warén, 1993).

Предыдущие попытки классификации *Solariella obscura* sensu lato производились исключительно на основании признаков раковины и радулы (Галкин, 1955; Warén, 1993), а гипотезы о связи формы раковины со скульптурой не были проверены статистически. Сравнительно недавние исследования изменчивости внутренней морфологии *Solariella obscura* показали, степень развития слепого отростка желудка у представителей вида зависит от размеров раковины и, следовательно, возраста моллюсков (Кроль, Нехаев, 2016).

2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для работы послужили музейные коллекции *Vetigastropoda* Зоологического института Российской академии наук (г. Санкт-Петербург), лаборатории макроэкологии и биогеографии беспозвоночных (г. Санкт-Петербург) и Мурманского морского биологического института КНЦ РАН (г. Мурманск).

Всего было изучено 314 проб (1395 экз., 255 рак.), из которых просмотрено 79 проб (284 экз., 49 рак.) из Баренцева моря; 4 пробы (4 экз., 26 рак.) из Карского моря; 1 проба (1 рак.) из Восточно-Сибирского моря; 1 проба (1 рак.) из моря Лаптевых; 3 пробы (2 экз., 1 рак.) из Чукотского моря; 7 проб (7 экз., 1 рак.) из Берингова моря, 17 проб из Охотского моря (22 экз., 1 рак.); 4 пробы (4 экз.) из Японского моря; 1 проба (74 экз.) из района Аляски.

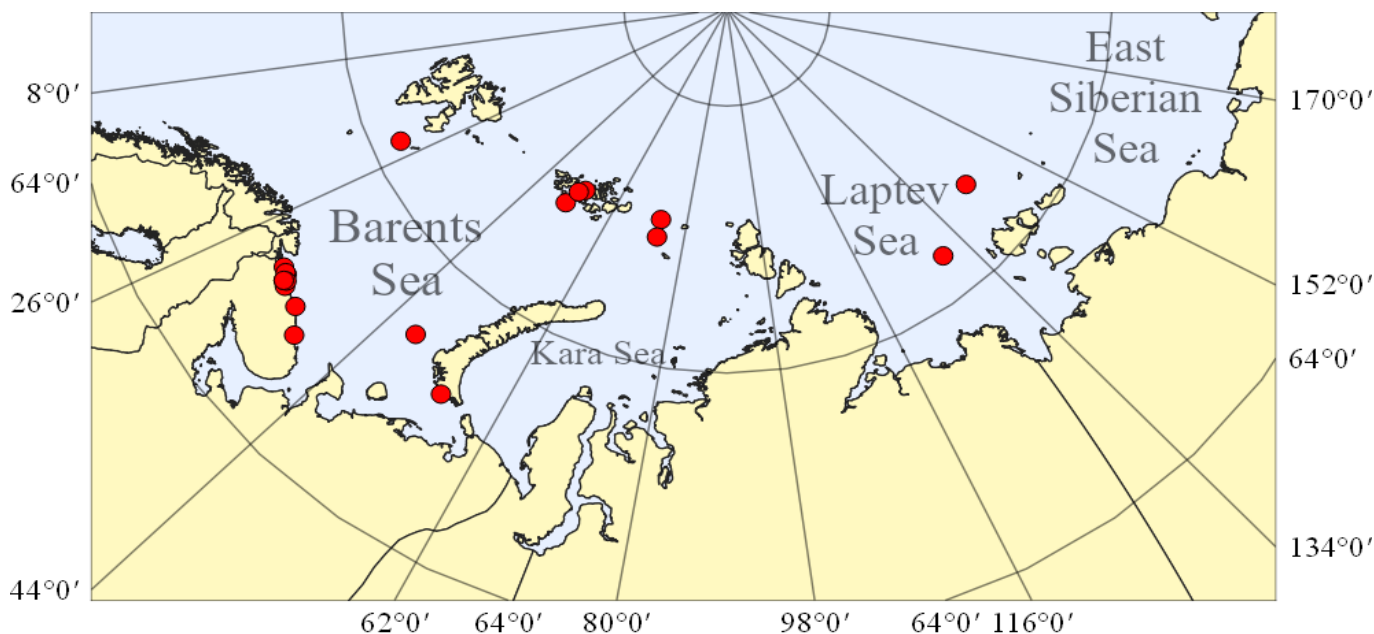


Рисунок 7 — Распространение представителей рода *Anatomia* Woodward, 1859 в евразийской Арктике

Моллюски были изучены с помощью стереоскопических микроскопов Motis K400 и МБС-10. На сканирующем электронном микроскопе Zeiss Merlin в

интердисциплинарном ресурсном центре «Нанотехнологии» Санкт-Петербургского государственного университета (г. Санкт-Петербург) Нехаевым И.О. были сделаны фотографии экземпляров *Anatoma* и *Skeneidae*, которые используются в этой работе с его разрешения, Сиренко Б. И. сфотографированы представители *Moelleriinae*.

Для выявления видового состава *Anatoma* в российском секторе Арктики была просмотрена 21 проба (16 экз., 50 рак.) этого рода (рисунок 7). Гипотеза о нормальности распределения осевых ребер у видов *Anatoma crispata* и *Anatoma schioettei* Høisæter et Geiger, 2011 была протестирована с помощью критерия Шапиро-Уилка.

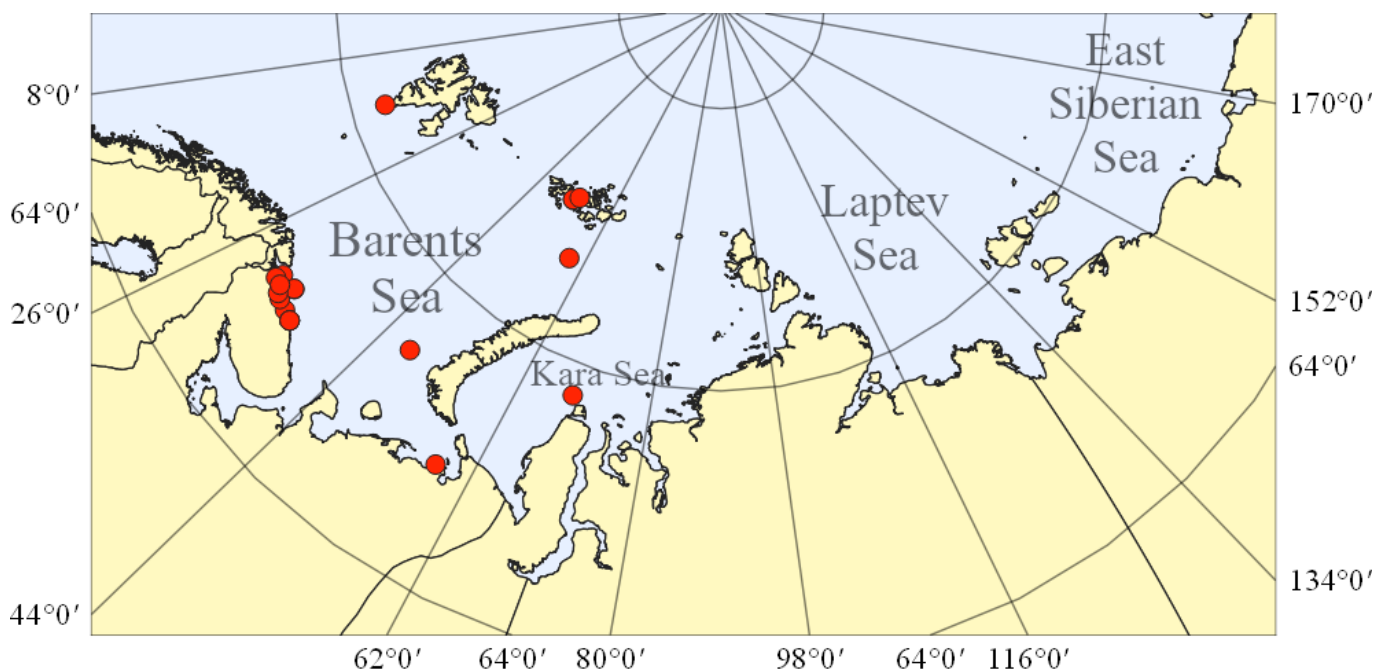


Рисунок 8 — Распространение представителей семейства *Skeneidae* W. Clark, 1851 в евразийской Арктике

Для изучения фауны *Skeneidae* в морях евразийской Арктики было просмотрено 34 пробы (61 экз., 17 рак.) этого семейства (рисунок 8).

Совместно с Нехаевым И.О. и коллегами из ЗИН для изучения видового состава *Moelleriinae* было просмотрено 33 пробы (98 экз., 3 рак.) этого подсемейства (рисунок 9).

Раковины *Anatoma* были измерены по следующим параметрам: высота раковины; высота последнего оборота; высота устья; ширина устья; ширина раковины; диаметр протоконха; ширина инициальной части протоконха; число оборотов протоконха, телеоконха I, телеоконха II (рисунок 10), всей раковины, посчитано количество осевых и спиральных ребер.

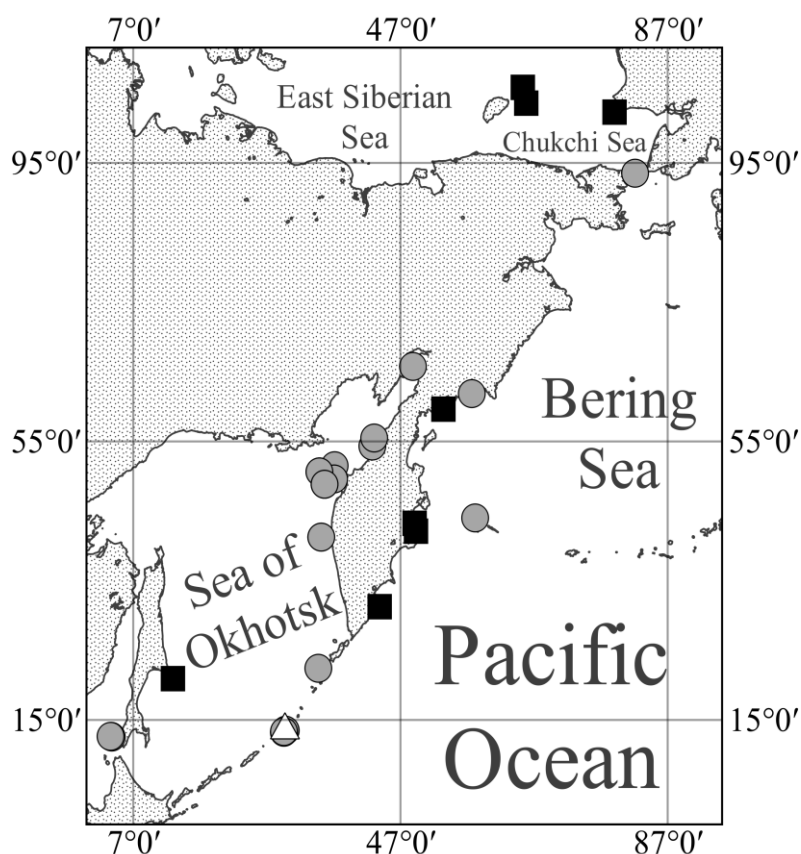


Рисунок 9 — Распространение представителей подсемейства Moelleriinae Hickman et McLean, 1990 в северо-западной части Тихого океана (Sirenko et al, 2018). Условные обозначения: квадраты – *Moelleria costulata*; круги – *Spiromoelleria maculata*; треугольник – *Spiromoelleria quadrae*

Раковины Skeneidae и Moelleriinae были промерены по следующим параметрам: высота раковины; высота последнего оборота; высота устья; ширина устья; ширина раковины; диаметр протоконха; ширина инициальной части протоконха; число оборотов протоконха, телеоконха, посчитано количество

спиральных и осевых ребер вокруг пупка.

С помощью сканирующего электронного микроскопа было изучено 15 моллюсков рода *Anatoma*, для семи из них сделаны препараты радулы; 20 моллюсков семейства *Skeneidae*, девять препаратов радул; пять моллюсков подсемейства *Moelleriinae*, 4 препарата радул.

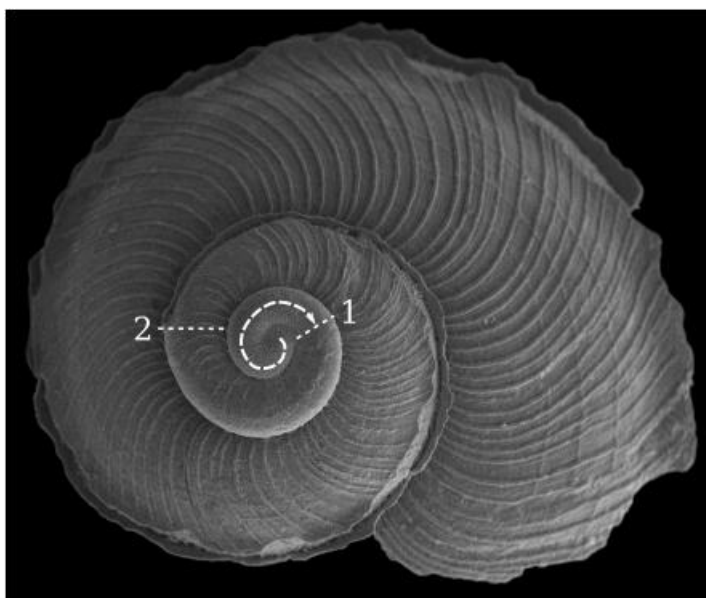


Рисунок 10 — Схема подсчета количества оборотов *Anatoma*. От инициальной части протоконха до пунктирной линии 1 — обороты протоконха, от линии 1 до линии 2 — обороты телеоконха I, от линии 2 и далее — обороты телеоконха II

Раковины и радулы были очищены от загрязнений водным раствором гипохлорида натрия, после чего промыты дистиллированной водой и монтированы на столик для сканирующего микроскопа.

Для изучения конхологической изменчивости *Solariella obscura* в Арктике было просмотрено 188 проб (987 экз., 161 рак) моллюсков этого вида (рисунок 11). На девяти выборках (265 экз.) с помощью анализа главных компонент и дискриминантного анализа была проверена гипотеза о связи форм (вариететов) *S. obscura*, выделенных по скульптуре, с параметрами формы раковины.

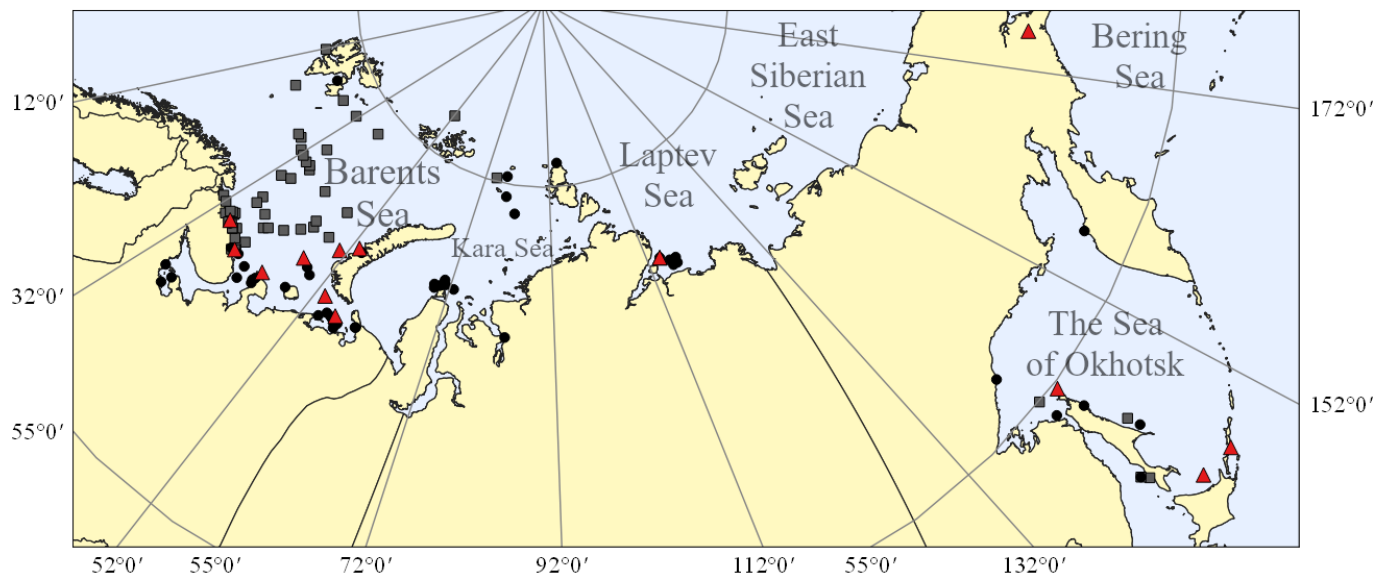


Рисунок 11 — Распределение вариететов *Solariella obscura* (Couthouy, 1838) в морях евразийской Арктики. Условные обозначения: черные круги — var. *intermedia*, красные треугольники — типичная форма, серые квадраты — var. *bella*

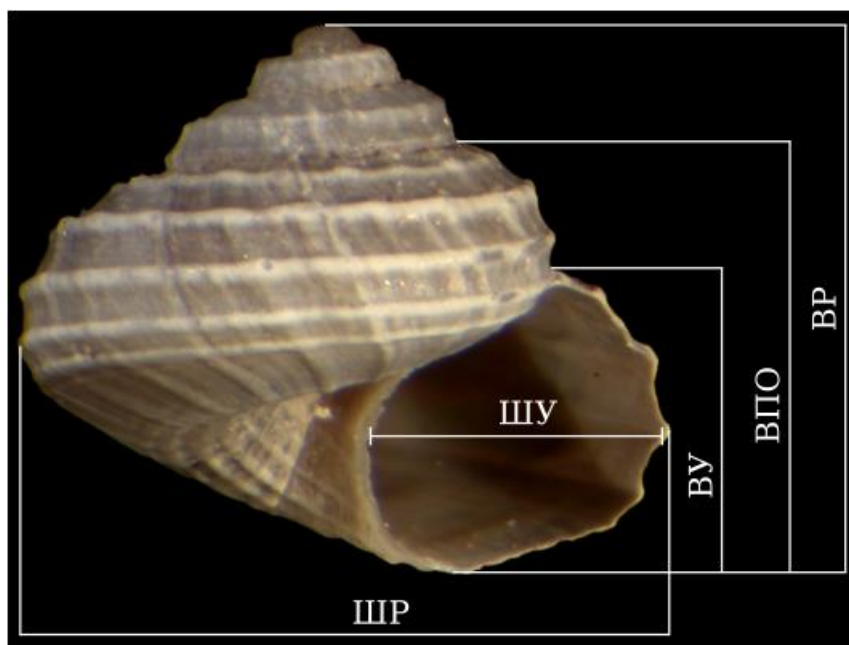


Рисунок 12 — Основные конхологические параметры *Solariella obscura* (Couthouy, 1838). ВР — высота раковины, ВПО — высота последнего оборота, ВУ — высота устья, ШР — ширина раковины, ШУ — ширина устья

Также были протестированы различия между арктическими и тихоокеанскими представителями вида. Промеры сделаны по основным конхологическим параметрам (рисунок 12), в том числе посчитано количество осевых, спиральных ребер и оборотов раковины.

Изменчивость пищеварительной системы (слепых отростков желудков, или цекумов) *Solariella obscura* была изучена у 24 вскрытых экземпляров этого вида. Гипотеза об отсутствии связи типа строения цекумов и высоты раковины была статистически протестирована с помощью корреляционного анализа с использованием рангового коэффициента корреляции Спирмена.

Вся статистическая обработка данных была проведена в статистическом пакете Past (Hammer et al, 2001) и Statistica.

3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

3.1 Видовой состав рода *Anatoma* Woodward, 1859 в Российском секторе Арктики

В российском секторе Арктики было обнаружено три вида рода *Anatoma*: *Anatoma crispata* (Fleming, 1828), новый вид для науки, а также новый вид для России — *Anatoma schanderi* Høisæter et Geiger, 2011.

Новый для науки вид отличается от других видов рода *Anatoma* Woodward, 1859 плоскоспиральной раковиной. Имеет крупный протоконх (240 мкм) с хлопьевидной скульптурой, элементы которой имеют тенденцию к образованию 2-3 тонких спиральных ребрышка, а также фуникулус и относительно небольшую раковину (1,50 мм). *Anatoma schanderi* отличается от остальных видов этого рода в российском секторе Арктики относительно широкой раковиной (4,20 мм) и маленьким протоконхом (190 мкм) с сетчатой скульптурой. *Anatoma crispata* сочетает признаки, которые могут встречаться по отдельности у других видов этого рода в российском секторе Арктики: имеет фуникулус и протоконх, как у нового вида, а также относительно маленькую раковину (до 2,30 мм) и выступающий завиток. Ранее описанный из прибрежных вод Гренландии и Америки вид *Anatoma schioettei* Høisæter et Geiger, 2011 отличается от *Anatoma crispata* положением селенизоны и вполнину меньшим количеством осевых ребрышек. Однако, у некоторых исследованных экземпляров *Anatoma crispata* эти признаки варьировали и не были дискретны, и встречались переходные формы между двумя видами. В связи с этим *Anatoma schioettei* был отнесен к синонимам *Anatoma crispata*.

Система рода *Anatoma* Woodward, 1859

Надсемейство **SCISSURELLOIDEA** Gray, 1847

Семейство ANATOMIDAE McLean, 1989

Род *Anatoma* Woodward, 1859

Типовой вид: *Scissurella crispata* Fleming, 1828 (МОНОТИП)

Anatoma crispata (Fleming, 1828) (рисунки 13A-G; 14A-F; 15A-I)

Scissurella crispata Fleming, 1828: 385, pl. 6, fig. 3.

Scissurella angulata Lovén, 1846: 20.

Anatoma schioettei Høisæter, Geiger, 2011: 103-105, figs 48-60.

Scissurella crispata — Герценштейн, 1885: 67. — Thiele, 1928: 565.

Anatoma crispata — Кантор, Сысоев, 2006: 24, fig. 9A (частично). — Høisæter, Geiger, 2011: 90-94, figs 1-18. — Nekhaev, 2014: 78.

Типовое местонахождение. Остров Носс (за пределами города Леруик) в Шотландии, 60°10' N, 1°00' W (местонахождение оригинального материала); Шотландия, Великобритания, 60°30' N 1°15' W (местонахождение неотипа) (Høisæter, Geiger, 2011).

Просмотренный материал. 2 рак, Земля Франца-Иосифа, 251 м, 80°44.19' N, 53°36.85' E, 23.08.2006, НИС «Дальние Зеленцы», ЗИН; 1 рак, Земля Франца-Иосифа, 76 м, 80°31.60' N, 52°34.12' E, 29.08.2007, НИС «Дальние Зеленцы», ЗИН; 3 экз., Земля Франца-Иосифа, 102 м, 79°52.05' N, 51°49.13' E, 24.08.2006, НИС «Дальние Зеленцы», ЛМББ; 2 экз., Земля Франца-Иосифа, остров Гукера, бухта Тихая, 120 м, 25.08.1992, НИС «Помор», ЗИН 58716/34; 2 экз., 1 рак, Баренцево море, 60 м, 71°54.26' N, 47°51.52' E, 18.08.2006, НИС «Дальние Зеленцы», ЛМББ; 2 экз., Баренцево море, Новая Земля, Черная губа, 46 м, 70°35' N, 54°55' E, 8.10.2000, НИС «Дальние Зеленцы», ЛМББ; 1 рак, Баренцево море, побережье Мурмана, 42 м, 69°40.82' N, 31°37.00' E, 6.07.2005, НИС «Дальние Зеленцы», ЗИН; 4 рак, Баренцево море, Мотовский залив, 197 м, 69°36.87' N, 32°16.43' E, 26.05.1996, ГС ГС-440, ЗИН; 3 рак, Баренцево море, побережье Мурмана, 18-20 м, 69°36.5' N, 32°29.5' E,

29.05.1901, НИС «Андрей Первозванный», ЗИН 1607/7; 4 рак, Баренцево море, побережье Мурмана, Ура губа, 17 м, 69°22.70' N, 32°54.88' E, 6.10.2006, ЛМББ; 1 экз., Баренцево море, побережье Мурмана, Ура губа, 158 м, 69°27' N, 33°08' E, 2.10.2006, ЛМББ; 1 экз., Баренцево море, побережье Мурмана, губа Ивановская, 54 м, 68°22.46' N, 38°32.30' E, 30.07.2008, НИС «Дальние Зеленцы», ЛМББ; 1 рак, Баренцево море, побережье Мурмана, Ура губа, на входе в Шалимскую губу, 24-40 м, 13.08.1887, ЗИН 1602/1; 4 рак, Баренцево море, побережье Мурмана, Кольский залив, 22 м, 69°16.81' N, 33°32.99' E, 28.05.2013, сб. Ю. А. Зуев, С. В. Голдин, ЗИН; 1 рак, Баренцево море, побережье Мурмана, в виду Териберки, 150-170 м, 6.08.1884, ЗИН 1603/2; 2 экз., Баренцево море, побережье Мурмана, губа Дальне-Зеленецкая, 66 м, 69°08.41' N, 36°04.54' E, 4.06.2009, НИС «Дальние Зеленцы», ЛМББ; 4 рак, Карское море, 446 м, 80°58.5' N, 73°32' E, 9.09.1936, НИС «Садко», ЗИН 1614/14; 4 экз., Карское море, Земля Франца-Иосифа, 53 м, 80°14.5' N, 73°51' E, 14.09.1936, НИС «Садко», ЗИН 1615/15; 21 рак, Карское море, 41 м, 80°11' N, 75°02' E, 18.08.1934, НИС «Седов», ЗИН 37030/20.

Описание. Раковина маленькая, шаровидная, хрупкая, матовая или немного блестящая, от белого до желтоватого цвета, бывает как непрозрачной, так и полупрозрачной. Завиток выступающий, низкий, верхние обороты от округлых до уступчатых; последний оборот относительно большой, линзовидный, основание раковины выпуклое. Протоконх занимает 0,75-1 оборотов, имеет скульптуру из грубых хлопьев, которые обычно группируются в 2-3 спиральных ребрышка. Диаметр протоконха равен 210-320 мкм, инициальной части — 70-180 мкм. Телеоконх I занимает 0,25-1 оборотов, телеоконх II — 0,7-2. На верхней части последнего оборота телеоконха II находится 3-14 тонких спиральных ребрышек, на основании раковины — 7-21. Телеоконх I имеет 13-25 осевых ребрышек и иногда тонкий спиральный шнур в месте селенизоны (рисунок 14С). Первый оборот телеоконха II имеет 33-65 осевых ребрышек, последний — 43-80. Осевые ребрышки расположены неравномерно (рисунок 13F).

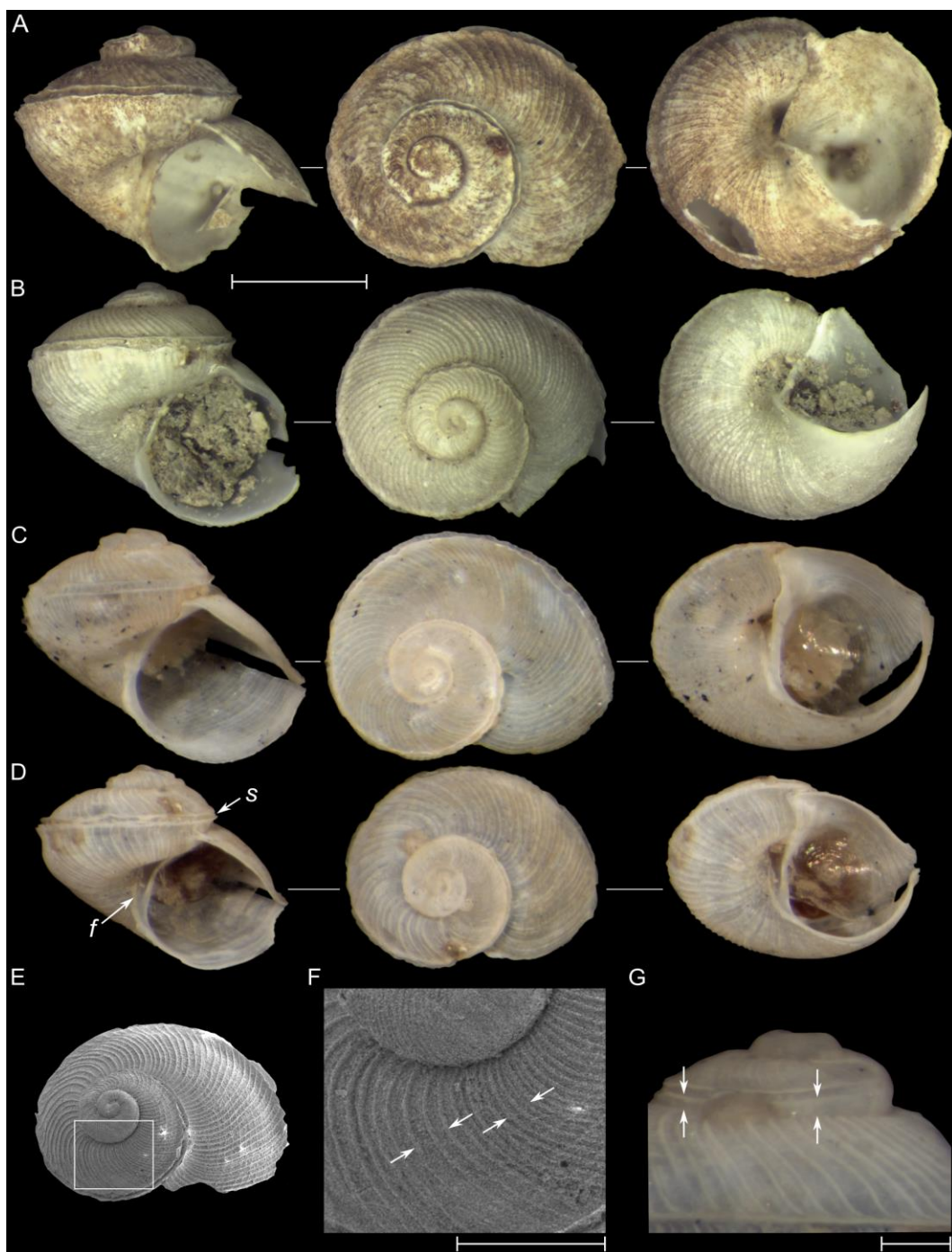


Рисунок 13 — Раковины *Anatoma crispata* (Fleming, 1828). А — 80°44.19' N, 53°36.85' E, ЗИН; В — 69°22.70' N, 32°54.88' E, ЛМББ; С — 69°27' N, 33°08' E, ЛМББ; D-G — 69°08.41' N, 36°04.54' E, ЛМББ; А-D — Раковины; F — Фрагмент раковины с изменчивой скульптурой (взят из рисунка E); G — фрагмент завитка с изменчивой селенизоной; *f* — фуникулус; *s* — селенизона. Масштабные линейки: А-Е = 1 мм; F-G = 300 мкм

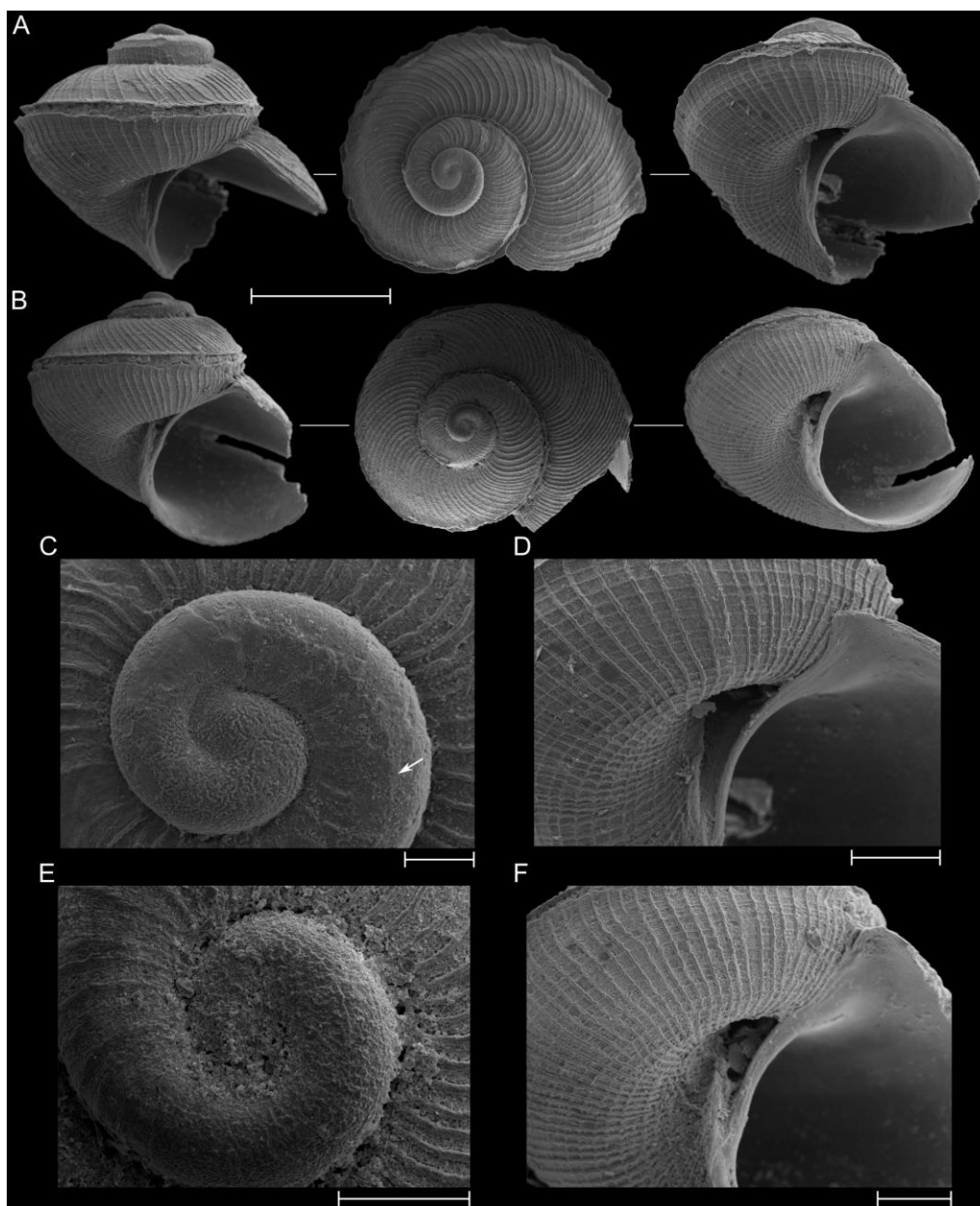


Рисунок 14 — Раковины *Anatoma crispata* (Fleming, 1828). А, С-D — Земля Иранца-Иосифа, 251 м, 80°44.19' N, 53°36.85' E, ЗИН (этот же экземпляр на рисунке 6А); В, Е-F — Баренцево море, побережье Мурмана, Ура губа, 17 м, 69°22.70' N, 32°54.88' E, ЛМББ (этот же экземпляр на рисунке 6В); А-В — раковины; С, Е — детали протоконха; D, F — детали фуникулуса. Масштабные линейки: А-В = 1 мм; С, Е = 100 мкм; D-F = 300 мкм

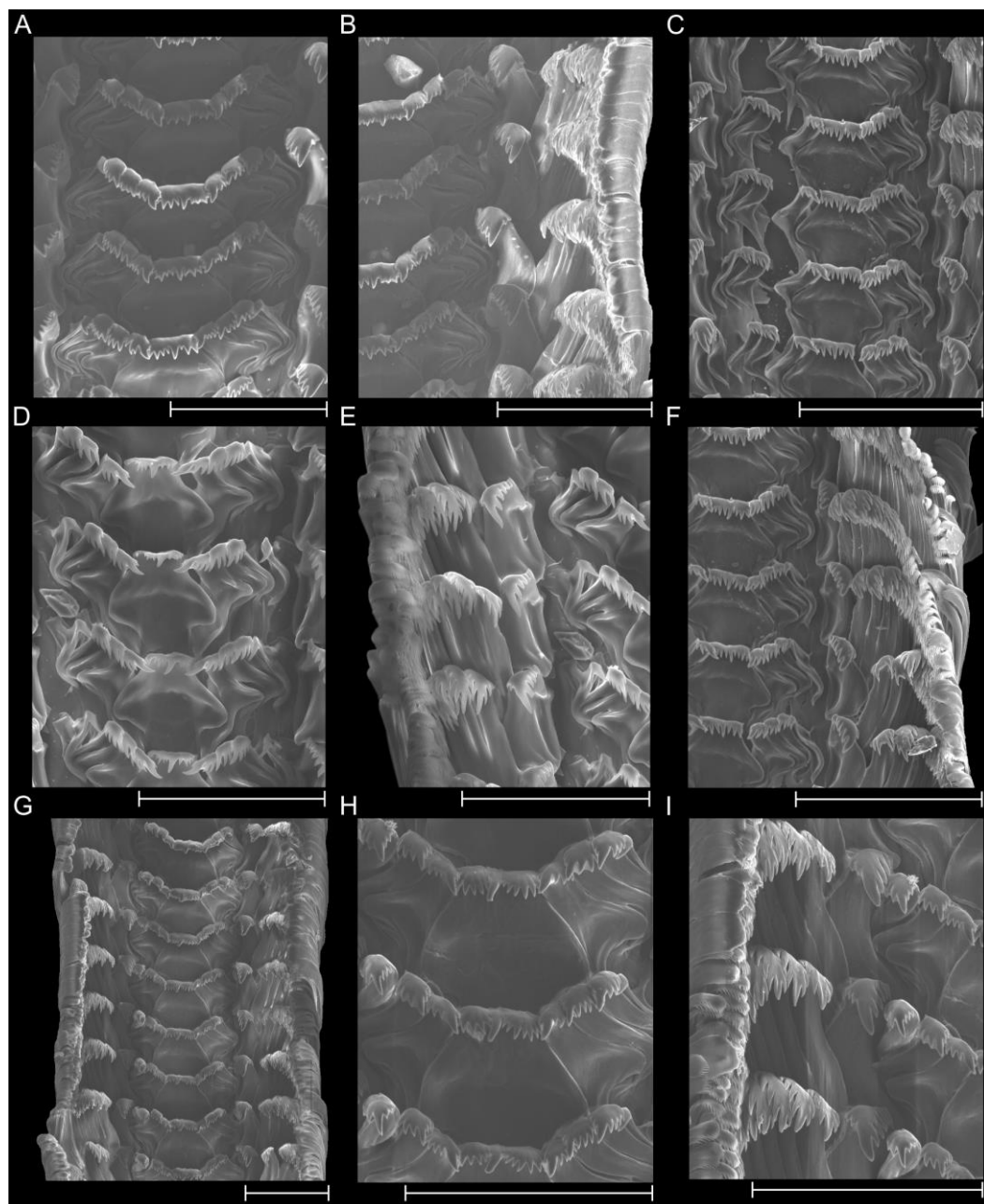


Рисунок 15 — Радулы *Anatoma crispata* (Fleming, 1828). А-В — Баренцево море, побережье Мурмана, Ура губа, 158 м, 69°27' N, 33°08' E, ЛМББ (этот же экземпляр на рисунке 6С); С, F — Баренцево море, 60 м, 71°54.26' N, 47°51.52' E, ЛМББ; D-E — Баренцевом море, Новая Земля, Черная губа, 46 м, 70°35' N, 54°55' E, ЛМББ; G-I — Баренцево море, побережье Мурмана, Дальне-Зеленецкая губа, 66 м, 69°08.41' N, 36°04.54' E, ЛМББ (этот же экземпляр на рисунке 6D-G). Масштабные линейки = 30

МКМ

Спиральные ребрышки слабее, чем осевые; вместе они формируют сетчатую скульптуру на основании раковины.

Устье круглое, внешняя губа выше селенизоны почти прямая. Пупок открытый, перспективный с заметным фуникулусом (рисунок 13D, *f*). Расстояние между селенизой (рисунок 13D, *s*) и швом последующего оборота варьирует на разных частях одной раковины (рисунок 13G).

Радула (рисунок 15A-F): центральный зуб трапецивидный с относительно крупным центральным зубчиком и 3-6 острыми узкими зубчиками с каждой стороны от центрального. Пять латеральных зубов с острыми узкими зубчиками.

Латеральные зубы 1-3 имеют 5-8 зубчиков. Латеральный зуб 4 редуцирован, имеет заметный центральный зубчик. Латеральный зуб 5 примерно с 7-9 зубчиками. Концы латеральных зубов повернуты внутрь радулы, центральный и латеральные зубы имеют зазубренный край. Внутренние маргинальные зубы с треугольными концами, повернуты к внешнему краю радулы и имеют около 7-9 узких зубчиков. Внешние маргинальные зубы ложковидные с примерно 15-20 тонкими острыми зубчиками. Единственный экземпляр из Баренцева моря (69°08.41' N, 36°04.54' E) имел радулу с необычной морфологией (рисунок 15G-I). Центральный зуб имел 6-9 зубчиков с каждой стороны от центрального зубчика. Латеральные зубы 1-3 имели 6-9 зубчиков, латеральный зуб 5 — 9-10 зубчиков.

Латеральные зубчики на центральном зубе с каждой стороны расположены дугообразно. Похожая радула была описана для *Anatoma cf. schioettei* (Høisæter, Geiger, 2011: Fig. 64, p. 107). Раковина этой улитки не отличалась от других изученных раковин (рисунок 15D-G).

Средние значения промеров 34 экземпляров: ОБ = 2.9±0.04, ВР = 1.38±0.06 мм, ВПО = 1.25±0.05 мм, ВУ = 0.93±0.03 мм, ШР = 1.73±0.06 мм, ШУ = 0.90±0.03 мм.

Максимальные значения промеров: ОБ = 3.4, ВР = 2.05 мм, ВПО = 1.82, ВУ = 1.30 мм, ШР = 2.34 мм, ШУ = 1.20.

Сравнение. *Anatoma schanderi* Høisæter et Geiger, 2011 отличается от *Anatoma*

crispata маленькой эмбриональной раковиной с сетчатой скульптурой и крупной взрослой раковиной (до 4.25 мм в ширину). *Anatoma crispata* имеет заметный завиток в отличие от *Anatoma sp.*

Распространение. Вид известен из Баффинова залива, Гренландии, Шотландии, побережья Скандинавии, Баренцева и северо-западной части Карского морей. Встречается на глубине 10-1083 м (Høisæter, Geiger, 2011; эта работа). Находки *Anatoma crispata* из юга Европы, включая Средиземное море и северо-восточную часть Тихого океана (Fretter, Graham, 1976; Sirenko et al., 2013), вероятно, принадлежат к другому виду и нуждаются в подтверждении.

Экология. Вид *Anatoma crispata* был найден на различных субстратах. Минимальная зарегистрированная температура в месте сбора живых экземпляров была -0.80°C (Земля Франца-Иосифа).

Примечание. Хойсаетер и Гегер (Høisæter, Geiger, 2011) описали *Anatoma schioettei* из верхней части Гренландии. Этот вид отличается от *Anatoma crispata* наличием заметного пространства между началом селенизоны и швом последующего оборота, а также вдвое меньшим количеством осевых ребер (Høisæter, Geiger, 2011). Однако, в нашем материале эти признаки варьировали: многие экземпляры имели не дискретную изменчивость положения селенизоны (рисунок 13G), а также числа осевых ребрышек и расстояние между ними (рисунок 13F). Обе формы также существенно не отличались друг от друга такими признаками, как форма раковины, скульптура и размер протоконха, и морфология радулы (см. рисунки 13B; 14B, E, F — типичная форма *Anatoma crispata*, рисунки 13A; 14A, C, D — типичная форма *Anatoma schioettei*, рисунок 13C-D — переходные формы). Поэтому, *Anatoma schioettei* был сведен в синонимы *Anatoma crispata*.

Количество осевых ребер варьировало от 8 до 25 (среднее = $14,64 \pm 0,74$, $n = 22$) в телеоконх I и от 33 до 65 (среднее = $46,86 \pm 1,09$, $n = 36$) на первом обороте телеконха II. Гипотеза о нормальном распределении не может быть статистически отвергнута в обоих случаях (телеоконх I: критерий Шапиро-Уилка = 0,919, $p = 0,073$;

первый оборот телеоконха II: критерий Шапиро-Уилка = 0,971, $p = 0,45$).

Anatoma schanderi Høisæter et Geiger, 2011 (рисунок 16А-С)

Anatoma schanderi Høisæter, Geiger, 2011: 106-109, figs 68-83.

Типовое местонахождение. Норвежское море, южная окраина бассейна Гренландии, 2560—2580 м, 73°34' N, 7°50'-8°01' E (Høisæter, Geiger, 2011).

Просмотренный материал. 1 рак, Восточно-Сибирское море, 57 м, 78°13' N, 142°13' E, 19.12.1937, НИС «Садко», ЗИН 37032; 1 рак, море Лаптевых, 68 м, 76°48' N, 129°41' E, 8 Nov. 1937, НИС «Садко», ЗИН 37031.

Описание. Раковина большая, башенковидная, хрупкая, немного блестящая, полупрозрачная. Завиток высокий, обороты уступчатые, основание раковины выпуклое. Протоконх занимает 0,75 оборотов, имеет сетчатую скульптуру. Диаметр протоконха равен 190 мкм, инициальной части — 100 мкм. Телеоконх I занимает 1 оборот, телеоконх II — 3,2. На верхней части последнего оборота 14 тонких спиральных ребрышек и 31 на основании раковины. Телеоконх I имеет 30 осевых ребрышек и четкий спиральный шнур в месте селенизоны. На первом обороте телеоконха II осевых ребрышек 41 и 81 на последнем обороте. Осевые ребрышки располагаются неравномерно. Спиральные и осевые ребрышки одинаково выражены и образуют сетчатую скульптуру на поверхности раковины. Устье округлое. Пупок открытый, перспективный, имеет маленький фуникулус. Расстояние между селенизоной и швом последующего оборота равно ширине селенизоны.

Промеры: ОБ = 4.9, ВР = 4.20 мм, ВПО = 3.70 мм, ВУ = 2.30 мм, ШР = 4.25 мм, ШУ = 2.70 мм.

Радула не была изучена.

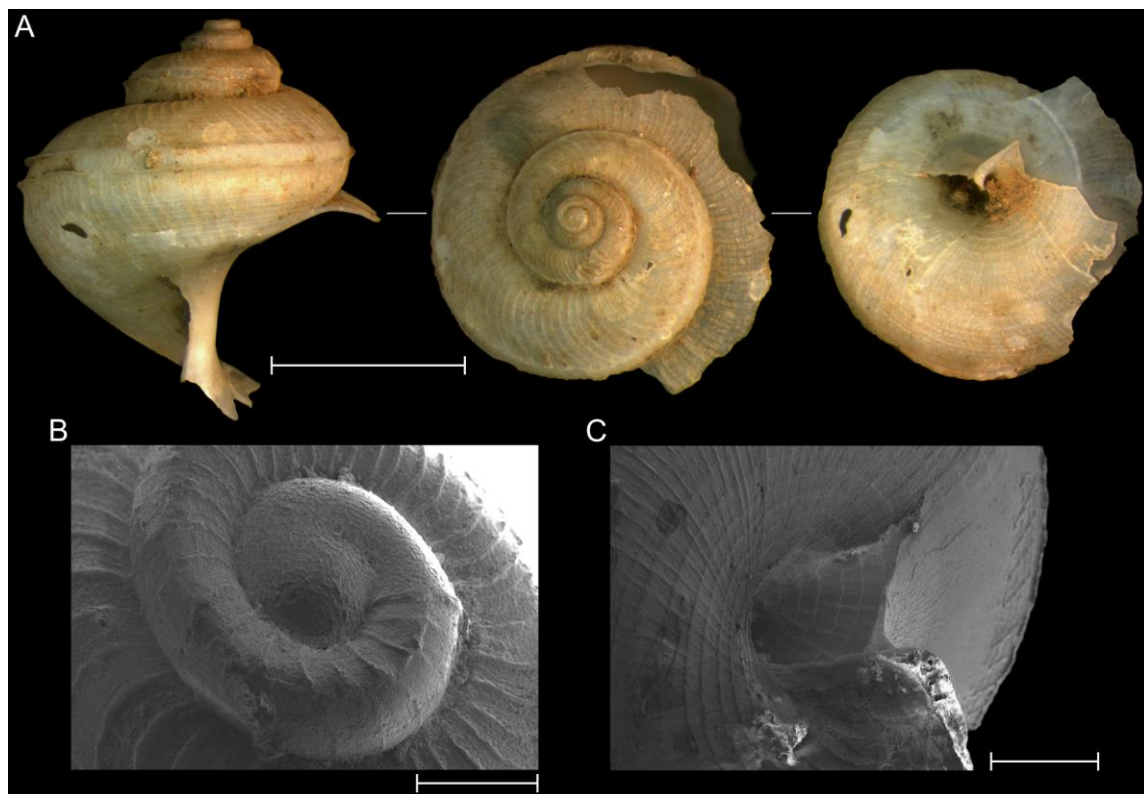


Рисунок 16 — Раковина *Anatoma schanderi* Høisæter et Geiger, 2011. Море Лаптевых, 68 м, 76°48' N, 129°41' E, ЗИН 37031. А — раковина; В — детали протоконха; С — детали фуникулуса. Масштабные линейки: А = 2 мм. В = 100 мкм. С = 400 мкм

Сравнение. *Anatoma schanderi* отличается от других видов этого рода, обитающих в Арктике, наличием маленького протоконха (190 мкм в диаметре) с сетчатой скульптурой, большой башенковидной раковиной (4,25 мм в диаметре) и маленьким фуникулуcom.

Распространение. Арктический вид. Был найден в районе Новой Шотландии, Гренландском и Норвежском морях, а также в районе Новосибирских островов. Вероятно, *Anatoma schanderi* имеет более широкое распространение в Арктике. Вид был найден на глубине 57-2600 м (Høisæter, Geiger, 2011; эта работа).

Экология. Изученные раковины *Anatoma schanderi* были найдены на илистом субстрате.

Примечание. Две пустые раковины из вод в районе Новосибирских островов

четко соответствуют описанию вида *Anatoma schanderi*, который ранее был известен только из крайней северо-западной части Атлантического океана. Эти экземпляры являются единственными представителями *Anatoma*, известными из региона и, вероятно, все находки *Anatoma crispata* из моря Лаптевых и Восточно-Сибирского моря российскими авторами (напр. Горбунов, 1946; Golikov, 1995; Golikov et al., 2001 a; Кантор, Сысоев, 2006) на самом деле являются этими экземплярами *Anatoma schanderi*.

***Anatoma* sp.** (рисунок 17A-D)

Типовой материал. Голотип, из типового местонахождения, 21.08.2008, НИС «Дальние Зеленцы», ЗИН 62138/1.

Типовое местонахождение. Шпицберген, вблизи острова Надежды, 49 м, 76°11.04' N, 23°11.78' E.

Описание. Раковина маленькая, плоскоспиральная, хрупкая, немного блестящая, кремового цвета, полупрозрачная. Завиток плоский, последний оборот относительно большой, линзовидный, основание раковины выпуклое.

Протоконх занимает 0,8 оборотов, имеет рыхлую хлопьевидную скульптуру, элементы которой имеют тенденцию к образованию слабых нерегулярных спиральных ребрышек. Диаметр протоконха равен 240 мкм, инициальной части — 70 мкм. Телеоконх I занимает 0,7 оборотов, телеоконх II — 1,1. На верхней части последнего оборота 6 тонких спиральных ребрышек и 17 на основании раковины. Телеоконх I имеет 16 осевых ребрышек. На телеконхе II сильных осевых ребер — 51. На основании раковины 60 осевых ребрышек. Спиральные и осевые ребрышки формируют сетчатую скульптуру преимущественно вокруг пупка.

Устье округлое, внешняя губа над селенизой почти прямая. Пупок открытый, перспективный с заметным фуникулусом. Расстояние между селенизой и швом последующего оборота почти равно ширине селенизоны. Радула

неизвестна. Промеры: ОБ = 2.6, ВР = 0.93 мм, ВУ = 0.86 мм, ШР = 1.50 мм, ШУ = 0.79 мм.

Сравнение. *Anatoma sp.* отличается от других арктических видов этого рода наличием плоскоспиральной раковины с плоским завитком, заметным фуникулулом и эмбриональной раковиной со скульптурой из рыхло расположенных хлопьев.

Распространение. Вид известен только из места отбора пробы.

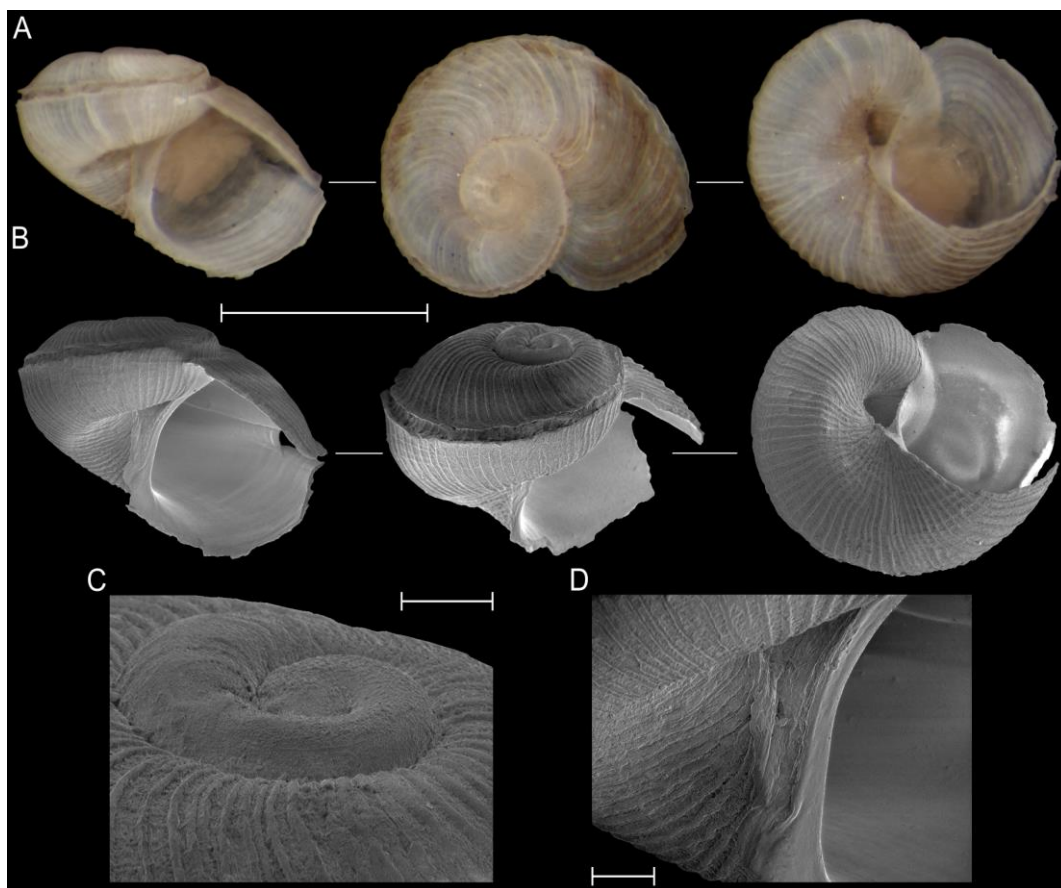


Рисунок 17 — Раковина *Anatoma sp.* Шпицберген, вблизи острова Надежды, 49 м, 76°11.04' N, 23°11.78' E, ЗИН 62138/1. А-В — раковина; С — детали протоконха; D — детали фуникулула. Масштабные линейки: А-В = 1 мм; С = 100 мкм; D = 100 мкм

Экология. Экземпляр *Anatoma sp.* был найден на субстрате из песка, ракушечника и гальки. Температура воды из места сбора равна +2.17 °C, соленость — 33.84 ‰.

3.2 Фауна моллюсков семейства *Skeneidae* W. Clark, 1851 в евразийской Арктике

В Баренцевом и Карском морях по предварительным данным обнаружено четыре вида: *Skenea rugulosa*, *Skenea trochoides*, *Skenea basistriata*, *Skenea ossiansarsi*. Дальнейшие исследования семейства *Skeneidae* в морях евразийской Арктики, вероятно, позволят подтвердить существование в этом регионе следующих видов: *Skenea ferruginea* и *Skenea polita*.

Система семейства **SKENEIDAE** W. Clark, 1851

Надсемейство **TROCHOIDEA** Rafinesque, 1815

Род *Skenea* J. Fleming, 1825

Типовой вид: *Helix serpuloides* Montagu, 1808

Skenea rugulosa (Sars G. O., 1878) (рисунок 18А-С)

Cyclostrema rugulosum G.O. Sars, 1878: 129, tab. 21, figs a-b.

Skenea rugulosa — Warén, 1991: 63-64, figs 3E; 4E-F; 6C; 9F. — Nekhaev, 2014: 84, figs 3B, 5A-F.

Типовое местонахождение. Северная Норвегия, Лофотенские острова, Вестеролен, 140-180 м (Warén, 1991).

Просмотренный материал. 19 рак., 5 рак.

Описание. Раковина маленькая, хрупкая, белая, непрозрачная и меловая, некоторые экземпляры полупрозрачные, имеет сплюснутый завиток; линии роста покрывают всю поверхность раковины; 7-14 тонких спиральных ребрышек располагаются вокруг пупка, которые ослабевают по мере удаления от него; пупок

узкий, круглый; устье круглое; протоконх гладкий, составляет 1.0 ± 0.03 оборотов.

Средние промеры экземпляров (мм): ОБ = 2.82 ± 0.07 , ВР = 1.2 ± 0.06 , ВПО = 1.1 ± 0.05 , ВУ = 0.85 ± 0.03 , ШУ = 0.81 ± 0.03 , ШР = 1.37 ± 0.06 , ШП = 0.14 ± 0.009 , диаметр протоконха 310 ± 5 мкм (Nekhaev, 2014: 350 мкм, Warén, 1991: 320 мкм).

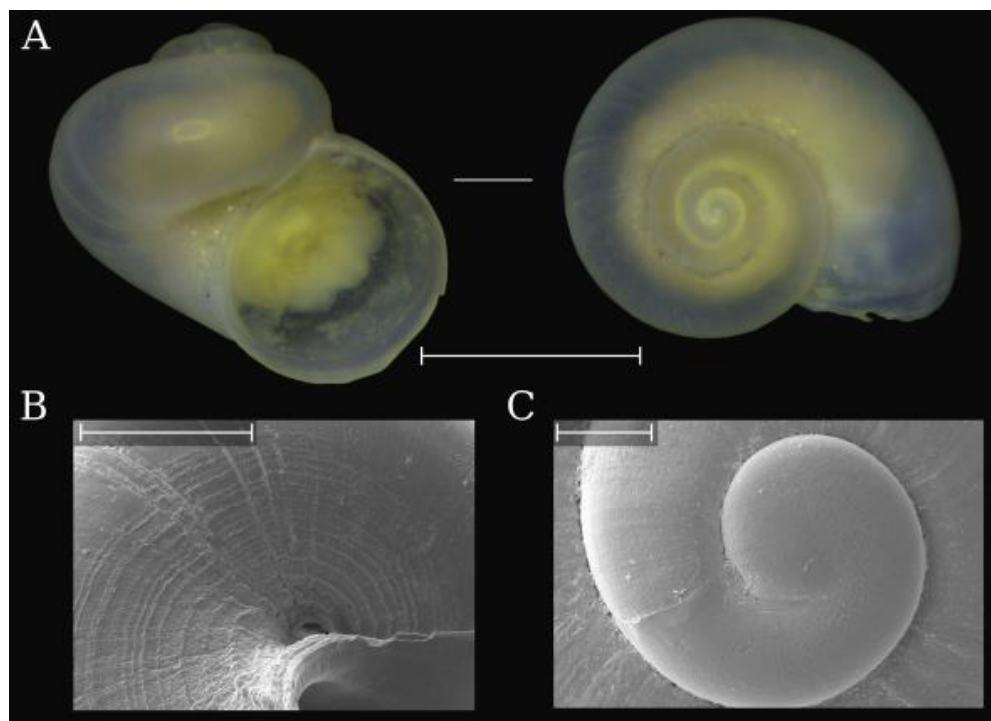


Рисунок 18 — *Skenea rugulosa* (Sars G. O., 1878). Баренцево море, 60 м, $71^{\circ}54'17.6''$ N $47^{\circ}51'20''$ E, ЛМББ. Масштабные линейки: А = 1 мм, В = 300 мкм, С = 100 мкм

Сравнение. Представители вида отличаются от *Skenea basistriata* и *Skenea trochoides* небольшими размерами и сплюснутым завитком, от *Skenea ossiansarsi* – узким пупком и наличием спиральных ребрышек вокруг него.

Распространение. Юга-западная Исландия, северная и южная Норвегия, Баренцево море: Мурман, Шпицберген.

Skenea trochoides (Friele, 1876) (рисунок 19А-В)

Møelleria laevigata Jeffreys MS, sp. n. — Friele H. 1876: 60.

Cyclostrema trochoides Jeffreys MS, sp. n. — Friele H. 1876: 60. — Герценштейн, 1885: 68.

Ganosa laevigata — Галкин, 1955: 125-127, figs 88-90.

Skenea trochoides — Warén, 1991: 58, figs 2E-F; 3D, G; 6E; 8B. — Nekhaev, 2014: 81, figs 3D; 4A-C.

Типовое местонахождение. *Møelleria laevigata* — западная Норвегия, Кварвен и Флурё; *Cyclostrema trochoides* — западная Норвегия, Берген и Флурё (Warén, 1991).

Просмотренный материал. 11 экз., 12 раков.

Описание. Раковина относительно прочная, непрозрачная и меловая, иногда полупрозрачная, имеет приподнятый завиток; линии роста покрывают всю поверхность раковины; около 10 серповидных ребрышек расположено вокруг пупка, которые изогнуты в противоположную сторону относительно края устья; два заметных спиральных шнура заходят в пупок; пупок; пупок узкий, щелевидный; устье круглое, пупок частично прикрыт отворотом коллюмельярного края устья; протоконх имеет хлопьевидную скульптуру, элементы которой образуют два спиральных ребрышка, и составляет 0.9 ± 0.06 оборотов.

Средние промеры экземпляров (мм): ОБ = $3,27 \pm 0,09$, ВР = $2,02 \pm 0,15$, ВПО = $1,79 \pm 0,12$, ВУ = $1,22 \pm 0,07$, ШУ = $1,18 \pm 0,07$, ШР = $2,20 \pm 0,18$, ШП = $0,12 \pm 0,02$, диаметр протоконха 380 ± 6 мкм (Warén, 1993; Nekhaev, 2014: 380 мкм).

Сравнение. Отличается от *Skenea ossiansarsi* и *Skenea rugulosa* более крупными размерами и приподнятым завитком. В отличие от *Skenea basistriata* и *Skenea rugulosa* имеет серповидные ребрышки вокруг пупка. Имеет относительно узкий пупок по сравнению со *Skenea ossiansarsi*.

Распространение. Северо-восточная Атлантика, от запада до юга Исландии, к востоку Земли Франца-Иосифа и югу до северной части Бискайского залива, встречается в морях Баренцевом, Белом, Карском, Восточно-Сибирском, Лаптевых.

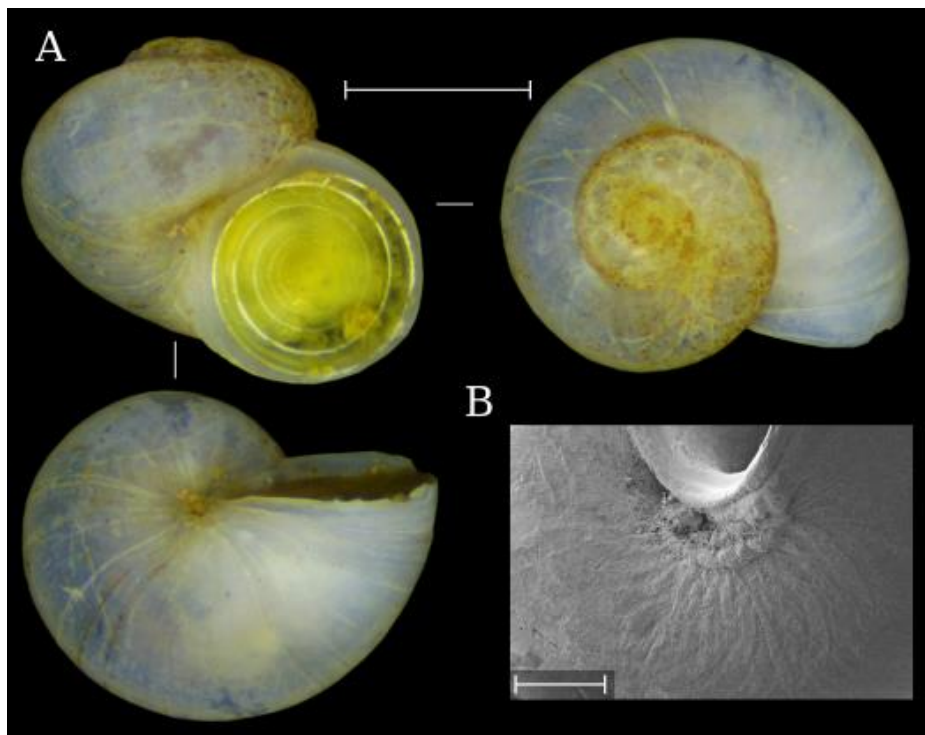


Рисунок 19 — *Skenea trochoides* (Friele, 1876). Баренцево море, 213 м, 69°55'12" N 31°32'36" E, ЛМББ. Масштабные линейки: А = 1 мм, В = 300 мкм

Skenea basistriata (Jeffreys, 1877) (рисунок 20)

Cyclostrema basistriatum Jeffreys, 1877: 234.

Cyclostrema willei Friele, 1886: 34.

Skenea basistriata — Nekhaev, 2014: 83-83, fig 3A. — Warén, 1991: 64-65, figs 5-B; 5E; 5F, H; 7A, C; 9B.

Ganesa basisitriata — Галкин, 1955: 124-125, figs 86-89.

Типовое местонахождение. *Cyclostrema basistriata* — северная Норвегия, Лофотенские острова; *Cyclostrema willei* — северная Норвегия, север Лофотенских островов, 69°46' N, 16°15' E (Warén, 1991).

Просмотренный материал. 17 экз., 2 рак.



Рисунок 20 — *Skeneia basistriata* (Jeffreys, 1877). Кольский разрез, 144 м, 70°00'00" N 33°30'00" E, ЛМББ, Масштабная линейка = 1 мм

Описание. Раковина кремового или белого цвета с высоким завитком; скульптура состоит из заметных спиральных ребрышек и линий роста, тонкое спиральное ребро присутствует на инициальной части телеоконха; пупок узкий; устье круглое; протоконх имеет хлопьевидную скульптуру и составляет 0.94 ± 0.09 оборотов.

Средние промеры экземпляров (мм): ОБ = 3.09 ± 0.078 , ВР = 1.76 ± 0.19 , ВПО = 1.57 ± 0.14 , ВУ = 1.11 ± 0.10 , ШУ = 1.06 ± 0.10 , ШР = 1.87 ± 0.16 , ШП = 0.13 ± 0.01 , диаметр протоконха 334 ± 16 мкм.

Сравнение. В отличие от других найденных в акватории видов имеет спиральную скульптуру, покрывающую всю поверхность раковины, на инициальной части телеоконха *Skeneia basistriata* расположено спиральное ребро. Отличается крупными размерами от *Skeneia ossiansarsi* и *Skeneia rugulosa*. Около пупка

расположены спиральные ребрышки, а не серповидные осевые, как у *Skenea trochoides* и *Skenea oassiansarsi*.

Распространение. Встречается на глубине 75-2500 м от юго-западной части Исландии до Шпицбергена и северной Норвегии и южнее до Британских островов. Вид отмечен в Баренцевом море в районе Мурмана.

Примечание. Виды *Skenea basistrita*, *Skenea turgida* и *Skenea porfunda* морфологически схожи (по признакам раковины и радулы) что объяснялось сильной изменчивостью *Skenea basistrita* (Warén, 1991). Обнаруженные нами экземпляры *Skenea basistriata* были похожи на *Skenea basistriata* (Warén, 1991: P. 62, Fig. 5B), *Skenea turgida* (Warén, 1991: P. 62, Fig. 5G) и *Skenea porfunda* (Warén, 1991: P. 62, Fig. 5C). *Skenea basistriata* (Warén, 1991: P. 62, Fig. 5A) — переходная форма к *Skenea porfunda* (Warén, 1991: P. 62, Fig. 5C). Радулы у трех этих видов также похожи (Warén, 1991: P. 67, Figs 9A, B, E). Дальнейшие исследования покажут, имеют ли эти виды различия в строении половой системы.

***Skenea ossiansarsi* Warén, 1991 (рисунок 21)**

Cyclostrema laevigatum G.O. Sars 1878: 130, 344, tab. 21, fig 2 a-b.

Skenea ossiansarsi Warén, 1991: 58-60, figs 4C-D; 6F; 9C-D. — Nekhaev, 2014: 81-83, figs 3C; 5G-I.

Типовое местонахождение. Западная Норвегия, вблизи Корсфьорда, 60°08'30" N, 04°52'35" E, 255 м.

Просмотренный материал. 17 экз., 1 рак.

Описание. Раковина маленькая, хрупкая, белая, непрозрачная и меловая, иногда полупрозрачная, имеет сплюснутый завиток; слабые осевые и спиральные линии покрывают всю поверхность раковины; 8-13 слабых серповидных ребрышек расположено вокруг пупка, которые изогнуты в противоположную сторону относительно края устья; пупок широкий, круглый, устье округлое; протоконх имеет

хлопьевидную скульптуру, элементы которой образуют два спиральных ребрышка, и составляет 0.99 ± 0.02 оборотов.



Рисунок 21 — *Skeneia ossiansarsi* Warén, 1991. Губа Дальнезеленецкая, 66,25 м, $69^{\circ}8'24.5''$ N $36^{\circ}4'32.4''$ E. Масштабная линейка = 1 мм

Средние промеры экземпляров (мм): ОБ= 2.68 ± 0.05 , ВР= 0.99 ± 0.03 , ВПО= 0.94 ± 0.03 , ВУ= 0.73 ± 0.02 , ШУ= 0.69 ± 0.02 , ШР= 1.32 ± 0.04 , ШП= 0.17 ± 0.01 , диаметр протоконха 299 ± 0.01 мкм.

Сравнение. По сравнению со *Skeneia basistriata* и *Skeneia trochoides* имеет меньшую раковину. Наличием серповидных ребрышек около пупка отличается от *Skeneia rugulosa* и *Skeneia basistriata*. Имеет самый широкий по сравнению с остальными рассмотренными в этой работе видами.

Распространение. Юго-запад и юг Исландии, Северная Земля, до северной и западной Норвегии и Фарерских островов, побережье Мурмана.

3.3 Представители подсемейства *Moelleriinae* McLean, 1990 в северо-западной части Тихого океана

Система семейства **COLLONIIDAE** Cossmann, 1916

Надсемейство **PHASIANELLOIDEA** Swainson, 1840

Род *Moelleria* Jeffreys, 1865

Type species: *Margarita costulata* Møller, 1842 (МОНОТИП)

Moelleria costulata (Møller, 1842) (рисунок 22А-С, 9 (квадраты))

Margarita costulata Møller, 1842: 83; Schiøtte, Warén, 1992: 8, figs 27-29.

Moelleria costulata. – Abbott, 1974: 61, fig. 501; Baxter, McLean, 1984: 221, figs 2, 4 (bibliography); Hickman, McLean, 1990: figs 15A, 16B; Кантор, Сысоев, 2006: 39, pl. 18 B; Sirenko et al., 2013: 152.

Типовой материал. СНИТИП: ZMUC GAS-24, GAS- 25, GAS-26.

Типовое местонахождение. Запад Гренландии: «Baals River», Julianehaab (Schiøtte, Warén, 1992).

Просмотренный материал. Охотское море, ЗИН 54252/60, возле острова Сахалин, 49°01.0'N, 144°41.5'E, 75 м, НИС «Топорок», ст. 82, 02.12.1947, 2 экз. ТИГ РАН, 57°39.4'N, 155°57.6'E, 100 м, НИС «Профессор Пробатов», ст. 63, 15.08.2013, 3 экз. Юго-Восточная Камчатка, ТИГ РАН, 52°11.5'N, 158°49.6'E, 258 м, НИС «МРТК-316», 06.06.2014, ст. 25, 1 экз. ТИГ РАН, Камчатский залив, 55°10.0'N, 162°2.1'E, 200 м, НИС «МРТК-316», 07.06. 2013, ст. 5, 2 экз. ТИГ РАН, Камчатский залив, 55°30.0'N, 162°0.5'E, 250 м, НИС «МРТК-316», 05.06. 2013, ст. 11, 1 экз. Берингово море, ЗИН 46303/53, залив Корфа, 16 м, НИС «Радуга», водолазный сбор, 27.07.1975, 1 экз.

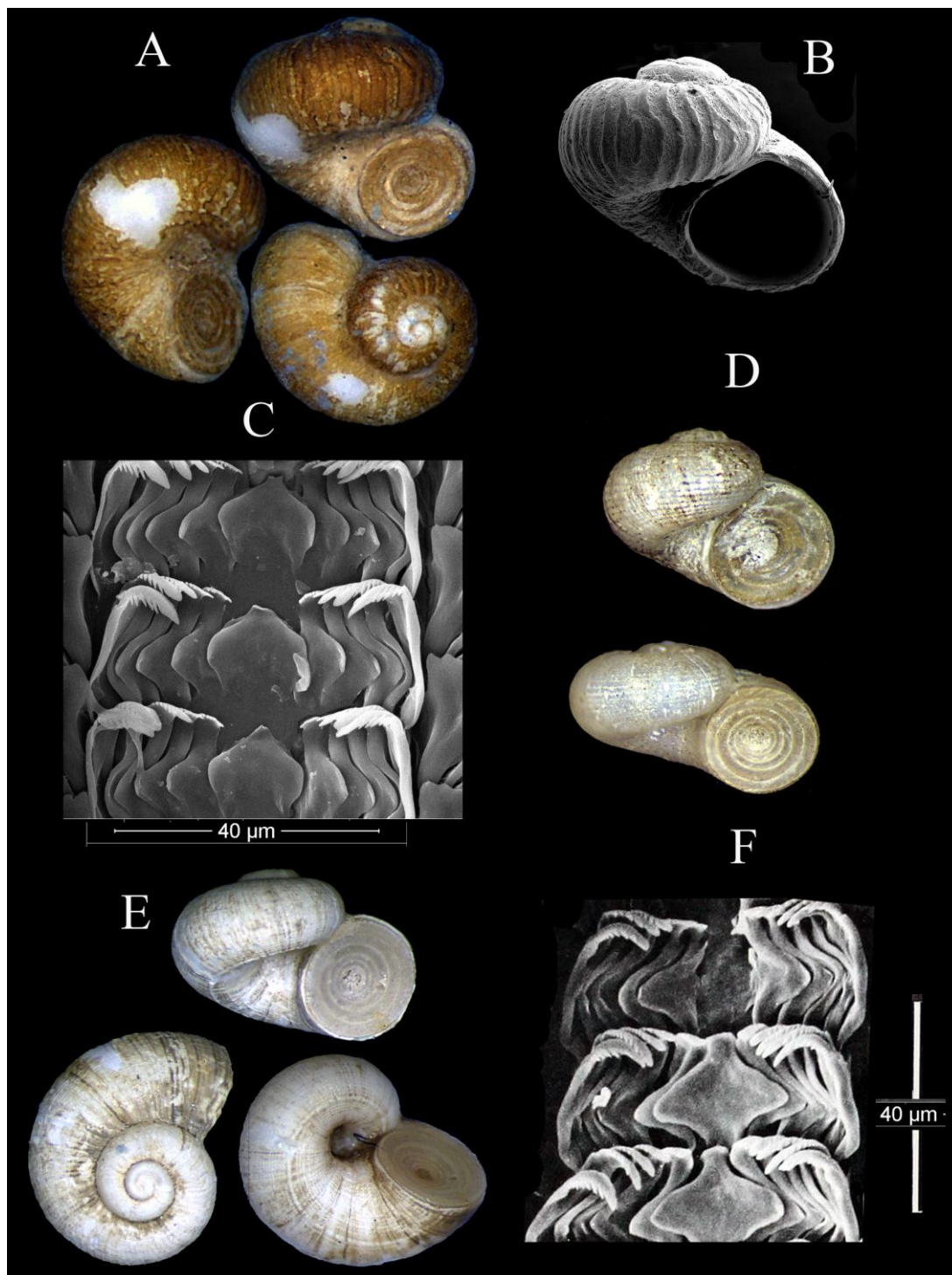


Рисунок 22 — *Moelleria costulata* (Möller, 1842) (A-C) и *Spiromoelleria quadrae* (Dall, 1897) (D-F) (Sirenko et al, 2018). А. ЗИН 46303/53, Беринговоморе, залив Корфа, 16 м, НИС «Радуга» водолазный сбор, 27.07.1975, ВР=1.9 мм. В. ЛМББ, Мурманское побережье, губа Ярнышная, 69°07.64'N, 36°02.01'E, 73 м, судно «Викинг-2», ст. 5-2, 19.09.12, ВР=5.3 мм; С. ЛМББ, Мурманскоепобережье, губа Долгая, 69°10.23'N, 34°57.39'E, 13 м, НИС «Дальние Зеленцы», ст. 5S-2, 29.05.09, радула;

Д. ЗИН 58632/1, залив Качемак, 59°20.0'N, 151°36.0'W, 0-46 м, 1957-1979. Н= 1.8 мм и 1.4 мм, соответственно. Е. ЗИН 27600/1, о-в Симушир, Красноватые скалы, 20 м, зверобойная шхуна «Крылатка», ст. 247, проба 608, 07.09.1970. Н=1.5 мм. Ф. О-в Юкон, залив Качемак, литораль, радула [из: Baxter, McLean, 1984: 221, рис. 3]

Чукотское море, ЗИН 60807/62, 70°45.58'N, 175°32.0'W, 71.8 м, НИС «Профессор Хромов», ст. 106, 18.08.2004, 1 экз. ЗИН 60808/63, 71°23.73'N, 174°54.7'W, 69.7 м, НИС «Профессор Хромов», ст. 62В, 21.08.2004, 1 экз. ЗИН 61938/64, 68°20.804'N, 167°10.089'W, 30 м, НИС «Профессор Хромов», ст. CS-17, 01.09.2012, 1 рак. Баренцево море, ЛМББ, Мурман, губа Долгая, 69°10.23'N, 34°57.39'E, 13 м, НИС «Дальние Зеленцы», ст. 5S-2, 29.05.09, 19 экз (радула 1 экз. изучена с помощью СЭМ); ЛМББ, Мурман, Губа Ярнышная, 69°07.64'N, 36°02.01'E, 73 м, «Викинг-2», ст. 5-2, 19.09.12, 1 экз. (радула изучена с помощью СЭМ); ЛМББ, Шпицберген, остров Надежды, 76°11.042'N, 23°11.776'E, 49 м, НИС «Дальние Зеленцы», ст. 20-2, 21.08.08, 24 экз. (радула 2 экз. изучена с помощью СЭМ).

Распространение. Циркумполярный вид в Северном Ледовитом океане. В Атлантике распространен на юг, в штат Мэн, Гренландию, Исландию и Марокко. Распространение в Аляске: от Атту, Алеутских островов, до залива Тернер, залива Таку, юго-востока Аляски (Baxter, McLean, 1984). Впервые вид обнаружен в северо-западной части Берингова моря (бухта Корфа).

Примечание. Мы наблюдали изменчивость скульптуры раковин этого вида, похожую на таковую у раковин, собранных у мыса Барроу, Аляска, в Чукотском море (MacGinitie, 1959). Другими авторами (Baxter and McLean, 1984) было отмечено, что число спиральных шнуров на основании раковины варьирует от 0 до 9.

Род *Spiromoelleria* Baxter et McLean, 1984

Типовой вид: *Moelleria quadrae* Dall, 1897 (в соответствии с оригинальным описанием)

Spiromoelleria quadrae (Dall, 1897) (рисунки 22D-F, 9 (треугольники))

Molleria quadrae Dall, 1897: 15, pl. 1, figs 14, 14a.

Moelleria quadrae. – Abbott, 1974: 61; 183; *Moelleria quadre* (sic). – Golikov, Gulbin, 1978:183.

Spiromoelleria quadrae. – Baxter, McLean, 1984: 223, figs 5, 7, 8 (библиография); Hickman, McLean, 1990: figs 15B, 16A; Кантор, Сысоев, 2006: 39, pl. 18A; Sirenko et al., 2013: 152.

Moelleria drusiana Dall, 1919: 358 (Baxter, McLean, 1984).

Типовой материал. Синтип: USNM 107441.

Типовое местонахождение. western Canada, Cumshewa Inlet, Queen Charlotte Islands.

Просмотренный материал. Курильские острова, ЗИН 27600/1, остров Симушир, 20 м, зверобойное судно «Крылатка», ст. 247, проба 608, 07.09.1970, 1 экз. Н = 1.5 мм. Аляска, ЗИН 58632/1, залив Качемак, 59°20.0' N, 151°36.0' W, 0-46 м, 1957-1979, 74 экз, из музея Лос-Анджелеса.

Распространение. Вид был собран вблизи Средних Курил, острова Симушир, вблизи Алеутских островов, островов Атту и Амчитка, возле острова Кадьяк, в бухте Качемак, Принс-Уильям-Саунд и в заливе Кумшева, Британской Колумбии (Baxter, McLean, 1984; Sirenko et al, 2013).

Примечание. Бакстер и Маклин (1984) написали, что элементы спиральной скульптуры разнообразны: 49-77 тонких, узких шнура; спиральные шнуры присутствуют повсюду, от шва до стенок пупка, в основании более прочные и расположены дальше друг от друга. Исследование 74 экземпляров из бухты Качемак показало большую изменчивость в высоте (рис. 1D) и спиральной скульптуре раковин. Часть экземпляров имела спиральные шнуры только в основании раковин, другая покрыта спиральной скульптурой полностью, и один экземпляр был без

спиральных шнуров. Все эти экземпляры, вероятно, были извлечены из разных проб, собранных в разных местах. К сожалению, мы точно не знаем глубину, где были собраны экземпляры: был указан диапазон глубин от 0 до 46 м.

Spiromoelleria maculata (Golikov et Gulbin, 1978) **comb. nov.** (рисунки 23С-Е, 9 (круги))

Homalopoma maculata Голиков, Гульбин, 1978: 181, fig. 7; Кантор, Сысоев, 2006: 42, pl. 18 G-G'; Gulbin, Chaban, 2012: 13; Sirenko et al., 2013: 152.

Типовой материал. Голотип ЗИН 27608/1.

Типовое местонахождение. Тихий океан, Средние Курилы, Остров Экарма, 1,5 морской мили к западу от мыса Круглый, 20 м, зверобойное судно «Крылатка», ст. 341, проба 898, 16.10.1971.

Просмотренный материал. Голотип. Охотское море, ЗИН 38068/15, Пролив Шелихова, 100 м, НИС «Байдар», ст. 61, дночерпатель, 27.08.1964, 1 рак. ТИГ РАН, рядом с северо-западом Камчатки, 359 м, НИС «ТИНРО» ст. 83, проба 3, 11.08.2013, 1 экз. ТИГ РАН, рядом с северо-западом Камчатки 364 м, НИС «ТИНРО» ст. 75, проба 2, 11.08.2013, 1 экз. ТИГ РАН, 57°27.0'N, 155°10.2'E, 253 м, НИС «Профессор Пробатов» ст. 75, проба 2, 15.08.2013, 1 экз. ТИГ РАН, 58°12.6'N, 156°03.0'E, 359 м, НИС «Профессор Пробатов» ст. 83, проба 3, 11.08.2013, 1 экз. ТИГ РАН, 55°14.4'N, 154°47.7'E, 101 м, НИС «Профессор Пробатов», ст. 17, 01.08.2013, 1 экз. ТИГ РАН, 57°58.5'N, 154°46.6'E, 384 м, НИС «Профессор Кизеветтер», ст. 80, 29.06.2014, 1 экз. ТИГ РАН, 57°27.0'N, 155°10.0'E, 384 м, НИС «ТИНРО», ст. 66, 01.07.2015, 2 экз. Курильские острова, ЗИН 27603/4, остров Симушир, остров Броутона, 15 м, зверобойное судно «Крылатка», ст. 209, проба 488, 25.08.1970, 2 экз. ЗИН 27604/5, остров Симушир, остров Броутона, 15 м, зверобойное судно «Крылатка», ст. 209, проба 490, 25.08.1970, 2 экз.

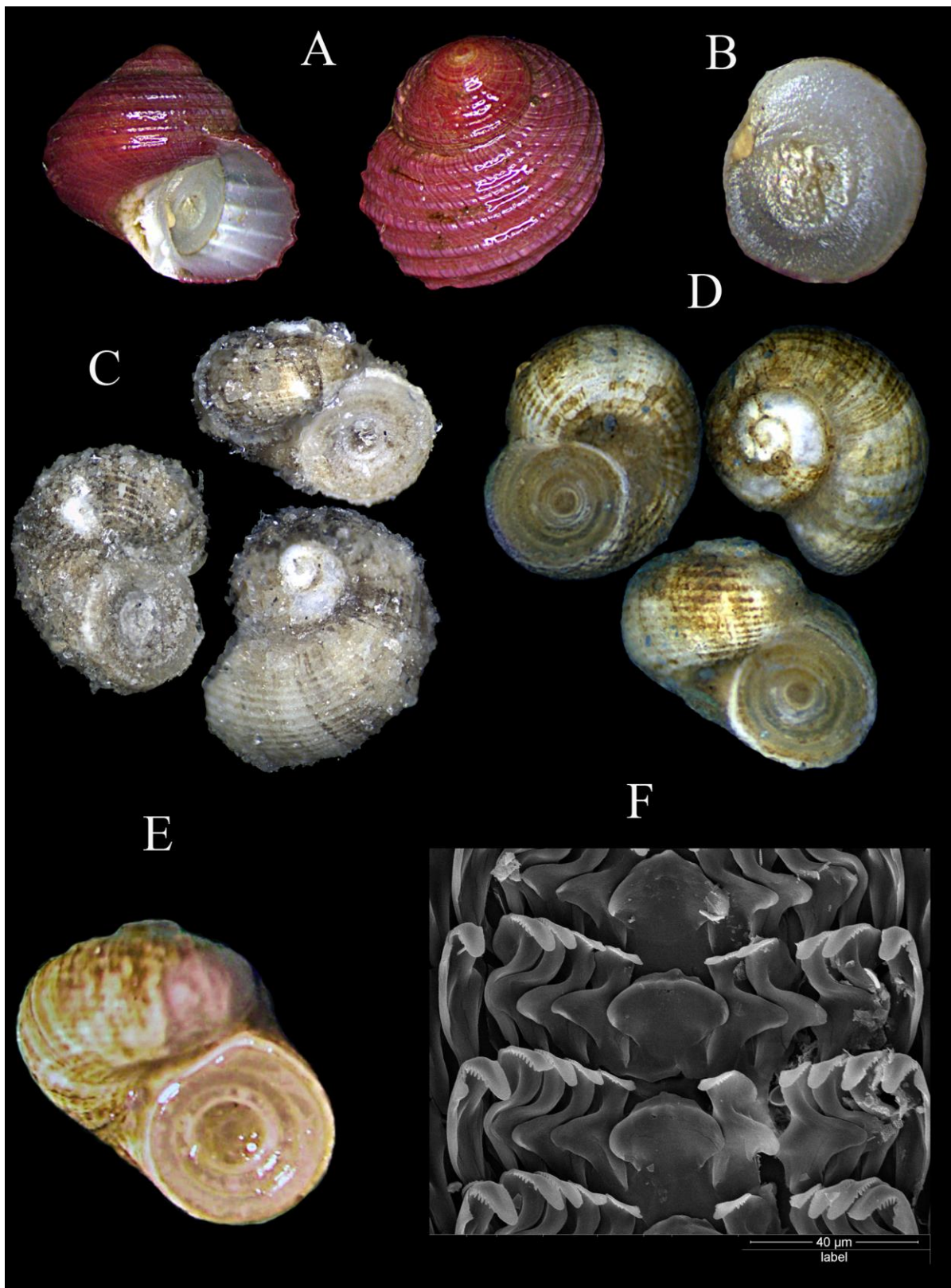


Рисунок 23 — *Homalopoma amussitatum* (Gould, 1861) и *Spiromoelleria maculata* (Golikov et Gulbin, 1978) (Sirenko et al, 2018). А-В. *Homalopoma amussitatum*, ЗИН 1739/26. Японское море, залив Посъет, 5-7 м, 8.10.1965.

А. раковина, ВР=7 мм. В. Крышечка этого же экземпляра. С-Е. *Spiromoelleria maculata*. С. Голотип *Homalopoma maculata*, ЗИН 27608/1, ВР=2 мм. D. ЗИН 62086/17, Беринговпролив, 65°50.2'N, 169°10.0'W, 44 м, НИС «Академик Королев», ст. 78, 16.08.1988, Н= 1,8 мм. Е. 57°58.5'N, 154°46.6'E, 384 м, НИС «Профессор Кизеветтер» ст. 80, 29.06.2014, Н= 2,4 мм. F. ТИГ РАН, 57°39.4'N, 155°57.6'E, 100 м, НИС «Профессор Пробатов», ст. 63, 15.08.2013, радула

ЗИН 27601/2, остров Симушир, остров Средний, 15 м, зверобойное судно «Крылатка», ст. 255, проба 630, 09.09.1970, 1 экз. ЗИН 27602/3, остров Симушир, остров Средний, 20 м, зверобойное судно «Крылатка», ст. 256, проба 632, 09.09.1970, 3 экз. ЗИН 27606/7, остров Симушир, 15 м, зверобойное судно «Крылатка», ст. 284, проба 673, 09.09.1970, 1 экз. ЗИН 27607/8, Остров Маканруши, 1 морская миля к югу от мыса Вечерний, 20 м, зверобойное судно «Крылатка», ст. 325, проба 858, 10.09.1971, 1 экз. Японское море, ЗИН 35905/11, остров Монерон, 15-17 м, НИС «Майское», ст. 4, 22.08.1972, 1 экз. ЗИН 35906/12, остров Монерон, Kologerasa Bight, 50-70 м, НИС «Майское», ст. 17, 25.08.1972, 1 экз. ЗИН 35907/13, остров Монерон, 46°15.5'N, 141°15.6'E, 65-70 м, НИС «Майское», ст. 34, 27.08.1972, 1 экз. ЗИН 35908/14, остров Монерон, 46°16.7'N, 141°10.6'E, 115 м, НИС «Майское», ст. 42, 30.08.1972, 1 экз. Берингово море, ЗИН 48575/16, Командорские острова, Остров Беринга, 55°17.6'N, 166°37.8'E, 130-150 м, НИС «Ракитное», ст. 174, 21.09.1973, 1 экз. ЗИН 33718/10, полуостров Камчатский, Олюторский залив, 116 м, НИС «Радуга», дночерпатель «Океан» N2, 25.07.1975, 1 экз. ЗИН 62086/17, Берингов пролив, 65°50.20'N, 169°10.0'W, 44 м, НИС «Академик Королев», ст. 78, 16.08.1988, 1 рак.

Описание. «Раковина маленькая, низкокониическая, с тремя быстро растущими, выпуклыми закругленными оборотами, разделенными отчетливым углубленным швом. Завиток низкий, многолюдный. Последний оборот наиболее виден, равномерно округлен и занимает 18/19 высоты раковины. Цвет раковины неоднородный: пятна и полосы (часто вертикальные) от светло-коричневого до

темно-коричневого на грязно-сером грунте. Осевая скульптура состоит из неравномерно расположенных глубоких линий роста. Спиральная скульптура состоит из отчетливых, слегка сплюснутых ребер, между которыми расположены промежутки шириной, равной ребрам. Ребра расположены более компактно на основании раковины. На последнем обороте около 20 ребер. Устье округлое, с сомкнутым перистомом. Внутренняя и внешняя губы устья тонкие, равномерно закруглены, незаметно переходят друг в друга. Пупок полукруглый, широкий, но не глубокий. Высота раковины голотипа 2,0 мм, высота устья 1,45 мм, ширина устья 1,4 мм. Крупнейший экземпляр, собранный около острова Симушир в районе острова Броутона на глубине 15 м, на песчаном и каменистом дне с раковинной, высотой 2,5 мм, диаметром последнего оборота 3,1 мм, высотой последнего оборота 2,25 мм, высотой устья 1,75 мм, шириной устья 1,65 мм. Центральный зуб радулы широкий, почти квадратный. Пять боковых зубов; длина их лезвий увеличивается от середины радулы к краям. Около 20 маргинальных зубов.» (Голиков, Гульбин, 1978). Сравнение радул трех видов (рисунки 22С, F; 23F) показывает некоторые сходства и различия. Радулы *Moelleria costulata* (рисунок 22С) и *Spiromoelleria quadrae* (рисунок 22F) имеют центральные зубы с суженным отростком в центре верхней части, тогда как у центральных зубов *Spiromoelleria maculata* (рисунок 23F) нет отростков. Латеральные зубы *Moelleria costulata* и *Spiromoelleria quadrae* имеют острую дистальную часть. Радулы *Spiromoelleria maculata* имеют боковые зубы без дистальной части, как и у *Homalopoma luridum* (Dall, 1885) (Hickman, McLean, 1990, Fig. 20A). Согласно Хикману и Маклину (Hickman, McLean, 1984) основным отличием радул *Coloniinae* от *Moelleriinae* является наличие второго бокового выступа на центральном зубе. Крышечка не убирается, плотно прилегает к краю устья, внутренняя поверхность крышечки плоская, мультиспиральная наружная поверхность слегка вогнутая.

Распространение. Ранее вид *Spiromoelleria maculata* встречался в Японском море (около острова Монерон), недалеко от Средних Курил (острова Симушир,

Экарма, Маканруши и Расшуа) и вблизи острова Командор (Голиков, Гульбин, 1978: 181–182; Кантор, Сысоев, 2006: 42; Gulbin, Chaban, 2012: 13; Sirenko et al, 2013: 152). Впервые вид найден в Охотском и Беринговом морях (Олуторский залив и Берингов пролив).

Примечание. Тщательное изучение типового материала *Homalopoma maculata* выявило ошибку в родовом положении вида. У него мультиспиральная крышечка, которая характерна для подсемейства Moelleriinae, но не для подсемейства Colloniinae, которое включает род *Homalopoma*. Принимая во внимание мультиспиральную крышечку и спиральную скульптуру *Homalopoma maculata*, мы предлагаем, чтобы вид был перенесен в *Spiromoelleria*. *Spiromoelleria costulata* очень похож на *Spiromoelleria kachemakensis* Baxter et McLean, 1984 из Аляски, но отличается от него наличием 20 спиральных ребер на последнем обороте (у *Spiromoelleria kachemakensis* 35-50 ребер). Вероятно, *Spiromoelleria kachemakensis* эндемичен для залива Аляски, поскольку Бакстер и Маклин (Baxter, McLean, 1984) сообщили, что этот вид отсутствует вблизи острова Кадьяк и западнее.

3.4 Изменчивость морфологии *Solariella obscura* (Couthouy, 1838) в морях евразийской Арктики и прилегающей части Тихого океана

3.4.1 Изменчивость раковины *Solariella obscura* (Couthouy, 1838)

В соответствии с вариантами, описанными Галкиным (1955) раковины были разделены на три группы (рисунок 24). Построенные для этих групп диаграммы размаха высоты раковины (рисунок 25А), высоты последнего оборота (рисунок 25В), высоты устья (рисунок 25С), ширины раковины (рисунок 25D) и ширины пупка (рисунок 25Е) показывают, что диапазоны значений var. *intermedia* и типичной формы перекрываются друг с другом, тогда как диапазоны var. *bella* не пересекались с двумя другими вариантами. На диаграмме размаха числа оборотов (рисунок 25F)

диапазоны var. *intermedia* частично пересекались с двумя другими вариантами, тогда как диапазоны var. *bella* и типичной формы не пересекались.

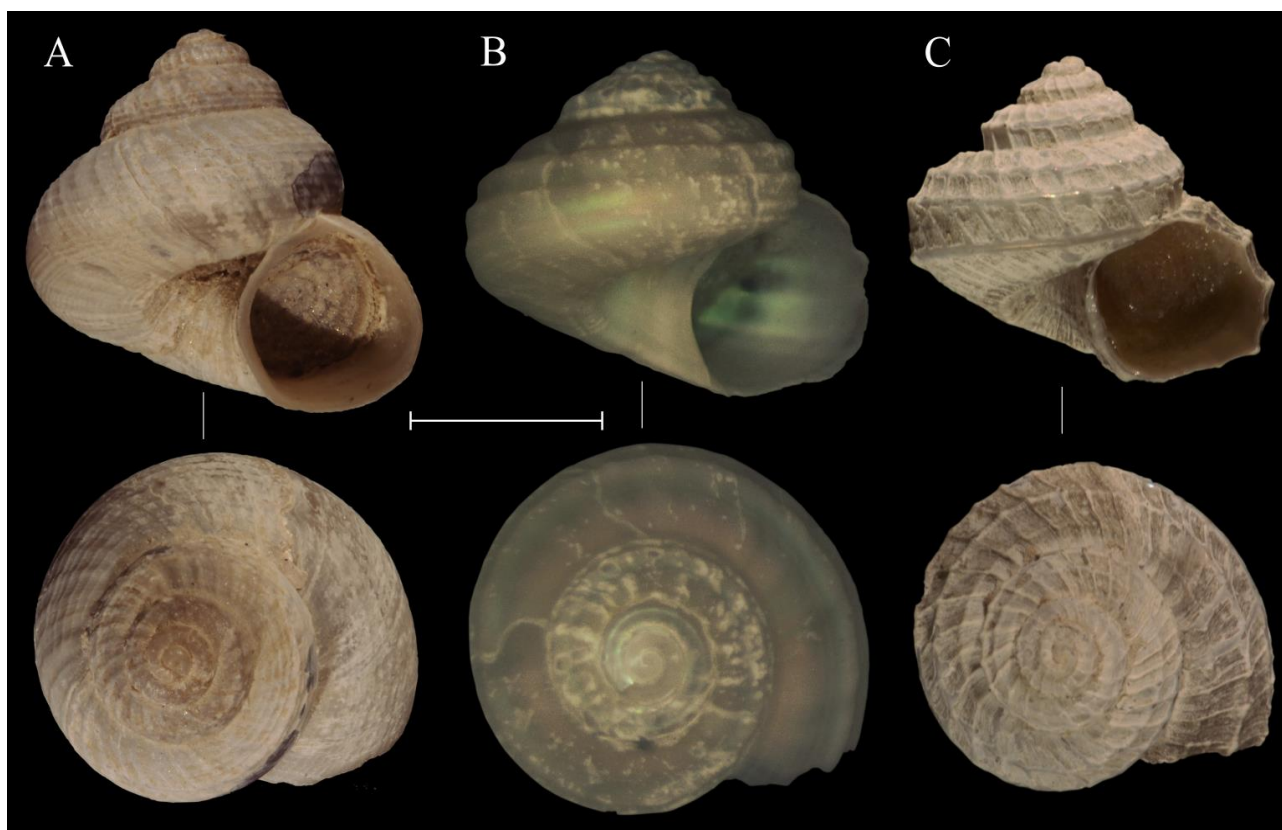


Рисунок 24 — Конхологические формы *Solariella obscura* (Couthouy, 1838). А — var. *intermedia*; В — типичная форма; С — var. *bella*. Масштабная линейка = 3 мм

Это указывает на то, что общая картина распределения абсолютных размеров раковин не отличается во всех трех конхологических формах.

Была проверена гипотеза о морфологической изолированности вариантов *Solariella obscura* по конхологическим параметрам. Первая ось анализа главных компонент (РСА) объясняла 95,66% изменчивости. Большая часть оставшейся изменчивости объяснялась осью 2 (2,09%) и осью 3 (0,86%).

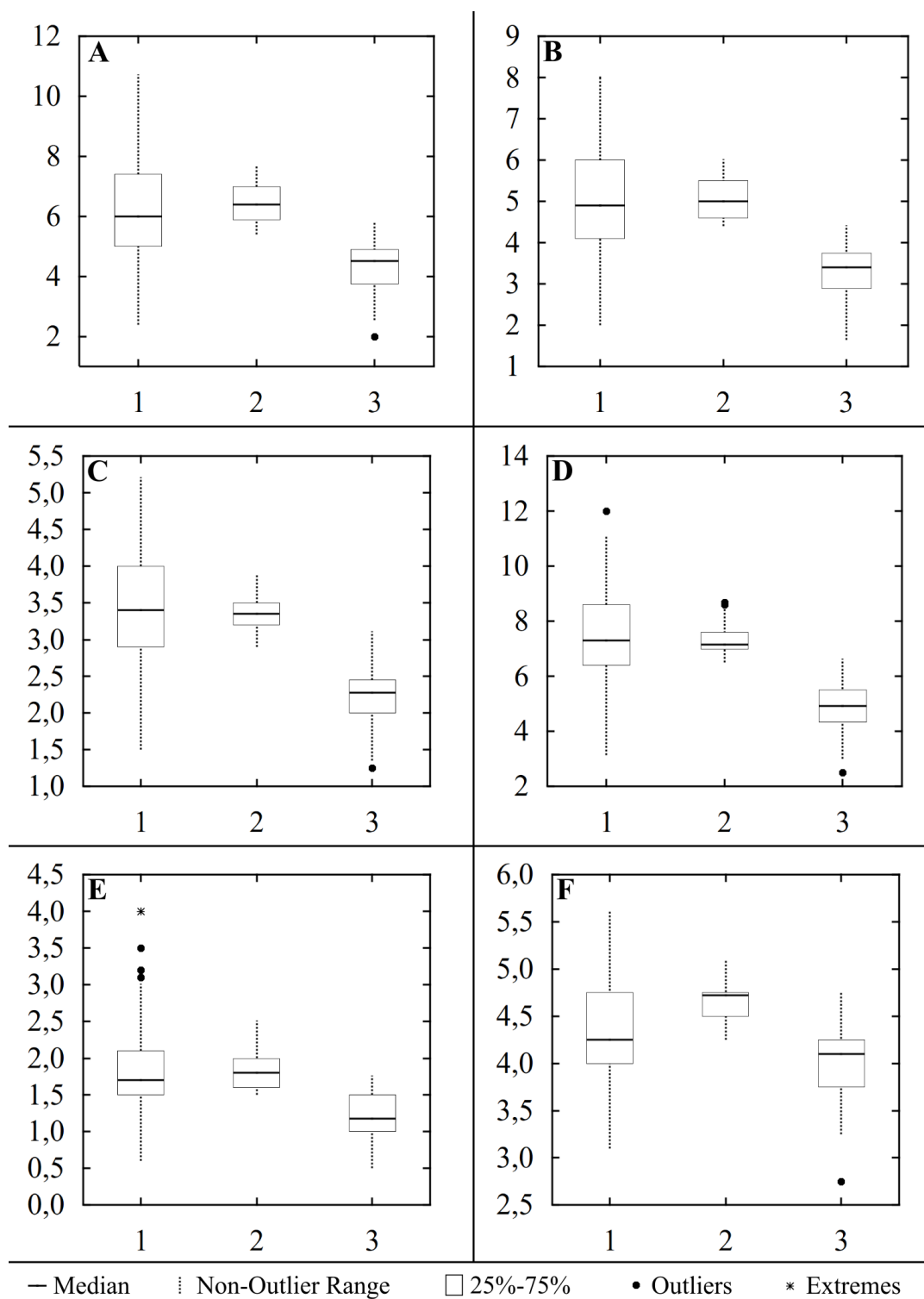


Рисунок 25 — Диаграммы размаха *Solariella obscura* (Couthouy, 1838). А — ВР; В — ВПО; С — ВУ; D — ШР; E — ШП; F — ОБ. 1 — var. *intermedia*, 2 — типичная форма,

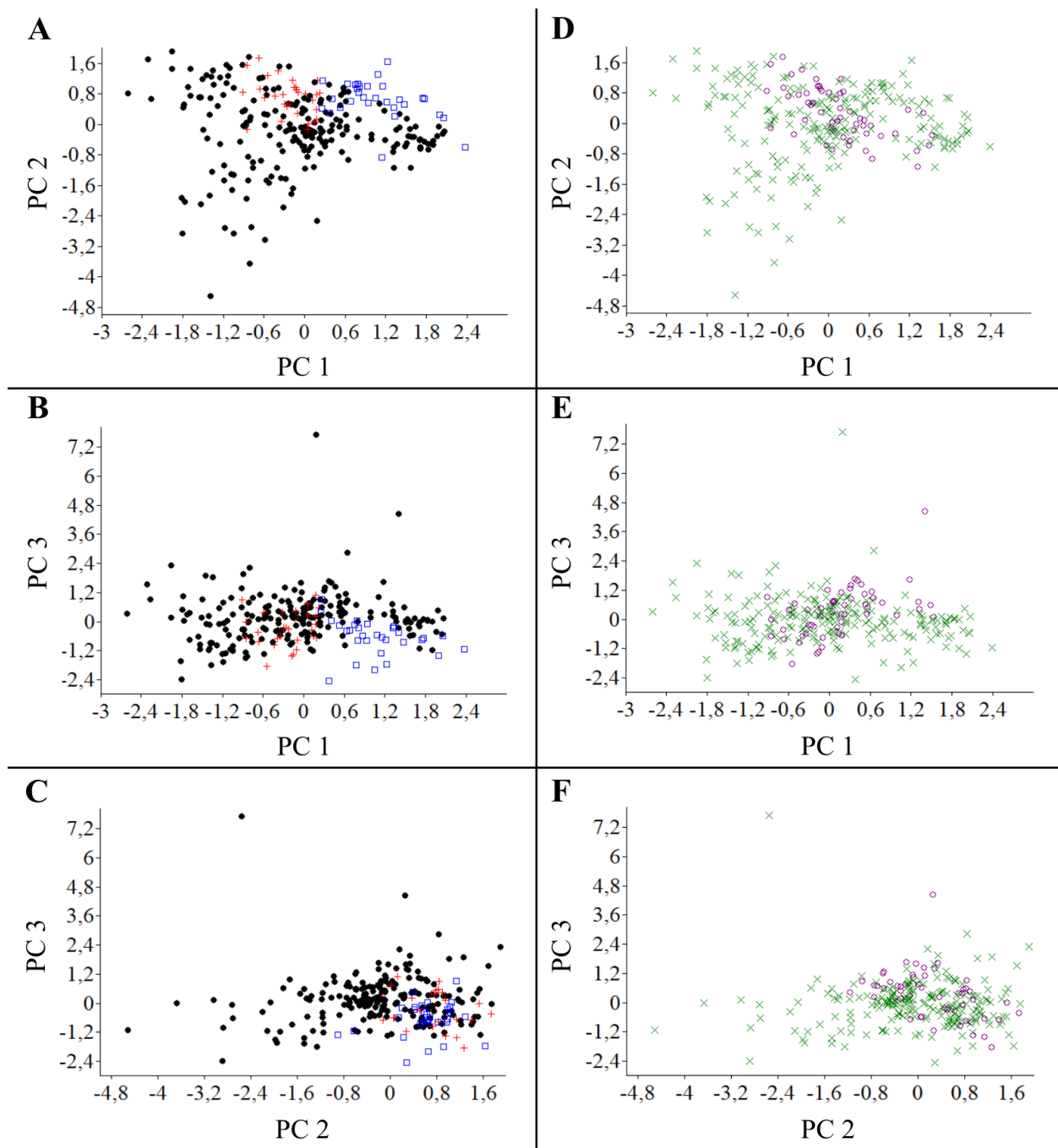


Рисунок 26 — Диаграмма рассеяния главных компонент *Solariella obscura* (Couthouy, 1838): А-С — варианты; типичная форма — красные кресты, var. *intermedia* — черные точки, «var. *bella*» — синие квадраты; D-F — географические группы; арктические представители — зеленые кресты, тихоокеанские — фиолетовые круги

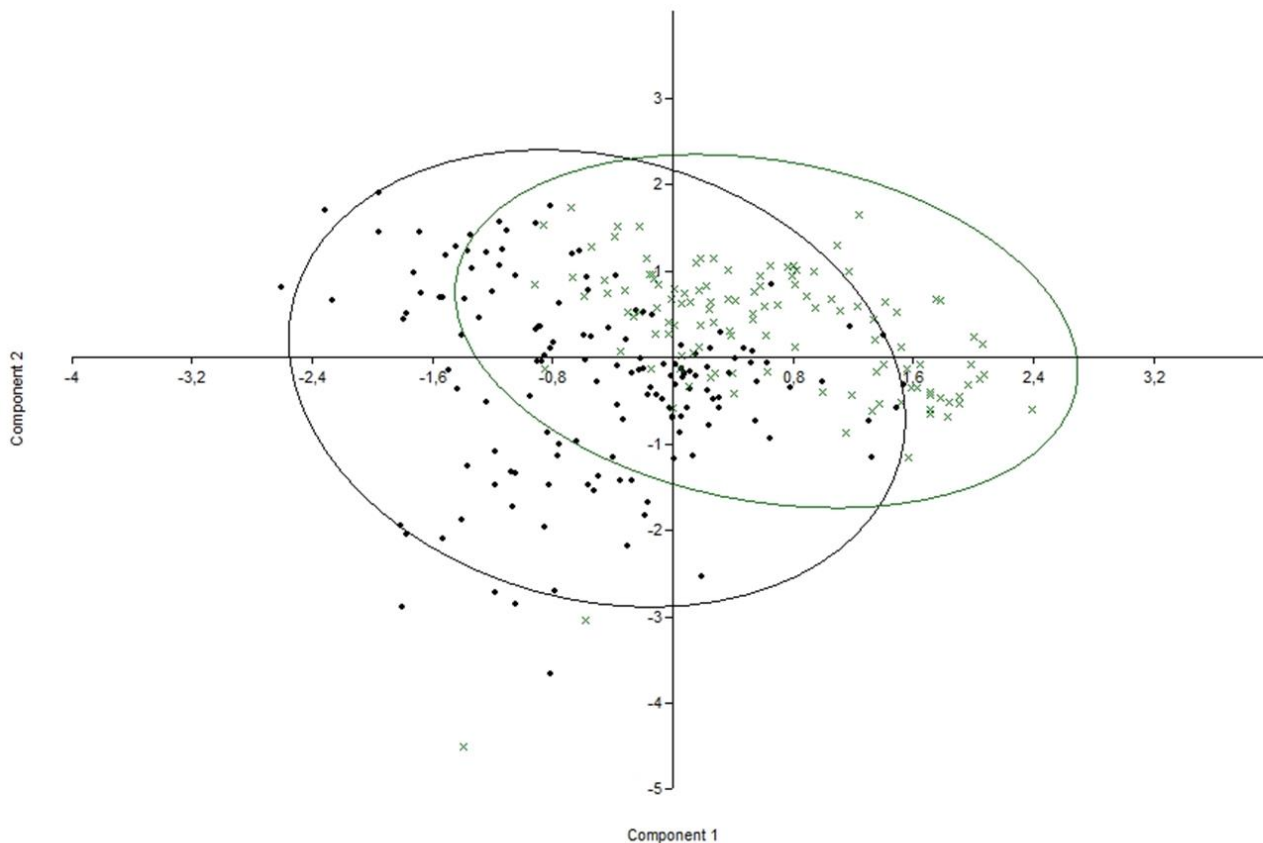


Рисунок 27 — Диаграмма рассеяния главных компонент *Solariella obscura* (Couthouy, 1838). Черные точки — конхологическая форма var. *intermedia*; зеленые кресты — конхологическая форма var. *bella* + var. *intermedia*

Вариететы *Solariella obscura* не были выделены в отдельные кластеры на диаграмме рассеяния главных компонент.

Тем не менее, экземпляры var. *intermedia* были компактно сгруппированы и слегка отделены от остальных раковин (рисунки 26А-С, 27). Арктические и тихоокеанские экземпляры *Solariella obscura* также не были выделены в отдельные кластеры (рисунок 26D-F).

Таблица 1. Результаты дискриминантного анализа (по вариантам *Solariella obscura* (Couthouy, 1838))

Группы (наблюдаемые)	Процент правильной классификации, %	Группы (предсказанные)		
		Типичная форма p=0,77	var. <i>intermedia</i> p=0,11	var. <i>bella</i> p=0,11
Анализ по конхологическим параметрам (Wilks' $\lambda=0,72$, $F(4,52)=23,45$, $p<0,05$)				
Типичная форма	0	0	30	0
var. <i>intermedia</i>	97,56	1	200	4
var. <i>bella</i>	60	0	12	18
Всего	82,26	1	242	22
Анализ по главным компонентам (Wilks' $\lambda=0,80$, $F(4,52)=15,60$, $p<0,05$)				
Группы (наблюдаемые)	Процент правильной классификации, %	Группы (предсказанные)		
		Типичная форма p=0,77	var. <i>intermedia</i> p=0,11	var. <i>bella</i> p=0,11
Типичная форма	3,33	1	28	1
var. <i>intermedia</i>	97,07	0	199	6
var. <i>bella</i>	16,67	0	25	5
Всего	77,36	1	252	12

Дискриминантный анализ, проведенный для вариантов и географических групп *Solariella obscura*, не продемонстрировал существенных различий ни при использовании абсолютных значений измерений раковин, ни при использовании значений координат PCA (Таблицы 1, 2).

Результаты многомерного анализа показывают, что исследованные формы *Solariella obscura*, выделенные по скульптуре раковины, не отличаются по форме раковины. Также не наблюдалось различий между западными (Баренцево и Карское моря) и восточными (Беринговым морем) популяциями.

Таблица 2. Результаты дискриминантного анализа (по географическим группам)

Анализ по конхологическим параметрам (Wilks' $\lambda=0,98$, $F(2,26)=3,84$, $p<0,05$)			
Группы (наблюдаемые)	Процент правильной классификации, %	Группы (предсказанные)	
		Арктические $p=0,79$	Тихоокеанские $p=0,21$
Арктические	99,05	208	2
Тихоокеанские	1,82	54	1
Всего	78,87	262	3

Анализ по главным компонентам (Wilks' $\lambda=0,96$, $F(2,26)=5,02$, $p<0,05$)			
Группы (наблюдаемые)	Процент правильной классификации, %	Группы (предсказанные)	
		Арктические $p=0,79$	Тихоокеанские $p=0,21$
Арктические	99,05	208	2
Тихоокеанские	1,82	54	1
Всего	78,87	262	3

Эти результаты согласуются с исследованиями радулы (Галкин, 1955; Warén, 1993) и желудка (Krol, Nekhaev, 2016), где также не было выявлено явных различий между представителями разных конхологических форм.

Некоторые авторы (например, Høisæter, 1986) рассматривали присутствие в северной части Атлантического океана еще одного вида — *Solariella laevis* Friele, 1886. Варен (Warén, 1993) синонимизировал *Solariella laevis* с *Solariella obscura*. Первый вид соответствует определению Галкина *Solariella obscura* var. *intermedia*. Таким образом, наше исследование также подтверждает конспецифичность обеих форм.

Высокий уровень изменчивости скульптуры раковины не коррелировал с

другими морфологическими признаками, как это было отмечено в других таксонах брюхоногих моллюсков (Wigham, 1975; Голиков, 1980; Rex et al., 1988; Nekhaev, 2016). Разнообразие форм внутри видов может быть связано с генетическими различиями или обусловлено влиянием различных факторов окружающей среды, воздействующими на генотип, что впоследствии влияет на фенотип. Ранее было показано, что такими факторами могут быть хищники (Preston, Roberts, 2006), волновая активность, субстрат, температура воды или условия, связанные с глубиной (Wigham, 1975; Rex et al., 1988; Rex, Etter, 1998; Urabe, 2000). Для некоторых видов арктических брюхоногих моллюсков был отмечен географический характер изменения скульптуры раковины (Голиков, 1980). Однако все конхологические формы *Solariella obscura*, выделенные Галкиным, встречаются симпатически в Арктическом и Тихоокеанском морях (это исследование) и в Атлантическом океане (Warén, 1993; Dornellas, Simone, 2015). Следовательно, экологическое объяснение изменчивости раковин, предложенное Галкиным (1955) не подтверждается.

3.4.2 Изменчивость слепых отростков желудка *Solariella obscura* (Couthouy, 1838)

Были изучены особенности внутренней морфологии *Solariella obscura* (Couthouy, 1838). У всех вскрытых экземпляров было схожее строение дистальной части желудка: дистальный карман (рисунок 28, *dst*) и слепой отросток (рисунок 28, *sc*). Первый являлся выступом, отходящим от нижней части желудка. Второй, в свою очередь, располагался рядом с дистальным карманом, был изогнут и составлял примерно 0.25-0.5 оборота. Слепые отростки желудка (цекумы) различались по длине относительно желудка, поэтому были условно разделены на три типа (рисунок 28). У типичной формы обнаружены типы 2 и 3, у *var. intermedia* — 1 и 2, у *var. bella* — только 1. Корреляционный анализ показал положительную достоверную корреляцию между степенью развития цекума и высотой раковины ($r_s=0,55$; $p=0,006$).

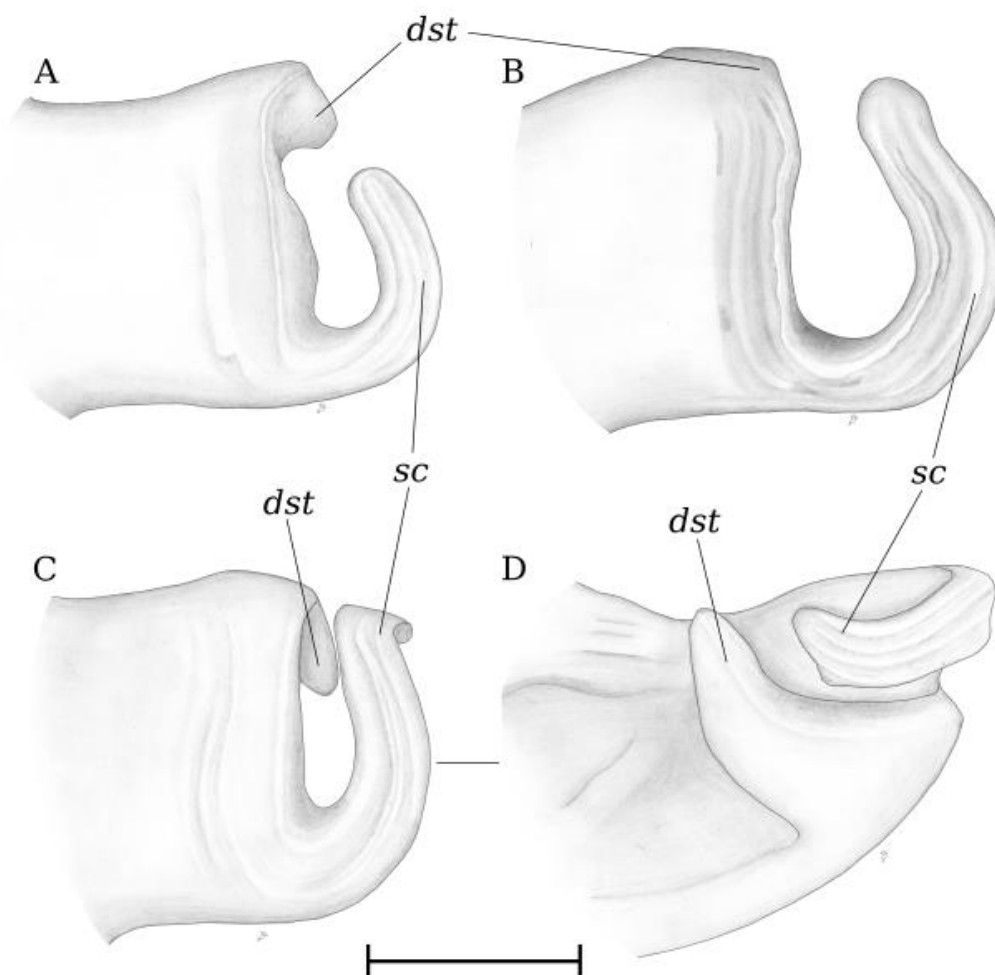


Рисунок 28 — Типы развития слепого отростка желудка *Solareilla obscura* (Couthouy, 1838), пищеварительная железа удалена. А — тип 1; В — тип 2; С, D — тип 3; *sc* — слепой отросток желудка; *dst* — дистальный карман желудка. Масштабная линейка = 1 мм

Степень развития слепого отростка у разных представителей надсемейства Trochoidea неодинакова. В большинстве случаев считается, что форма слепого отростка является постоянным признаком внутри вида. Однако, у видов *Astraea latispina* (Philippi, 1844) и *Astraea olfersii* (Philippi, 1844) число оборотов цекума варьирует от 1 до 2 (Monteiro, Coelho, 2002).

У изученных экземпляров *Solariella obscura* относительные размеры цекумов различались примерно в два раза (на 0,25 оборота). Это было связано с размерами

раковины, а поэтому, и с возрастом моллюсков. Также выделенные конхологические формы не имели различий в строении дистальной части желудка. Это согласуется с данными по форме раковин (Krol, Nekhaev, 2018), а также радул, которые схожи у разных вариантов *Solariella obscura* (Галкин, 1955; Warén, 1993).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенная работа позволила расширить представления о фауне микроветигастропод рода *Anatoma* Woodward, 1859 и подсемейства Moelleriinae Nickman et McLean, 1990 в морях евразийской Арктики и прилегающей части Тихого океана. Дальнейшие исследования семейства Skeneidae в этой акватории, вероятно, позволят подтвердить существование в этой акватории видов *Skenea ferruginea* и *Skenea polita*. Микромоллюски в конечном итоге могут составить большую часть биоразнообразия: среди них предположительно еще около тысячи неописанных видов.

Изменчивость скульптуры *Solariella obscura* не связана с изменчивостью слепого отростка желудка, формой раковины и географическим распространением. Вероятно, дальнейшие молекулярные исследования, а также изучение радул позволят получить новые данные об изменчивости этого вида.

ВЫВОДЫ

- 1 В российском секторе Арктики было обнаружено три вида рода *Anatoma*: отмеченный ранее многими авторами вид *Anatoma crispata* (Fleming, 1828), вид *Anatoma schanderi* Høisæter et Geiger, 2011, который ранее был известен только из крайней северо-западной части Атлантического океана, и новый вид для науки с плоским завитком. Вид *Anatoma schioettei* Høisæter et Geiger, 2011 был сведен в синонимы *Anatoma crispata*.
- 2 В морях евразийской Арктики по предварительным данным обнаружено четыре вида Skeneidae: *Skenea rugulosa*, *Skenea trochoides*, *Skenea basistriata*, *Skenea ossiansarsi*. Виды *Skenea rugulosa* и *Skenea ossiansarsi* в евразийской Арктике ранее были известны лишь из Норвежского моря и побережья Мурмана.
- 3 В морях северо-западной Пацифики ранее было известно только два представителя подсемейства Moelleriinae — *Moelleria costulata* (Møller, 1842) и *Spiromoelleria quadrae* (Dall, 1897). На основании полученных данных в состав подсемейства был включен еще один вид — *Spiromoelleria maculata* (Golikov et Gulbin, 1978), который ранее считался представителем рода *Homalopoma* Carpenter, 1864 из подсемейства Coloniinae.
- 4 Степень развития слепого отростка желудка *Solariella obscura* (Couthouy, 1838) зависит от высоты раковины, и, следовательно, возраста моллюска. С помощью методов многомерного анализа было показано, что параметры раковины не связаны с вариантами, выделенными по скульптуре.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- 1 Богданов И.П. Моллюски подсемейства *Oenopotinae* (Gastropoda, *Pectinibranchia*, *Turridae*) морей СССР. Л.: Наука, 1990. 223 с.
- 2 Брызгин В. Ф., Денисенко Н. В., Денисенко С. Г., Калюжный Э. Е., Рыжов В. М. Животные и растения Баренцева моря. Апатиты : Кольский филиал АН СССР, 1981. 189 с.
- 3 Галкин Ю. И. Брюхоногие моллюски трохида дальневосточных и северных морей СССР. Ленинград : ЗАН АН СССР., 1955. 131 с.
- 4 Герценштейн С.М. Материалы к фауне Мурманского берега и Белого моря. I. Моллюски. Труды Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей, 1885. Т. 16. № 2. С. 635—814.
- 5 Голиков А. Н., Аверинцев В. Г. Особенности некоторых донных экосистем в южной части Баренцева моря и у мыса Желания (Новая Земля) // Биология моря. 1977. №2. С. 63—73.
- 6 Голиков А.Н. Брюхоногие моллюски рода *Neptunea* Volten. Фауна СССР. М.-Л. : Изд-во Академии наук СССР, 1963. Т. 5. Вып. 1. 217 с.
- 7 Голиков А. Н., Гульбин В. В. Переднежаберные брюхоногие моллюски Курильских островов. I. Отряды *Dicoglossa* — *Entomostoma*. Фауна и растительность шельфа Курильских островов. М. : Наука, 1978. С. 159—223.
- 8 Голиков А. Н. Класс *Gastropoda*. В кн. : Старобогатов Я. И., Наумов А. Д., ред. Моллюски Белого моря. Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим институтом АН СССР. Л. : Наука, 1987. Т. 151. С. 41—148.
- 9 Голиков А. Н. Моллюски *Vacciniinae* Мирового океана. Фауна СССР, 1980. Т. 5. Вып. 2. 466 с.
- 10 Горбунов Г. П. Донное население Новосибирского мелководья и центральной части Северного Ледовитого океана // Труды дрейфующей экспедиции Главсевморпути на ледокольном пароходе «Г. Седов» 1937—1940 гг. Москва-

- Ленинград : издательство Главсевморпути, 1946. С. 30—138.
- 11 Гурьянова Е. Ф. Бокоплавцы морей СССР и сопредельных вод // Определители по фауне СССР. 1951. Т. 41. С. 1—1033.
 - 12 Гурьянова Е. Ф. Зоогеографическое районирование донной фауны Мирового океана (донная фауна материковой отмели) / Физико-географический атлас Мира. М.: АН СССР и ГУГК ГТК СССР. Карта 68Б и объяснительная записка к ней. 1964.
 - 13 Гурьянова Е. Ф. Зоогеографическое районирование моря // Исследования фауны морей. Л. : Наука, 1972. С. 8—21.
 - 14 Гурьянова Е. Ф., Ушаков П. К фауне Черной губы на Новой Земле // Исследование морей СССР. 1928. №. 6. С. 3—72.
 - 15 Денисенко С. Г., Луппова Е. Н., Денисенко Н. В., Алексеев В. А., Касабов А. Ю. Количественное распределение бентоса и структура донных сообществ на Приновоземельском шельфе Баренцева моря. Среда обитания и экосистемы Новой Земли (Архипелаг и шельф). Апатиты : Изд-во КНЦ РАН, 1995. С. 66—79.
 - 16 Дерюгин К. М. Баренцево море по Кольскому меридиану. Труды Северной научно-промысловой экспедиции, 1924. Т. 19. С. 1—108.
 - 17 Дерюгин К. М. Гидробиологические исследования у Новой Земли. Исследования морей СССР. Ленинград : Издание государственного гидрологического института, 1927. Вып. 4. С. 4—16.
 - 18 Дерюгин К.М. Фауна Кольского залива и условия её существования // Записки Академии наук. Физико-математическое отделение, серия 8. 1915. Т. 34. № 1. С. 1—929.
 - 19 Добровольский А. Д., Залогин Б. С. Моря СССР. М. : МГУ, 1982. 192 с.
 - 20 Жирков И. А. при участии Азовского А. И., Максимовой О. В. Жизнь на дне. Био-география и био-экология бентоса. М. : Т-во научных изданий КМК, 2010. 453 с.

- 21 Зезина О. Н. Биогеографическое районирование бентали Мирового океана по брахиоподам. Труды ВНИРО. «Пищевая промышленность», 1973. Т. 84, Вып. 4. С. 166—180.
- 22 Зезина О. Н. Распространение и некоторые черты биологии современных брахиопод // Автореф. канд. дисс. М., 1971. С. 1—27.
- 23 Зенкевич Л. А. О задачах, объекте и методе морской биогеографии // Зоологический журнал. 1947. Т. 26. №. 3. С. 201—220.
- 24 Кантор Ю.И., Сысоев А.В. Морские и солоноватоводные брюхоногие моллюски России и сопредельных стран: Иллюстрированный каталог. М. : КМК, 2006. 371 с.
- 25 Кафанов А. И. Двустворчатые моллюски шельфов и континентального склона северной Пацифики : аннотированный указатель. Владивосток: ДВО АН СССР, 1991. Т. 1.
- 26 Кроль Е. Н., Нехаев И. О. Изменчивость слепого отростка желудка у *Solariella obscura* (Vetigastropoda: Trochoidea: Solariellidae) // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. 2016. Вып. 20. № 2. С. 89—96.
- 27 Кусакин О. Г. Морские и солоноватовидные равноногие ракообразные (Isopoda) холодных и умеренных вод Северного Полушария. Подотряд Asellota. Наука, 1979. Т. 3. Ч. 2.
- 28 Любин П. А. Количественное распределение брюхоногих моллюсков (Gastropoda) Карского моря / Современный бентос Баренцева и Карского морей. Апатиты : КНЦ РАН, 2000. С. 189-203.
- 29 Любин П. А. Фауна и экология раковинных брюхоногих моллюсков Карского моря / Фауна беспозвоночных Карского, Баренцева и Белого морей (информатика, экология, биогеография). Апатиты : КНЦ РАН, 2003. С. 130—195.
- 30 Любина О.С., Зимина О.Л., Фролова Е.А., Фролов А.А., Ахметчина О.Ю.,

- Нехаев И.О., Дикаева Д.Р., Гарбуль Е.А. 2014. Зообентос сублиторали губ Кольского полуострова. Морские экосистемы и сообщества в условиях современных климатических изменений. Санкт-Петербург: Реноме. С. 131—148.
- 31 Миронов А. Н. Донные фаунистические комплексы океанических островов и подводных поднятий. Труды Института океанологии им. ПП Ширшова РАН. 1994. Т. 129. С. 7—16.
- 32 Несис К. Н. Зоогеография Мирового океана: сравнение зональности пелагиали и регионального членения шельфа (по головоногим моллюскам). Морская биогеография. М. : Наука, 1982. С. 114—134.
- 33 Нехаев И. О., Любин П. А. Брюхоногие и лопатоногие моллюски на гидробиологическом разрезе «Кольский меридиан» // Труды Кольского научного центра РАН. 2016. Вып. 2—3. № 36. С. 232—245.
- 34 Стрелкова (Анисимова) Н. А. Брюхоногие и лопатоногие моллюски на гидробиологическом разрезе «Кольский меридиан» // Труды Кольского научного центра РАН. 2016. Вып. 2—3. № 36. С. 7—29.
- 35 Ушаков П. В. Бентонические группировки Маточкина Шара (Новая Земля) // Исследование морей СССР. 1931. Т. 12. С. 5-128.
- 36 Ушаков П. В. К зоогеографической характеристике прибрежных зон залива Моллера // Исследования морей СССР. 1927. Вып. 4. С. 18—80.
- 37 Филатова З. А. Зоогеографическое районирование северных морей по распространению двустворчатых моллюсков // Труды Института океанологии АН СССР, 1957. Т. 23. С. 195—215.
- 38 Фролова Е. А., Любина О. С., Зимина О. Ю., Дикаева Д. Р., Фролов А. А., Ахметчина О. Ю., Гарбуль Е. А., Нехаев И. О. Донные сообщества у берегов атлантических архипелагов / Наземные и морские экосистемы. Москва-Санкт-Петербург : Паулсен, 2011. С. 181—209.
- 39 Фролова Е.А., Анисимова Н.А., Фролов А.А., Любина О.С., Гарбуль Е.А.,

- Гудимов А.В. Донная фауна Мотовского залива. Фауна беспозвоночных Карского Баренцева моря и Белого морей. Апатиты : изд-во КНЦ РАН, 2003. С. 218—239.
- 40 Чабан Е.М. Заднежаберные моллюски отряда Cephalaspidea Fischer, 1883 (Mollusca, Opisthobranchia) моря Лаптевых / Исследования фауны морей. Санкт-Петербург : ЗИН РАН, 2004. Т. 54. С. 71—87.
- 41 Чабан Е.М. Заднежаберные моллюски отряда Cephalaspidea Fischer, 1883 (Gastropoda: Opisthobranchia) Восточно-Сибирского моря / Исследования фауны морей. Санкт-Петербург : ЗИН РАН, 2010. Т. 66. № 74 С. 71—89.
- 42 Шорыгин А. А. Иголкожие Баренцова моря // Труды Морского научного института. 1928. Т. 3. № 4. С. 5—107. 2004. Т. 54. С. 71—87.
- 43 Abbott R.T. American Seashells: The Marine Mollusca of the Atlantic and Pacific coasts of North America (Second Edition). New York — Melbourne, Van Nostrand Reinhold Company, 1974. 663 p.
- 44 Aktipis S. W., Giribet G. Testing relationships among the vetigastropod taxa: a molecular approach // Journal of Molluscan Studies. 2011. V. 78. № 1. P. 12—27.
- 45 Aurivillius C. W. S. Öfversigt öfver de af Vega-expeditionen insamlade arktiska hafsmollusker. II. Placophora och Gastropoda / Stokholm: Vega-Expeditionens Velenskapliga Jakffagelser. F., G. Beijers Förlag, 1885. P. 313—382.
- 46 Baxter R., McLean J.H. The genera *Moelleria* Jeffreys, 1865, and *Spiromoelleria* gen. nov. in the North Pacific, with a description of a new species of *Spiromoelleria* (Gastropoda: Turbinidae) // The Veliger. 1984. V. 27. P. 219—226.
- 47 Bouchet P., Rocroi J.-P. Classification and nomenclator of Gastropod families // Malacologia. 2005. V. 47. № 1-2. P. 1—397.
- 48 Bouchet P., Rocroi J.-P., Hausdorf B., Kaim A., Kano Y., Nützel A., Parkhaev P., Schrödl M., Strong E. E. Revised Classification, Nomenclator and Typification of Gastropod and Monoplacophoran Families // Malacologia. 2017. V. 61. № 1–2. P. 1–526.

- 49 Bouchet P., Strong E. E. Historical namebearing types in marine molluscs: An impediment to biodiversity studies? // *Systema Naturae*. 2010. V. 250. P. 63-74.
- 50 Briggs J. C. *Global biogeography*. Elsevier, 1995. V. 14. 453 p.
- 51 Dall W. H. Descriptions of new species of Mollusca from the North Pacific Ocean in the collection of the United States National Museum // *Proceedings of the United States National Museum*. 1919. V. 56. № 2295. P. 293—371.
- 52 Dall W. H. Notice of some new or interesting species of shells from British Columbia and the adjacent region // *Natural History Society of British Columbia Bulletin*. 1897. V. 2. P. 1—18.
- 53 Dautzenberg P., Fischer H. Mollusques et Brachiopodes recueillis en 1908 par la Mission Bernard dans les mers du Nord (Nouvelle-Zemble, mer de Barentz, mer Blanche Океан Glacial, Norvege, mer du Nord) // *Journal de Conchyliologie*. 1911. V. 59. P. 1-51.
- 54 Denisenko S. G., Denisenko N. V., Lehtonen K. K., Andersin A.-B., Laine A. O. Macrozoobenthos of the Pechora Sea (SE Barents Sea): community structure and spatial distribution in relation to environmental conditions // *Marine Ecology Progress Series*. 2003. V. 258. P. 109—123.
- 55 Dornellas A. P. S., Simone L. R. L. New morphological data on *Solariella obscura* (Trochoidea: Solariellidae) from New Jersey, USA // *Zoologia*. 2015. V. 32. № 2. P. 162—170.
- 56 Fleming J. Remarks on the genus *Scissurella* of M. d'Orbigny, with a description of a Recent British species // *Memoirs of the Wernerian Natural History Society*. 1828. V. 6. P. 384—387.
- 57 Fretter V., Graham A. The prosobranch molluscs of Britain and Denmark. Part 1 — Pleurotomariacea, Fussurellacea and Patellacea // *The journal of molluscan studies*. Supplement 1. 1976. P. 1—37.
- 58 Friele H. *Mollusca II. The Norwegian North Atlantic Expedition*. Zoology, 1886. 44 p.

- 59 Geiger D. L., Marshall B. A., Ponder W. F., Sasaki T., Warén A. Techniques for collecting, handling, preparing, storing and examining small molluscan specimens // *Molluscan Research*. V. 27. № 1. P. 1—50.
- 60 Geiger D. L., Sasaki T., New Scissurellidae and Anatomidae from Manazuru, Sagami Bay, and Okinawa, Japan (Mollusca: Gastropoda: Vetigastropoda) // *Molluscan Research*. 2009. V. 29. № 1. P. 1—16.
- 61 Geiger, D. L., Thacker, C. E. Molecular phylogeny of Vetigastropoda reveals non-monophyletic Scissurellidae, Trochoidea, and Fissurelloidea // *Molluscan Research*. 2005. V. 25. P. 47—55.
- 62 Golikov A. N., Sirenko B. I., Chaban E. M. Class Gastropoda. Subclass Scutibranchia // *List of species of free-living invertebrates of Eurasian and Arctic seas and adjacent deep waters.* — Saint-Petersburg : Zoological Institute of RAS, 2001. — P. 104.
- 63 Golikov A.N. *Shell-bearing Gastropoda of the Arctic.* Moscow: Colus, 1995. 105 p.
- 64 Grieg J. A. Molluscs, Brachiopods and echinoderms from Novaya Zemlya. Report of the scientific results of the Norwegian expedition to Novaya Zemlya 1921 / Kristiania: Videnskapsselskapet I Kristiania, 1924. P. 3—28.
- 65 Gulbin V. V., Chaban E. M. Annotated list of shellbearing gastropods of Commander Islands. Part I // *The Bulletin of the Russian Far East Malacological Society*. 2012. V. 15—16. P. 5—30.
- 66 Hammer Ø., Harper D. A. T., Ryan P. D. Past: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis // *Palaeontologia Electronica*. 2001. V. 41. P. 1—9.
- 67 Haszprunar, G. On the origin and evolution of major gastropod groups, with special reference to the Streptoneura // *Journal of Molluscan Studies*. 1988. V. 54. P. 367—441.
- 68 Hickman C. S., McLean J. H. Systematic revision and suprageneric classification of Trochacean gastropods // *Natural History Museum of Los Angeles County Science*.

1990. V. 35. P. 1—169.
- 69 Høisæter T. Distribution of marine, benthic, Shell-bearing gastropods along the Norwegian coast // *Fauna norvegica*. 2009. V. 28. P. 5—106.
- 70 Høisæter T. The Shell-Bearing, benthic gastropods on the Southern part of the continental slope off Norway // *Journal of Molluscan Studies*. 2010. V. 76. P. 234—244.
- 71 Høisæter T., Geiger D. L. Species of *Anatoma* (Gastropoda: Anatomidae) in Norwegian and adjacent waters, with the description of two new species // *The Nautilus*. 2011. V. 125. № 3. P. 89—112.
- 72 Jirkov I. A. Biogeography of the Barent Sea benthos // *Invertebrate Zoology*. 2013. V. 10. № 1. P. 69—88.
- 73 Jørgensen L. L., Ljubin P., Skjoldal H. R., Ingvaldsen R. B., Anisimova N., Manushin I. Distribution of benthic megafauna in the Barents Sea: baseline for an ecosystem approach to management // *ICES Journal of Marine Science*. 2014. V. 72. P. 595—613.
- 74 Krol E. N., Nekhaev I. O. Variation of shell shape in *Solariella obscura* (Vetigastropoda: Trochoidea) in the Eurasian Arctic seas and adjacent part of the Western Pacific Океан // *The Bulletin of the Russian Far East Malacological Society*. 2018. V. 22. № 1/2. P. 69—78.
- 75 Leche W. Ofversigt ofver de af svenska expeditionerna till Novaja Semlja och Jenissej 1875 och 1876 issamlade Hafs-Mollusker / Handlingar Svenska Vetenskaps-Akademiens, 1878. V. 16. P. 1—86.
- 76 Lovén S. Index molluscorum. Litora Scandinaviæ occidentalia habitantium. Faunæ prodromum. Coast of Scandinavia. Holmiæ: P.A. Norstedt et Filii, 1846. 51 p.
- 77 Middendorff A. Th. Beiträge zu einer Malacozoologia Rossica. II. Aufzählung und Beschreibung der zur Meeresfauna Russlands gehörigen einschaler // *Mémoires de l'Académie Impériale des Sciences de Saint—Pétersbourg*. Serie 6. Sciences Mathématique, Physique et Naturelles. 1849. V. 8. № 5—6. P. 329—516.

- 78 Møller H. P. C. Index molluscorum Groenlandia // Naturhistorisk Tidsskrift, Copenhagen. 1842. Ser. 1. V. 4. № 1. P. 76—97.
- 79 Monteiro J. C., Coelho A. C. S. Comparative morphology of *Astraea latispina* (Philippi, 1844) and *Astraea olfersii* (Philippi, 1844) (Mollusca, Gastropoda, Turbinidae) // Brazilian Journal of Biology. 2002. V. 62. № 1. P. 135—150.
- 80 Nekhaev I. O. Marine shell-bearing Gastropoda of Murman (Barents Sea): an annotated check-list // Ruthenica, Russian Malacological Journal. 2014. V. 24. P. 75—121.
- 81 Nekhaev I. O. Newly arrived or previously overlooked: is there evidence for climate-driven changes in the distribution of molluscs in the Barents Sea? // Biodiversity and Conservation. 2016. V. 25. № 5. P. 807—825.
- 82 Nekhaev I. O., Krol E. N. Diversity of shell-bearing gastropods along the western coast of the Arctic archipelago Novaya Zemlya: an evaluation of modern and historical data // Polar Biology. 2017. V. 40. N 11. P. 2279—2289.
- 83 Odhner N. H. Die Molluskenfauna des Eisfjordes. Stockholm: Almqvist, Wiksell Boktryckeri-A.B., 1915. Bd. 54. № 1. 307 p.
- 84 Ozhigin K. O., Ingvaldsen R. B., Loeng H. L., Boitsov V. D., Karsakov A. I. Introduction to the Barents Sea / The Barents Sea. Ecosystem, Resources, Management: Half a Century of Russian—Norwegian Cooperation. Norway, Trondheim: Tapir Press, 2011. P. 39—76.
- 85 Palerud R., Gulliksen B., Brattegard T., Sneli A.-J., Vader W. The marine macro-organisms in Svalbard waters // Prestrud P., Strøm H., Goldman H. V. : A catalogue of the terrestrial and marine animals of Svalbard. — Norwegian Polar Institute, 2004. — P. 5—56.
- 86 Pogrebov V. B., Fokin S. I., Galtsova V. V., Ivanov G. I. Benthic communities as influenced by nuclear testing and radioactive waste disposal off Novaya Zemlya in the Russian Arctic // Marine Pollution Bulletin. 1997. V. 35. № 7—12. P. 333—339.
- 87 Ponder, W. F., Lindberg, D. R. Towards a phylogeny of gastropod molluscs: an

- analysis using morphological characters // *Zoological Journal of the Linnean Society*. 1997. V. 119. P. 83—265.
- 88 Salvini-Plawen L. V. A reconsideration of systematics in the Mollusca (phylogeny and higher classification) // *Malacologia*. 1980. V. 19. P. 249—278.
- 89 Salvini-Plawen, L. V., Haszprunar, G. The Vetigastropoda and the systematics of streptoneurous Gastropoda (Mollusca) // *Journal of Zoology*. 1987. V. 211. P. 747—770.
- 90 Sars, G.O. *Mollusca Regionis Arcticae Norwegiae*. Christiania : A.W. Brøgger, 1878. 466 p.
- 91 Schiøtte T., Warén A. An annotated and illustrated list of the types of Mollusca described by H. P. C. Møller from West Greenland // *Meddelelser om Grønland, Bioscience*. 1992. V. 35. P. 1—34.
- 92 Schroeder L. New systematic revisions within the Vetigastropoda // *The Dredgings*. 2012. V. 52. № 6. P. 6.
- 93 Sirenko B. I., Kantor Y. I., Gulbin V. V. Clade Vetigastropoda. In: Sirenko B. I., editor. Check-list of species of free-living invertebrates of the Russian Far Eastern seas // *Explorations of the fauna of the seas*. — Saint-Petersburg: Zoological Institute of RAS, 2013. — P. 150—152.
- 94 Sirenko B. I., Merkuliev A. V., Krol E. N., Danilin D. D., Nekhaev I. O. To a species composition of subfamily Moelleriinae Hickman et McLean, 1990 (Mollusca: Gastropoda: Colloniidae) in the northwestern Pacific // *Ruthenica*. 2018. V. 28. N 1. P. 19—25.
- 95 Uribe J. E., Kano Y., Templado J., Zardoya R. Mitogenomics of Vetigastropoda: insights into the evolution of pallial symmetry // *Zoologica Scripta*. 2015. V. 45. P. 145—159.
- 96 Warén A. New and little known «Skeneimorph» gastropods from Mideterranean Sea and adjacent Atlantic Oкеан // *Bolletino Malacologico*. 1992. V. 27. № 10-12. P. 149—247.

- 97 Warén A. New and little known «Skeneimorph» gastropods from Mideterranean Sea and adjacent Atlantic Ocean // *Bolletino Malacologico*. 1992. V. 27. № 10-12. P. 149-247.
- 98 Warén A. New and little-known Mollusca from Iceland and Scandinavia // *Sarsia*. 1991. V. 76. P. 53—124.
- 99 Warén A. New and little-known Mollusca from Iceland and Scandinavia. Part 2 // *Sarsia*. 1993. V. 78. P. 159—201.
- 100 Warén A., Bouchet P. The abyssal molluscan fauna of the Norwegian Sea and its relation to other faunas // *Sarsia*. 1979. V. 64. P. 211—243.