

57

311

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

Ю. И. ГАЛКИН

**БРЮХОНОГИЕ МОЛЛЮСКИ
ТРОХИДЫ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ
И СЕВЕРНЫХ МОРЕЙ СССР**

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

К.4534.

А К А Д Е М И Я Н А У К
СОЮЗА СОВЕТСКИХ СОЦИАЛИСТИЧЕСКИХ РЕСПУБЛИК

ОПРЕДЕЛИТЕЛИ ПО ФАУНЕ СССР, ИЗДАВАЕМЫЕ
ЗООЛОГИЧЕСКИМ ИНСТИТУТОМ АКАДЕМИИ НАУК СССР

57

Ю. И. ГАЛКИН

**БРЮХОНОГИЕ МОЛЛЮСКИ
ТРОХИДЫ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ
И СЕВЕРНЫХ МОРЕЙ СССР**

(Семейство TROCHIDAE)

4064.



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
Москва 1955 Ленинград

ПРЕДИСЛОВИЕ

Одним из первоочередных вопросов, возникающих перед зоологией в связи со всесторонним изучением и освоением фауны наших морей, является разработка систематики отдельных групп морских животных. Между тем если классификация некоторых из них находится на сравнительно высоком уровне, то для других она разработана совершенно недостаточно. К последним относятся и *Gastropoda Prosobranchia*, по системе которых имеется много отдельных, в большинстве мелких работ, но последняя монографическая сводка вышла в конце прошлого столетия и, естественно, в значительной мере устарела. В еще более худшем состоянии находится систематика брюхоногих моллюсков морей Советского Союза. Почти все работы русских и иностранных ученых в этой области касаются лишь отдельных районов и в настоящее время в большей или меньшей степени нуждаются в пересмотре. В то же время обширные материалы, собранные отечественными экспедициями, делают вполне возможной широкую ревизию фауны морских *Gastropoda*. При этом наиболее плодотворным путем является, очевидно, обработка небольших групп (семейств, родов).

Подобную же задачу попытался выполнить и автор настоящей работы («Малая фауна», вып. 26) по систематике семейства *Trochidae*. Основанием для выбора именно этой группы послужило то, что в наших морях она богато представлена по числу как видов, так и особей. Трохиды входят во многие группировки донных животных. Все представители семейства могут служить хорошими биологическими индикаторами, по которым можно судить о гидрологическом режиме. Немаловажная роль должна быть отведена *Trochidae* и при решении зоогеографических вопросов. Филогенетическое значение этого семейства определяется тем, что оно является переходной ступенью между низшими и высшими *Gastropoda Prosobranchia*. Наконец, все трохиды в той или иной мере входят в состав пищи многих животных: ластоногих, камчатского краба и ряда бентосоядных рыб. Небезинтересно отметить, что некоторые формы — *Margarites striata cinerea*, *Solariella obscura*, *S. varicosa*, *Calliostoma occidentale* — были описаны именно по экземплярам, добытым из желудков промысловых рыб.

Но несмотря на это систематика *Trochidae*, обитающих в морях Советского Союза (как, впрочем, и в остальной части Мирового океана), разработана совершенно недостаточно. Работ, посвященных непосредственно этому вопросу, нет вовсе. Поэтому неудивительно, что до сих пор не было точно известно, какие же виды трохид обитают в наших водах.

Для ревизии фауны *Trochidae* дальневосточных и северных морей Советского Союза автором был использован весьма значительный мате-

риал, хранившийся главным образом в коллекциях Зоологического института и Кафедры гидробиологии и ихтиологии Ленинградского университета. Сборы, подвергавшиеся просмотру, были сделаны в течение более чем 100 лет (1838—1951) и состояли из 3100 проб (17 000 экземпляров), в которых было обнаружено всего 22 вида. Правда, сборы эти распределены весьма неравномерно. Наименьшее количество их приходится на Восточно-Сибирское море (70 проб), наибольшее — на Баренцево море (1410 проб), на долю же каждого из остальных морей падает от 110 до 360 проб. Разумеется, даже в пределах одного и того же моря материал собран весьма неравномерно как по районам, так и по глубинам. Все же можно сказать, что в отношении фауны *Trochidae* отдельные моря СССР исследованы сравнительно полно. Исключение составляет только северная часть Охотского моря, откуда желательны дополнительные сборы.

Также неравномерно распределен материал и по отдельным видам: от 2 проб (3 экз.) по *Umbonium thomasi* до 434 проб (2440 экз.) по *Solaria obscura* typ. Однако по наиболее трудным в систематическом отношении формам почти всегда имелись достаточные сборы, состоявшие зачастую из сотен и даже тысяч экземпляров. Малое количество материала по некоторым видам (и в первую очередь по *Umbonium thomasi*) связано с тем, что наших вод касается лишь край их ареала. Но у таких трохид, как *Margarites vahlii*, а в особенности *Ganesa basistriata* и *G. laevigata*, это объясняется техникой сборов. Эти три вида отличаются очень небольшими размерами и вместе с молодью крупных форм часто ускользают при обычных методах лова. Исключение составляют лишь сборы Г. П. Горбунова, а также В. Л. Вагина (Карское море, море Лаптевых и Восточно-Сибирское), где мелкие трохиды присутствуют наравне с крупными формами. Зато материал дальневосточных экспедиций оставляет желать много лучшего, так как мелкие виды представлены в нем слабо.

Часть имевшихся в распоряжении автора сборов была ранее подвергнута обработке и определению малакологами: Миддендорфом, Герценштейном, Книповичем, Дерюгиным, Горбуновым, Месяцевым, Володченко и некоторыми другими. Однако большая часть, почти две трети (1970 проб) всех сборов, вообще никем не просматривалась, или же моллюски в них были определены неверно.

В результате ревизии фауны *Trochidae* дальневосточных и северных морей Советского Союза оказалось, что она относится к 5 подсемействам, 8 родам и состоит из 22 видов, 6 подвигов и 3 вариететов. При обработке был выделен 1 новый подвид, 1 подвида, 1 вариетет, один вариетет переведен в ранг вида, а 3 вида впервые отмечены для наших вод. Характерно, что среди обширного материала, собранного зачастую в малоисследованных районах, не было найдено ни одного нового вида. Напротив, были закрыты 2 секции, 29 видов и 13 подвигов и вариететов. Это говорит о том, насколько запутана систематика морских брюхоногих моллюсков и насколько необходимы сейчас ревизии отдельных групп.

В процессе работы пришлось критически пересмотреть и составить вновь диагнозы всех систематических единиц: подсемейств и родов — в основном по Тиле (Thiele, 1929), а видов и разновидностей — на основе изучения самого материала. Кроме диагноза для каждого вида, подвида и вариетета, приводятся сведения по географическому распространению, экологическая характеристика, а также оригинальные рисунки раковины, радулы и карты распространения.

Нельзя, конечно, утверждать, что в результате ревизии полностью установлен как видовой состав, так и систематическое положение отдельных форм *Trochidae* наших морей. Нет никакого сомнения в том, что будущие исследования откроют еще много нового и интересного в этой области. В частности, следует ожидать, что в районе южных Курильских островов, Южного Сахалина и заливов Петра Великого и Носет будут открыты новые для нашей фауны виды трохид — более теплолюбивые формы, заходящие и в эти воды. Также необходимо отметить, что не совсем ясно систематическое положение *Margarites helicina helicina* forma *albolineata*. На большем материале требует доработки и внутривидовая классификация *M. ochotensis*. Кроме того, почти неисследованной остается морфология и биология отдельных форм.

Настоящая работа не была бы выполнена, если бы автор ее не пользовался ежедневной поддержкой и указаниями со стороны ряда сотрудников Зоологического института и смежных учреждений. Прежде всего необходимо назвать профессоров А. В. Иванова, Е. Ф. Гурьянову, Л. А. Портенко, А. А. Стрелкова, П. В. Ушакова, А. А. Штакельберга, доктора биологических наук А. П. Андрияшева и доцента З. И. Кобякову. По ископаемым моллюскам и третичной и четвертичной геологии автором были использованы указания докторов геолого-минералогических наук В. Н. Сакса, М. Ф. Двали и кандидата геолого-минералогических наук Л. В. Криштофовича. Рисунки и карты исполнены художниками Н. К. Бриммер, О. И. Панфиловой, О. П. Яковлевой и М. В. Якубовым. Всем вышеуказанным лицам приносит автор свою искреннюю благодарность.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ УКАЗАТЕЛЬ ВИДОВ

Семейство **Trochidae**

I. Подсемейство **Margaritinae**

1. Род **Margarites** Gray, 1847

1. Подрод *Margarites* s. str.

	Стр.
1а. <i>M. (M.) helicina helicina</i> (Phipps, 1774)	75
1б. <i>M. (M.) helicina tenuistriata</i> , Galkin, ssp. nov.	78
2. <i>M. (M.) vorticifera</i> (Dall, 1873)	79
3а. <i>M. (M.) groenlandica groenlandica</i> (Chemnitz, 1781)	80
3б. <i>M. (M.) groenlandica umbilicalis</i> (Broderip et Sowerby, 1829)	82
4. <i>M. (M.) gigantea</i> (Leche, 1878)	83
5а. <i>M. (M.) olivacea olivacea</i> (Brown, 1827)	85
5б. <i>M. (M.) olivacea marginata</i> Dall, 1919	88
6а. <i>M. (M.) striata striata</i> (Broderip et Sowerby, 1829)	88
6б. <i>M. (M.) striata cinerea</i> (Couthouy, 1838)	91
7а. <i>M. (M.) rossica rossica</i> Dall, 1919	92
7б. <i>M. (M.) rossica derjugini</i> (Bartsch)	93
8а. <i>M. (M.) ochotensis ochotensis</i> (Philippi, 1846)	95
8б. <i>M. (M.) ochotensis avachensis</i> (Bartsch)	97
9. <i>M. (M.) koreanica</i> (Dall, 1919)	98
10а. <i>M. (M.) vahlii</i> (Möller, 1842)	99
10б. <i>M. (M.) vahlii</i> var. <i>angulata</i> Galkin, var. nov.	102

2. Подрод *Cantharidoscops* Galkin, subgen. nov.

11. <i>M. (C.) frigida</i> Dall, 1919	102
---------------------------------------	-----

2. Род *Solariella* S. Wood, 1842

1а. <i>S. obscura</i> (Couthouy, 1838)	104
1б. <i>S. obscura</i> var. <i>bella</i> (Verkrüzen, 1875)	107
1в. <i>S. obscura</i> var. <i>intermedia</i> (Leche, 1878)	108
2. <i>S. varicosa</i> (Mighels et Adams, 1842)	109
3. <i>S. delicata</i> Dall, 1919	111

II. Подсемейство **Calliostomatinae**

3. Род **Calliostoma** Swainson, 1840

1. <i>C. occidentale</i> (Mighels et Adams, 1842)	112
---	-----

III. Подсемейство **Trochinae**

4. Род **Gibbula** Risso, 1826

1. <i>G. tumida</i> (Montagu, 1803)	115
-------------------------------------	-----

	Стр.
5. Род Tegula Lesson, 1832	
1. <i>T. rustica</i> (Gmelin, 1790)	116
IV. Подсемейство Umboniinae	
6. Род Isanda A. Adams, 1853	
1. <i>I. iridescens</i> (Schrenck, 1863)	118
7. Род Umbonium Link, 1807	
1. <i>U. suturale</i> (Lamarck, 1822)	119
2. <i>U. thomasi</i> (Crosse, 1863)	122
V. Подсемейство Skeneinae	
8. Род Ganesa Jeffreys, 1883	
1. <i>G. basistriata</i> (Jeffreys, 1877)	124
2. <i>G. laevigata</i> (Friele, 1876)	125

ВВЕДЕНИЕ

МОРФОЛОГИЯ

Внешний вид (рис. 1 и 3). Тело *Trochidae* делится на голову, ногу и внутренностный мешок. Последний вместе с покрывающей его раковиной асимметрично закручен в правую сторону. Основание внутренностного мешка окружено кожной складкой — мантией, под которой находится мантийная полость, содержащая мантийный комплекс органов. Высота раковины у *Trochidae* из морей Советского Союза колеблется от 0.2 см (*Ganesa*) до 3 см (*Margarites striata*), сильно уступающая многим представителям тропической фауны, иногда достигающим 10 см и более (*Trochus niloticus* L.). Кожные покровы одноцветны или пятнисты, будучи окрашены зернами пигмента.

Голова небольшая и продолжается в направленную книзу морду, на конце которой находится рот. Голова несет 3 пары придатков. Снаружи расположены глазные стебельки, или омматофоры, с глазами. У некоторых видов под правым стебельком находится дополнительный придаток. Далее к середине расположены шлоvidные щупальца, покрытые у многих видов ресничками. Обычно они гораздо длиннее глазных стебельков, но у *Umbonium* почти равны им. У личинок *Trochidae* щупальца на конце разветвлены (Robert, 1902). Уплощенный левый глазной стебелек *Umbonium* частично сростается со щупальцем. За щупальцами расположены головные лопасти, имеющие различную форму и величину. У *Margarites*, *Solariella* и *Gibbula* они имеют бахромчатый край, у *Tegula* они цельнокрайние. Головные лопасти *Calliostoma* очень маленькие или отсутствуют вовсе. Несколько иными головными придатками обладают трохиды, принадлежащие к подсем. *Skeneinae*. По Тиле (Thiele, 1929), головные лопасти у них отсутствуют, зато у самцов позади правого щупальца расположен довольно длинный уплощенный пенис.

Нога хорошо развита и имеет плоскую ползательную поверхность, разделенную продольной бороздкой на две части. Спереди на ноге расположена передняя педальная, или краевая, железа, выделяющая

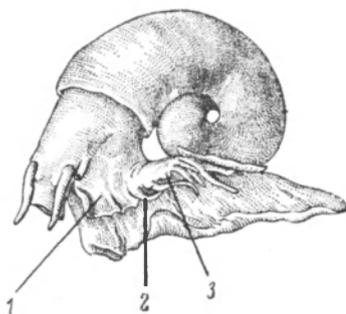


Рис. 1. *Margarites ochotensis* (Phil.). Внешний вид (раковина удалена).

1 — левая головная эпиподальная доля; 2 — эпиподальное щупальце; 3 — эпиподальная папилла.

слизистый секрет, играющий большую роль при ползании. У *Gibbula* железа образована простым скоплением одноклеточных желез. Но у *Calliostoma* это уже многоклеточная железа, имеющая выводной канал и расположенная в глубине поперечной бороздки. Задней педальной, или подошвенной, железой, свойственной многим другим Prosobranchia и открывающейся на подошве ноги, *Trochidae* не обладают. Боковые стенки ноги покрыты маленькими кожными бородавочками, а на дорзальной поверхности заднего конца ноги находится поперечпоскладчатое железистое поле.

Основание ноги сверху окаймлено кожной складкой, эпиподием, идущей от глазных стебельков до заднего конца ноги. Наиболее сильно

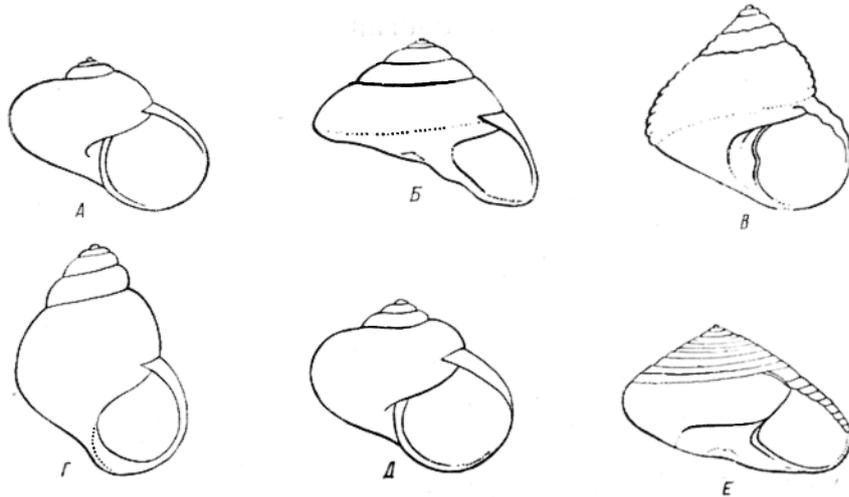


Рис. 2. Типы раковин *Trochidae*. А — низкокони́ческая, Б — ширококони́ческая, В — кони́ческая, Г — высококони́ческая, Д — кубареви́дная, Е — ширококубареви́дная.

эпиподий развит в области головы, где он образует головные доли. У *Margarites* и *Calliostoma* правая и левая доли почти равны, у части других *Trochidae* они асимметричны. Так, у *Tegula* левая доля меньше правой и имеет бахромчатый край. В естественном состоянии эпиподиальные доли жолобообразно изогнуты, образуя своеобразный входной (левая доля) и выходной (правая доля) сифоны мантийной полости. По бокам ноги эпиподий более или менее редуцирован, но всегда хорошо прослеживается по эпиподиальным щупальцам. Покрываемые ресничками щупальца могут вытягиваться на значительную длину. У *Margarites* имеется по 5—7 щупалец, у *Calliostoma* их 4—5, а у *Gibbula* и *Umbonium* по 3 с каждой стороны. У основания щупалец расположены маленькие бугорковидные образования — эпиподиальные папиллы, или боковые органы. Подобные же папиллы имеются и на нижней поверхности головных долей эпиподия, причем число их на правой и левой долях может быть неравным. К концу ноги эпиподиальная складка вновь расширяется.

Раковина (рис. 2). Раковина невысокая и большей частью конической или кубаревидной формы. Обороты разделены швом, глубина которого зависит от формы поперечного сечения оборотов. Иногда верхняя часть оборота, прилегающая ко шву, уплощена, образуя так назы-

ваемое плечо оборота. Внутренние стенки оборотов, соприкасаясь, образуют осевой столбик. Столбик или сплошной, или пронизан внутри каналом, который может открываться на нижней стороне раковины отверстием — пупком (иногда под пупком понимается и весь канал).

Турбоспираль, образующая раковину, начинается замкнутой вершиной и оканчивается открытым концом — устьем. Совокупность оборотов, лежащих над устьем, составляет завиток. Край устья называется перистомом. Перистом может быть сплошным (*Ganosa*) или прерванным (большинство *Trochidae*), когда край устья разделен последним оборотом. Внешняя сторона устья называется наружной, а противоположная — внутренней губами устья. Нижняя поверхность последнего оборота составляет основание раковины.

Очень редко поверхность раковины бывает совершенно гладкой (*Margarites helicina*, *M. vahlii*). Обычно она украшена спиральной и поперечной скульптурой. У *Trochidae* морей Советского Союза спиральная скульптура представлена или бороздками (*M. olivacea*), или ребрами (*M. striata*), причем наиболее сильные ребра называются гребнями (*M. rossica*). Если бороздки выражены очень слабо, то говорят об ищечечности. Поперечная скульптура, кроме бороздок и ребер, может быть представлена складками (*M. groenlandica*). К поперечной скульптуре относятся и линии роста. Последние, как и бороздки, обычно видны только под лупой.

Стенка раковины слагается из трех слоев: рогового, фарфорового и перламутрового. Для трохид, как и вообще для низших *Prosobranchia*, характерно сильное развитие перламутрового слоя.

Большинство *Trochidae* наших морей имеет одноцветную раковину, у меньшей части раковина окрашена многоцветно.

Для замыкания раковины служит крышечка, являющаяся производным ноги и расположенная на ее задней дорзальной части. У *Trochidae* крышечка роговая, со многими оборотами спирали и центральным ядром.

Мантийная полость (рис. 3). Мантия и мантийная полость *Trochidae* развиты хорошо.

Мантийный комплекс состоит из прямой кишки с анальным отверстием, гипобранхиальной железы, 2 наружных почечных отверстий и ктенидия с осфрадием. У *Trochidae* ясно выражена асимметричность мантийного комплекса: правая гипобранхиальная железа рудиментарна, а правый ктенидий с осфрадием отсутствуют (Yonge, 1947). Таким образом, по развитию мантийных органов трохида представляют переходную ступень между низшими *Diotocardia* и *Monotocardia*.

Ктенидий представлен двоякоперистой жаброй, заостренной на переднем конце. Жабра состоит из уплощенной осевой пластинки и 2 рядов многочисленных треугольных жаберных лепестков (рис. 4), сидящих по обеим плоским ее сторонам. Осевая пластинка по верхней и нижней кромкам на $\frac{2}{3}$ длины сростается со стенками мантийной полости, так что лепестки левого ряда оказываются заключенными в узкую камеру и по величине гораздо меньше правых лепестков. Такое расположение и форма жабры и ее лепестков является переходным от свободной двоякоперистой жабры к гребнистой жабре

Monotocardia. Вдоль верхнего края жаберной оси проходит приносящий кровеносный сосуд (жаберная артерия), а вдоль нижнего — выносящий сосуд (жаберная вена). У основания жабры расположен коричневатый осфрадий, имеющий форму округлого бугорка.

На потолке мантийной полости между ктенидием и прямой кишкой находится складчатая гипобранхиальная железа, представляющая собой комплекс одноклеточных желез двойного рода: слизистых и клейких. Величина и форма гипобранхиальной железы у различных видов различны. Секрет, выделяемый железой, служит для захвата, обволакивания и удаления посторонних частиц, попадающих в мантийную полость и

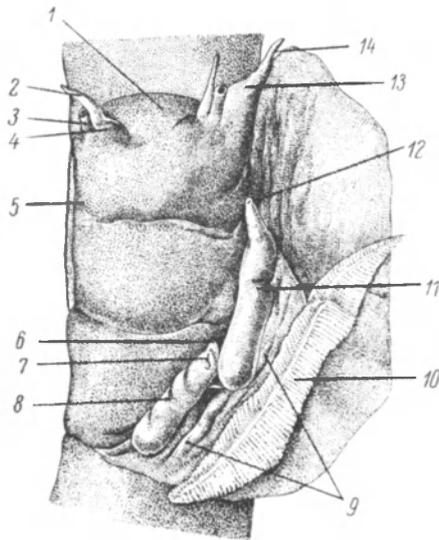


Рис. 3. *Tegula rustica* (Gm.). Вскрытая мантийная полость.

1 — морда; 2 — щупальце; 3 — главной стелбелен; 4 — головная лопасть; 5 — обрванная стенка мантии; 6 — правое почечное отверстие; 7 — левое почечное отверстие; 8 — левая почка; 9 — гипобранхиальная железа; 10 — жабра; 11 — прямая кишка; 12 — анальное отверстие; 13 — правая головная эпиподальная доля; 14 — эпиподальное щупальце.

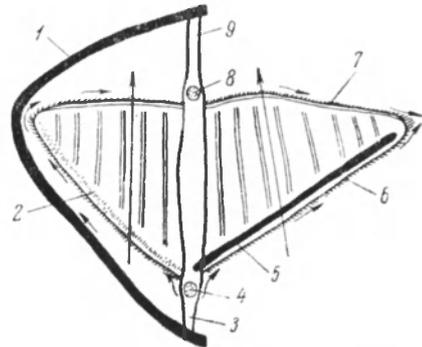


Рис. 4. *Calliostoma zizyphinum* (L.). Жаберный лепесток (стрелки указывают направление токов воды). (По Ионгу).

1 — стенка тела; 2 — боковые реснички; 3 — вентральная мембрана; 4 — выносящий сосуд; 5 — скелетный стержень; 6 — нижние реснички; 7 — верхние реснички; 8 — приносящий сосуд; 9 — дорвальная мембрана.

могущих повредить ктенидий и осфрадий. В период размножения секрет гипобранхиальной железы играет существенную роль при выведении половых продуктов (см. ниже).

Пищеварительная система (рис. 5). Пищеварительный канал трохид состоит из ротовой полости, глотки, пищевода, желудка с тонкой кишкой и прямой кишки. Кроме того, в состав пищеварительной системы входят слюнные железы и печень. Рот окружен губами и ведет в ротовую полость, стенки которой собраны в продольные складки. В месте перехода ротовой полости в глотку расположены челюсти. У большинства видов *Trochidae* челюсти хорошо развиты, у некоторых видов они рудиментарны, а у части *Trochidae* отсутствуют вовсе. Челюсти состоят из конхина и обычно представлены 2 продолговатыми боковыми пластинками и тонкой соединительной спинной пластинкой (рис. 6).

Толстая вентральная стенка глотки образует плотный и мускулистый валик — одонтофор, или язык, передний конец которого свободно выдается в полость глотки. На поверхности одонтофора расположена радула. Спереди она загибается вниз по свободному концу одонтофора, а позади него погружена во влагалище радулы — слепое выпячивание глотки, уходящее далеко назад. В задней части одонтофора находятся клетки, продуцирующие радулу. Мускулы одонтофора поддерживаются субрадулярными хрящами (рис. 7). У *Trochidae* их 2 пары: передние и задние.

Радула состоит из конхиновой тонкой основной мембраны и прикрепленных к ней конхиновых же зубов, расположенных поперечными рядами (рис. 8). Каждый ряд состоит из находящегося в середине центрального зуба, по бокам от которого расположены 1—10 промежуточных (латеральных) зубов и 10—200 краевых (маргинальных) зубов. Каждый зуб состоит из основания, прилегающего к мембране, и перегнутого вверх и назад лезвия, края которого обычно усажены зубчиками. У краевых зубов различают еще опорную пластинку, расположенную в задней части основания (рис. 54). Между промежуточными и краевыми зубами часто находится рудиментарный зуб, не имеющий лезвия. Большинство авторов относит его к краевым зубам, но у радулы рода *Margarites* этот зуб по форме и особенно по способу соединения с соседними зубами скорее можно отнести к промежуточным зубам.

Зубы радулы служат для соскребывания частичек пищи, и их форма, очевидно, в первую очередь зависит от характера пищи. Как форма, так и число зубов радулы у разных видов различны. В видовых диагнозах число зубов обычно выражается радужной формулой. Так, формула *Margarites helicina* — $\infty \cdot 1(6 \cdot 1 \cdot 6)1 \cdot \infty$ означает, что радула состоит из одного центрального зуба (цифра, стоящая посредине), в каждую сторону от которого расположено по 6 боковых, по одному рудиментарному и много краевых зубов. Радула *Trochidae* принадлежит к типу рипидоглоссы и плотно примыкающих друг к другу, так что каждый ее поперечный ряд имеет вид сплошной пластинки с мелкими складками.

Слюнные железы малы и могут быть разветвленными или неразветвленными. Они открываются в глотку над передним концом одонтофора. Глотка переходит в пищевод, передний конец которого расширен в виде зоба. Внутренняя поверхность зоба покрыта папиллами, а по нижней стенке проходит продольный

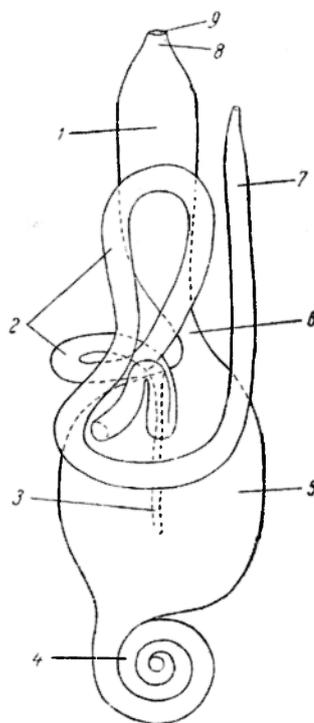


Рис. 5. *Tegula rustica* (Gm.). Пищеварительный канал.

1 — глотка; 2 — тонкая кишка; 3 — перегородка желудка; 4 — слепой отросток; 5 — желудок; 6 — пищевод; 7 — прямая кишка; 8 — ротовая полость; 9 — рот.

желобок. В зоб открываются правый и левый железистые мешки. Вследствие общего торсионного скручивания зоб, влагалище радулы и другие прилегающие к ним органы закручены снизу наверх против часовой стрелки. Поэтому задний конец влагалища радулы проходит уже над пищеварительным каналом в том месте, где зоб переходит в менее объемистый тонкостенный собственно пищевод. Последний идет далее назад и открывается в желудок.

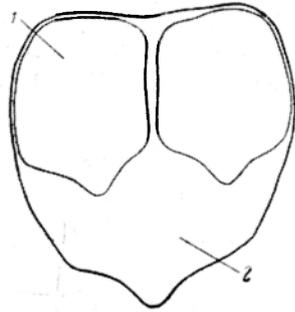


Рис. 6. *Tegula rustica* (Gm.). Челюсти.

1 — боковая пластинка; 2 — соединительная пластинка.

Желудок (рис. 9) имеет мешковидную форму и разделен на заднюю (эзофагеальную) и переднюю (интестинальную) камеры. Сзади от желудка отходит слепой отросток, закрученный спиралью и имеющий у различных представителей *Trochidae* различную величину и форму. По дну желудка проходят 2 складки, начинающиеся у отверстия пищевода и уходящие затем в слепой отросток. В канавку, образованную этими складками, открываются 2 протока объемистой печени, состоящей из отдельных долек и занимающей вместе с половой железой большую часть внутренностного мешка. Печень *Trochidae* разделяется на маленькую переднюю (первично правую) и большую заднюю (первично левую) части. Функция печени состоит в выделении пищеварительных секретов, всасывании поступающей внутрь нее пищи, отложении запасных питательных веществ, а также в экскреции.

Внутри передней камеры желудка у некоторых видов находится выпячивание, оканчивающееся кристаллическим стебельком — образованием, характерным для *Bivalvia*, а поэтому имеющим большое филогенетическое значение. От передней же камеры отходит тонкая кишка, делающая несколько изгибов и петель и входящая затем в перикардий. Тонкая кишка также участвует во всасывании переваренной пищи. Далее пищеварительный канал проходит в виде прямой кишки сквозь перикардий и желудочек сердца — особенность, свойственная большинству *Diotocardia* и сближающая их с *Bivalvia*. Выйдя затем в мантийную полость, прямая кишка заканчивается там анальным отверстием.

Нервная система (рис. 10). По сравнению с низшими *Diotocardia* нервная система *Trochidae* стоит на гораздо более высокой ступени развития. Уже имеются отдельные ганглии, и если нервные клетки еще встречаются на коннективах, то на комиссурах они за редким исключением отсутствуют.

Церебральные ганглии расположены по бокам глотки и связаны 2 комиссурами: церебральной, проходящей над глоткой, и более тонкой лабальной — под глоткой. Церебральные

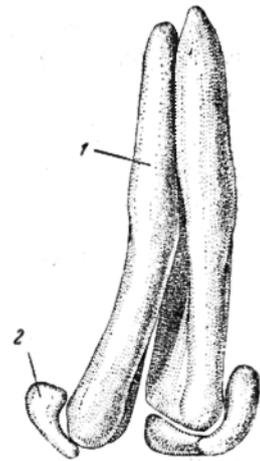


Рис. 7. *Tegula rustica* (Gm.). Субрадулярные хрящи.

1 — левый передний хрящ; 2 — левый задний хрящ.

ганглии дают нервы к глазам, морде,статоцистам,щупальцам,головнымлопастям и головным долям эпиподия. Иннервация последних от церебральных ганглиев позволяет, согласно Тиле (Thiele, 1892), приписывать этой части эпиподия головное происхождение. Остальной же эпиподий — педального происхождения, так как он иннервируется от педалных тяжей.

От начала лабиальной комиссуры отходят коннективы к слабо выраженным буккальным ганглиям, соединенным между собой

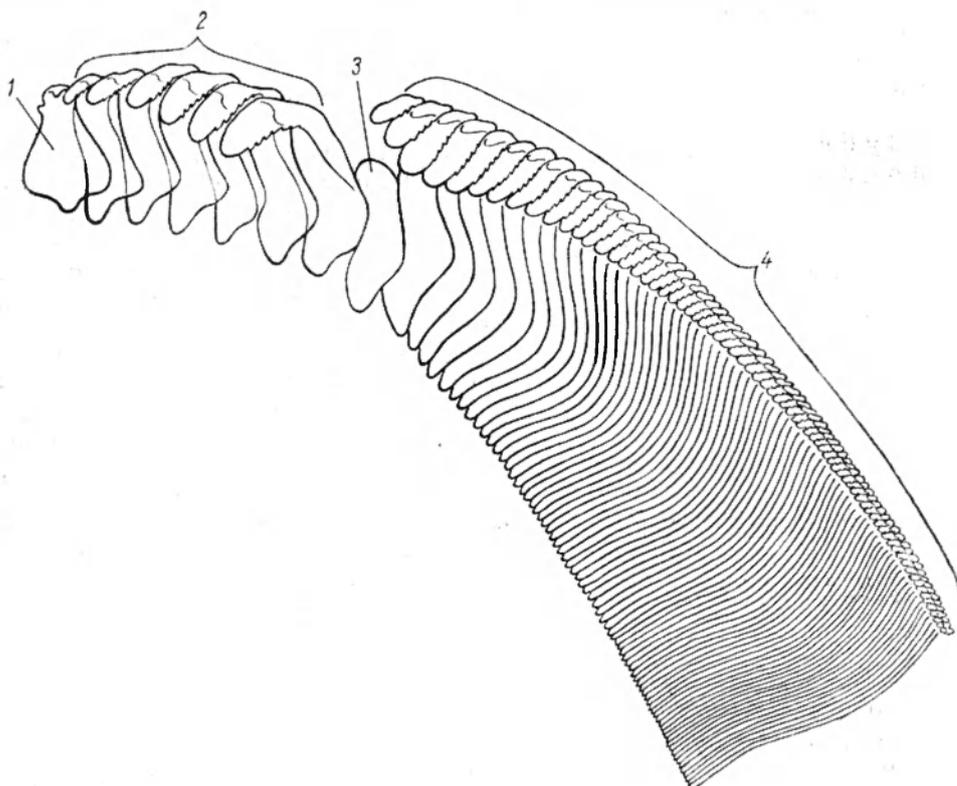


Рис. 8. *Margarita velicina* (Phipps). Правая половина поперечного ряда радулы. 1 — центральный зуб; 2 — промежуточные зубы; 3 — рудиментарный зуб; 4 — краевые зубы.

комиссурой. От буккальных ганглиев и комиссуры (так же обильно снабженной нервными клетками, как и сами ганглии) отходят нервы к зубу, слюнным железам и языку.

Сзади от каждого церебрального ганглия отходят 2 длинных коннектива: церебро-педалный и церебро-плевральный. Они идут над одонтофором и, пройдя сквозь стенку тела, соединяются — первые с большой ганглиозной массой, служащей началом педалных нервных тяжей, вторые — с расположенными на переднем конце этой массы отчетливыми плевральными ганглиями. От последних отходят правый и левый мантийные нервы, вскоре разделяющиеся на переднюю и заднюю ветви. Передние ветви идут к переднему краю мантии, где и сливаются, образуя анастомоз; задние ветви идут к задней части мантии.

Немного впереди мантийного нерва из правого плеврального ганглия выходит супраинтестинальный нерв, или правый и левро-висцеральный коннектив. Он идет наверх, затем поворачивает налево, проходя над задним концом зоба, пронизывает левую стенку тела, после чего образует очень слабо выраженный супраинтестинальный ганглий. От последнего отходит нерв к большому брахиальному ганглию, расположенному при основании жабры и иннервирующему жабру и осфрадий, а также анастомоз к левому мантийному нерву, т. е. имеет место диалиневрия. Назад от супраинтестинального ганглия отходит продолжение плевро-висцерального коннектива, заканчивающегося единственным абдоминальным ганглием, который расположен под нижней стенкой заднего конца мантийной полости.

Субинтестинальный нерв, или левый плевро-висцеральный коннектив, выходит из левого плеврального ганглия общим стволом с мантийным нервом. Затем он отделяется, проходит под зобом и пищеводом направо до встречи с абдоминальным ганглием. Субинтестинальный ганглий и анастомоз с правым мантийным нервом отсутствуют. От абдоминального ганглия отходит нерв к прямой кишке, нерв к правой почке и сердцу и висцеральный нерв к желудку, печени и половой железе.

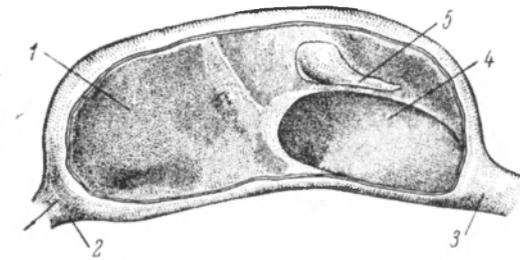


Рис. 9. *Tegula rustica* (Gm.). Желудок (левая стенка удалена).

1 — передняя камера; 2 — тонкая кишка; 3 — слепой отросток; 4 — задняя камера; 5 — кристаллический стебелек.

характеризуется отчетливой хиастионеврией, т. е. перекрестом плевро-висцеральных коннективов.

Педальные нервные тяжи представлены 2 стволами, проходящими внутри всей мускульной массы ноги. Спереди они связаны мощной передней комиссурой, а далее — большим числом тонких перемычек, придающих педальному отделу нервной системы характерный лестничный вид. Нервные клетки распределены равномерно по всей длине педальных тяжей, обособленные педальные ганглии отсутствуют. По наружной боковой поверхности каждого тяжа проходит продольная бороздка, делящая тяжи на верхнюю и нижнюю половины. От верхней половины отходят нервы к эпиподию и боковой части ноги, от нижней — к вентральной части ноги.

Кроме отдельных чувствительных клеток, разбросанных в коже обнаженных частей тела, *Trochidae*, как и другие *Gastropoda*, имеют настоящие специализированные органы чувств. Глаза неинвертированного типа и представлены пигментированными глазными бокалами, открываемыми маленьким округлым отверстием. Внутри бокал заполнен стекловидным телом кутикулярной природы. Статолиты, служащие органами равновесия, сравнительно велики, расположены на передних концах педальных тяжей и содержат многочислен-

ные статоконии. Лежащий у основания жабры о с ф р а д и й является органом химического чувства, определяющим качество воды, поступающей в мантийную полость. В особом впячивании стенки глотки, расположенном перед радулой, помещаются чувствительные б у г о р к и, являющиеся органами вкуса. Они гомологичны субрадулярному органу *Logicata*, а поэтому имеют большое филогенетическое значение. Функцию о с з а н и я, кроме упомянутых выше отдельных клеток, несут головные и эпиподальные щупальца, а также, вероятно, и эпиподальные папиллы.

Кровеносная система. Сердце (рис. 11) заключено внутри перикардия, примыкающего к задней стенке мантийной полости, и состоит из желудочка и 2 предсердий: правого и левого. Мускулистый желудочек лежит почти поперечно и пронизан прямой кишкой. Впереди желудочка расположено левое предсердие, позади — правое. Правое предсердие меньше левого, но зато гораздо длиннее его. Складчатые стенки предсердий очень тонки и образуют многочисленные бахромчатые отростки, которые покрыты большими эпителиальными клетками. Эти клетки составляют перикардальную железу, принимающую участие в экскреции. От желудочка отходит а р т а, образующая по выходе расширение (*bulbus arteriosus*). Вскоре аорта делится на переднюю, или головную, и заднюю, или висцеральную, аорты. Передняя аорта в свою очередь разветвляется на ряд а р т е р и й, несущих кровь к голове, пищеводу, глотке, мантии и другим органам. Мелкие разветвления артерий в конце концов изливают кровь в г о л о в н о й с и н у с, откуда кровь поступает в л а к у н ы н о г и. Задняя аорта снабжает кровью желудок, правую почку, печень и половую железу.

Согласно Ренделсу (*Randles, 1905*), в е н о з н а я к р о в ь из лакун висцерального мешка собирается в правую почку, откуда идет далее по в ы н о с я щ е й почечной в е н е. Последняя проходит в мантийную полость, где соединяется с веной, приносящей кровь из синусов передней части тела. Соединение обеих вен дает п о п е р е ч н у ю м а н т и й н у ю в е н у, которая пересекает мантию справа налево, принимая кровь из лакун ее передней части и околоректального синуса, и вступает в жабру как п р и н о с я щ а я ж а б е р н а я а р т е р и я. Часть крови из поперечной мантийной вены проходит прямо в левую почку через 2 синуса, которые подходят справа и слева к левой почке и соединяются с ее лакунами. Из левой почки по небольшому сосуду кровь попадает в левое предсердие. Туда же по

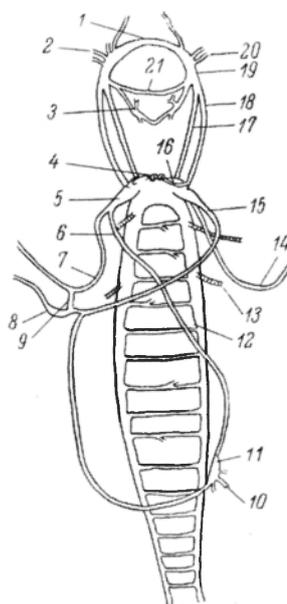


Рис. 10. *Gibbula cineraria* (L.). Нервная система. (По Ренделсу).

- 1 — церебральная комиссура;
- 2 — нерв щупальца; 3 — буккальный ганглий; 4 — статоцист; 5 — плевральный ганглий; 6 — субинтестинальный нерв; 7 — левый мантийный нерв; 8 — брахиальный ганглий; 9 — анастомоз; 10 — висцеральный нерв; 11 — абдоминальный ганглий; 12 — pedalный тяж; 13 — эпиподальный нерв; 14 — правый мантийный нерв; 15 — супраинтестинальный нерв; 16 — нерв статоциста; 17 — церебро-педальный коннектив; 18 — церебро-плевральный коннектив; 19 — церебральный ганглий; 20 — глазной нерв; 21 — лабиальная комиссура

4064.

выносящей жаберной вене поступает и остальная, большая, часть крови, окислившаяся в жаберных листочках.

Правое предсердие также сообщается с лакунами левой почки, получая оттуда небольшое количество крови. Ввиду редукции правого ктенидия правая выносящая жаберная вена отсутствует. Однако Тиле (Thiele, 1897, *Zeitschr. wiss. Zool.*, LXII: 632—670) и Франк (Frank, 1914) считают, что маленький сосуд, проходящий в мантийной полости под прямой кишкой и сообщающийся с правым предсердием, является рудиментом этой вены.

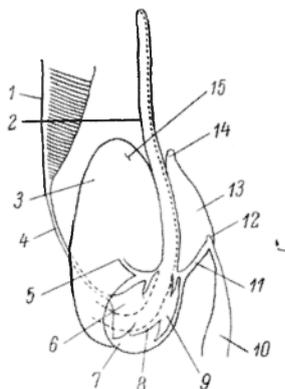


Рис. 11. *Gibbula cineraria* (L.). Сердце и почки. (По Пельзенеру).

1 — жабра; 2 — прямая кишка; 3 — левая почка; 4 — жаберная вена; 5 — левый рено-перикардиальный канал; 6 — левое предсердие; 7 — перикардий; 8 — желудок; 9 — правое предсердие; 10 — половая железа; 11 — правый рено-перикардиальный канал; 12 — перикардиальное и половое отверстия правой почки; 13 — правая почка; 14 — наружное отверстие правой почки; 15 — наружное отверстие левой почки.

ального канала, открывающегося одновременно с половым протоком в мочевую камеру.

Левая почка овальной формы и расположена слева от прямой кишки, примыкая к перикардию. С внешней средой она сообщается посредством щелевидного отверстия, расположенного вблизи отверстия мочеточника. Левая почка имеет толстые стенки, покрытые изнутри многочисленными нитевидными папиллами (поэтому левую почку часто называют папиллярным мешком). Внутренность каждой папиллы состоит из крупноячейистой соединительной ткани, богатой лакунами, по которым циркулирует кровь. Левая стенка почки представляет так называемую нефридную железу. Она образована многочисленными слепыми разветвленными каналами, вдающимися в примыкающую утолщенную стенку перикардия, в которой расположено множество лакун с артериальной кровью. Большинство авторов считает, что левая почка непосредственно сообщается с перикардием при помощи

Органы выделения. *Trochidae*, как и остальные *Diotocardia*, имеют 2 почки. Однако как по строению и величине, так и по функциональному значению, правая и левая почки неодинаковы. Правая почка несет экскреторную функцию, а также служит для выведения половых продуктов. Она расположена между перикардием, желудком и печенью. У всех *Trochidae* имеется большая задняя доля правой почки, а у некоторых видов — и небольшая передняя (хорошо развитая и характерная для *Pleurotomaria*, *Haliotis* и *Turbo*). Задняя доля делится на дорзальную и вентральную части. В первой, железистой, части происходит образование экскретов, которые изливаются затем в вентральную часть — мочевую камеру. От мочевой камеры спереди отходит тонкостенный мочеточник, открывающийся в глубине мантийной полости на правой стороне. Наружное отверстие мочеточника или простое, узкое, или (у самок *Gibbula*) окружено вздутыми губами, имеющими бахромчатые края. У самок же *Calliostoma* конечный отдел мочеточника расширен в толстостенную ампулу. Ампула представляет собой дополнительный женский половой орган, выделяющий белковый секрет, в котором развиваются яйца перед их выходом наружу. С перикардием правая почка связана посредством правого рено-перикарди-

левого рено-перикардального канала. Однако Герш (Gersch, 1936), специально работавший над морфологией и физиологией половой системы и почек *Trochidae*, утверждает, что левого рено-перикардального канала у *Trochidae* вообще нет. Что же касается функции левой почки, то по одним представлениям она служит для накопления запасных белковых веществ, по другим — является фагоцитарным органом. Некоторые авторы, в том числе и Герш, считают, что левая почка служит органом накопления экскретов. По Гершу, второй ее функцией является функция дополнительного полового органа. Во время размножения она сильно разбухает и, заняв почти всю мантийную полость, тем самым выталкивает наружу половые продукты, вышедшие из отверстия мочеточника. Поэтому в период размножения левая почка больше правой, в остальное же время — меньше. Между собой почки не сообщаются вовсе.

Кроме почек в экскреции участвует перикардальная железа, печень, амебоциты крови и некоторые другие образования.

Половая система, размножение и развитие. *Trochidae* раздельнополы. Половая железа примыкает к печени и идет до вершины внутренностного мешка по его внешней стороне. Половые железы ♂ и ♀ различаются только по окраске. Спереди половая железа продолжается в половой проток, впадающий в мочевую камеру правой почки. Из почки половые продукты выводятся по мочеточнику в мантийную полость и далее наружу. Если сперматозоиды различных видов *Trochidae* всегда выходят в воду раздельно, не образуя сперматофоров, то способ откладки яиц зависит от температурных условий той области, в которой данный вид обитает. Так, яйца тепловодных *Trochidae* [*Calliostoma granulatum* (Born), *Gibbula magus* (L.), *Monodonta turbinata* (Born)] выходят в воду поодиночке, так же как и сперматозоиды (Robert, 1902). Виды, обитающие в бореальных морях (*Margarites helicina*, *Gibbula tumida*), откладывают яйца внутри комков слизи, выделяемой гипобранхиальной железой; внутри комков яйца разбросаны беспорядочно (Thorson, 1935; Gersch, 1936; Кузнецов, 1948). Арктические виды (*Margarites striata*) откладывают яйца также внутри слизистых комков, но каждое яйцо заключено в отдельную капсулу, плотно прилегающую к другим капсулам (Thorson, 1935) (рис. 12). В обоих последних случаях слизистые комки (т. е. кладки) прикрепляются к субстрату. Среди *Trochidae*, обитающих в северных и дальневосточных морях Советского Союза, свободную одиночную откладку яиц можно, пожалуй, ожидать только у *Tegula rustica*, *Umbonium suturale* и *U. thomasi*.

Оплодотворение у *Trochidae* всегда наружное, причем сперматозоиды или прямо проникают в яйцо, или сначала проходят сквозь слизь кладки.¹ Свободноплавающие яйца небогаты желтком, поэтому



Рис. 12. *Margarites striata cinerea* (Couth.). Часть яйцевой массы. (По Торсону).

¹ Кузнецов (1948) отмечает, что у *Margarites helicina* оплодотворение внутреннее, не подкрепляя, однако, свое указание никакими ссылками на непосредственные наблюдения. Повидимому, его замечание ошибочно, так как при отсутствии пенниса сперматозоид, чтобы попасть из воды в яичник, должен пройти через мочеточник, почку, яйцевод и только после этого очутиться в гонаде.

хотя дробление у них и является гетероквадратным, но микро- и макромеры отличаются сравнительно несильно. Из яйца выходит планктонная личинка, трохифора, превращающаяся затем в следующую личиночную и также планктонную стадию — велигер. У велигера имеются уже все зачатки органов взрослого животного. Во время дальнейшего развития происходит торсионный процесс, т. е. поворот раковины и внутренностного мешка на 180° против часовой стрелки. Впоследствии велигер теряет личиночные органы и, развивая зачатки definitivoных органов, опускается на дно и превращается во взрослого моллюска. В случае откладки яиц внутри слизистых комков развитие происходит в яйце и наружу вылупляется уже почти взрослый моллюск, способный ползать.

ЭКОЛОГИЯ

Сведения по экологии *Trochidae* наших морей крайне скудны и касаются почти исключительно *Margarites helicina* и *M. groenlandica*. Поэтому судить об отношении какого-либо вида (или разновидности) к факторам среды можно лишь по тем отдельным данным, которые получены для мест обитания данного вида (глубина, грунт, температура, соленость, содержание кислорода, состав бентонической группировки и т. п.).¹ В ряде случаев приходится обращаться к сведениям по общему гидрологическому режиму района, что особенно относится к зимнему периоду, так как сборы обычно делаются летом. Однако если основываться не на всей амплитуде колебаний какого-либо фактора, относящейся к ареалу в целом, а только на оптимальной амплитуде, в пределах которой обитает до 90% особей, то обычно можно составить вполне удовлетворительное представление об отношении данного вида к этому фактору. В некоторых случаях приходится выделять популяции, обитающие в одном море или даже участке моря и требующие для своего существования иных условий среды, нежели популяции из соседних морей.

Рассматривая экологические характеристики *Trochidae* морей Советского Союза,² помещенные в систематической части, можно прийти к выводу, что большинство трохид относится к эврибионтным формам, способным выносить колебания глубин от 0 до 300—500 м, температур от отрицательных до $+15-25^\circ$, соленостей от 25 до 35‰ и содержания кислорода от 40 до 110%. Однако оптимальные амплитуды всех этих факторов для них гораздо уже. Если же брать особей из отдельных морей, то эти границы еще более сократятся, и окажется, что многие виды (вернее популяции) следует считать сравнительно стенобионтными.

Распределение по глубинам. По отношению к глубинам фауну *Trochidae* наших морей можно разбить на три группы:

1) виды, обитающие преимущественно в верхнем горизонте сублиторали и выходящие на литораль, где они обычно встречаются в ваннах или во 2-м этаже III горизонта: *Margarites helicina*, *M. groenlandica*, *Tegula rustica*, *Isanda iridescens*, *Umbonium suturale*, *U. thomasi*;

¹ Все эти данные относятся почти исключительно к морям Советского Союза. Поэтому для некоторых видов, чьи ареалы выходят за пределы наших морей, границы колебаний глубины, температуры, солености и т. д. могут быть шире.

² При составлении характеристик, а также при обосновании экологических и зоогеографических выводов пробы, состоявшие из одних пустых раковин, в расчет не принимались.

2) виды, обитающие в сублиторали и элиторали: *Margarites vorticifera*, *M. gigantea*, *M. olivacea*, *M. striata*, *M. rossica*, *M. ochotensis*, *M. koreanica*, *M. vahlii*, *M. frigida*, *Solariella obscura*, *S. varicosa*, *S. delicata*, *Calliostoma occidentale*, *Gibbula tumida*;

3) виды, обитающие в элиторали и батии: *Ganesa basistriata*, *G. laevigata*.

Пребывание в определенной зоне накладывает свой отпечаток на окраску, форму и скульптуру раковины. Виды, обитающие в верхнем горизонте сублиторали, при высоких летних температурах и при сильном движении воды имеют небольшую, ярко окрашенную раковину, обычно с приплюснутой вершиной (*Margarites helicina*, *M. groenlandica* groen-

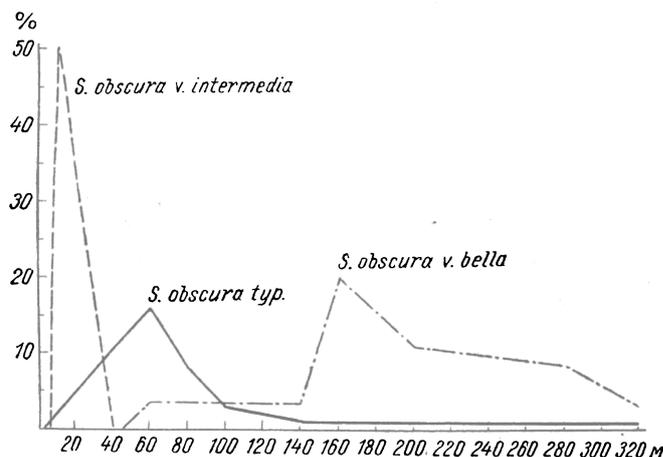


Рис. 13. Распределение по глубинам *Solariella obscura* (Couth.), *S. obscura* var. *bella* (Verkr.) и *S. obscura* var. *intermedia* (Leche).

landica), что предохраняет ее от поломки при перекачивании волнами, и с узким или полузакрытым пупком (*M. helicina*, *Isanda iridescens*). Раковина обладает толстыми стенками и мелкой, но частой скульптурой. Обитатели больших глубин, наоборот, имеют крупную, слабо и монотонно окрашенную раковину с высокой вершиной, большим пупком (*Margarites groenlandica umbilicalis*) и редкой, но сильной ребристостью (*M. striata*, *M. rossica*). Хорошим примером изменения структуры раковины с глубиной является *M. ochotensis*. Ее мелководная разновидность *M. ochotensis* f. *schantarica* обладает всеми признаками раковин первой группы, а более глубоководная *M. ochotensis* f. *kamchatica* — признаками второй группы.

Для *Solariella obscura* можно отметить смену вариететов с глубиной, что в свою очередь зависит от температур, а также от соленостей. В Баренцовом море, где температурный режим постепенно изменяется по глубинам и районам, наблюдается и четкая смена вариететов *S. obscura*. При этом *S. obscura* var. *intermedia* встречается обычно на глубинах 8—25 м в наиболее опресненной части Печорского района, *S. obscura* typ. — на 20—100 м в юго-восточном углу моря и *S. obscura* var. *bella* — на 120—250 м в центральной части моря, куда поступают теплые и соленые воды Нордкапского течения (см. рис. 13 и 62).

В другом случае, у *Margarites rossica* и *M. ochotensis*, имеющих одинаковые радулы и, следовательно, питающихся той же самой пищей, распределение зависит, очевидно, от пищевой конкуренции. В табл. 1 показана смена этих форм по глубинам в различных районах Охотского и Японского морей.

Таблица 1

Распределение некоторых видов *Trochidae* по глубинам (м) в Японском и Охотском морях

Название вида	Северо-западная часть Охотского моря	Район залива Анива и залива Терпения (Охотское море)	Северная часть Японского моря
<i>Margarites rossica rossica</i>	—	47—144	70—192
<i>M. rossica derjugini</i>	121—170	—	115—528
<i>M. ochotensis</i>	0—141	22—65	34—104

Расселение по глубинам может зависеть от других причин, например от истирающего действия льдов, которое вынуждает *M. helicina* у восточного побережья Новой Земли не подниматься выше 4 м, тогда как на Мурмане она обычна и на литорали.

Ряд видов, особенно мелководных, совершает глубинные миграции. У *M. helicina* и *M. groenlandica* они связаны с сезонными изменениями метеорологического и гидрологического режима. Оба вида летом встречаются на литорали Дальне-Зеленецкой губы на Мурмане, но к осени уходят в сублитораль, что связано с общим похолоданием и отмиранием водорослей (Матвеева, 1948). На зиму *M. helicina*, обычная летом в группировке ламинарий, спускается гораздо глубже (Кузнецов, 1948). Согласно Ушакову (1925), в Кольском заливе зимой *M. helicina* и *M. groenlandica* иногда вновь появляются на литорали.

Некоторые представители *Trochidae* могут быть встречены на несвойственных им глубинах. В одних случаях, как это отмечено для *Margarites helicina* (обычна на 0—20 м), встреченной на 214 м, пойманные индивиды ничем не отличались от мелководных особей. Очевидно, подобное явление объясняется случайным заносом со слоевищами водорослей, как это отмечает Дерюгин (1928) для *Mytilus edulis*. Вероятно, такие особи доживают здесь до своей естественной смерти, но уже не дают потомства. В других случаях, когда индивиды *M. ochotensis ochotensis* (обычна на 40—100 м) были встречены на глубине 414 м, а *M. ochotensis apachensis* (обычна на 40—100 м) — на 2440 м и имели типично глубоководный облик (бесцветная полупрозрачная раковина со слабой скульптурой), можно говорить о глубинных вариантах. И наконец, у *Ganessa basistriata*, которая была найдена к северу от Новосибирских островов на 3750 м и имела почти нормальный вид, это связано, вероятно, с общей эврибатностью вида. В Арктике *G. basistriata* обитает на глубине 45—414 м (преимущественно на 50—300 м), но выходя в Атлантический океан, она спускается до 1960 м (Бискайский залив).

Распределение по грунтам. Представителей массовых видов *Trochidae* можно встретить на самых разнообразных грунтах, но основное количество особей любого вида приурочено всего лишь к одному-двум типам грунта.

По отношению к грунтам фауну трохид можно разбить на следующие группы:

1) виды, предпочитающие илистые грунты: *Margarites gigantea*;
 2) виды, предпочитающие илистые и илисто-песчаные грунты: *M. rossica*, *M. vahlii*, *Solariella obscura*, *S. varicosa*, *Ganesa basistriata*, *G. laevigata*;

3) виды, предпочитающие песчаные грунты: *Margarites koreanica*, *Solariella delicata*, *Gibbula tumida*, *Tegula rustica* (встречается и на каменистых грунтах), *Umbonium suturale*, *U. thomasi*;

4) виды, предпочитающие илисто- и песчано-каменистые грунты: *Margarites olivacea*, *M. striata* (последняя часто и на илистых грунтах);

5) виды, предпочитающие каменистые грунты: *M. vorticifera*, *M. ochotensis*, *M. frigida*, *Calliostoma occidentale*;

6) виды, обитающие преимущественно на слоевищах водорослей: *Margarites helicina*, *M. groenlandica*.

Таким образом, более половины *Trochidae* наших морей предпочитают илистые, илисто-песчаные и песчаные грунты.

Характер грунта может влиять на форму раковины. *Margarites vorticifera*, обитатель каменистых и галечных грунтов, имеет раковину с угловатой периферией последнего оборота. Но у нескольких экземпляров, встреченных на песке, периферия последнего оборота была округлой.

У особей *M. striata striata* из северной части Берингова моря на каменистых грунтах раковина обычно толстостенная, с мелкими, но частыми ребрами и часто уродливая.

Отношение к температуре. Температурный режим имеет особенно важное значение в жизни морских животных. По отношению к температуре *Trochidae* морей Советского Союза можно разбить на две группы:

1) тепловодные формы, предпочитающие положительные (0—15°) температуры: *Margarites helicina helicina*, *M. helicina tenuistriata*, ssp. nov., *M. vorticifera*, *M. groenlandica groenlandica*, *M. striata cinerea*, *M. ochotensis avachensis*, *M. koreanica*, *M. vahlii* var. *angulata*, var. nov., *Solariella obscura* var. *bella*, *S. delicata*, *Calliostoma occidentale*, *Gibbula tumida*, *Tegula rustica*, *Isanda iridescens*, *Umbonium suturale*, *U. thomasi*;¹

2) холодноводные формы: а) относительно холодноводные, предпочитающие температуры от -1.6 до +2.5°: *Margarites olivacea olivacea*, *M. olivacea marginata*, *M. rossica rossica*, *M. ochotensis ochotensis*,² *M. vahlii typ.*, *M. frigida*, *Solariella obscura typ.*, *S. obscura* var. *intermedia*, *S. varicosa*, *Ganesa basistriata*, *G. laevigata*; б) настоящие холодноводные, предпочитающие отрицательные (-1.7—0.0°) температуры: *Margarites groenlandica umbilicalis*, *M. gigantea*, *M. striata striata*, *M. rossica derjugini*.

Таким образом, больше половины *Trochidae* наших морей представлено тепловодными формами. Это явление объясняется теплолюбивой природой всего семейства в целом.

По отношению к крайним колебаниям температуры трохид можно разбить на следующие 3 группы:

¹ Следует оговориться, что многие из указанных выше форм обитают зимой при отрицательных температурах, однако летом, в период размножения, они, как и некоторые виды следующей группы, безусловно нуждаются в положительных температурах.

² Различные формы этой разновидности обитают при неодинаковых температурах.

1) формы эвритермные, выносящие колебания с амплитудой 10—25°: *Margarites helicina helicina*, *M. helicina tenuistriata*, ssp. nov., *M. vorticifera*, *M. groenlandica groenlandica*, *M. gigantea*, *M. olivacea olivacea*, *M. striata cinerea*, *M. ochotensis ochotensis*, *M. koreanica*, *M. vahlii* var. *angulata*, var. nov., *Solariella obscura* typ., *S. obscura* var. *intermedia*, *S. varicosa*, *Calliostoma occidentale*, *Gibbula tumida*, *Tegula rustica*, *Isanda iridescens*, *Umboonium suturale*, *U. thomasi*;

2) формы стенотермные, выносящие колебания с амплитудой 3.5—4.5°: *Margarites groenlandica umbilicalis*, *M. olivacea marginata*, *M. rossica rossica*, *M. rossica derjugini*, *M. ochotensis avachensis*, *M. vahlii* typ., *M. frigida*, *Solariella delicata*, *Ganesa basistriata*, *G. laevigata*;

3) переходные формы, выносящие колебания с амплитудой 6.5—8°: *Margarites striata striata*, *Solariella obscura* var. *bella*.

Следовательно, почти все теплолюбивые формы (исключая *Margarites ochotensis avachensis* и *Solariella delicata*) являются одновременно эвритермными. Они способны выносить большие колебания температуры, связанные как с сезонными изменениями, так и с изменениями в пределах ареала. Меньшая часть эвритермных форм относится к широко распространенным видам (*Margarites gigantea*, *Solariella obscura* typ., *S. varicosa*). Следует отметить, что для большинства эвритермных форм оптимальная амплитуда редко превышает 3—5°. Если же брать популяции из отдельных морей, то для них эти границы еще уже и далеко не всегда совпадают. Только для мелководных обитателей Японского моря и южных Курильских островов (*Margarites helicina tenuistriata*, ssp. nov., *Tegula rustica*, *Isanda iridescens*, *Umboonium suturale*, *U. thomasi*) амплитуда обычных сезонных колебаний вряд ли ниже 20°.

У *Trochidae* (как и у ряда других животных) температура среды определяет размеры тела. Особи из холодноводных районов обычно крупнее. *Margarites gigantea*, высота раковин которой в Японском море не превышает 6 мм, имеет в Беринговом море наибольшую высоту раковины — 14.5 мм. Однако размеры часто зависят не только от температуры, но и от ряда других причин, в частности от солености и питания.

Температурный режим, действуя совместно с другими факторами, оказывает влияние на форму раковины. Это можно проследить на разновидностях *Solariella obscura*.

S. obscura typ. и *S. obscura* var. *intermedia*, формы эвритермные и относительно холодноводные, обладают раковинной с уплощенными оборотами.¹ Раковина же менее эвритермной и тепловодной *S. obscura* var. *bella* имеет выпуклые обороты. Но на южных границах своего ареала *S. obscura* var. *intermedia* обитает в условиях сравнительно постоянного положительного температурного режима, характерного для *S. obscura* var. *bella*. Поэтому экземпляры с побережья Норвегии, Исландии, Южного Сахалина и южных Курильских островов имеют выпуклые обороты и являются как бы переходными между двумя названными выше вариантами.

У *S. varicosa* температурный режим влияет не только на форму раковины, но и на характер скульптуры. Нормально этот относительно холодноводный вид имеет уплощенные обороты и сильные поперечные ребра. Но у западных берегов Южного Сахалина, куда проникает ветвь Цусимского течения, обороты становятся округлыми, а поперечные ребра почти

¹ Наиболее уплощены обороты у *S. obscura* var. *intermedia*, так как она, обитая на мелководьях, более эвритермна, чем *S. obscura* typ.

исчезают. Интересно, что подобное явление часто наблюдается среди экземпляров из центральной части Карского моря. Может быть, и здесь оно объясняется влиянием теплых и соленых атлантических вод.

Раковины тепловодных форм (*Margarites helicina tenuistriata*, ssp. nov., *M. vahlii* var. *angulata*, var. nov.) массивнее раковин более холодолюбивых разновидностей тех же видов.

Температура обуславливает распределение видов по отдельным районам морей. Арктическо-бореальные виды, обитая в бореальной области, придерживаются холодноводных участков морей и обычно встречаются на глубинах (табл. 2).

Таблица 2

Распределение *Solariella obscura* typ. и *S. varicosa* по глубинам в различных морях

Моря	<i>Solariella obscura</i> typ.		<i>Solariella varicosa</i>	
	глубина распространения (в м)			
	преимущественная	средняя	преимущественная	средняя
Баренцово	10—80	45	10—100	55
Белое	15—45	30	—	—
Карское	15—35	25	15—75	45
Море Лаптевых	25—65	45	—	—
Восточно-Сибирское	10—40	25	—	—
Чукотское	20—70	45	25—55	40
Берингово	30—100	65	25—75	50
Охотское	75—145	85	40—100	70
Японское	60—200	130	55—155	105

Наоборот, теплолюбивые виды, проникая на север, встречаются на прогретых мелководных участках (*Margarites helicina*, *Tegula rustica*, *Isanda iridescens*, *Umbonium suturale*, *U. thomasi*).

Резкие колебания температуры могут быть причиной гибели трохид. Так, например, резкое повышение температуры в начале лета 1940 г. привело к массовой гибели *Margarites helicina* в куту губы Ярнышной на Мурмане (Кузнецов, 1947).

Температура играет главную роль в процессе изменчивости *Trochidae*, и большинство географических и экологических разновидностей трохид наших морей обязаны своим происхождением главным образом изменению температурного режима. В этом нетрудно убедиться, рассматривая экологические характеристики отдельных форм, так как в пределах вида разновидности отличаются прежде всего своими требованиями к температуре. Иллюстрацией к сказанному могут служить графики распределения *Margarites striata striata* и *M. striata cinerea* в зависимости от глубин, температур, соленостей и содержания кислорода (рис. 14).

Отношение к солености. Все *Trochidae*, будучи типично морскими животными, предпочитают воды с нормальной, почти океанической соленостью (32—34‰), хотя многие из них были встречены при значительно меньших соленостях (до 22‰). К числу более эвригалинных видов, способных выдерживать колебания солености в 7—10‰, относятся *Margarites helicina*, *M. groenlandica*, *M. gigantea*, *M. olivacea*, *M. striata*, *Solariella obscura* (за исключением *S. obscura*

var. *bella*), *S. varicosa*, *Tegula rustica*, *Ganosa laevigata*, а также, очевидно, *Isanda iridescens*, *Umbonium suturale*, *U. thomasi*. Все это или мелководные, или арктическо-бореальные, широко распространенные виды.

Однако оптимальная амплитуда колебаний солености у всех эвригалинных видов равна всего 1—2.5‰, особенно если рассматривать популяции из отдельных морей. Такие же пределы имеет и амплитуда у стеногалинных видов. К числу последних относятся *Margarites vorticifera*, *M. rossica*, *M. ochotensis*, *M. koreanica*, *M. vahlii*, *M. rigida*, *Solarrella obscura* var. *bella*, *S. delicata*, *Calliostoma occidentale*, *Gibbula tumida*, *Ganosa basistriata*, *G. laevigata*. Все они обитают на больших глубинах, чем эвригалинные формы.

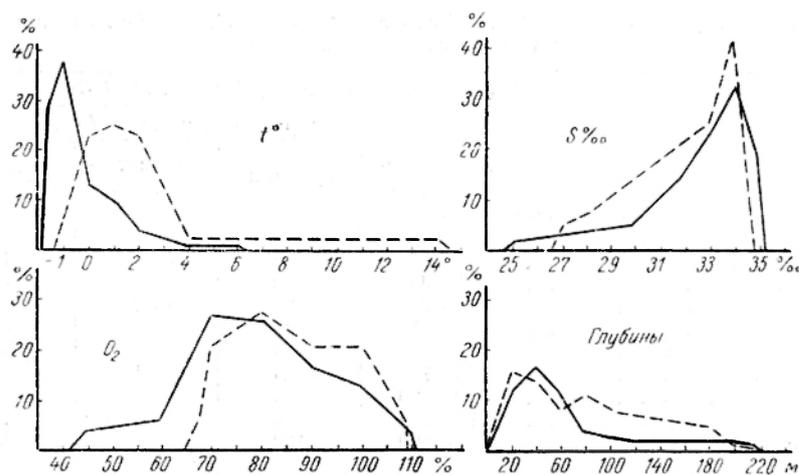


Рис. 14. Зависимость частоты встречаемости *Margarites striata striata* (Brod. et Sow.) (сплошная линия) и *M. striata cinerea* (Couth.) (пунктир) от температур, соленостей, содержания кислорода и глубин.

В течение непродолжительного времени некоторые трохиды способны выносить очень сильное понижение солености. Так, *Margarites helicina* была встречена нормально обитающей в узком проливе, где сильные приливо-отливные течения по 4 раза в сутки создавали полную гомогалинность.

При этом соленость морской воды (за счет смешения глубинного и поверхностного опресненного слоев) падала до 17.5‰ (Гурьянова, Закс, Ушаков, 1930).

Однако постоянно пониженные солености действуют на *Trochidae* угнетающе, вызывая задержку роста. Как показывают данные табл. 3, трохиды Белого моря, обитающие при пониженных соленостях, имеют соответственно меньшие размеры, чем особи тех же видов из Баренцова моря.

В наиболее опресненных участках Белого моря и Кольского залива, где еще возможно обитание *Margarites helicina*, попадаются настоящие карликовые особи этого вида с желтоватой не пигментированной раковиной, высота которой всего 2—3 мм.

Различная степень солености (совместно с температурой) влияет на скульптуру раковины. При уменьшении солености скульптура делается

Таблица 3

Зависимость высоты раковины некоторых *Trochidae*
от солености

Название вида	Наименьшая соленость (в ‰), при которой отмечен вид		Наибольшая высота раковины (в мм)	
	Белое море	южная часть Баренцова моря	Белое море	южная часть Баренцова моря
<i>Margarites helicina helicina</i>	23.00	30.00	5.9	7.6
<i>M. groenlandica umbilicalis</i>	27.78	34.00	8.6	13.3
<i>M. olivacea olivacea</i>	25.62	33.00	5.2	6.5
<i>M. striata cinerea</i>	27.47	32.27	10.7	13.0

мельче и даже исчезает совсем, при увеличении же — становится крупнее. Подобное явление можно проследить на разновидностях *Solariella obscura* и *Margarites olivacea*.

Исходной разновидностью для *Solariella obscura* является, очевидно, типичная форма, поскольку она обладает широким ареалом и наибольшей численностью, т. е. обитает в условиях, оптимальных для данного вида. Она имеет скульптуру в виде спиральных и поперечных ребер. У *S. obscura* var. *intermedia*, живущей в условиях пониженных (до 22‰) соленостей, ребра сменяются частыми и мелкими спиральными бороздками. Наоборот, для *S. obscura* var. *bella*, обитающей при высоких (не ниже 33‰) соленостях, характерны сильные спиральные и поперечные ребра-гребни.

Во втором случае, у *Margarites olivacea* типичная форма, имеющая западно-арктическое происхождение, обладает спиральной скульптурой из четких бороздок, покрывающих всю поверхность раковины. При своем распространении к востоку она выделила мелководную (т. е. и менее соленолобивую) *M. olivacea marginata*, которая имеет очень слабые бороздки на оборотах. Эта форма оказалась лучше приспособленной к обитанию в более распресненных водах моря Лаптевых, а в особенности Восточно-Сибирского моря, причем в последнем она опустилась на глубины, вытеснив типичную форму. В Чукотском и Беринговом морях *M. olivacea olivacea* встречается лишь в виде единичных особей, попадающихся вместе с *M. olivacea marginata*. В Охотском и Японском морях обе разновидности встречены лишь в количестве 3—4 экземпляров, что не позволяет пока сделать вывода о характере их обитания в этом районе. Распределение по глубинам *M. olivacea olivacea* и *M. olivacea marginata* в различных морях показано на табл. 4.

Отношение к содержанию кислорода. Все *Trochidae* предпочитают воды с достаточным содержанием кислорода (75—95% насыщения). Однако некоторые формы способны выносить значительное понижение содержания кислорода, встречаясь даже при 36% насыщения. К их числу относятся виды, живущие в местах с замедленным обменом вод: на илах (*Margarites gigantea*, *M. striata*), на больших глубинах и в полуотрезанных от моря заливчиках (*M. helicina*). С другой стороны, трохиды, обитающие среди водорослей, зачастую выносят переизбыток кислорода до 110%. Некоторые виды (*Calliostoma occidentale*)

Таблица 4

Распределение по глубинам *Margarites olivacea olivacea* и *M. olivacea marginata* в различных морях

Моря	<i>Margarites olivacea olivacea</i>			<i>M. olivacea marginata</i>		
	количество проб	глубина распространения (в м)		количество проб	глубина распространения (в м)	
		общая	преимущественная		общая	преимущественная
Баренцovo	45	2—323	10—300	2	17—74	?
Белое	10	14—137	10—100	3	8—18	?
Карское	58	16—368	20—150	14	5—28	5—15
Море Лаптевых	4	10—80	?	3	7—29	?
Восточно-Сибирское	5	35—73	?	2	54—58	?
Чукотское	—	—	—	2	51—55	?
Берингово	—	—	—	9	16—142	40—140
Охотское	—	—	—	1	34	?
Японское	2	31—101	?	1	131	?

придерживаются мест с сильными токами воды, т. е. с хорошей аэрацией (Дерюгин, 1915).

Некоторые виды, обитающие на литорали и в верхнем горизонте сублиторали (*Margarites helicina*, *Isanda iridescens*), способны выносить сильное загрязнение воды и субстрата разлагающимися отходами рыбной и зверобойной промышленности.

Питание. Все *Trochidae* являются ф и т о ф а г а м и, но более точных сведений по их питанию почти не имеется. Известно только, что *Margarites helicina* питается растительным детритом (Кузнецов, 1947).

Что же касается других трохид, то по строению зубов радулы можно лишь сказать, питаются ли данные виды одинаковой или различной пищей. Так, по сходству радул *M. helicina* и *M. groenlandica* естественно предположить, что последняя питается также растительным детритом. Действительно, в своем распространении *M. groenlandica* тесно связана с поясом красных водорослей.

Характер питания вместе с температурой и другими факторами среды оказывает влияние на величину моллюска. *M. groenlandica umbilicalis* достигает наибольших размеров (высота раковины 18.5 мм) в холодноводных северных районах Баренцова моря, у Шпицбергена, где сравнительно хорошо развит пояс водорослей. Однако в Карском море, а особенно в море Лаптевых, где температуры не менее низкие, но водоросли отсутствуют (за исключением побережья Новой Земли и Таймыра), особи значительно мельче (высота раковины 13 и даже 9 мм). Это несомненно связано с отсутствием водорослей и переходом *M. groenlandica umbilicalis* на вынужденное питание каким-либо другим видом пищи.

Биоценологические отношения. Наименее исследованной остается область взаимоотношений отдельных *Trochidae* как между собой, так и с другими обитателями моря. Лишь в отдельных случаях, как, например, для *Margarites helicina*, известно, что этот вид успешно конкурирует с *Lacuna vineta* (Mont.) из-за места на слоевищах ламинарий (Кузнецов, 1947). Известно также, что трохиды истребляются бентосоядными ластогими, птицами и рыбами, а также хищными беспозвоночными (*Paralithodes camtschatica*, *Natica clausa*). Поэтому, составляя экологические

характеристики отдельных видов, пришлось ограничиться перечислением бентонических группировок, в которые входит данный моллюск.¹

Все трохида, встречающиеся в сублиторали, входят в группировки водорослей, причем наиболее известными обитателями последних являются *Margarites helicina*, *M. groenlandica*, *Isanda iridescens*. В зависимости от изменений как внешних условий, так и потребностей самого моллюска *Trochidae* могут переходить из одной группировки в другую. В некоторых группировках трохида являются руководящими формами. Но, по-видимому, они никогда не играют ведущей роли, так как по сравнению с другими обитателями группировки образуют весьма невысокие биомассы.

Подводя итог вышеизложенному, можно сказать, что *Trochidae* являются типично морскими животными, в своем распространении придерживающимися границ континентальной ступени. Это теплолюбивое семейство, обитающее в водах с высокой, близкой к океанической соленостью. Многие трохида способны выносить как временное, так и постоянное понижение солености, но солоноватоводные формы (по крайней мере в наших водах) среди них совершенно отсутствуют. Изменение факторов внешней среды — в первую очередь температуры — оказывает на трохид большое воздействие и, если оно не смертельно, ведет к образованию новых форм. Это явление прежде всего отражается на раковине, поэтому те или иные детали ее строения почти всегда можно объяснить влиянием воздействующих на нее факторов. Следовательно, система трохид, основанная на морфологии раковины, является в значительной мере естественной и заслуживает доверия.

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ИСТОРИЯ ФАУНЫ TROCHIDAE

В настоящей работе принята следующая зоогеографическая классификация *Trochidae*, основанная на современных ареалах видов (или подвидов, так как в дальнейшем они учитываются наравне с видами).

- I. Арктические — обитающие в Арктической области, но могущие проникать и за ее пределы.
- II. Арктическо-бореальные — широко распространенные как в Арктической, так и бореальных областях.
- III. Бореальные — представленные главным образом в бореальных водах, но иногда выходящие за их границы.
 1. Амфибореальные — встречающиеся в Северо-тихоокеанской и Северо-атлантической бореальных областях.
 2. Северо-тихоокеанские — обитающие в северной части Тихого океана.
 - а. Гляциально-охотоморские — представленные в северной части Охотского, а изредка и Берингова морей.
 - б. Умеренно-бореальные — широко распространенные в северной части Тихого океана, но иногда выходящие и за его границы.
 - в. Южно-бореальные — обитающие главным образом в южной части Японского моря.
 3. Северо-атлантические — встречающиеся в северной части Атлантического океана и Норвежском море.
- IV. Субтропическо-бореальные — обычные у берегов Японии, Кореи и Китая (до острова Хайнань), но заходящие и в район залива Петра Великого.

¹ Сведения по группировкам взяты в основном из следующих работ: Броцкая и Зенкевич (1939), Гурьянова, Закс и Ушаков (1930), Дерюгин (1915, 1928, 1939), Дерюгин и Иванов (1937), Закс (1929), Лейбсон (1939), Макаров (1937), Ушаков (1931, 1949б, 1951), Филатова (1938), Шаронов (1948), а также по данным, любезно предоставленным автору доц. З. И. Кобяковой и проф. П. В. Ушаковым.

Распределение трохид внутри дальневосточных и северных морей СССР показано на табл. 5; прямым шрифтом набраны виды, не известные ранее для нашей фауны как по литературным, так и по рукописным данным, а звездочками обозначены формы, впервые отмеченные для соответствующих морей.

Таблица 5

Распространение *Trochidae* в морях СССР

Название вида	Японское море	Охотское море	Берингово море	Чукотское море	Восточно-Сибирское море	Море Лаптевых	Карское море	Баренцово море	Белое море
<i>Margarites helicina helicina</i> (Phipps) . . .	+	+	+	-	-	-	+	+	+
<i>M. helicina tenuistriata</i> Galkin, ssp. nov.	*	*	+	+	-	-	-	-	-
<i>M. vorticifera</i> (Dall)	*	*	+	+	-	-	-	-	-
<i>M. groenlandica groenlandica</i> (Chemn.) . . .	-	-	-	-	-	-	+	+	+
<i>M. groenlandica umbilicalis</i> (Brod. et Sow.)	*	*	+	+	*	*	+	+	+
<i>M. gigantea</i> (Leche)	*	*	+	+	*	*	+	+	+
<i>M. olivacea olivacea</i> (Brown)	+	-	-	-	+	+	+	+	+
<i>M. olivacea marginata</i> Dall	*	*	+	+	*	*	*	*	*
<i>M. striata striata</i> (Brod. et Sow.) . . .	-	*	+	+	+	+	+	+	+
<i>M. striata cinerea</i> (Couth.)	+	*	+	+	+	+	+	+	+
<i>M. rossica rossica</i> Dall	+	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>M. rossica derjugini</i> (Bartsch)	+	*	-	-	-	-	-	-	-
<i>M. ochotensis ochotensis</i> (Phil.)	+	+	*	-	-	-	-	-	-
<i>M. ochotensis avachensis</i> (Bartsch) . . .	-	-	*	-	-	-	-	-	-
<i>M. koreanica</i> (Dall)	*	*	-	-	-	-	-	-	-
<i>M. vahlII</i> (Möller)	*	*	+	-	+	+	+	+	+
<i>M. vahlII</i> var. <i>angulata</i> Galkin, var. nov.	+	*	*	-	-	-	-	-	-
<i>M. frigida</i> Dall	-	*	+	+	-	-	-	-	-
<i>Solariella obscura</i> (Couth.)	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>S. obscura</i> var. <i>bella</i> (Verkr.)	+	+	+	+	-	-	-	-	-
<i>S. obscura</i> var. <i>intermedia</i> (Leche) . . .	+	*	*	-	*	*	+	+	+
<i>S. varicosa</i> (Migh. et Ad.)	+	*	+	+	*	*	+	+	+
<i>S. delicata</i> Dall	*	*	-	-	-	-	-	-	-
<i>Calliostoma occidentale</i> (Migh. et Ad.) . . .	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Gibbula tumida</i> (Mont.)	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Tegula rustica</i> (Gm.)	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Isanda iridescens</i> (Schrenck)	+	*	-	-	-	-	-	-	-
<i>Umbonium suturale</i> (Lam.)	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>U. thomasi</i> (Crosse)	*	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ganosa basistriata</i> (Jeffr.)	-	-	-	-	+	*	+	+	-
<i>G. laevigata</i> (Friele)	-	-	-	-	+	-	+	+	-

По своему географическому распространению *Trochidae* являются в основном тропическим семейством, большинство родов и видов которого связано с Индо-востпаификой. Поэтому естественно, что в наших водах наиболее богато трохиды представлены в Японском море.

Японское море. Фауна *Trochidae* Японского моря насчитывает 22 вида и разновидности, распределенных внутри моря закономерным образом. Основываясь на расселении трохид, можно разбить это море¹ на 2 фаунистических района: северный и южный. На западе их

¹ Исключая прибрежные воды Японии и Кореи.

граница проходит между бухтой Преображения и заливом Ольги, как это уже отмечено Гурьяновой (1938) для *Isopoda*. На востоке же границей служит мыс Слепиковского (западный берег Сахалина).

Основу фауны северного района составляют бореальные формы: амфибореальные *Margarites helicina helicina* и *M. striata cinerea* и северо-тихоокеанские умеренно-бореальные *M. helicina tenuistriata*, ssp. nov., *M. vorticifera*, *M. ochotensis ochotensis*, *M. rossica rossica*. К ним же примыкает гляциально-охотоморская *M. rossica derjugini*, которая, однако, встречается в этом районе лишь в виде особей, переходных к типичной форме. Интересно, что самый верхний, а поэтому наиболее теплый горизонт сублиторали заселен *M. helicina tenuistriata*, ssp. nov., тогда как более холоднолюбивая *M. helicina helicina* встречается редко и на больших глубинах.

Почти так же хорошо представлены здесь и арктическо-бореальные *M. gigantea*, *M. olivacea*, *M. vahllei*, *Solariella obscura* и *S. varicosa*.

Фауна южного района неоднородна. У берегов Приморья обитают южно-бореальные *Margarites koreanica*, *Isanda iridescens* и субтропическо-бореальные *Tegula rustica*, *Umbonium suturale* и *U. thomasi*, причем последние встречаются почти исключительно на небольших глубинах. *M. helicina tenuistriata*, ssp. nov. даже в бухте Преображения отмечена только в виде единичных особей, а далее к югу ее место в группировке ламинарий занимает *Isanda iridescens*.

У берегов Сахалина обитают лишь южно-бореальные *Margarites koreanica*, *Solariella delicata* (отсутствующая в Приморье) и *Isanda iridescens*. Субтропическо-бореальные виды, отличающиеся крупными размерами, здесь совершенно не встречаются. Зато гораздо большим числом особей (хотя и далеко не так богато, как *I. iridescens*) представлена *Margarites helicina tenuistriata*, ssp. nov.

Большинство видов, характерных для северного фаунистического района, опускаясь на глубины, проникает вдоль берегов Приморья и Сахалина далеко на юг. Однако здесь они представлены гораздо меньшим числом особей. Наоборот, проникновение видов южного района на север происходит весьма редко.

Распределение отдельных видов в Японском море показано на табл. 6. Кроме глубин распространения в соответствующих графах таблицы приведено количество проб того или иного вида, имевшихся в распоряжении автора. Это сделано из тех соображений, что количество проб в какой-то мере отражает число особей данного вида, обитающих в данном районе моря. Действительно, как видно из данных таблицы, в северном районе Японского моря *M. ochotensis ochotensis* отмечена на 19 станциях, а в южном — только на 2, хотя экспедиционные работы здесь проводились в больших масштабах. Однако количество экземпляров, имеющих в пробе, ни в данной таблице, ни при всех расчетах, изложенных ниже, во внимание не принималось — оно показательно только для дочерпательных сборов.

Расселение отдельных видов в значительной мере определяется гидрологическим режимом Японского моря.

Так, граница между северным и южным фаунистическими районами в основном совпадает с августовской изотермой 19° (Гарасов, 1940). Бореально-субтропические виды заселяют заливы Петра Великого и Посета. Это наиболее тепловодный участок моря, мелководья которого находятся вне действия холодного Приморского течения и сильно прогреваются летом. Ветвь Цусимского течения, подходящая с востока

Таблица 6

Распределение *Trochidae* в Японском море

Название вида	Северный район		Южный район	
	количество проб	глубина распространения (в м)	количество проб	глубина распространения (в м)
<i>Margarites helicina helicina</i>	3	10—28	1	0
<i>M. helicina tenuistriata</i> , ssp. nov.	6	0—5	12	0—5
<i>M. vorticifera</i>	3	43—51	—	—
<i>M. gigantea</i>	8	29—110	2	30—33
<i>M. olivacea olivacea</i>	2	30—101	—	—
<i>M. olivacea marginata</i>	1	131	—	—
<i>M. striata cinerea</i>	14	6—92	8	25—195
<i>M. rossica rossica</i>	6	70—137	2	100—192
<i>M. rossica derjugini</i>	1	240	5	115—528
<i>M. ochotensis ochotensis</i>	19	34—104	2	80
<i>M. koreanica</i>	—	—	8	32—132
<i>M. vahlii</i> typ.	1	70	—	—
<i>M. vahlii</i> var. <i>angulata</i> , var. nov.	—	—	5	101—254
<i>Solariella obscura</i> typ.	18	21—212	10	55—200
<i>S. obscura</i> var. <i>bella</i>	2	39—120	1	543
<i>S. obscura</i> var. <i>intermedia</i>	1	54	3	33—50
<i>S. varicosa</i>	20	70—212	17	0—331 ¹
<i>S. delicata</i>	—	—	3	67—106
<i>Tegula rustica</i>	—	—	24	0—50
<i>Isanda iridescens</i>	—	—	57	0—96
<i>Umbonium suturale</i>	2	23—31	16	0—12
<i>U. thomasi</i>	—	—	1	19

к району бухты Преображения (Леонов, 1948 : 65, рис. 2), позволяет теплолюбивым видам проникать к северу от мыса Поворотного. Эта ветвь определяет западную границу между северным и южным фаунистическими районами. Она же служит дорогой, по которой японские виды, имеющие планктонные личинки, могут проникать в наши воды. Не случайно, что *Umbonium thomasi* пока обнаружен лишь к северо-востоку от мыса Поворотного, тогда как для заливов Петра Великого и Посыета он не отмечен.

У берегов Южного Сахалина температурные условия менее благоприятны для обитания теплолюбивой фауны. Более северное положение, слабое влияние Цусимского течения, отсутствие закрытых бухт и заливов приводят к тому, что верхний горизонт сублиторали здесь прогревается летом гораздо слабее, чем в Приморье. Поэтому субтропическо-бореальные виды отсутствуют у берегов Южного Сахалина.

Через пролив Лаперуза в Японское море проникает холодное течение, оказывающее влияние на полосу прибрежных вод вплоть до Невельска.

Однако для остальной части южно-сахалинского шельфа (исключая, конечно, самый верхний горизонт) характерны круглогодичные положительные температуры. Последним объясняется, повидимому, наличие в этом районе *Solariella delicata*, отсутствующей в Приморье, где зимой температуры в пределах континентальной ступени падают ниже нуля.

¹ Две пробы имелись с литорали острова Петрова, но обычно *Solariella varicosa* в южном районе встречается на глубине более 60 м.

Границей между северным и южным фаунистическими районами у Сахалина является, очевидно, мыс Слепиковского. Далеко выступающий в море мыс, с одной стороны, и подходящие в этом месте близко к берегу глубины, с другой, создают здесь род перешейка, в значительной мере перекрытого поднимающимися в верхние горизонты холодными глубинными водами. Естественно, что этот район служит барьером для проникновения на север теплолюбивой фауны.

Климатические и гидрологические условия северного района более суровы. Он сильно охлаждается зимой, в него почти не поступают теплые воды Цусимского течения.

Особенно суровым является участок Татарского пролива к северу от 49° с. ш. Поэтому естественно, что бореальные *Margarites vorticifera* и *M. ochotensis ochotensis* не поднимаются в Татарском проливе севернее 49°15' с. ш.

Холодное Приморское течение позволяет арктическо-бореальным видам проникать в залив Петра Великого. Однако им приходится придерживаться глубинных вод, не подвергающихся летнему прогреву.

Охотское море. Фауна *Trochidae* Охотского моря состоит из 19 видов и разновидностей. По распространению трохид море можно разбить на 3 фаунистических района:

1) с е в е р н ы й, охватывающий северную часть моря, прибрежные воды Сахалина (примерно до 49—50° с. ш.) и Камчатки (до 57—58° с. ш.); 2) п е р е х о д н ы й, включающий районы заливов Терпения и Анива (Сахалин) и юго-западную Камчатку; 3) ю ж н ы й, в который входят воды западной части залива Анива и Южно-Курильского мелководья, а также, очевидно, и северо-восточного Хоккайдо.¹

Фауна южного района включает 13 форм, но в основе своей состоит всего из 3 северо-тихоокеанских умеренно-бореальных видов: *Margarites helicina tenuistriata*, ssp. nov., *M. vorticifera* и *M. ochotensis ochotensis*. По сравнению с юго-западным Сахалином влияние Цусимского течения сказывается на Южно-Курильском мелководье, а особенно в заливе Анива, гораздо слабее. Зимой же эти районы находятся под сильным воздействием холодных течений. Поэтому южно-бореальные формы — *Isanda iridescens* и *Solariella delicata* — встречаются здесь только в виде единичных особей: первая в бухте Измены (юго-западная оконечность острова Кунашир), а вторая на больших глубинах (порядка 400 м, где зимой, повидому, не бывает отрицательных температур). Арктическо-бореальные *Margarites gigantea*, *M. vahlii*, *Solariella obscura*, *S. varicosa* и амфибореальная *Margarites striata cinerea* в этом районе весьма немногочисленны. Кроме того, они почти не заходят на само Южно-Курильское мелководье, располагаясь на материковых отмелях островов Итуруп и Шикотан.

Фауна среднего, переходного, района богата не только по числу видов, но и особей. Она представлена 12 формами. 6 из них являются бореальными: амфибореальная *M. striata cinerea* и северо-тихоокеанские умеренно-бореальные *M. helicina tenuistriata*, ssp. nov., *M. vorticifera*, *M. rossica rossica*, *M. ochotensis ochotensis*, *M. frigida*; а 6 — арктическо-бореальными: *M. gigantea*, *M. olivacea marginata*, формы *Solariella obscura*, *S. varicosa*.

¹ Северный район соответствует гляциально-охотоморскому району Виноградова (1946, 1948), а переходный объединяет его юго-восточно-сахалинский и западно-камчатский районы. Однако границы районов, устанавливаемые по *Trochidae*, не всегда совпадают с границами Виноградова.

Хотя воды переходного района и отличаются низкими температурами, все же летом они находятся под влиянием теплых течений и местного прогрева. Для северного же фаунистического района характерен весьма суровый температурный режим. Этот участок отличается длительным ледяным покровом, слабым летним прогревом и круглогодичными отрицательными температурами в слое 50—150 м. Суровостью гидрологического режима и объясняется, повидимому, своеобразие фауны *Trochidae* с е в е р н о й части Охотского моря. Сборы из этого района сравнительно невелики, однако, рассматривая карты распространения отдельных видов и табл. 7, нетрудно заметить бедность фауны трохид. Здесь отмечено 9 форм, но в основном встречаются лишь *Margarites helicina helicina*, *M. rossica derjugini*, *M. ochotensis ochotensis*.¹ Первая обитает в самом верхнем горизонте сублиторали, а поэтому даже слабый летний прогрев достаточен для ее размножения. Оба последних вида, о чем будет сказано ниже, тесно связаны с этим районом по характеру своего происхождения и в настоящее время, очевидно, находят здесь вполне оптимальные условия для своего существования. Наоборот, бореальная *Margarites vorticijera* и арктическо-бореальные *M. gigantea*, *M. vahlii* и *Solariella obscura* представлены в северном районе небольшим количеством особей и явно избегают слоя 50—150 м.

Интересна находка у Шантарских островов на глубине 121 м одного экземпляра арктической *Margarites striata striata*, которая обычно не заходит дальше Анадырского холодного пятна в Беринговом море.

Распределение отдельных форм по районам показано на табл. 7.

Нет ничего странного в том, что арктическо-бореальные *Margarites gigantea* и *Solariella obscura*, широко распространенные в Полярном бассейне, почти не заходят в северную часть Охотского моря, а более теплолюбивая *S. varicosa* и вовсе там отсутствует. Этим еще раз подтверждается вывод о том, что популяции одного и того же вида, обитающие в разных морях, требуют для своего существования неодинаковых условий.

Берингово море. Фауна Берингова моря состоит из 17 видов и разновидностей: *Margarites helicina helicina*, *M. pupilla* (Gould) (Dall, 1921), *M. vorticijera*, *M. gigantea*, *M. olivacea marginata*, *M. striata striata*, *M. striata cinerea*, *M. ochotensis ochotensis* f. *kamchatica*, *M. ochotensis avachensis*, *M. vahlii* typ., *M. vahlii* var. *angulata*, var. nov., *M. rigida*, *Calliotropis bairdii* (Dall), (Dall, 1921), *Solariella obscura* typ., *S. obscura* var. *bella*, *S. obscura* var. *intermedia*, *S. varicosa*.

Распределение отдельных видов *Trochidae* позволяет разбить Берингово море на три района: з а п а д н ы й, ю г о - в о с т о ч н ы й и с е в е р н ы й, границы которых в общем укладываются в зоогеографическую схему Андрияшева (1939). З а п а д н ы й р а й о н — Восточно-камчатская (бореальная) провинция Андрияшева — охватывает северные (а повидимому и средние) Курильские острова, побережье Камчатки, Командорские острова и всю среднюю часть Берингова моря. Северная граница этого района, начинаясь в южной части Анадырского залива, про-

¹ *Margarites ochotensis ochotensis* образует в пределах своего ареала несколько разновидностей. Повидимому, они довольно сильно отличаются по своим требованиям к среде, хотя в форме и скульптуре раковины это отличие выражено слабо. Поэтому если особей из Японского и из южной части Охотского моря можно причислить к теплолюбивым, то для особей из района Шантарских островов это свойство значительно менее характерно. Кроме того, в слое постоянных отрицательных температур в северной части Охотского моря обитает не мелководная разновидность, а весьма холодолюбивая *M. ochotensis ochotensis* f. *kamchatica*.

Таблица 7

Распределение *Trochidae* в Охотском море

Название вида	Северный район		Переходный район		Южный район	
	количество проб	глубина распространения	количество проб	глубина распространения	количество проб	глубина распространения
<i>Margarites helicina helicina</i>	20	0—28	—	—	—	—
<i>M. helicina tenuistriata</i> , ssp. nov.	—	—	6	0—5	44	0—50
<i>M. vorticifera</i>	1	30	3	29—30	3	7—30
<i>M. gigantea</i>	—	30	10	16—142	1	80
<i>M. olivacea marginata</i>	—	—	1	34	—	—
<i>M. striata striata</i>	1	121	—	—	—	—
<i>M. striata cinerea</i>	—	—	8	35—144	1	181
<i>M. rossica rossica</i>	—	—	16	47—144	—	—
<i>M. rossica derjugini</i>	5	121—170	—	—	—	—
<i>M. ochotensis ochotensis</i>	38	0—141	17	22—142	7	28—414
<i>M. vahlii</i> typ.	—	—	—	—	1	414
<i>M. vahlii</i> var. <i>angulata</i> , var. nov.	1	146	—	—	2	104—170
<i>M. frigida</i>	—	—	4	48—90	—	—
<i>Solariella obscura</i> typ.	6	27—66 и 144	21	30—187	4	50—138
<i>S. obscura</i> var. <i>bella</i>	—	—	2	148—418	3	75—414
<i>S. obscura</i> var. <i>intermedia</i>	1	25	2	33—90	1	62
<i>S. varicosa</i>	—	—	22	30—187	2	50—75
<i>S. delicata</i>	—	—	—	—	1	414
<i>Isanda iridescens</i>	—	—	—	—	2	0—5

ходит между островами Лаврентия и Св. Матвея и поворачивает на северо-восток, направляясь к Ному. Юго-восточная граница расположена южнее, чем это принимает Андрияшев для фауны рыб. Для *Trochidae*, а по Даллу (Dall, 1899, 1921) и для прочих моллюсков, она проходит, очевидно, по средней (мартовской) границе пловучих льдов.

Западный район находится под действием теплых вод, поступающих с юга и связанных с Куро-Сию. С севера же, вдоль азиатского побережья, проходит холодное течение, начинающееся у мыса Олюторского (Ратманов, 1937). Фауна трохид этого района представлена 11 видами и подвидами. Она состоит из 5 бореальных (амфибореальные *Margarites helicina helicina*, *M. striata cinerea* и северо-тихоокеанские *M. vorticifera*, *M. ochotensis avachensis*, *M. frigida*) и 5 арктическо-бореальных (*M. gigantea*, *M. olivacea marginata*, *M. vahlii*, *Solariella obscura*, *S. varicosa*) видов. Встречающиеся в этом районе *Trochidae* распределены более или менее равномерно, хотя к северу численность теплолюбивых форм уменьшается. Из района Олюторского холодного пятна отмечен один экземпляр арктической *Margarites striata striata*, но не типичной, а переходной формы к *M. striata cinerea*.

Юго-восточный фаунистический район охватывает Алеутские острова и юго-восточную часть моря. По Андрияшеву (1939), он относится к Алеутской (умеренно-бореальной) провинции Орегонской (бореальной) подобласти. Этот район Берингова моря является наиболее теплопроводным, так как находится под влиянием ответвлений Аляскинского течения, которые проходят в проливы между восточными Алеутскими островами. Вместе с ними в Берингово море проникают формы американско-

го побережья. Однако район распространения этих видов весьма ограничен. *Calliotropis bairdii*, настоящая теплолюбивая форма, обнаружен только у о. Унимак (Dall, 1921). *Margarites pupilla* доходит до о. Нунивак.

Кроме двух этих видов в фауну юго-восточного района входят почти все трохида, обитающие в западной и центральной частях моря. До сих пор здесь не обнаружены только *M. ochotensis avachensis* и *M. vahlii*. Возможно, что они вообще отсутствуют в этой части моря. Таким образом, оказывается, что различие в составе фаун западного и юго-восточного районов весьма невелико.

Наиболее суровым является с е в е р н ы й фаунистический район Берингова моря. Воды тихоокеанского течения, попадая в этот участок, уже успевают отдать большую часть тепла. Сильное зимнее охлаждение приводит к образованию в Анадырском заливе и в районе к северу от о. Лаврентия слоя придонных вод с круглогодичными отрицательными температурами. Суровость гидрологического режима определяет и характер фауны трохид, состоящей почти из тех же видов, которые отмечены и для западного района. Однако бореальная *M. striata cinerea* здесь заменена арктической *M. striata striata*, а бореальная глубоководная *Solariella obscura* var. *bella* отсутствует совсем. Поэтому по своей зоогеографической принадлежности виды этой части моря распределяются следующим образом: арктических — 1, арктическо-бореальных — 5, бореальных — 5. Основу фауны составляет арктическая *Margarites striata striata* и более холодолюбивые арктическо-бореальные *M. gigantea* и *Solariella obscura*. В местах холодных пятен встречаются также единичные особи гляциально охотоморской *Margarites ochotensis ochotensis* f. *kamchatica*.

Северо-тихоокеанские умеренно-бореальные *M. vorticifera*, *M. ochotensis avachensis*, *M. frigida* и более теплолюбивые арктическо-бореальные *M. olivacea marginata* и *Solariella varicosa* избегают участков с отрицательными придонными температурами.

Сравнение фауны *Trochidae* северного и западного районов Берингова моря показывает большое различие между ними. Разница заключается прежде всего не в видовом составе, а в численности особей у форм, принадлежащих различным зоогеографическим группам. В западном районе обитает большое количество особей бореальных видов и почти совсем отсутствуют арктические трохида. В северном же районе, наоборот, арктические формы гораздо более многочисленны, чем бореальные. Что же касается арктическо-бореальных видов, то они представлены в обоих участках примерно поровну.

Таким образом, сравнение северного и западного районов Берингова моря должно основываться прежде всего не на видовом составе, а на численности особей встречающихся там трохид. Однако данные по количественному (дночерпательному) учету для *Trochidae* не только по Берингову, но и по остальным морям настолько скудны, что ими невозможно пользоваться. Поэтому пришлось обратиться к частоте встречаемости разных видов, подсчитанной по числу проб (табл. 8). При этом за 100% здесь, как и во всех последующих случаях, принято общее количество проб, имевшихся в распоряжении автора. Этот метод весьма несовершенен и дает, разумеется, тем лучшие результаты, чем больше сделано сборов. Однако, как можно видеть из второй и четвертой граф табл. 8, цифры, полученные при его применении, гораздо более показательны, чем те, которые дает обычный зоогеографический анализ, основанный лишь на числе видов.

Как видно из данных табл. 8, в северном районе преобладают северные формы, что позволяет вслед за Виноградовым (1948) отнести эту

Таблица 8

Зоогеографический состав фауны *Trochidae* Берингова моря (в %)

Зоогеографическая принадлежность видов	Западный район		Северный район	
	по числу видов	по частоте встречаемости	по числу видов	по частоте встречаемости
I. Арктические	9,0	5	9,0	29
II. Арктическо-бореальные	45,5	53	45,5	53
III. Бореальные	45,5	42	45,5	18
Количество имеющихся проб, принятое за 100%	—	61	—	94

часть моря к Арктической области. Западный же район Берингова моря (как и остальные участки дальневосточных морей, описанные выше) относится к Азиатской подобласти Северо-тихоокеанской бореальной области.

Однако вряд ли справедливо отнести вслед за вышеуказанным автором к Арктической области также и северо-восточную часть моря (Нортонский округ Андрияшева). Данных по этому району пока еще очень мало. Но судя по распространению трохид и рыб (Андрияшев, 1939:91, рис. 14), здесь встречаются почти исключительно бореальные и арктическо-бореальные формы. Арктические же виды в этом районе обитают лишь в виде единичных особей. Наконец, высокие летние придонные температуры (Ратманов, 1937) также не позволяют отнести северо-восточную часть Берингова моря к Арктической области.

Анализ фауны *Trochidae* Дальневосточных морей (исключая северную часть Берингова моря) показывает, что по зоогеографическому составу она не отличается от других групп морских животных (см. цифры, приводимые Ушаковым, 1949а). Основу фауны составляют бореальные виды. За ними следуют арктическо-бореальные, субтропическо-бореальные и, наконец, арктические формы (табл. 9).

Из последней графы табл. 9 видно, что расчет на основании частоты встречаемости не изменяет порядка расположения отдельных групп. Однако соотношения между отдельными зоогеографическими группами изменяются следующим образом: 1) резко возрастает процент арктическо-бореальных видов, 2) за счет северо-тихоокеанских форм увеличивается число амфибореальных представителей, 3) процент южно-бореальных видов уменьшается в два, а субтропическо-бореальных в три раза. Таким образом, получается, что из числа бореальных трохид на первом месте стоят северо-тихоокеанские умеренно-бореальные и амфибореальные виды (44%). Зато количество южно-бореальных, а также и субтропическо-бореальных форм невелико, и большого значения в фауне дальневосточных *Trochidae* они не имеют.

Сравнивая фауну трохид отдельных морей, можно заметить, что наибольший процент северо-тихоокеанских форм показан для Охотского моря. Этим подчеркивается эндемизм его фауны, на что уже указывал ряд авто-

Таблица 9

Зоогеографический состав фауны *Trochidae* дальневосточных морей (в %)

Зоогеографическая принадлежность видов	Японское море		Охотское море		Западный район Берингова моря		Всего	
	по числу видов	по частоте встречаемости	по числу видов	по частоте встречаемости	по числу видов	по частоте встречаемости	по числу видов	по частоте встречаемости
I. Арктические	—	—	6.0	4	9.0	5	5.0	3
II. Арктическо-бореальные	31.5	30	30.0	27	45.5	53	25.0	37
III. Бореальные	52.5	55	64.0	69	45.5	42	55.0	55
1. Амфибореальные	10.5	10	12.0	13	18.2	24	10.0	15
2. Северо-тихоокеанские	42.0	45	52.0	56	27.3	18	45.0	40
а. Гляциально-охотоморские	—	—	11.0	9	—	—	5.0	3
б. Умеренно-бореальные	26.5	22	41.0	46	27.3	18	25.0	29
в. Южно-бореальные	15.5	23	10.0	1	—	—	15.0	8
IV. Субтропическо-бореальные	16.0	15	—	—	—	—	15.0	5
Количество имевшихся проб, принятое за 100%	—	283	—	258	—	61	—	602

ров. Наоборот, в Беринговом море количество тихоокеанских форм наименьшее, зато вдвое возрастает процент амфибореальных видов. Для этого моря характерна также холодноводность фауны, что выражено большим числом арктическо-бореальных трохид. Наиболее же теплолюбивой оказывается фауна Японского моря, где треть видов составляют южно-бореальные и субтропическо-бореальные виды.

Среди *Trochidae*, отмеченных для дальневосточных морей, насчитывается 11 видов и разновидностей, обитающих почти исключительно в этих водах и являющихся, таким образом, их эндемиками. К этой группе относятся *Margarites helicina tenuistriata*, ssp. nov., *M. vorticifera*, *M. rossica rossica*, *M. rossica derjugini*, *M. ochotensis ochotensis*, *M. ochotensis avachensis*, *M. koreanica*, *M. vahlii* var. *angulata*, var. nov., *M. frigida*, *Solariella delicata*, *Isanda iridescens*. Высокий процент, который они составляют в фауне дальневосточных трохид (по частоте встречаемости 40%), подтверждает правильность выделения этой части Тихого океана в самостоятельную Азиатскую зоогеографическую подобласть. Однако среди них совершенно нет ни одного вида, эндемичного для отдельного моря. Даже *Margarites koreanica*, отмеченная пока только для Японского моря, заходит, по видимому, в северную часть Желтого моря, принадлежащую, по всей вероятности, также к бореальной области (Ушаков, 1949а).

Отсутствие точных сведений по трохидам тихоокеанского побережья Северной Америки не позволяет произвести сравнения между фаунами азиатских и американских вод. Все же можно отметить, что на соответствующих широтах американской стороны обитают более теплолюбивые

Trochidae, представленные видами родов *Turcica*, *Calliotropis*, *Calliostoma*, *Tegula*, *Halistylus*. Широко распространены также обычные в наших водах *Margarites helicina*, *M. vorticifera*, *M. olivacea marginata*, *M. striata cinerea*, *M. frigida*, *Solariella obscura*, *S. varicosa* (последняя до Сан-Диего в Калифорнии), а кроме них и несколько более южных видов *Solariella*.

Хотя Долл (Dall, 1924) и приводит в своем списке гораздо большее число видов *Margarites*, все они, кроме *M. pupilla*, или оказываются синонимами, или сомнительны. Следовательно, вполне возможно, что в американских водах обитают лишь вышеуказанные виды *Margarites*.

Трудно судить и о фауне *Trochidae* северной Японии, так как последний список по Хоккайдо (Kuroda a. Kinoshita, 1951) грешит многими ошибками. Повидимому же, при ревизии сборов как из американских, так и из японских вод будут найдены и амфиацифические трохида.

Чукотское море. По имеющимся в настоящее время данным для фауны Чукотского моря отмечены 7 видов трохид: *Margarites vorticifera*, *M. gigantea*, *M. olivacea marginata*, *M. striata striata*, *M. frigida* (Dall, 1919), *Solariella obscura* *typ.*, *S. varicosa*. Но нельзя думать, что число *Trochidae* в Чукотском море ограничено только этими формами. Несомненно, там обитает *M. vahlii*, отмеченная как в Беринговом и Восточно-Сибирском морях, так и у архипелага Парри (Канадские арктические острова). Можно также ожидать, что в северной части моря, куда заходят атлантические воды (Ратманов, 1936), будут найдены *Ganesa basistriata* и *G. laevigata*, известные с Новосибирского мелководья. В самой южной части моря обитают, повидимому, *Margarites helicina* и *M. ochotensis avachensis*. Оба этих вида встречаются в Беринговом проливе и вряд ли не заходят в самый тепловодный участок моря у залива Коцебу (исследованный до сего времени весьма слабо). Также несомненно, что будет обнаружена и мелководная эвригаллиновая *Solariella obscura* *var. intermedia*, обитающая в прилежащих районах Берингова и Восточно-Сибирского морей. Следовательно, число трохид, обитающих в Чукотском море, должно равняться 11—13. Поэтому нельзя говорить о видовой бедности *Trochidae*, как это отмечено Гурьяновой (1948б) для фауны моря в целом.

Однако в основном в фауну Чукотского моря входят всего 4 вида: арктическо-бореальные *Margarites gigantea*, *Solariella obscura*, *S. varicosa* и арктическая *Margarites striata striata*. По числу особей они составляют не менее 80—90% всех *Trochidae*. Весьма характерно, что большое значение имеют арктические формы — 29% (по частоте встречаемости), тогда как бореальные представлены всего 5%.

Небольшая численность бореальных видов по сравнению с арктическими трохидами позволяет отнести Чукотское море целиком к Арктической области, как это и делается большинством зоогеографов.

Распределение в Чукотском море отдельных видов хорошо согласуется со схемой Ушакова (1936) и зависит от гидрологического режима. Поток тихоокеанских вод, выходящий из Берингова пролива, направляется на север и у мыса Лисбурн разбивается на две ветви. Одна из них идет вдоль побережья Аляски, другая — к о. Геральд и далее на север (Ратманов, 1937). С этими ветвями связано распространение в Чукотском море бореальных *Margarites vorticifera* и *M. frigida* (встречающихся только в самой южной части моря) и наиболее тепловодных арктическо-бореальных *M. olivacea marginata* и *Solariella varicosa*. Последний вид встречается также на глубинах 20—25 м вдоль побережья Чукотского полуострова, т. е. в пределах мелководья, которое сравнительно хорошо прогревается летом (Ратманов, 1936).

Наоборот, арктическая *Margarites striata striata* придерживается наиболее холодных вод, поступающих в Чукотское море двумя потоками. Один из них проходит в пролив Лонга, а второй огибает с севера о. Врангеля и затем присоединяется к первому. *M. striata striata* встречается и в тех местах, где проходят струи теплого течения. Но там она представлена уже не типичной формой, а переходными к *M. striata cinerea* особями. Холодолюбивые арктическо-бореальные *M. gigantea* и *Solariella obscura* также придерживаются холодных вод, хотя менее связаны с ними, чем *Margarites striata striata*.

Восточно-Сибирское море. Фауна *Trochidae* Восточно-Сибирского моря состоит из 10 видов и разновидностей: *Margarites gigantea*, *M. olivacea olivacea*, *M. olivacea marginata*, *M. striata striata*, *M. vahlii*, *Solariella obscura typ.*, *S. obscura var. intermedia*, *S. varicosa*, *Ganesa basistriata*, *G. laevigata*. Будучи типично морскими животными, трохида почти не заходят в сильно опресненную южную часть моря, находящуюся под значительным воздействием вод материкового стока.¹ Их распространение к югу ограничено линией, проходящей через острова Фаддеевский, Беннета, Жаннетта и далее к мысу Шелагскому. Более эвригалинные формы — *Margarites striata striata*, *Solariella obscura typ.*, *S. obscura var. intermedia* — заходят и в южную часть моря, где немногочисленные особи встречаются в районе Медвежьих островов. Повидимому, в этот участок проникают морские воды, так как и Горбунов (1941) отмечает отсюда *Propeamussium groenlandicum* (Sow.), связанный с ними.

По своему зоогеографическому составу фауна трохид Восточно-Сибирского моря на 46% (по частоте встречаемости) принадлежит к арктическим и на 54% к арктическо-бореальным формам. К первым относятся *Margarites olivacea olivacea* и *M. striata striata*, ко вторым — *M. gigantea*, *M. olivacea marginata*, *M. vahlii*, *Solariella obscura typ.*, *S. varicosa*, *Ganesa basistriata*, *G. laevigata*. По сравнению с Чукотским морем число арктических представителей возрастает здесь в полтора раза и почти равно количеству арктическо-бореальных трохид.

Наиболее исследованным участком моря является Новосибирское мелководье. В этом районе обитают все виды *Trochidae*, указанные выше (до сих пор не отмечена только *Solariella obscura var. intermedia*, но несомненно, что и она будет здесь обнаружена). Участок мелководья, примыкающий к Новосибирским островам, находится под известным влиянием вод материкового стока (Горбунов, 1946). Поэтому наиболее стеногалинные формы — *Margarites vahlii*, *Ganesa basistriata* и *G. laevigata* — не спускаются южнее 77° с. ш. Остальные виды, менее чувствительные к колебаниям солености, довольно равномерно заселяют все мелководье. Характерно почти полное отсутствие в этом высокоарктическом районе *Solariella varicosa*, которая является относительно теплолюбивой формой.

Горбунов (1946) и Гурьянова (1948б) указывают, что по числу форм бентоническое население Новосибирского мелководья отличается большим богатством. Однако по сравнению с другими арктическими морями фауна трохид этого района оказывается наиболее бедной. Если в Чукотском море насчитывается, повидимому, 11—13 видов, в море Лаптевых — 11, в Карском море — 14, то на Новосибирском мелководье обитает не более

¹ Здесь и в дальнейшем под влиянием материкового стока понимается не только опреснение, но, как указывает Горбунов (1937, 1941, 1946), и более или менее интенсивное осаждение речных выносов.

10 видов. Исследования будущих лет вряд ли изменят это число, основанное на тщательных сборах Горбунова (экспедиция 1937—1938 гг. на «Садко»).

Бедность фауны трохид Новосибирского мелководья объясняется отчасти теплолюбивой природой семейства *Trochidae* в целом. В своем распространении трохида приурочены прежде всего к тропическим и бореальным водам. Поэтому весьма немногие виды достигают Новосибирского мелководья, наиболее удаленного как от Тихого, так и от Атлантического океана. Среди *Trochidae* совершенно отсутствуют высокоарктические формы, за счет которых могла бы быть увеличена численность фауны этого района — одного из наиболее холодных участков Арктики.

Море Лаптевых. Фауна моря Лаптевых состоит из 11 форм: *Margarites groenlandica umbilicalis*, *M. gigantea*, *M. olivacea olivacea*, *M. olivacea marginata*, *M. striata striata*, *M. vahlii*, *Solariella obscura typ.*, *S. obscura var. intermedia*, *S. varicosa*, *Ganesa basistriata*, *G. laevigata*.¹

Море Лаптевых, подобно Восточно-Сибирскому морю, так же находится под сильным влиянием вод материкового стока. Поэтому в наиболее опресненной юго-восточной части моря трохида почти не встречаются.

Восточная часть шельфа моря, ограниченная с запада меридианом 120° в. ш., также испытывает некоторое воздействие материкового стока. Здесь, как и в южной части Новосибирского мелководья, отсутствуют стеногалинные *Margarites vahlii* и *Ganesa*, встречающиеся в западной части моря. Зато широко распространены более эвригалинные *M. gigantea*, *M. striata striata*, *Solariella obscura*.

Зоогеографический состав фауны трохид моря Лаптевых складывается почти поровну из арктических (*Margarites groenlandica umbilicalis*, *M. olivacea olivacea*, *M. striata striata*) и арктическо-бореальных (*M. gigantea*, *M. olivacea marginata*, *M. vahlii*, *Solariella obscura typ.*, *S. varicosa*, *Ganesa basistriata*, *G. laevigata*) форм. Здесь почти полностью отсутствует сравнительно теплолюбивая *S. varicosa*. Таким образом, по фауне *Trochidae* море Лаптевых относится к высокоарктической области.

Карское море. Фауна *Trochidae* Карского моря состоит из 14 видов и разновидностей: *Margarites helicina*, *M. groenlandica groenlandica*, *M. groenlandica umbilicalis*, *M. gigantea*, *M. olivacea olivacea*, *M. olivacea marginata*, *M. striata striata*, *M. striata cinerea*, *M. vahlii*, *Solariella obscura typ.*, *S. obscura var. intermedia*, *S. varicosa*, *Ganesa basistriata*, *G. laevigata*.

По зоогеографической принадлежности фауна на 60% (по частоте встречаемости) состоит из арктических *Margarites groenlandica umbilicalis*, *M. olivacea olivacea*, *M. striata striata*, за ними следуют арктическо-бореальные *M. gigantea*, *M. olivacea marginata*, *M. vahlii*, *Solariella obscura*, *S. varicosa*, *Ganesa basistriata*, *G. laevigata* — 34%. Бореальные формы — *Margarites helicina*, *M. groenlandica groenlandica* и *M. striata cinerea* — составляют всего 6%.

По распределению трохид Карское море можно разбить на 2 района: северный и южный. Линия, разделяющая их, совпадает с границей, приводимой Горбуновым (1937) для всей фауны Карского моря. Начинаясь у Новой Земли, она идет по параллели 76°30' с. ш., огибает острова Известий ЦИК и поворачивает на юго-восток, после чего идет на некотором расстоянии от побережья Таймыра к мысу Челюскин.

Воды южного района находятся под влиянием материкового стока, а на северный влияют атлантические воды, которые проходят в эту часть моря

¹ *Ganesa laevigata* еще не обнаружена в море Лаптевых. Но несомненно, что он обитает в нем, так как встречается и в Восточно-Сибирском море и в Карском.

как из Полярного бассейна, так и из Баренцова моря. Поэтому в южном районе обитают более эврибионтные арктические и арктическо-бореальные формы: *Margarites gigantea*, *M. olivacea marginata*, *M. striata striata*, *Solariella obscura*, *S. varicosa*. Все эти виды заходят и в обь-енисейский участок, выделяемый Горбуновым (1937) как район наибольшего влияния вод материкового стока.

Более стеногалинные формы, арктические *Margarites groenlandica umbilicalis* и *M. olivacea olivacea* заходят в южный район сравнительно редко. При этом они встречаются в юго-западной части моря и у Новой Земли, но совершенно отсутствуют в обь-енисейском районе.

В свою очередь *M. gigantea*, *M. striata striata*, *Solariella obscura* и *S. varicosa* проникают далеко на север, но встречаются там в небольшом числе особей. При этом они придерживаются мелководий Центральной карской возвышенности, где обитают на глубинах 25—100 м. Их расселение в этом районе связано с влиянием обь-енисейских вод, направляющихся в северную часть Карского моря. В этом отношении весьма показательно распространение *S. obscura* var. *intermedia* — одной из наиболее эвригалинных форм среди *Trochidae* наших морей. Она заходит вплоть до о. Ушакова, но придерживается глубин 15—30 м, где влияние вод материкового стока сказывается достаточно сильно и соленость понижена на 1—2‰.

Наоборот, стенобионтные *Margarites vahlii*, *Ganesa basistriata* и *G. laevigata* отмечены только в северном фаунистическом районе Карского моря. Но здесь они избегают участков, где сказывается какое-либо влияние материкового стока. *M. vahlii*, встречаясь на глубинах 40—360 м (главным образом на 50—150 м), почти не заходит южнее о. Визе. Таким образом, южным пределом ее обитания является северная граница расселения сравнительно эвригалинных *M. gigantea*, *Solariella obscura* typ., *S. varicosa*. Вместе с тем даже в самой северной части моря *M. vahlii* не поднимается выше 40 м, где в какой-то мере сказывается влияние материкового стока.

Ganesa basistriata и *G. laevigata* обитают в северо-западной части Карского моря в районе жолоба Св. Анны на глубинах 300—450 м, куда из Полярного бассейна заходит язык соленых атлантических вод. Вместе с этими водами *G. basistriata* проходит вплоть до Новой Земли, т. е. гораздо дальше на юг, чем это возможно для более мелководной *Margarites vahlii*. У берегов Таймыра оба эти вида встречаются на глубинах 45—65 м, но лишь в таких местах, где отмечено проникновение атлантических вод, поступающих через проливы Шокальского и Вилькицкого (Гурьянова, 1934, 1936; Горбунов, 1937). Таким образом, *Ganesa basistriata* и *G. laevigata* являются биологическими показателями вод атлантического происхождения, поступающих в моря Полярного бассейна. Как уже было указано выше, оба этих вида встречаются на Новосибирском мелководье и в западной части моря Лаптевых, где поднимаются на глубины 60—70 и даже 45 метров (море Лаптевых). Следовательно, в эти районы или непосредственно проникают атлантические воды, или здесь сказывается их сильное влияние. Этот вывод совпадает с мнением Горбунова (1946), который считает, что на Новосибирском мелководье теплые атлантические воды поднимаются до 150 м, а вероятно, и до меньших глубин.

Наиболее широко в северном районе Карского моря представлены арктические формы: *Margarites groenlandica umbilicalis*, *M. olivacea olivacea*, *M. striata striata* (последняя приурочена к южной части района).

Бореальные *M. helicina*, *M. groenlandica groenlandica*, *M. striata cinerea* обитают главным образом на прогреваемых мелководьях (5—25 м) у во-

сточного побережья Новой Земли и Вайгача. Они связаны с распространением теплых вод Нордкапского течения, которые приходят сюда через Югорский Шар, Карские Ворота, Маточкин Шар и вокруг мыса Желания. Такое расселение, как указывают Гурьянова (1934, 1936) и Горбунов (1937), характерно и для остальных представителей теплолюбивой фауны.

Кроме мелководий, *M. groenlandica groenlandica* была также обнаружена в южном конце жолоба Св. Анны на большой глубине, в слое, обогреваемом атлантическими водами. Отсюда же, но с меньшей глубины, отмечена *M. striata striata*, переходная к более теплолюбивой *M. striata cinerea*.

Вместе с гидрологическим режимом на распределение *Trochidae* в Карском море большое влияние оказывает исторический фактор. Как уже отмечено Гурьяновой (1934), формы, связанные по происхождению с восточным сектором Арктики, приурочены к южной части моря. И среди трохид такие формы, как *Margarites gigantea*, *M. striata striata*, *Solariella obscura*, *S. varicosa*, которые, как будет показано далее, имеют восточное происхождение, обитают главным образом в южном районе Карского моря. Наоборот, западно-арктические *Margarites groenlandica umbilicalis* и *M. olivacea olivacea* придерживаются северной части моря.

Баренцево море. Фауна трохид Баренцева моря по сравнению с фаунами других арктических морей отличается наибольшим богатством. Она состоит из 17 видов и разновидностей: *M. helicina*, *M. groenlandica groenlandica*, *M. groenlandica umbilicalis*, *M. gigantea*, *M. olivacea olivacea*, *M. olivacea marginata*, *M. striata striata*, *M. striata cinerea*, *M. vahlii*, *Solariella obscura typ.*, *S. obscura var. bella*, *S. obscura var. intermedia*, *S. varicosa*, *Calliostoma occidentale*, *Gibbula tumida*, *Ganesa basistriata*, *G. laevigata*.

По распространению трохид Баренцево море можно разбить на 3 района: северный, юго-восточный и юго-западный. Первые два относятся к Арктической области, последний — к Северо-атлантической бореальной области.

Северный район занимает большую часть моря. Его южным пределом является линия, проходящая по границе пловучих льдов и направляющаяся затем к Маточкиному Шару. Гидрологический режим района суров, поэтому основу фауны *Trochidae* в этой части моря составляют арктические *Margarites groenlandica umbilicalis*, *M. olivacea olivacea* и *M. striata cinerea*. В районе Шпицбергена и Земли Франца-Иосифа довольно широко представлена холодноводная арктическо-бореальная *M. vahlii*, встречающаяся обычно на глубинах 20—50 м.

Юго-восточный район охватывает Канинско-Печорское и Новоземельское мелководья (последнее примерно до Маточкина Шара). Большую часть года район заполнен водами, имеющими отрицательные температуры — результат зимнего охлаждения. С запада в эту часть моря проникают теплые струи Нордкапского течения. Большое значение имеют также воды материкового стока, поступающие сюда из восточной части Воронки Белого моря и из Печоры. Таким образом, водные массы, заполняющие район, имеют смешанный характер.

В соответствии с неустойчивым гидрологическим режимом фауна трохид юго-восточного района состоит в основном из сравнительно эврибионтных арктическо-бореальных *Solariella obscura typ.* и *S. varicosa*. В своем распространении *S. obscura* и *S. varicosa* избегают участков, где проходят основные потоки теплых нордкапских вод. Особенно это относится к более холодолюбивой *S. obscura* (рис. 62).

Кроме двух видов *Solariella*, здесь довольно обычна бореальная *Margarites groenlandica groenlandica* (на прогреваемых мелководьях) и арктическая *M. olivacea olivacea* (в более холодных участках). Юго-восточный район Баренцова моря является областью перехода арктической *M. striata striata* в бореальную *M. striata cinerea*. Таким образом, как по гидрологическому режиму, так и по фауне трохид эта часть моря стоит на границе между Арктической и Бореальной областями.

Кроме вышеуказанных видов, в юго-восточном районе встречаются немногочисленные *M. olivacea marginata* и *M. gigantea*. Первая, как и в Карском море, представляет здесь лишь мелководный вариант типичной формы. Для *M. gigantea*, имеющей восточное происхождение, эта часть моря является пределом распространения на запад.

Юго-западный район тепловоден и, как уже было сказано выше, принадлежит к Северо-атлантической бореальной области. Линия, ограничивающая его на севере и востоке, совпадает со средней (мартовской) границей распространения пловучих льдов. Основу фауны трохид этого района составляют бореальные *M. helicina*, *M. groenlandica groenlandica* и *M. striata cinerea*. В юго-западной части района встречаются наиболее тепловодные бореальные *Calliostoma occidentale* и *Gibbula tumida*, представленные небольшим числом индивидов.

Кроме бореальных форм, сюда проникают арктическо-бореальные *Solariella obscura* *typ.* вместе с *S. obscura* *var. intermedia* и *S. varicosa*, но они весьма немногочисленны. Пределом же массового обитания этих форм, как это видно на картах распространения (рис. 62, 68), является именно граница пловучих льдов. К западу от нее *S. obscura* *typ.* замещается бореальной *S. obscura* *var. bella*.

В юго-западном районе встречаются и арктические *Margarites olivacea olivacea* и *M. striata striata* (последняя только в виде особей, переходных к *M. striata cinerea*). Однако они весьма немногочисленны и связаны с наиболее холодными участками, расположенными на границе района или в губах и заливах побережья.

В свою очередь бореальные *M. helicina*, *M. groenlandica groenlandica*, *M. striata cinerea*, *Solariella obscura* *var. bella* проникают далеко на север. При этом они придерживаются наиболее прогреваемых прибрежных мелководий (что в первую очередь относится к *M. helicina* и *M. groenlandica groenlandica*) или ветвей Нордкапского течения. С водами Нордкапского течения все эти виды, а также арктическо-бореальные *Ganesa basistriata* и *G. laevigata* проникают к северу от Шпицбергена и достигают даже Земли Франца-Иосифа. Но *Margarites groenlandica groenlandica* и *M. striata cinerea*, как более мелководные, не проходят далее о. Белый. Вместе с тем *Solariella obscura* *var. bella* и обе *Ganesa*, обитающие на больших глубинах, встречаются на 150—300 м как у Земли Франца-Иосифа, так и в северной части Баренцова моря (куда заходит теплое глубинное течение Нансена).

Таким образом, распределение отдельных видов *Trochidae* подтверждает мнение Дерюгина (1924) и Гурьяновой (1939, 1951) о том, что линия, разделяющая в Баренцовом море Арктическую и Северо-атлантическую бореальную области, проходит по средней границе пловучих льдов.¹ Как в качественном, так и в количественном отношении основу фауны юго-

¹ Следует подчеркнуть, что *Trochidae* — в основном обитатели шельфа, поэтому зоогеографическое районирование, основывающееся на их распространении, касается прежде всего глубин 0—150 м.

западного района моря составляют бореальные *Margarites helicina*, *M. groenlandica groenlandica*, *M. striata cinerea* и в меньшей степени *Solariella obscura* var. *bella*, *Calliostoma occidentale*, *Gibbula tumida*. Шорыгин (1928), а впоследствии Филатова (1938) и Броцкая и Зенкевич (1939) проводят границу между Арктической и Бореальной областями гораздо дальше к западу. Среди бореальных трохид Баренцова моря таким пределом расселения обладают лишь *C. occidentale* и *G. tumida*. Следовательно, если согласиться с мнением Шорыгина, то остальные 4 вида следует отнести к арктическо-бореальным. Однако по характеру распространения в северной части Тихого океана *Margarites helicina*, *M. striata cinerea* и *Solariella obscura* var. *bella*, без сомнения, бореальные формы. Таким образом, чтобы согласовать зоогеографическое деление Тихого океана со схемой Шорыгина, следует провести границу Арктической области не по южной части Анадырского залива (и тем более не по Берингову проливу), а гораздо южнее. Но такое районирование в корне противоречит взглядам современных зоогеографов.

Что же касается до *Calliostoma occidentale* и *Gibbula tumida*, то последняя явно относится к теплолюбивым бореальным формам; на юг она доходит до Гибралтара, опускаясь при этом на большие глубины, но даже в южной части Бискайского залива обитает на 35—40 м (Odhner, 1912), т. е. на тех же глубинах, что и в Баренцовом море.

Потепление Арктики, начавшееся в 20-х годах нашего столетия, отразилось и на фауне трохид Баренцова моря. В 1909 г. *G. tumida* не встречалась на восток далее Варде, в 1921 г. она была отмечена уже в Кольском заливе (Дерюгин, 1915, 1925), а в дальнейшем стала обычной и на Восточном Мурмане (Шаронов, 1948). Вряд ли можно предположить, что с 1909 по 1921 г. *G. tumida*, не имеющая планктонной личинки, прошла расстояние от Варде до Кольского залива, равное 120 км. Пожалуй, лучше присоединить ее к тем малоподвижным бентоническим видам, которые, как считает Танасийчук (1929), и ранее обитали в Кольском заливе, но в виде единичных угнетенных индивидов. С наступлением же благоприятных условий все виды такого типа начали очень быстро размножаться и появились в большом числе особей.

Белое море. По своему гидрологическому режиму Белое море довольно сильно отличается от остальных арктических морей (главным образом пониженной соленостью). И если в последних опреснение захватывает лишь отдельные участки, то здесь оно характерно для всего моря.

Трохиды — типично морские животные. Поэтому естественно, что в Белом море их обитает гораздо меньше, чем в Карском и Баренцовом морях, — всего 11 видов и разновидностей: *Margarites helicina*, *M. groenlandica groenlandica*, *M. groenlandica umbilicalis*, *M. olivacea olivacea*, *M. olivacea marginata*, *M. striata cinerea*, *M. vahlii*, *Solariella obscura* typ., *S. obscura* var. *intermedia*, *S. varicosa*, *Ganesa laevigata*. Большинство форм представлено весьма небольшим числом особей, и только 4 вида, составляющих основу фауны, многочисленны в Белом море. К ним относятся бореальные *Margarites helicina*, *M. groenlandica groenlandica*, *M. striata cinerea* и арктическая *M. olivacea olivacea*. Следовательно, фауна трохид в Белом море примерно на $\frac{3}{4}$ состоит из бореальных форм. Если принять во внимание и остальные виды *Trochidae*, то зоогеографический анализ фауны покажет следующее (табл. 10).

Таким образом, по своему зоогеографическому составу *Trochidae* Белого моря резко отличаются от других групп морских животных,

Таблица 10

Зоогеографический состав фауны *Trochidae*
Белого моря (в %)о

Зоогеографическая принадлежность видов	По числу видов	По частоте встречаемости
I. Арктические	22.0	13
II. Арктическо-бореальные	44.5	15
III. Бореальные	33.5	72
Количество имевшихся проб, принятое за 100%	—	201

среди которых от 50 до 100% составляют арктические виды (Дерюгин, 1928; Гурьянова, 1948а).¹ Однако в этом нет ничего удивительного, ибо по вертикали Белое море делится как бы на два моря: верхнее (до 40—45 м) теплое, заселенное бореальной фауной, и нижнее, холодное, где обитают арктические формы (Гурьянова, 1948а). Между тем из 4 видов трохид, составляющих основу фауны, 3 вида являются бореальными и обитают преимущественно на глубине 0—50 м. Только арктическая *Margarites olivacea olivacea* приурочена к большим глубинам. Следует отметить, что в Белом море не обитают *M. gigantea*, *M. striata striata* и *Ganesa basistriata*, встречающиеся в соседних морях — так называемые «отрицательные черты в фауне Белого моря», отмеченные еще Дерюгиным (1928). Отсутствие двух первых видов объясняется, повидимому, в первую очередь историческими причинами. Что же касается до *Ganesa basistriata*, то для нее оказывается совершенно неподходящим режим не только Горла, но и самого бассейна Белого моря.

Явно неблагоприятным оказывается гидрологический (главным образом температурный и солевой) режим Белого моря и для ряда других трохид. Ввиду этого в нем весьма немногочисленны *Margarites groenlandica umbilicalis*, а также *M. olivacea marginata*, *Solariella obscura* var. *intermedia*, *S. varicosa* и единичны *Margarites vahlii* и *Ganesa laevigata*. Несколько более широко распространена здесь *S. obscura* typ.

Распределение отдельных видов внутри Белого моря хорошо согласуется со схемой фаунистического районирования моря, предложенной Гурьяновой (1948а). Воронка и Горло заселены сравнительно эврибионтными и теплолюбивыми *Margarites helicina*, *M. groenlandica groenlandica* и *M. striata cinerea*. В северной части Воронки очень широко распространены *Solariella obscura* и *S. varicosa*. Однако далее к югу они встречаются редко. Совершенно отсутствуют здесь арктические *Margarites groenlandica umbilicalis* и *M. olivacea olivacea*, что объясняется несомненно высокими летними температурами, препятствующими их размножению в этом районе.

Мелководья (до 40—45 м) западной половины моря и северной части Онежского залива также заселены в основном бореальными

¹ Оба этих автора приводили зоогеографический анализ фауны Белого моря по числу видов. Однако, как видно из данных табл. 10, если руководствоваться этим принципом, бореальные трохи составляют 33.5% против 22.0% арктических форм.

M. helicina, *M. groenlandica groenlandica* и *M. striata cinerea*. Оба последних вида иногда встречаются и на больших глубинах. В свою очередь в Кандалакшском заливе *M. groenlandica umbilicalis* и *M. olivacea olivacea* могут быть обнаружены и на мелководье. Это объясняется, повидимому, довольно сильным подсосом глубинных вод в эту часть моря. В Кандалакшском и Онежском заливах в основном на глубинах 20—40 м встречаются арктическо-бореальные *Solariella obscura* и *S. varicosa*, а на более мелководных и опресненных участках — и *S. obscura var. intermedia*, и *Margarites olivacea marginata*. Около Соловецких островов были обнаружены единичные особи *M. vahlii* и *Ganesa laevigata*, не отмеченные пока в других районах Белого моря.

В куттовую часть Онежского залива, где опреснение сказывается особенно сильно, трохида не заходит. Еще сильнее влияние речного стока в Двинском заливе, где *Trochidae* встречаются почти исключительно в приустьевой части залива. Здесь на глубинах более 45 м обитают *Margarites olivacea olivacea*, *M. striata cinerea* и *Solariella obscura*. Последний вид был отмечен Дерюгиным (1928) и к северу от Двинского залива.

С глубины 45 м и более Белое море заселено главным образом арктической *Margarites olivacea olivacea*. В Кандалакшском заливе (на каменистых грунтах) к ней присоединяется *M. groenlandica groenlandica*. Однако *Trochidae* не опускаются ниже 160—180 м, таким образом совершенно отсутствуя на глубинах, занятых группировкой *Portlandia arctica*+*Leda pernula*.

Зоогеографический анализ фауны *Trochidae* Арктической области (включая северную часть Берингова моря) приводит к следующим результатам (табл. 11).

Таблица 11

Зоогеографический состав фауны *Trochidae*
Арктической области (в %)

Зоогеографическая принадлежность видов	По числу видов	По частоте встречаемости
I. Арктические	18.0	37.0
II. Арктическо-бореальные	41.0	45.0
III. Бореальные	41.0	18.0
1. Амфибореальные	12.0	9.0
2. Северо-тихоокеанские	23.0	3.0
а. Гляциально-охотоморские	5.0	0.5
б. Умеренно-бореальные	18.0	2.5
3. Северо-атлантические	6.0	6.0
Количество имевшихся проб, принятое за 100%	—	1887

Из данных табл. 11 нетрудно заметить, что если руководствоваться только числом видов, то фауна трохид Арктической области получает несвойственный ей бореальный облик. Наоборот, расчет по частоте встречаемости дает цифры, более точно отражающие зоогеографический состав.

Основу фауны *Trochidae* Арктической области составляют арктическо-бореальные виды. За ними следуют арктические и, наконец, бореальные формы. Из последних наибольшая роль принадлежит амфибореальным и северо-атлантическим трохидам. Северо-тихоокеанские же формы составляют весьма незначительное число.

Распределение отдельных видов внутри морей Полярного бассейна зависит не только от температурного режима, но и от влияния материкового стока. Если в дальневосточных морях последний фактор большого значения не имеет, то в Карском море и особенно в море Лаптевых и Восточно-Сибирском он оказывается решающим. Под его влиянием трохиды или оттесняются в северные участки морей, или расселяются внутри моря определенным образом.

Сравнивая между собой фауны трохид Арктики и северной части Атлантического океана, легко заметить, что они мало между собой связаны. Некоторые виды, широко распространенные в морях Северного Ледовитого океана, — *Margarites gigantea*, *M. vahlii*, *Solariella obscura*, *S. varicosa*, — совсем или почти не встречаются за пределами Арктической области. Другие — *Margarites helicina*, *M. groenlandica*, *M. olivacea*, *M. striata* — не заходят далее Англии и мыса Код. В северной части Атлантического океана их замещают новые виды [*Solariella cincta* (Phil.), *S. infundibulum* (Watson)] или даже роды (*Calliostoma*, *Gibbula*, *Monodonta* и др.). Представители последних если и заходят в пределы арктических морей, то не встречаются далее юго-западной части Баренцова моря. И только *Ganesa basistriata* и *G. laevigata* широко распространены как в Северном Ледовитом океане, так и в Атлантическом.

Наоборот, арктическая и северо-тихоокеанская фауны *Trochidae* тесно связаны между собой. Для Арктики отмечено 17 видов и разновидностей трохид. Из них 15, относящиеся к родам *Margarites* и *Solariella*, в той или иной мере связаны с северо-тихоокеанскими формами. Так, *Margarites gigantea*, *M. olivacea marginata*, *M. vahlii*, *Solariella obscura* typ., *S. obscura* var. *intermedia*, *S. varicosa* широко распространены как в Арктике, так и в Тихом океане. *Margarites helicina*, *M. striata cinerea* и *Solariella obscura* var. *bella* являются амфибореальными. Ряд форм, обитающих в арктических морях, представлен в северной части Тихого океана близкими формами (табл. 12).

Таблица 12

Виды-близнецы, обитающие в Арктике
и северной части Тихого океана

Северный Ледовитый океан	Тихий океан
<i>Margarites groenlandica groenlandica</i> .	<i>Margarites pupilla</i> .
<i>M. groenlandica umbilicalis</i> .	<i>M. vorticifera</i> .
<i>M. olivacea olivacea</i> .	<i>M. gigantea</i> .
<i>M. striata striata</i> .	<i>M. rossica derjugini</i> .
	<i>M. ochotensis ochotensis</i> f. <i>kamchatica</i> .
<i>M. striata cinerea</i> .	<i>M. rossica rossica</i> .

Некоторые *Margarites* представлены в Арктике и Тихом океане двумя подвидами одних и тех же видов: *M. olivacea olivacea* и *M. olivacea mar-*

ginata, *M. striata striata* и *M. striata cinerea*. При этом у целого ряда форм связь между арктическими и тихоокеанскими трохидами осуществляется несколькими путями. Например, арктическая *M. striata striata* в северной части Охотского моря замещена гляциально-охотоморскими *M. rossica derjugini* и *M. ochotensis ochotensis* f. *kamchatica*. В бореальных же водах она переходит в свой теплолюбивый подвид *M. striata cinerea*. Последний является амфибореальным, а в Охотском море замещен *M. rossica rossica*.

В свою очередь некоторые эндемичные северо-тихоокеанские виды (*M. vorticifera*, *M. frigidata*) проникают в Чукотское море. И только арктическо-бореальные циркумполярные *Ganesa basistriata* и *G. laevigata* совершенно не заходят в Северо-тихоокеанскую бореальную область.

В северной части Тихого океана обитают и другие роды *Trochidae*. Однако если в Атлантическом океане представители родов, не встречающихся в Полярном бассейне, доходят до самых границ Арктической области, то здесь такие трохида проникают не далее Южного Сахалина и Алеутских островов. Зато представители *Margarites* и *Solariella* (как встречающиеся в Арктике, так и местные) широко распространены в Тихом океане, достигая Калифорнии и Цусимского пролива. Оба этих рода представлены в северной части Тихого океана и большим числом форм. Если в Арктике обитает 11 видов и разновидностей *Margarites* и 4 формы *Solariella*, то лишь в дальневосточных морях их число возрастает соответственно до 16 и 5. К этому надо еще прибавить *Margarites pupilla* и 2—3 вида *Solariella*, эндемичных для американского побережья. Следовательно, в северной части Тихого океана *Margarites* и *Solariella* представлены гораздо большим числом форм, чем в Арктике.

История фауны Trochidae. Трохида — одна из наиболее древних групп моллюсков, сохранившаяся до наших дней, причем большинство авторов (Циттель, 1934; Коробков, 1950, и др.) относят их возникновение к силуру. Как уже было указано выше, наибольшее богатство фауны *Trochidae* отмечено для Индо-востпацифики. Наиболее древние палеонтологические находки также относятся к тем родам (*Calliostoma*, *Monodonta*, *Trochus*), которые в настоящее время связаны с этой областью. Поэтому естественно предположить, что именно здесь и находится центр происхождения и развития *Trochidae*.

Дальнейшее распространение трохид за пределы Индо-востпацифики зависело от истории моря Тетис и привело к весьма широкому распространению многих родов. Однако бедность как палеонтологических, так и зоогеографических сведений позволяет судить об этом процессе лишь в самых общих чертах. Историю же фауны *Trochidae* морей Советского Союза с большей или меньшей долей вероятности можно попытаться воспроизвести только с плиоцена. При этом особенно важно выяснить характер эволюции и расселения родов *Margarites* и *Solariella*, наиболее широко представленных в наших морях.

В северной части Тихого океана отдельные виды *Margarites* известны из миоцена Калифорнии (Arnold, 1909) и из плиоцена Японии (Yokoyama, 1920, и др) и Калифорнии (Arnold, 1903). К сожалению, видовая принадлежность ископаемых *Margarites* и их родственные связи с ныне живущими формами разработаны далеко не достаточно. Поэтому почти все третичные находки определены как новые виды, и только для плиоцена Калифорнии отмечена *M. pupilla* (Arnold, 1903), обитающая там и в настоящее время.

Из плиоцена Нома известна *Solariella varicosa* (MacNeil, Mertie a. Pilsbry, 1943).

Ряд других видов этого рода отмечен в плиоцене Японии (Yokoyma, 1922) и Калифорнии (Arnold, 1903).

Большое число современных форм и палеонтологические данные позволяют считать, что происхождение рода *Margarites*, а также, очевидно, *Solariella obscura* и *S. varicosa* связано с северной частью Тихого океана. Оба последних вида почти не встречаются в северной части Атлантического океана, а *S. varicosa* весьма редка в высокоарктических районах Полярного бассейна, поэтому трудно предположить, чтобы она (а по сходству ареалов и *S. obscura*) произошла в Полярном бассейне.

Когда в плиоцене открылся Берингов пролив, ряд видов *Margarites* и *Solariella* проник в прибрежные воды Полярного бассейна, а затем и в северную часть Атлантического океана. Эта миграция подтверждается находками в крагах Англии и Исландии *Margarites helicina*, *M. groenlandica*, *M. striata cinerea*, *Solariella obscura* (Harmer, 1923; Schleich, 1924). При этом *M. groenlandica* и *S. obscura* отмечены в Англии для Icenian Crag, т. е. для верхнеплиоценовых отложений. Повидимому, и остальные виды также проникли в северную часть Атлантического океана только в самом конце третичного периода.¹ Что же касается других тихоокеанских выходцев, ископаемые остатки которых не известны, то о сроках их вселения в Арктику и Атлантический океан можно в какой-то мере судить по современным ареалам.

По характеру расселения *Trochidae* в Арктике и в прилежащих частях Тихого и Атлантического океанов можно выделить два типа ареалов, условно назвав их восточным и западным (рис. 15). Виды с ареалом восточного типа — *Margarites gigantea*, *M. striata* (с ssp. *cinerea*), *Solariella obscura*, *S. varicosa* — встречаются, как это видно по картам распространения, главным образом в северной части Тихого океана и восточном секторе Арктики. Проникая в моря западной части Полярного бассейна (Карское, Баренцово и др.), они прижимаются к побережью материка и по большей части или не заходят далее Мурмана и Лабрадора (*Margarites gigantea*, *Solariella varicosa*), или же представлены там гораздо меньшим числом особей (*S. obscura* у берегов Гренландии).

Виды, имеющие ареал западного типа, — *Margarites groenlandica* (с ssp. *umbilicalis*), *M. olivacea olivacea*, *M. vahlii*, — заселяют западный сектор Арктики и северную часть Атлантического океана. Если они и заходят в восточный сектор Арктики и даже в северную часть Тихого океана, то представлены там другими подвидами (*M. olivacea*) или немногочисленны (*M. vahlii*).

Хорошим критерием при различении видов с восточным и западным ареалом служит характер их расселения в Карском море, где восточные виды обитают преимущественно в южном фаунистическом районе моря, тогда как западные приурочены к северному. В особенности это правило относится к *M. striata*, которая широко распространена как в Арктике,

¹ Дэвис (Davies, 1934) отмечает *Margarites* из нижнетретичных отложений Франции и Англии, а Циттель (1934) — из олигоцена Германии. Повидимому, в этих случаях к *Margarites* были отнесены представители других родов. Можно также предположить, что проникновение рода *Margarites* в северную часть Атлантического океана относится к более ранним геологическим эпохам, чем плиоцен. Однако последнее может быть с достоверностью установлено только после тщательной проверки всех доплиоценовых форм, относимых к *Margarites*.

так и в Тихом и Атлантическом океанах. Однако в Карском море она явно приурочена к южной части моря.

Анализ типов распространения морских животных в связи с историей их происхождения производился целым рядом зоогеографов (Андрияшев, 1939, 1944; Берг, 1918, 1934; Гурьянова, 1939, 1951; Дьяконов, 1945; Soot-Ryen, 1932, и др.). При этом некоторые из указанных авторов (в частности Андрияшев) считают, что тихоокеанские вселенцы, обитающие в восточном секторе Арктики, проникли туда в послеледниковый период. Однако среди трохид некоторые виды, имеющие ареал восточного типа, — *M. striata cinerea*, *Solariella obscura*, — отмечены уже для

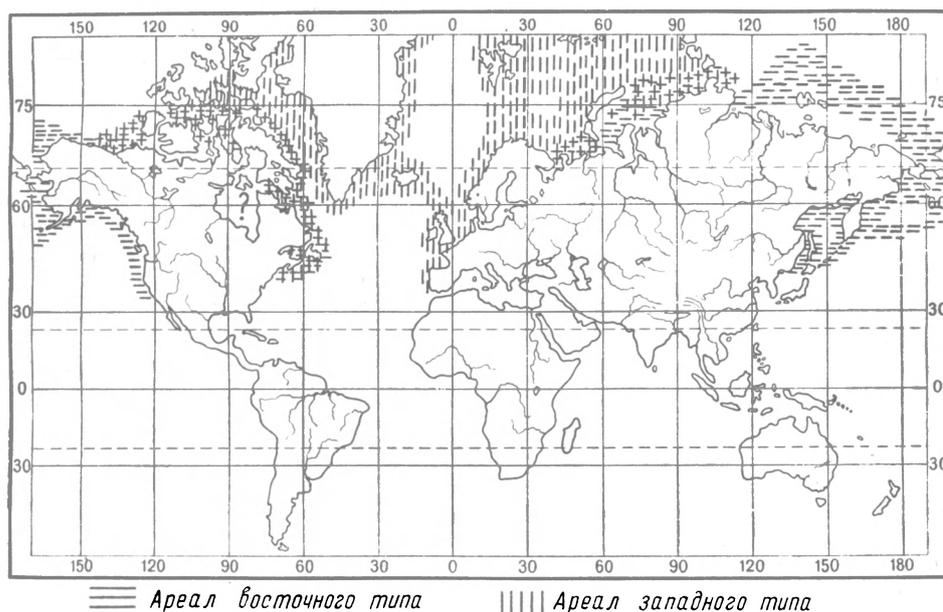


Рис. 15. Восточный и западный типы ареалов *Trochidae*.

плиоцена Англии и Исландии. Следовательно, миграция этих видов из Тихого океана происходила не в послеледниковую, а в плиоценовую эпоху вместе с предками тех форм, которые в настоящее время обитают в западном секторе Арктики.

Нельзя также согласиться и с мнением большинства исследователей, что плиоценовые миграции совершались главным образом на восток от Берингова пролива, вокруг побережья Канады. При этом все сторонники восточного пути ссылаются на сильное опреснение прибрежных вод Сибири, по их мнению, препятствовавшее проникновению тихоокеанских выходцев на запад от Берингова пролива.

Такое предположение основано прежде всего на слабой изученности как фауны, так и гидрологического режима северной части сибирского шельфа. Однако теперь, после работ «Садко» (1937—1938 гг.), установлено, что самая северная часть сибирского шельфа не испытывает на себе влияния материкового стока (Горбунов, 1946).

Из трохид в северной части Новосибирского мелководья обитают такие стеногалинные солелюбивые виды, как *Ganesa basistriata* и *G. lae-*

vigata. Поэтому вполне естественно предположить, что и в плиоцене здесь могла обитать и распространяться типично морская фауна. Это тем более вероятно, что плиоценовые миграции происходили в период трансгрессии, когда соленые тихоокеанские и атлантические воды поступали в Полярный бассейн в гораздо большем количестве, чем в настоящее время. Следовательно, можно предположить, что выходцы из Тихого океана направлялись как на восток, так и на запад.

Таким образом, можно признать, что все *Trochidae*, связанные по своему происхождению с северной частью Тихого океана и в настоящее время широко распространенные в Арктике и Атлантическом океане, проникли в эти области в плиоцене. Миграция же их шла вдоль берегов Америки и Азии.

Естественно, что расселение в Полярном бассейне различных видов и приспособление их к новым условиям обитания проходили неодинаково и вели к образованию новых форм. В настоящее время, разумеется, невозможно учесть все те (подчас мало заметные) физические и биологические факторы, которые определяли тогда видообразование у *Trochidae*. Но одним из них была несомненно соленость.

Сравнивая экологические характеристики отдельных видов, можно установить характер воздействия солености. Северо-тихоокеанские эндемики (*Margarites vorticifera*, *M. rossica*, *M. ochotensis*, *M. frigida*), не спускающиеся за пределы континентального плато, обитают при соленостях, несколько ниже океанических. Поэтому средние оптимальные солености для них равны 33—33.5‰.¹ Те же цифры можно привести и для амфибореальных (*M. striata cinerea*) и арктическо-бореальных (*M. gigantea*, *Solariella obscura*, *S. varicosa*) форм, причем их тихоокеанские и арктические популяции в этом отношении мало отличаются.

Напротив, западно-арктические виды (*Margarites groenlandica umbilicalis*, *M. olivacea olivacea*, *M. vahlii*), в своем распространении в какой-то мере придерживающиеся атлантических вод, обитают при более высоких средних оптимальных соленостях, равных 34—34.5‰. Отсюда можно заключить, что проникновение указанных выше видов в западный сектор Арктики и превращение их в новые виды шло отчасти и по пути приспособления к небольшому повышению солености.

Немаловажное значение принадлежало, очевидно, и переменам в характере пищи. *M. olivacea olivacea*, являющаяся видом-близнецом арктическо-бореальной тихоокеанской *M. gigantea*, произошла, по видимому, от какого-то общего с ней предка. Однако радулы, а следовательно, и характер пищи у этих двух видов различны.

Во время регрессии, наступившей на рубеже третичного и четвертичного периодов, Берингов пролив закрылся. Ареалы видов, обитавших в Тихом океане и Арктике, оказались разорванными надвое.

Четвертичная история фауны *Trochidae* тесно связана с ледниковым периодом, во время которого происходило сильное охлаждение Полярного бассейна и опреснение его прибрежных вод. Большинство авторов (Гурьянова, 1939, 1951; Дьяконов, 1945; Шмидт, 1950, и др.), сравнивая число

¹ Нельзя сказать, что трохида, обитающие в северной части Тихого океана, избирают несколько опресненные районы. Напротив, как указывается в работах Леонова (1935, 1948), Ратманова (1937), Ушакова (1934, 1940), для глубин 0—200 м в Беринговом, Охотском морях, а также в северо-западной части Японского моря характерны именно средние солености — 33—33.5‰. Поэтому трохида приспособлены именно к ним, причем вполне вероятно, что и в третичном периоде северо-тихоокеанские виды обитали при тех же солевых условиях.

видов, обитающих в настоящее время в северной части Тихого океана и Арктике, говорят о видовой бедности фауны последней, что они объясняют вымиранием тихоокеанских вселенцев в ледниковую эпоху.

Но, анализируя фауну *Trochidae*, к такому выводу придти нельзя. Без сомнения, какое-то число видов, обитавших прежде в Арктике (так же как и в северной части Тихого океана), в течение четвертичного периода вымерло. Однако почти все ныне существующие формы или обитают в обоих бассейнах, или представлены там видами-близнецами. Лишь *Margarites frigida* встречается только в Тихом океане и не имеет в Арктике близко родственных форм. А *M. vahlii*, наоборот, хотя и заходит в дальневосточные моря, но представлена там весьма малым числом особей. На этом основании, а также по характеру расселения в Полярном бассейне ее можно считать формой западного сектора Арктики, впоследствии проникшей в Тихий океан.

Повидимому, для *Trochidae* можно принять, что большинство видов, проникших в плиоцене в Северный Ледовитый океан, там же и перенесло ледниковый период. Об этом свидетельствуют как арктическо-бореальные ареалы ряда современных трохид и наличие видов-близнецов, так и находки в отложениях межледниковой бореальной трансгрессии на южном побережье Карского моря *Margarites groenlandica*, *M. striata* и *Solariella varicosa*. Характерно, что оба последних вида имеют восточный тип ареала и не могли отступать в ледниковые периоды на юг, как это можно предположить в отношении видов западного сектора Арктики.

Правда, Сакс (1945) и Лаврова (1946) указывают, что в межледниковые периоды Берингов пролив мог открываться, и в этом случае тихоокеанская фауна несомненно вновь начинала поступать в Полярный бассейн, чем казалось бы и можно объяснить вышеуказанные находки *Margarites striata* и *Solariella varicosa*. Однако такое предположение ведет к признанию множественности миграции и вымирания соответствующих видов в Полярном бассейне. И если согласиться с мнением ряда авторов (Марков, 1952; Сакс, 1952) о троекратности оледенения Арктики, то приходится говорить о том, что тихоокеанские вселенцы три раза вымирали в Северном Ледовитом океане, что представляется мало вероятным.

Предположение о вымирании не оправдывается и экологическими данными. Разумеется, раннечетвертичные трохида были более теплолюбивыми формами, чем многие современные виды. Об этом свидетельствует природа всего семейства *Trochidae*, которое, расселяясь от экватора к полюсам, постепенно приспособлялось к более низким температурам. В ледниковый же период многие плиоценовые вселенцы приспособились в Полярном бассейне и к отрицательным температурам. Даже во время наибольшего охлаждения температура морской воды в Арктике не могла падать ниже -2° . А современные не только арктические, но и арктическо-бореальные формы трохид отмечены при температуре до $-1,9^{\circ}$. Исключение составляет лишь *Solariella varicosa*, которая явно избегает высокоарктических районов Полярного бассейна. Поэтому можно предположить, что в периоды оледенений она существовала в Арктике лишь в виде немногочисленных угнетенных особей.

Не оправдывается вымирание и предположением о сильном опреснении морей Северного Ледовитого океана. Вряд ли можно согласиться с тем, что в четвертичный период Полярный бассейн на длительные промежутки времени отделялся или почти отделялся от Мирового океана и опреснялся (Зенкевич, 1933, 1947) или что регрессия на границе

третичного и четвертичного периодов превратила его в ряд озеровидных впадин (Панов, 1946; Прения: 105). Повидимому, разделение Атлантического и Северного Ледовитого океанов, имевшее место в начале четвертичного периода, существовало геологически не долго и не привело к сильному опреснению морей Арктики. В ледниковый же период, как указывает ряд авторов (Сакс, 1945; Горбунов, 1946), происходило непрерывное поступление в Полярный бассейн атлантических вод. Кроме того, как это отмечено Горбуновым (1941), опреснение захватывает лишь самый верхний слой воды. Влияние же материкового стока, сказывающееся на бентоническом населении зачастую на весьма далеком расстоянии от берега, объясняется не изменением солености, а осаждением на дно минеральных и других частиц, выносимых в море реками. Во время таяния ледников преобладало именно опреснение, а не вынос твердых частиц, ибо в целом ряде случаев ледники спускались прямо в море.

Опреснение могло проявиться с большой силой лишь при совпадении периодов таяния льдов с регрессией моря и осушением значительной части континентального плато. Сакс (1945, 1952) указывает, что в четвертичный период это явление могло иметь место. Однако и в этом случае ряд видов *Trochidae* мог укрыться на материковом склоне или приспособиться к обитанию в водах со значительно пониженной соленостью, как это видно на примере трохид, обитающих в Белом море.¹

Зато для фауны литорали и верхней сублиторали опреснение (соединенное с похолоданием) действительно привело к вымиранию большинства видов в пределах Арктики.

Из трохид к ним можно отнести *Margarites helicina* и *M. groenlandica*. Несомненно, что в ледниковый период эти виды отсутствовали в Полярном бассейне и обитали только в северных частях Атлантического и Тихого океанов. Сходство между тихоокеанской *M. pupilla* и *M. groenlandica* заставляет предположить, что последняя произошла от *M. pupilla* (или от какого-то общего предка), проникшей в Арктику в плиоцене. Разрыв ареала привел к выделению *M. groenlandica*, обитающей в настоящее время в западной Арктике и северной части Атлантического океана.

Однако на большинство видов этот фактор почти не оказал влияния. Тихоокеанские, с одной стороны, с другой — и арктические, и североатлантические популяции таких видов, как *M. helicina*, *M. gigantea*, *M. striata cinerea*, *Solariella obscura*, *S. varicosa*, будучи разорванными в течение весьма продолжительного времени, почти не отличаются друг от друга. Возможно, что за счет изоляции объясняется то, что раковины тихоокеанских особей относительно ниже, чем раковины особей арктических и североатлантических. Этим же, может быть, вызваны некоторые особенности в форме и скульптуре раковины у *Margarites striata striata* и *Solariella varicosa*, обитающих в районе Берингова пролива. Но все эти явления могут зависеть и от современных экологических условий. Кроме того, если в межледниковые эпохи устанавливалась связь между Тихим и Северным Ледовитым океанами, то это вело к смешению соответствующих популяций у видов с арктическо-бореальным ареалом.

Частичное опреснение также, разумеется, играло какую-то роль в процессе формообразования. Так, можно предположить, что именно

¹ Так, *Margarites olivacea olivacea* встречается в морях западного сектора Арктики при средней оптимальной солености 34.2‰, а в Белом море при 28‰, — понижение более чем на 6‰ (!), причем наименьшая соленость, при которой она была там отмечена, равнялась 25.62‰.

в плейстоцене, во время чередования ледниковых и межледниковых эпох, от *S. obscura typ.* отщепилась *S. obscura var. intermedia*, более эврибионтная и эвригалинная, нежели типичная форма.

Необходимо подчеркнуть, что наиболее важным фактором, от которого зависел процесс четвертичного формообразования у *Trochidae*, явилась температура. Именно под влиянием понижения температуры в течение ледникового периода выработались современные западно-арктические *Margarites olivacea olivacea* и *M. vahlii*, а теплолюбивые *M. groenlandica groenlandica* и *M. striata cinerea* отошли далеко в Атлантический океан, выделив свои арктические подвиды *M. groenlandica umbilicalis* и *M. striata striata*.¹ Понижение температуры наложило свой отпечаток и на арктические популяции арктическо-бореальных видов. Этим объясняется то, что *M. gigantea* и *Solariella obscura* в Полярном бассейне обычны и в высокоарктических районах, тогда как на Дальнем Востоке (как уже было упомянуто ранее, стр. 34) избегают заходить в северную часть Охотского моря. Очевидно, арктические популяции этих видов более приспособлены к отрицательным температурам, чем их тихоокеанские родичи.

В период оледенений холодноводная фауна спускалась в северной части Атлантического океана гораздо южнее, чем в наше время. Например, *S. varicosa* известна из плейстоценовых отложений Англии (Harmer, 1923), хотя теперь она не заходит далее Баренцова моря.

Не менее важную роль играл температурный фактор и в четвертичной истории фауны *Trochidae* в северной части Тихого океана. Путем сравнения раковин и радул нетрудно установить, что *Margarites rossica rossica* весьма похожа на *M. striata cinerea*, а *M. rossica derjugini* и *M. ochotensis ochotensis f. kamchatica* — на *M. striata striata*. Весьма широкое современное распространение и находки плиоценовых *M. striata cinerea* позволяют заключить, что именно эта форма была предком *M. rossica rossica*. С другой стороны, сходство между *M. striata striata*, *M. rossica derjugini* и *M. ochotensis ochotensis f. kamchatica* позволяет утверждать, что формирование двух последних форм также происходило в условиях весьма низких температур, т. е. во время оледенения. Однако их предком не могла быть *M. striata striata*, так как она в ледниковый период обитала в Арктике и вряд ли заходила в северную часть Тихого океана. Следовательно, оба этих вида произошли от *M. rossica rossica*, и всю историю вышеназванных форм можно изложить следующим образом. В начале ледниковой эпохи где-то в районе северной Японии от *M. striata cinerea* отделилась более холодноводная *M. rossica rossica*. В период наибольшего оледенения она дала еще более холодолюбивую *M. rossica derjugini*. От последней отщепилась *M. ochotensis ochotensis f. kamchatica*, способная обитать в наиболее суровых условиях.

Вряд ли можно предполагать, что все эти превращения происходили только в районе, указанном для *M. rossica rossica*. Поскольку *M. rossica derjugini* и *M. ochotensis ochotensis f. kamchatica* являются еще более холодолюбивыми формами, естественно ожидать, что их образование происходило где-то севернее. Шмидт (1950) считает, что такие виды формировались в северной части Охотского моря. Но его мнение не совпадает со взглядами ряда исследователей (Криштофович, 1932; Линдберг, 1946, 1947, 1952),

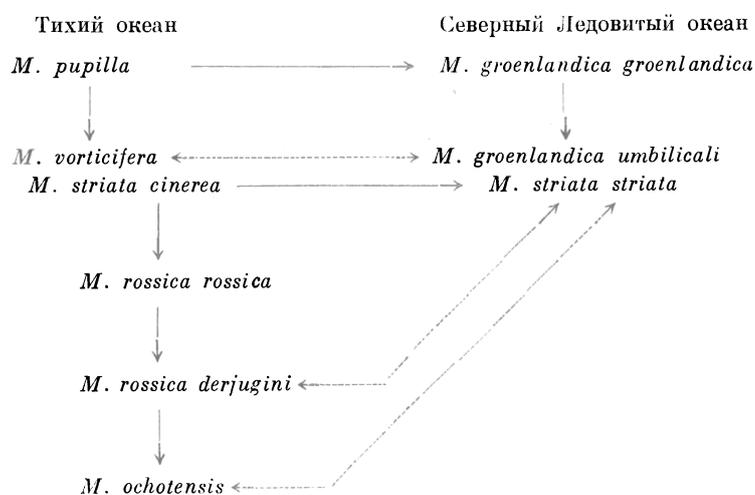
¹ Формирование западно-арктических видов происходило, очевидно, в пределах всего западного сектора Полярного бассейна, а не только в северных частях Карского моря и моря Лаптевых, как это предполагает Гурьянова (1939, 1951). Образование же *M. striata striata* связано со всем Северным Ледовитым океаном.

которые указывают, что в ледниковые эпохи на месте Охотского моря была суша. В известной мере ответ на вопрос о месте происхождения *Trochidae* может дать современное распространение *Margarites rossica rossica* и *M. rossica derjugini*. Характерно, что типичные формы этих подвидов обитают: первая — в заливах Анива и Терпения, вторая — в северо-западной части Охотского моря. В Татарском же проливе и в заливе Петра Великого встречаются переходные особи. Отсюда можно заключить, что формирование *M. rossica derjugini* происходило в районе современного Татарского пролива. Это предположение совпадает с указаниями Таранца (1936) и Линдберга (1946, 1947), что во время второго оледенения Японское море представляло собой замкнутый, но морской водоем, где происходил весьма сильный процесс видообразования. С наступлением же трансгрессии и отделением Сахалина от материка *M. rossica derjugini* (а очевидно и *M. ochotensis ochotensis* f. *kamchatica*) проникла в северную часть Охотского моря, где нашла для себя вполне подходящие температурные условия. Во время ледникового периода от *M. pupilla* отщепилась более холодноводная *M. vorticifera*. Она широко распространена в настоящее время в дальневосточных морях и гораздо более теплолюбива, чем *M. rossica* и *M. ochotensis*. Поэтому можно предположить, что ее формирование происходило где-то у побережья плейстоценовой суши, омываемой непосредственно океаническими водами.

В ледниковый же период произошло, вероятно, и проникновение рода *Margarites* из северной части Тихого океана в южное полушарие, где он представлен в настоящее время рядом видов.

Сравнивая процессы четвертичного видообразования в Тихом океане и Полярном бассейне, следует отметить, что в последнем они протекали гораздо слабее, поэтому в Арктике образовалось меньшее число видов. Например, от *M. striata cinerea* в Тихом океане отщепились 3 формы, а в Полярном бассейне — всего одна. Это явление, объясняющее отчасти современную видовую бедность Полярного бассейна, зависит от суровости и однообразия условий среды в Арктике.

Однако между процессами эволюции в двух этих бассейнах есть и большое сходство. Оно выражено образованием рядов параллельных форм, что показано на приводимой ниже схеме, поясняющей процесс видообразования у *M. pupilla* и *M. striata cinerea*:



Сплошными стрелками отмечен процесс непосредственного перехода одной формы в другую, а пунктирными — сходство между разновидностями, близко родственными, но не произошедшими одна от другой. Так, у *M. vorticifera* и *M. groenlandica umbilicalis* сходство выражено в низкоконической форме раковины, обладающей широким пупком. Обе эти формы произошли от разных, хотя и близко родственных, предков и развивались в различных бассейнах. Но их эволюция, зависевшая главным образом от приспособления к понижению температуры, привела к выработке сходных форм. То же можно сказать и о группе *M. striata*—*M. rossica*—*M. ochotensis*. Таким образом, у некоторых видов эволюция протекала параллельно — в Арктике и в Тихом океане.

В северной части Тихого океана, как это отмечает Гурьянова (1951), встречается также и букетный тип формообразования, когда из одной исходной формы развивается целый ряд видов. Они занимают различные экологические ниши и поэтому не образуют цепочек форм. Среди трохид сюда можно причислить *M. ochotensis*, имеющую 5—6 разновидностей, которые обитают в разных частях Охотского и соседних морей. Характерно, что *M. ochotensis* является молодым видом, тогда как более старые трохида имеют в настоящее время всего 2—3 устойчивых формы.

Окончание ледникового периода, связанное с трансгрессией и открытием Берингова пролива, позволило некоторым северо-тихоокеанским видам (*M. vorticifera*, *M. rigida*) проникнуть в Полярный бассейн. В свою очередь арктическая *M. striata striata* мигрировала тогда в северную часть Тихого океана. Очевидно, имевшиеся в это время условия позволяли некоторый обмен видами между северными частями Охотского и Берингова морей. Это явление для рыб отмечено Андрияшевым (1939), а у трохида о нем свидетельствуют находки единичных особей *M. ochotensis ochotensis* f. *kamchatica* в районе о. Лаврентия (тогда как основной ее ареал — северная часть Охотского моря). И наоборот, у Шантарских островов обнаружена *M. striata striata*, которая в Беринговом море почти не выходит южнее Анадырского холодного пятна. Обмен холодолюбивыми формами между обоими морями происходил, очевидно, или через какой-то пролив, существовавший в районе Северной Камчатки, или вокруг всего Камчатского полуострова, как это предполагает Шмидт (1950).

В Полярном бассейне в послеледниковый период от западно-арктической *M. olivacea olivacea* отделилась более эврибионтная *M. olivacea marginata* (см. раздел «Экология»), заселившая восточный сектор Арктики и проникшая затем в Тихий океан. К этому же времени относится, повидимому, вселение в дальневосточные моря *M. vahlii*, которая до этого была циркумполярным арктическим видом.

Потепление, наступившее в литориновое время, позволило бореальным видам проникнуть далеко к северу. В частности, *M. helicina* в этот период, видимо, обитала и в сибирских морях. Когда литориновое время сменилось более холодной современной эпохой, теплолюбивые виды вновь отступили на юг, а распространение *M. helicina* опять стало амфибореальным.

С послеледниковым периодом, а в особенности с литориновым временем связано, очевидно, и заселение трохидами Белого моря. Весьма характерно, что в нем обитают западно-арктические *M. groenlandica umbilicalis* и *M. olivacea olivacea*, тогда как восточно-арктическая *M. striata striata* отсутствует. Нет там и арктическо-бореальной восточной *M. gigantea*. Повидимому, после оледенения, когда морская фауна получила

возможность проникнуть в Белое море, в прилежащем районе Баренцова моря создались такие условия, что он был полностью занят высоко-солёными атлантическими водами. Они оттеснили виды восточного происхождения далеко в Карское море. В это время в Белое море поступали только бореальные виды, а также (по глубинам) арктическо-бореальные и арктические формы западного происхождения. По окончании литоринового времени, когда напор атлантических вод ослаб, более эврибионтные *Solariella obscura* и *S. varicosa*, которые смогли перенести высокий летний термический режим Горла, заняли его и прошли в Белое море. Но холодолюбивые восточные *Margarites striata striata* и *M. gigantea* не смогли продвинуться далее юго-восточной части Баренцова моря.

История расселения остальных видов *Trochidae*, обитающих в настоящее время в морях Советского Союза, гораздо менее сложна. Из третичных отложений северной части Тихого океана известен ряд видов родов *Tegula*, *Isanda* и *Umbonium* (Wenz, 1938), а из верхнего плиоцена Японии — даже современная *U. suturale* (Makiyama, 1925). Все эти роды являются по происхождению тропическими. Отдельные их представители вместе с южно-бореальными *Margarites koreanica* и *Solariella delicata* то заходили в наши моря в периоды потепления,¹ то — во время оледенений — отступали на юг. Одновременно происходила выработка видов, обитающих теперь в наших дальневосточных морях.

В северной части Атлантического океана в течение третичного и четвертичного периодов происходило формирование современных *Calliostoma occidentale*, *Gibbula tumida*, *Ganesa basistriata*, *G. laevigata*. За исключением последней все эти виды известны из крагов Англии или Исландии (Harmer, 1923; Schleisch, 1924). *Calliostoma occidentale* и *Gibbula tumida* в периоды сильных потеплений заходили в пределы Полярного бассейна, а в ледниковую эпоху отступали далеко на юг. Оба вида *Ganesa* обитали как в Атлантическом, так и в Северном Ледовитом океанах, повидимому, уже в третичном периоде. Их современное распространение в Арктике неразрывно связано с присутствием атлантических вод. Поэтому вполне можно считать, что они произошли в Атлантическом океане, а затем проникли с его водами в Полярный бассейн. Гурьянова (1934 и другие работы) придерживается подобного же взгляда на происхождение ряда видов Amphipoda и Isopoda, имеющих ареалы как у *Ganesa*.

Предложенная выше схема истории происхождения фауны *Trochidae* наших морей, конечно, не претендует на полноту, в значительной мере гипотетична и касается прежде всего этой группы. Несомненно, однако, что ее можно пытаться применить и для других морских животных, обладающих сходной с трохидами экологией и географическим распространением.

Используя историю происхождения различных видов, а также их современные ареалы, можно следующим образом классифицировать фауну *Trochidae* наших морей (табл. 13).

Как видно из данных табл. 13, в фауне трохид морей Советского Союза преобладают бореальные формы (53.6%). При этом третья часть их представлена в настоящее время видами, в той или иной степени эндемичными для дальневосточных морей (35.7%). По происхождению же

¹ Ильина (1939) отмечает *Umbonium* для третичных отложений Камчатки.

Состав фауны *Trochidae* дальневосточных и северных морей Советского Союза

По характеру ареала	По происхождению				Всего (в %)
	тропические	северо-тихоокеанские	северо-атлантические	вторично-арктические	
I. Арктические.				<i>M. groenlandica umbilicalis</i> , <i>M. olivacea olivacea</i> , <i>M. striata striata</i> .	10.7
II. Арктическо-бореальные.		<i>M. gigantea</i> , <i>S. obscura</i> , <i>S. varicosa</i> .	<i>G. basistriata</i> , <i>G. laevigata</i> .	<i>M. olivacea marginata</i> , <i>M. vahlII</i> .	25.0
III. Бореальные.					53.6
1. Амфибореальные.		<i>M. helicina</i> , <i>M. striata cinerea</i> .			7.2
2. Северо-тихоокеанские.					35.7
а. Гляциально-охотоморские.		<i>M. rossica derjugini</i> .			3.6
б. Умеренно-бореальные.		<i>M. helicina tenuistriata</i> , <i>M. vorticifera</i> , <i>M. rossica rossica</i> , <i>M. ochotensis ochotensis</i> , <i>M. ochotensis avachensis</i> , <i>M. frigida</i> .			21.4
в. Южно-бореальные.		<i>M. koreanica</i> , <i>S. delicata</i> , <i>I. iridescens</i> .			10.7
3. Северо-атлантические.			<i>M. groenlandica groenlandica</i> , <i>C. occidentale</i> , <i>G. tumida</i> .		10.7
IV. Субтропическо-бореальные.	<i>T. rustica</i> , <i>U. suturale</i> , <i>U. thomasi</i> .				10.7
Всего (в %)	10.7	53.5	17.9	17.9	100

подавляющее большинство трохид (74.4%, если включить сюда вторично-арктические виды и *Margarites groenlandica groenlandica*) связано с северной частью Тихого океана.

Характерно также, что между *Trochidae* нет ни одного вида, являющегося по своей истории чисто арктическим, т. е. сформировавшегося в Полярном бассейне независимо от тихоокеанских или атлантических форм еще в дочетвертичный период.

Однако расчет по частоте встречаемости дает несколько иные цифры. Оказывается, что среди *Trochidae* морей СССР арктические формы составляют 20%, арктическо-бореальные — 40%, бореальные — 38%, и субтропическо-бореальные — 2%. Таким образом, главное значение в фауне играют арктическо-бореальные виды. Характерно также, что резко возрастает процент арктических форм, тогда как количество теплолюбивых бореальных и субтропическо-бореальных трохид сильно уменьшается. Пожалуй, эти соотношения более близки к истине, чем те, которые можно получить на основе простого расчета по числу видов. Бореальные трохи обитают в наших водах только в дальневосточных и отчасти в Баренцовом и Белом морях, тогда как обширные акватории Полярного бассейна заняты арктическими и арктическо-бореальными формами. Последние, кроме того, широко представлены и в северной части Тихого океана. Поэтому вполне возможно, что именно арктическо-бореальные виды наиболее многочисленны и составляют основу фауны *Trochidae* морей Советского Союза.

ТЕХНИКА ОБРАБОТКИ МАТЕРИАЛА

Обработка производится следующим образом. Предварительно весь материал разбивается, по мере возможности, на роды и виды, которые и просматриваются в порядке системы.

Определение ведется преимущественно по раковине, но контролируется по препаратам радулы.¹ В ряде случаев приходится также обращаться к условиям обитания моллюска и положению места сборов. Изготовление препаратов радул *Trochidae* имеет некоторые особенности, заключающиеся в том, что радулу приходится окрашивать. В противном случае под микроскопом трудно, а иногда и вовсе невозможно рассмотреть не только детали, но и форму и число зубов. Окраска производится по методу Меусе (Meuse, 1950), несколько видоизмененному в соответствии с материалом.

Как и обычно радула вываривается в едкой щелочи (5—10%-й) и отмывается в чашечке с чистой водой, которую следует нагреть до кипения. Затем радулу переносят на предметное стекло и, оттянув воду при помощи фильтровальной бумаги, помещают на 1—2 минуты в каплю ледяной уксусной кислоты. Если между зубами заметны частички пищи или ила, то они предварительно удаляются кисточкой. Уксусную кислоту смывают водой, после чего, оставив радулу в весьма небольшом количестве воды, расправляют при помощи препаровальных игл, сделанных из тонких энтомологических булавок, остро отточенных деревянных палочек или из иголок кактуса. При этом нужно следить, чтобы радула легла лезвиями зубов кверху. Если же случится обратное (что часто бывает

¹ В систематике *Trochidae* имеет значение не вся радула, а лишь ее средняя часть, куда входят центральный и промежуточные зубы. Поэтому на рисунках радул, приводимых в работе, изображен только этот ее отдел.

с маленькими экземплярами), а радула разглажена хорошо, то ее следует оставить в этом положении. Затем оттягивают насколько возможно воду и накрывают радулу покровным стеклом,¹ которое придавливают грузиком весом 25—50 г. В этом положении препарат оставляется до полного высыхания. Можно положить его в эксикатор и даже — если он не особенно ценен — слегка подогреть. Но в последнем случае радула обычно рвется вдоль и зубы занимают иное, часто нехарактерное положение.

Когда препарат высохнет, следует повернуть его радулой вниз и, взяв за один край предметного стекла, слегка ударить другим краем по столу. Как правило, покровное стекло при этом отлетает, а радула остается на предметном стекле. Если же радула была разглажена лезвиями зубов книзу, то она отскакивает вместе с покровным стеклом. Последнее нужно приклеить канадским бальзамом к предметному и далее поступать как обычно.

Для окраски применяется железный гематоксилин (Меусе указывает, что можно пользоваться любым гематоксилином). Капля краски — без какой-либо предварительной обработки железными квасцами — наносится на радулу, которая очень быстро оказывается в достаточной мере окрашенной. Степень окраски и время, потребное для этого, определяют опытным порядком. Процесс крашения контролируется под микроскопом. В случае необходимости радулу можно дифференцировать 1%-м раствором соляной кислоты. Затем краска оттягивается фильтровальной бумагой, препарат промывается водой и высушивается (без покровного стекла).

Высохшая радула заключается в канадский бальзам. Чтобы удалить пузырьки воздуха, препарат следует осторожно подогреть на слабом пламени спиртовки или на электрической плитке (лучше закрытой), чтобы бальзам закипел под покровным стеклом. Иногда эту операцию приходится повторять несколько раз. Преимущество ее состоит также в том, что при охлаждении прокипевший бальзам очень быстро засыхает. Поэтому можно не бояться неосторожно сдвинуть или сбить покровное стекло и тем самым испортить препарат.

При работе как с раковинами, так и с радулами довольно большое внимание приходится обращать на возрастную и индивидуальную изменчивость. Первая выражается в том, что раковины молодых экземпляров относительно ниже, чем у взрослых особей. Интересно, что моллюски, обитающие в дальневосточных морях, также ниже своих арктических родичей. Молодые экземпляры обычно имеют более грубую скульптуру, которая сохраняется на верхних оборотах взрослых особей.

Радулы молодых трохид (да и вообще мелких видов) отличаются сильным развитием боковых зубчиков, расположенных по обеим сторонам лезвий. У взрослых же особей, наоборот, лезвия обычно несут редкие и слабые зубчики или даже не имеют их вовсе. При работе с радулой следует помнить, что форма зубов иногда в значительной мере зависит от того положения, в котором они оказались при изготовлении препарата. Поэтому необходимо (особенно в начале работы) просматривать всю радулу. Главное же внимание следует обращать на ее среднюю часть, так как в начале радулы зубы еще недостаточно развиты, а в конце — лезвия зубов бывают стертые от употребления.

¹ Желательно брать стекла толщиной не более 17 μ , так как в ряде случаев приходится обращаться к иммерсии.

Индивидуальная изменчивость в некоторых случаях приводит к образованию особей, раковины которых значительно уклоняются от типичной формы, а иногда и просто уродливы. Бывает, что радула имеет не свойственное ей число промежуточных зубов (например, у *Margarites olivacea* — 6, вместо обычных 5). Но пользуясь как раковиной, так и радулой, по большей части удается быстро определить видовую принадлежность моллюска.

ЛИТЕРАТУРА

- А н д р и я ш е в А. П. 1939. Очерк зоогеографии и происхождения фауны рыб Берингова моря и сопредельных стран. Л.: 1—185.
- А н д р и я ш е в А. П. 1944. Прерывистое распространение морской фауны в северном полушарии. Природа, 1 : 44—52.
- Б е р г Л. С. 1918. О причинах сходства фауны северных частей Атлантического и Тихого океанов. Изв. Российск. Акад. Наук : 1835—1842.
- Б е р г Л. С. 1920. Биполярное распространение организмов и ледниковая эпоха. Изв. Акад. Наук : 273—302.
- Б е р г Л. С. 1934. Об амфибореальном (прерывистом) распространении морской фауны в северном полушарии. Изв. Географ. общ., 66, 1 : 69—78.
- Б р о ц к а я В. А. и Л. А. З е н к е в и ч. 1939. Количественный учет донной фауны Баренцова моря. Тр. Всесоюз. Инст. рыбн. хоз. и океаногр., IV : 3—126.
- Б у л ы ч е в а А. И. 1948. Материалы по питанию рыб Восточного Мурмана. Тр. Мурманск. биолог. ст., 1 : 261—275.
- В и н о г р а д о в Л. Г. 1946. О географическом распространении камчатского краба. Изв. Тихоок. инст. рыбн. хоз. и океаногр., 22 : 195—232.
- В и н о г р а д о в Л. Г. 1948. О зоогеографическом районировании дальневосточных морей. Изв. Тихоок. инст. рыбн. хоз. и океаногр., 28 : 162—164.
- Г е р ц е н ш т е й н С. 1885. Материалы к фауне Мурманского берега и Белого моря. I. Моллюски. Тр. СПб. общ. естествоиспыт., XVI, II : 635—814.
- Г о р б у н о в Г. П. 1937. Донное население (бентос) Карского моря как показатель происхождения вод. Природа, 5 : 20—31.
- Г о р б у н о в Г. П. 1941. Двустворчатый моллюск *Portlandia arctica* (Gray) как показатель распределения материковых вод в сибирских морях. Пробл. Арктики, 11 : 46—55.
- Г о р б у н о в Г. П. 1946. Донное население Новосибирского мелководья и центральной части Северного Ледовитого океана. Тр. Дрейф. экспед. Главсевморпути на л/п «Г. Седов» 1937—40, III : 30—138.
- Г у р ь я н о в а Е. Ф. 1927. К фауне Кольского залива, Баренцова, Карского и Белого морей и Новой Земли. Тр. Ленингр. общ. естествоиспыт., LVII, 1 : 23—38.
- Г у р ь я н о в а Е. Ф. 1934. Фауна ракообразных Карского моря и пути проникновения атлантической фауны в Арктику. Докл. АН СССР, I, 2 : 1—6.
- Г у р ь я н о в а Е. Ф. 1936. К зоогеографии Карского моря. Изв. АН СССР, сер. биолог., 2—3 : 565—598.
- Г у р ь я н о в а Е. Ф. 1938. Isopoda заливов Сякуху и Судзухе (Японское море) по материалам экспедиции ЗИН 1934 г. Тр. Гидробиолог. экспед. ЗИН 1934 г. на Японск. море, 1 : 231—239.
- Г у р ь я н о в а Е. Ф. 1939. К вопросу о происхождении и истории развития фауны Полярного бассейна. Изв. АН СССР, сер. биолог., 5 : 679—704.
- Г у р ь я н о в а Е. Ф. 1947. Гидробиологические работы на Южном Сахалине. Вестн. Ленингр. Гос. унив., 1 : 198—201.
- Г у р ь я н о в а Е. Ф. 1948а. Белое море и его фауна. Петрозаводск : 1—132.
- Г у р ь я н о в а Е. Ф. 1948б. Донная фауна Восточно-Сибирского моря. Научн. бюлл. Ленингр. Гос. унив., 21 : 15—18.
- Г у р ь я н о в а Е. Ф. 1951. Бокоплавы морей СССР и сопредельных вод (*Amphiroda*—*Gammaoidea*). Определители по фауне СССР, изд. Зоолог. инст. АН СССР, 41 : 1—1032.
- Г у р ь я н о в а Е., И. З а к с и П. У ш а к о в. 1930. Литораль Кольского залива, III. Тр. Ленингр. общ. естествоиспыт., LX, 2 : 17—107.
- Д е р ю г и н К. М. 1915. Фауна Кольского залива и условия ее существования. Зап. Акад. Наук, физ.-мат. отд., сер. VIII, XXXIV, 1 : 1—929, 2 карты.

- Д е р ю г и н К. М. 1924. Баренцово море по Кольскому меридиану. Тр. Инст. изуч. Севера, 19 : 1—103.
- Д е р ю г и н К. М. 1925. К фауне Кольского залива. IV. Работы на Мурманской биологической станции в 1921 г. Тр. Ленингр. общ. естествоиспыт., LIV, 1 : 3—16.
- Д е р ю г и н К. М. 1928. Фауна Белого моря и условия ее существования. Иссл. морей СССР, 7—8 : 1—511.
- Д е р ю г и н К. М. 1939. Зоны и биоценозы залива Петра Великого (Японское море). Сб., посвящ. научн. деят. Н. М. Книповича : 115—142.
- Д е р ю г и н К. М. и А. В. И в а н о в. 1937. Предварительный обзор работ по изучению бентоса Берингова и Чукотского морей. Иссл. морей СССР, 25 : 247—258.
- Д ь я к о н о в А. М. 1945. Взаимоотношение арктической и тихоокеанской морских фаун на примере зоогеографического анализа иглокожих. Журн. общ. биол., VI, 2 : 125—155.
- З а к с И. Г. 1927. Предварительные данные о распределении фауны и флоры в прибрежной полосе залива Петра Великого в Японском море. Производит. силы Дальн. Вост., 4, Животный мир : 213—248.
- З а к с И. Г. 1929. К познанию донных сообществ Шантарского моря. Изв. Тихоок. научн.-пром. ст., 3, 2 : 3—112.
- З е н к е в и ч Л. А. 1933. Некоторые моменты зоогеографии Северного Полярного бассейна в связи с вопросом о его палеогеографическом прошлом. Зоолог. журн., 12, 4 : 17—34.
- З е н к е в и ч Л. А. 1947. Фауна и биологическая продуктивность моря. II : 1—588.
- И в а н о в А. В. 1940. Класс брюхоногих моллюсков (Gastropoda). Руководство по зоологии, II : 323—455.
- И л ь и н а А. П. 1939. Фауна гастропод из третичных отложений западного побережья Камчатки. Тр. Нефт. геолого-развед. инст., (A), 124 : 1—90.
- (К н и п о в и ч Н.) К н и р о в и t s c h N. 1900a. Zoologische Ergebnisse der russischen Expedition nach Spitzbergen im Jahre 1899. Über die postpliocänen Mollusken und Brachiopoden nach Spitzbergen. Изв. Акад. Наук, XII, 4 : 377—386.
- (К н и п о в и ч Н.) К н и р о в и t s c h N. 1900b. Zur Kenntniss der geologischen Geschichte der Fauna des Weissen- und des Murman-Meeress. Зап. Минералог. общ., 38, 1, сер. 2 : 1—169.
- (К н и п о в и ч Н. М.) К н и р о в и t s c h N. M. 1901—1902. Zoologische Ergebnisse der russischen Expeditionen nach Spitzbergen. Mollusca und Brachiopoda. I — Ежегодн. Зоолог. музея АН, VI, 1901 : 435—558; II — там же, VII, 1902 : 355—459.
- К о б я к о в а З. И. 1949. Фауна морских вод Южного Сахалина. Вестн. Ленингр. Гос. унив., 1 : 57—64.
- К о л о с о в Д. М. 1952. Развитие Тихоокеанской древнеледниковой провинции СССР. Материалы по четвертичному периоду СССР, 3 : 214—216.
- К о р о б к о в И. А. 1950. Введение в изучение ископаемых моллюсков (Пластинчатожаберные и брюхоногие). Л. : 1—284.
- К р и ш т о ф о в и ч А. Н. 1932. Геологический обзор стран Дальнего Востока. Л.—М. : 1—332.
- К у з н е ц о в В. В. 1947. Популяции некоторых массовых видов морских беспозвоночных Восточного Мурмана. Зоолог. журн., 26, 2 : 109—122.
- К у з н е ц о в В. В. 1948. Биологический цикл *Margarita helicina* (Phipp.) Восточного Мурмана и Белого моря. Изв. АН СССР, сер. биол., 5 : 538—564.
- Л а в р о в а М. А. 1946. О географических пределах распространения бореального моря и его физико-географическом режиме. Тр. Инст. географ., XXXVII : 64—82.
- Л е й б с о н Р. 1939. Количественный учет донной фауны Мотовского залива. Тр. Всесоюзн. Инст. рыбн. хоз. и океаногр., IV : 127—198.
- Л е о н о в А. К. 1935. Гидрологические работы Японо-Охотской группы Тихоокеанской экспедиции ГГИ в 1933 г. Изв. Гос. Гидролог. инст., 69 : 52—55.
- Л е о н о в А. К. 1948. Водные массы Японского моря. Метеоролог. и гидролог., 6 : 61—78.
- Л и н д б е р г Г. У. 1946. Геоморфология дна окраинных морей Восточной Азии и распространение пресноводных рыб. Изв. Всесоюзн. Географ. общ., 78, 3 : 279—300.
- Л и н д б е р г Г. У. 1947. История фауны рыб и территории Палеокуанхэ. Изв. Всесоюзн. Географ. общ., 2 : 137—158.
- Л и н д б е р г Г. У. 1952. Подводные каньоны и палеогеография. Материалы по четвертичному периоду СССР, 3 : 217—225.

- Макаров В. В. 1937. Материалы по количественному учету донной фауны северной части Берингова и южной части Чукотского морей. Иссл. морей СССР, 25 : 260—291.
- Марков К. К. 1952. Древнее оледенение на территории СССР, его типы и развитие. Материалы по четвертичному периоду СССР, 3 : 113—117.
- Матвеева Т. А. 1948. Сезонные изменения литорального населения на каменистой фации в губе Дальне-Зеленецкой. Тр. Мурманск. биол. ст., 1 : 123—145.
- (Миддендорф А. Т.) Middendorff A. T. 1849. Beiträge zu einer Malacozologia Rossica. St.-Petersbourg, II : 1—187.
- (Миддендорф А. Т.) Middendorff A. T. 1851. Mollusken. Reise in den äussersten Norden und Osten Sibiriens während der Jahre 1843 und 1844, II, Zoologie, 1 : 163—516.
- Милашевич К. О. 1916. Моллюски русских морей. I. Моллюски Черного и Азовского морей. Фауна России и сопредельных стран : 1—312.
- Панов Д. Г. 1946. Палеогеография Советской Арктики в четвертичное время. Тр. Инст. географ., XXXVII : 41—54.
- Разин А. И. 1934. Морские промысловые моллюски Южного Приморья. Хабаровск : 1—110.
- Ратманов Г. Е. 1936. Гидрологические работы ледокола «Красин» в 1935 г. Научн. раб. экспед. «Красин» 1935 г. : 19—58.
- Ратманов Г. Е. 1937. К гидрологии Берингова и Чукотского морей. Иссл. морей СССР, 25 : 10—118.
- Сакс В. Н. 1945. Моря советской Арктики в четвертичный период. Докл. юбил. сессии Аркт. инст. : 1—11.
- Сакс В. Н. 1952. Опыт восстановления истории развития Сибири в четвертичный период. Материалы по четвертичному периоду СССР, 3 : 187—195.
- Танасийчук Н. 1929. К вопросу о влиянии Нордкапского течения на фауну Кольского зал. Раб. Мурманск. биол. ст., III : 1—31.
- Таранец А. Я. 1936. Пресноводные рыбы бассейна северо-западной части Японского моря. Тр. Зоол. инст. АН СССР, IV, 2 : 483—537.
- Тарасов Н. И. 1940. Японское море. Морск. сборник, 8 : 50—79.
- Ушаков П. В. 1925. Сезонные изменения на литорали Кольского залива. Тр. Ленингр. общ. естествоиспыт., LIV, 1 : 47—72.
- Ушаков П. В. 1931. Бенгонические группировки Маточкина Шара (Новая Земля). Иссл. морей СССР, 12 : 5—128.
- Ушаков П. В. 1934. Некоторые особенности фауны и гидрологического режима Охотского моря. Природа, 11 : 67—72.
- Ушаков П. В. 1936. К бенгонической фауне Чукотского моря. Научн. раб. экспед. «Красин» 1935 г. : 74—89.
- Ушаков П. В. 1940. Охотское море. Морск. сборник, 1 : 69—92.
- Ушаков П. В. 1949а. Основные черты и особенности фауны дальневосточных морей. Тр. II Всесоюзн. Географ. съезда, III : 193—201.
- Ушаков П. В. 1949б. Система вертикальных зон Охотского моря. Докл. АН СССР, LXVIII, 4 : 769—772.
- Ушаков П. В. 1951. О морской донной фауне в районе южных Курильских островов. Докл. АН СССР, LXXX, 1 : 125—128.
- Филатова З. А. 1938. Количественный учет донной фауны юго-западной части Баренцова моря. Тр. Полярн. инст. рыбн. хоз. и океаногр., 2 : 3—58.
- Филатова З. А. и В. И. Зацепин. 1948. Класс Gastropoda — брюхоногие моллюски. Определитель фауны и флоры северных морей СССР : 358—401, табл. XCV—CIII.
- Циттель К. 1934. Основы палеонтологии (палеозоология). I. Беспозвоночные : 1—1056.
- Шаронов И. В. 1948. Сублиторальные бентические группировки губы Ярнышной. Тр. Мурманск. биол. ст., I : 155—163.
- Шмидт П. Ю. 1950. Рыбы Охотского моря. Тр. Тихоок. ком. АН СССР, VI : 1—370.
- Шорыгин А. А. 1928. Иголокожие Баренцова моря. Тр. Пловуч. морск. инст., III, 4 : 5—128.
- (Шренк Л.) Schrenck L. 1867. Mollusken des Amur-Landes und des Nord-japanischen Meeres. Reise u. Forsch. Amur-Lande Jahren 1854—1856, 2, Zoologie : 259—976.
- Яковлева А. М. 1952. Панцирные моллюски морей СССР (Loricata). Опред. по фауне СССР, изд. Зоол. инст. АН СССР, 45 : 1—107.
- Arnold R. 1903. The paleontology and stratigraphy of the marine pliocene and pleistocene of San Pedro, California. Contr. Biol. Hopkins Labor., XXXI : 1—420.

- Arnold R. 1909. Paleontology of the Coalinga district, Fresno and Kings countries, California. U. S. Geol. Surv. Bull., 396 : 1—173, pl. I—XXX.
- Brown Th. 1844. Illustrations of the recent conchology of Great Britain and Ireland. London, 2 ed. : 1—144, pl. I—LXII.
- Couthouy J. P. 1838. Descriptions of new species of mollusca and shells and remarks on several polypi found in Massachusetts Bay. Bost. Journ. Nat. Hist., II, 1 : 53—111.
- Dall W. H. 1899. The mollusk fauna of the Pribilof Islands. The seals a. Fur-Seal Islands N. Pacific Ocean, III : 539—546.
- Dall W. H. 1912. The mollusk fauna of Northwest America. Journ. Acad. Nat. Sci. Philad., XV, ser. 2 : 243—248.
- Dall W. H. 1919. Description of new species of mollusca from the North Pacific Ocean in the collection of the United States National Museum. Proc. U. S. Nat. Mus., 56 : 293—371.
- Dall W. H. 1920. Pliocene and pleistocene fossils from the arctic coast of Alaska and auriferous beaches of Nome, Norton Sound, Alaska. U. S. Geol. Surv., Prof. Papers, 125 : 23—37.
- Dall W. H. 1921. Summary of the marine shellbearing mollusks of the northwest coast of America, from San Diego, California, to the Polar sea, mostly contained in the collection of the United States National Museum, with illustrations of hitherto unfigured species. Smithsonian Inst. U. S. Nat. Mus. Bull., 112 : 1—217.
- Dall W. H. 1925. Illustrations of unfigured types of shells in the collection of the United States National Museum. Proc. U. S. Nat. Mus., 66 : 1—41.
- Dautzenberg Ph. et H. Fischer. 1912. Mollusques provenant des campagnes de l'Hirondelle et de la Princesse Alice dans les Mers du Nord. Res. Camp. Sci. Albert I de Monaco, XXXVII : 1—629.
- Davies A. M. 1934. Tertiary faunas, a text-book for oilfield palaeontologists and students of geology. II. The sequence of tertiary faunas. London : 1—252.
- Dunker G. 1882. Index molluscorum Maris Japonici. Casseli : 1—301.
- Fischer P. 1887. Manuel de conchyliologie et de paléontologie conchyliologique. Paris : 1—1369.
- Fleure H. J. a. M. Gettings. 1907. Notes on common species of *Trochus*. Quart. Journ. microsc. sci., London, (2), 51 : 459—472.
- Forbes E. a. S. Hanley. 1850. A history of british mollusca and their shells. London, II : 1—557.
- Frank E. J. 1914. Beiträge zur Anatomie der Trochiden. Jen. Zeitschr. Naturwiss., 51 : 377—486.
- Gersch M. 1936. Der Genitalapparat und die Sexualbiologie der Nordseetrochiden. Zeitschr. Morph. Ökol. Tiere, 31, 1 : 106—150.
- Gould A. A. 1841. Report of the Invertebrata on the Massachusetts. Cambridge : 1—373.
- Gould A. A. a. W. G. Binney. 1870. Report on the Invertebrata of Massachusetts. Boston : 1—524.
- Harmer F. W., 1923. Pliocene mollusca of Great Britain, being supplementary to S. V. Wood's monograph of the Crag Mollusca. Monogr. Palaeont. Soc. London, 2, III, 75 : 705—856.
- Hirase S. 1934. A collection of japanese shells with illustrations in natural colours. Tokyo : 1—217.
- Jeffreys J. G. 1865—1869. British conchology. London, III, 1865 : 1—393; V, 1869 : 1—258.
- Jeffreys J. G. 1883. On the mollusca procured during the «Lightning» and «Porcupine» Expeditions, Part. IV. Proc. Zool. Soc. London : 88—115.
- Johnson C. W. 1934. List of marine mollusca of the atlantic coast from Labrador to Texas. Proc. Boston Soc. Nat. Hist., 40, 1 : 1—204.
- Kiener L. C. (1834) 1873—1880. Species. Général et iconographique des coquilles vivantes. Paris : 1—680.
- Krause A. 1885. Ein Beitrag zur Kenntnis der Mollusken-Fauna des Beringsmeeres. II. Gastropoda und Pteropoda. Arch. Naturgesch., 51 : 256—302.
- Kuroda T. a. T. Kinoshita. 1951. A catalogue of marine molluscan shells of Hokkaido. Icones of marine animals and plants of Hokkaido. Mollusca, 1. Bull. Hokkaido Region Fisch. Res. Labor., 2 : 6—40.
- Laurson D. 1944. Contributions to the quaternary geology of northern west Greenland especially the raised marine deposits. Medd. on Grønland, 135, 8 : 1—125.
- Leche W. 1878. Översigt öfver de af Svenska expeditionerna till Novaja Semlja och Jenissej 1875 och 1876 insamlade Hafs-Mollusker. Kongl. Sv. Vetenskapsakad. Handl., 16, 2 : 1—86.

- Lischke C. E. 1869—1874. Japanische Meeres-Conchilien. Cassel, I, 1869 : 1—192; II, 1871 : 1—184; III, 1874 : 1—123.
- MacNeill F. S., J. B. Mertie a. H. A. Pilsbry. 1943. Marine Invertebrata faunas of the varied beaches near Nome, Alaska. Journ. Paleont. Menasha, 17, 1 : 69—96.
- Makiyama J. 1925. The evolution of *Umbonium*. Japan. Journ. Geol., Tokyo, 3, 3—4 : 119—130.
- Meeuse A. D. J. 1950. Rapid methods for obtaining permanent mounts of radulae. Basteria, 14, 3—4 : 33—43.
- Möller H. P. C. 1842. Index Molluscorum Groenlandiae. Hafniae : 1—24.
- Mörcb O. A. L. 1869. Catalogue des mollusques du Spitzberg recueillis par le Dr. H. Kroyer. Mém. Soc. Malac. Belgique, IV : 7—32.
- Odhner N. 1912. Northern and arctic Invertebrates in the collection of the Swedish State Museum. V. Prosobranchia. I. Diotocardia. Kongl. Sv. Vetenskapskad. Handl., 48, 1 : 1—93.
- Oldroyd J. S. 1927. The marine shells of the west coast of North America. Stanford Univ. Pub. Palo Alto Cal. Geol. Sci., 2, 1 : 1—339.
- Pelssener P. 1899. Recherches morphologiques et phylogenetiques sur les mollusques archaïques. Mém. couronnés et mém. des savants étrangers publiés par l'Acad. R. d. Sci., 57, 3 : 1—113.
- Philippi R. A. 1846. Kreiselschnecken oder Trochoideen. (Gattungen *Turbo*, *Trochus*, *Solarium*, *Rotella*, *Delphinula*, *Phasianella*). In: Martini u. Chemnitz. Systematisches Conchilien-Cabinet. Nürnberg. II, 2—3 : 1—372.
- Philippi R. A. 1853. Die Gattungen *Delphinula*, *Scissurella* und *Globulus*. In: Martini u. Chemnitz. Systematisches Conchylien-Cabinet. Nürnberg, II, 4 : 1—57.
- Pilsbry H. A. 1888. *Cyclostrematidae*. In: Tryon. Manual of conchology. Philadelphia, X : 88—107.
- Pilsbry H. A. 1889. *Trochidae*. In: Tryon. Manual of conchology. Philadelphia, XI : 1—159.
- Pilsbry H. A. 1895. Catalogue of the marine mollusks of Japan with descriptions of new species and notes on others collected by Frederick Stearns. Detroit : 1—196.
- Ping C. a. T. C. Yen. 1932. Preliminary notes on the gastropod shells of chinese coast. Bull. Fan. Memorial Inst. Biol., III, 3 : 37—54.
- Randles W. B. 1905. Observations on the anatomy and affinities of the *Trochidae*. Quart. Journ. Micr. Sci., XLVIII : 33—78.
- Risbec J. 1939—1940. Recherches anatomiques sur les Prosobranches de Nouvelle-Calédonie. II, *Trochidae*. Ann. Sci. Nat. Paris, 2, 2 : 235—257.
- Robert A. 1902. Recherches sur le développement des Troques. Arch. de zool. exp., ser. III, 10 : 269—538.
- Sars G. O. 1878. Mollusca regions arcticae Norvegiae. Bidrag til Kundskaben om Norges Arktiske Fauna. Christiania, I : 1—466.
- Schleisch H. 1924. Zur Kenntnis der pliocänen Cragformation von Hallbjarnarstadur, Tjornes, Nordisland und ihrer Mollusken-fauna. Arch. Molluskenkunde, I, 3 : 309—370.
- Soot-Ryen T. 1932. Pelecypoda. With a discussion of possible migrations of arctic Pelecypods in Tertiary times. Norw. North-Pol. Exp. «Maud» 1915—1918, Sci. Results., V, 12, Medd. Zool. Mus. Oslo, 23 : 1—35.
- Sowerby G. B. 1838. The malacological and conchological magazine. London. I : 1—31.
- Sowerby G. B. 1841. The conchological illustrations. London : 1—123, pl. 1—200.
- Sowerby G. B. 1878a. Monograph of the genus *Margarita*. In: Reeve. Conchologia Iconica, London, XX : pl. I—III.
- Sowerby G. B. 1878b. Monograph of the genus *Rotella*. In: Reeve. Conchologia Iconica. London, XX : pl. I—IV.
- Thiele J. 1892. Beiträge zur Kenntnis der Mollusken. I. Über das Epipodium. Zeitschr. wiss. Zool., LIII : 578—590.
- Thiele J. 1921. Revisions des Systems der Trochacea. Mitt. Zool. Mus., Berlin, 11 : 47—74.
- Thiele J. 1928. Arctische Loricaten, Gastropoden, Scaphopoden und Bivalven. Fauna Arctica, V, 2 : 563—632.
- Thiele J. 1929—1935. Handbuch der systematischen Weichtierkunde. Jena, I, 1929 : 1—376; 1935, IV : 1023—1154.
- Thorson G. 1935. Studies on the egg-capsules and development of arctic marine Prosobranchs. Medd. Grønland, 100, 5 : 1—71.

- Thorsen G. 1944. The zoology of east greenland marine Gastropoda Prosobranchia. Medd. Grønland., 121, 13 : 1—181.
- Troschel F. H. 1866—1893. Das Gebiss der Schnecken zur Begründung einer natürlichen Classification. Berlin, II : 1—409.
- Verrill A. E. 1882. Catalogue of marine mollusca added to the fauna of the New England region, during the past ten years. Trans. Conn. Acad. Sci., V : 447—587.
- Wenz W. 1938. Gastropoda. Handbuch der Paläozoologie. Berlin, 6, I : 1—480.
- Yabe H. 1929. The latest land connection of the Japanese Islands to the Asiatic Continent. Proc. Imp. Acad. Tokyo, V, 4 : 167—169.
- Yokoyama M. 1920. Fossils from the Miura peninsula and its immediate North. Journ. Coll. Sci. Imp. Univ. Tokyo, XXXIX, 6 : 1—193.
- Yokoyama M. 1922. Fossils from the Upper Musashino of Kuzasa and Shimosa. Journ. Coll. Sci. Imp. Univ. Tokyo, XLIV : 1—200, I—VIII.
- Yonge C. M. 1947. The pallial organs in the Aspidobranch Gastropoda and their evolution throughout the Mollusca. Phil. Trans. Roy. Soc. London, ser. B, 232 : 443—518.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

Систематика *Trochidae*, принятая в настоящее время, разработана Тиле (Thiele, 1921), который доводит свою классификацию до секций.¹ Она основана главным образом на строении раковины и радулы. По сравнению с предшествующими системами (Fischer, 1887; Pilsbry, 1889) Тиле почти не принимает во внимание признаки, относящиеся к строению челюстей, эпиподия и головных придатков, так как считает, что они не имеют определенного систематического значения. Впоследствии он перенес почти без изменения эту классификацию трохид в свою основную работу по систематике моллюсков (Thiele, 1929—1935).

Конечно, система *Trochidae*, построенная на признаках раковины и радулы, более или менее искусственна. Достаточно сказать, что само семейство *Trochidae*, согласно Тиле, отличается от близко родственного семейства *Turbinidae* в основном только по строению крышечки: у первого она роговая, у второго известковая. Поэтому в систематике трохид (как и прочих моллюсков) должны найти применение также признаки внутренней морфологии. С их помощью можно будет дать как достаточно удовлетворительную характеристику семейства в целом, так и более убедительно обосновать различия между подсемействами. Тиле, который отдает большее предпочтение радуле, зачисляет, например, в подсемейство *Umboniinae* такие роды, как *Isanda* и *Umbonium*, обладающие сравнительно близкими радулами, но имеющие весьма различные раковины. Но ведь сходство радул может быть и конвергентным, особенно если моллюски питаются одинаковой пищей.

Не менее важно связать систему *Trochidae* с их географическим распространением и историей происхождения. Однако это требует изучения самых различных представителей семейства, что не входило в задачу настоящей работы, тем более, что подавляющее большинство трохид обитает вне наших вод. Поэтому автор в основном придерживался схемы Тиле, хотя и с некоторыми оговорками, которые прежде всего касаются внутриродовых единиц. Едва ли можно согласиться с мнением Тиле и Венца (Wenz, 1938) о примитивности рода *Margarites* и ставить его во главу системы *Trochidae*. Как уже указывалось ранее, центром происхождения и развития трохид является, очевидно, Индовестпаффика. В то же время *Margarites* — единственный среди *Trochidae* род, который отсутствует в тропиках, но представлен в умеренной, арктической и антарктической областях. Разнообразие и видовое богатство северо-тихоокеанской фауны *Margarites* и, наоборот, подчиненный характер арктических и северо-атлантических представителей, а также

¹ По Тиле — систематическая единица мельче подрода.

находки ископаемых *Margarites* sp. уже в миоцене Калифорнии говорят о том, что центром развития этого рода является северная часть Тихого океана. В таком случае род *Margarites* вторично произошел от каких-то индо-вестпацифических предков.

Правда, Венц указывает, что *Margarites* встречаются уже в верхнем меле Европы и что они не отмечены для триасовых отложений (к которым он относит возникновение *Trochidae*) только ввиду неправильного определения материала из слоев этого периода. Однако это указание основано, повидимому, на неправильном причислении к *Margarites* каких-либо других *Trochidae* (например *Solariella*, *Gibbula*) или даже *Turbinidae*, которые по раковине могут быть весьма похожи на *Margarites*.

Тиле и Венц указывают также, что *Margarites* обладают примитивной (одноцветной и слабо скульптурированной) раковиной. Однако эти признаки не могут указывать на древность *Margarites*. Нет ничего удивительного, что представители этого рода, обитающие в умеренных и холодных водах, подобно многим другим морским животным, имеют неокрашенную тонкостенную раковину, почти лишенную тех скульптурных украшений, которыми так богаты их тропические родичи.

Тиле отмечает, что *Margarites* имеет и наиболее просто устроенную радулу, у которой краевые зубы очень похожи на промежуточные, а количество последних у различных видов варьирует. Однако если неустановившееся число зубов, может быть, и говорит о древности *Margarites*, то степень сходства промежуточных и краевых зубов, хорошо выраженная у *M. helicina* (Phipps), весьма различна у остальных видов. Таким образом, и этот признак не может играть решающего значения при определении сроков появления рода *Margarites*.

Следует отметить, что строения самого тела моллюска морфологи до сих пор не касались. Только Пельзенер (Pelseneer, 1899) использовал *M. groenlandica* (Chemn.) и *M. striata* (Brod. et Sow.) при общем анатомическом обзоре *Trochidae*. Но, повидимому, он ограничился лишь внешним осмотром, так как далее в своей работе совсем не ссылается на эти виды.

Таким образом, древних представителей *Trochidae* следует искать в первую очередь среди родов, тесно связанных с Индо-вестпацификой и известных из наиболее ранних отложений.

В целом же классификация Тиле удовлетворяет тем требованиям, которые предъявляются к ней как к рабочей схеме, пользуясь которой, можно вести дальнейшие исследования этой группы.

Видовая и внутривидовая систематика трохид также основана сейчас на признаках, относящихся к строению раковины и радулы. Эта же методика использована и автором данной работы. Правда, она вызывала и вызывает много возражений вследствие своей односторонности, что, по мнению ряда ученых, ведет к искусственному выделению видов. При этом обычно выдвигается требование о первоочередном использовании признаков строения самого тела моллюска. Но, как показывают работы по сравнительной анатомии и морфологии, у трохид этот принцип мало применим, так как отдельные виды, а тем более разновидности, почти не отличаются по своим внутренним структурам.

Уже Ренделс (Randles, 1905), обработавший до 10 видов *Calliostoma*, *Gibbula* и *Monodonta*, не ограничился только описанием анатомии и морфологии, но попытался на этой основе построить систематику изученных им форм. Однако в заключении (стр. 67—68) он пишет, что «различные исследованные виды. . . дают очень мало анатомических отличий; но можно различить два слабо отклоняющихся типа организации, признаки

которых достаточны, чтобы установить различные подроды». ¹ Что же касается рода *Monodonta*, то по своему строению он настолько похож на род *Gibbula*, что Ренделс советует присоединить его к последнему. Разбирая далее родовую принадлежность *Calliostoma zizyphinum* (L.) и *C. granulatum* (Born), которых по внутренней морфологии можно причислить и к роду *Gibbula*, Ренделс в конце концов прибегает к помощи раковины и относит оба этих вида к *Calliostoma*.

Дополнением к труду Ренделса является работа Флэра и Джеттингса (Fleure a. Gettings, 1907), которые исследовали строение *Gibbula cineraria* (L.) ² и *Monodonta crassa* (Mont.). Они также пытаются при помощи анатомических и морфологических признаков обосновать систематические различия между указанными выше видами. Однако и оба этих автора приходят к выводу (стр. 461), что различия во внутреннем строении настолько незначительны, что приходится обращаться к раковине.

Весьма существенно, что Ренделс говорит о заметных морфологических отличиях только между родами *Calliostoma* и *Gibbula*, которые по Тиле (Thiele, 1929—1935) относятся к различным подсемействам: *Calliostomatinae* и *Trochinae*. Но ни он, ни Флёр и Джеттингс не находят таких отличий у *Gibbula* и *Monodonta*, которые принадлежат к одному и тому же подсемейству. К тем же выводам можно придти, если обратиться к большой работе Франка (Frank, 1914), посвященной анатомии, морфологии и филогении *Calliostoma taeniata* (Wood), ³ *Gibbula cineraria* (L.) и *Monodonta turbinata* (Born.). Как показывает таблица, приводимая Франком (стр. 477), различия в строении тела этих форм касаются в первую очередь все тех же подсемейств *Calliostomatinae* и *Trochinae* и лишь затем — родов и видов.

Таким образом, на основании исследований ряда авторов можно заключить, что у *Trochidae* морфологические различия относятся прежде всего к подсемействам и в гораздо меньшей степени к родам, тем более к видам. Поэтому неудивительно, что в последней крупной сводке по анатомии трохид (Risbec, 1939—1940) рассматриваются и сравниваются виды, относящиеся только к разным родам и подсемействам.

Следует отметить, что требование о первоочередном применении в видовой систематике признаков мягкого тела моллюска является в значительной мере реакцией на методику, применявшуюся некоторыми малакологами. Последние, имея на руках небольшой материал, обрабатывали его, используя преимущественно строение раковины. Между тем она весьма изменчива, поэтому многие из форм, описанных как новые виды, впоследствии оказывались лишь крайними вариациями давно известных видов и переходили в синонимы. Однако в настоящее время, когда по большинству видов имеется весьма обширный материал, даже по раковине обычно можно охватить весь диапазон внутривидовой изменчивости и отделить настоящие виды и разновидности от случайных отклонений.

В то же время изменения формы и скульптуры раковины происходят не сами по себе, а тесно связаны с изменением условий среды. Выше (в разделе «Экология») было показано, что почти все особенности в структуре раковины можно объяснить воздействием особенностей грунта, волнения, температурного и солевого режимов и других факторов.

¹ В данном случае речь идет о родах *Calliostoma* и *Gibbula*.

² По Флёр и Джеттингс — *Trochus obliquatus* (Gm.).

³ По Франку — *Photinula taeniata*, но Тиле (Thiele, 1921) причисляет этот вид к *Calliostoma*.

Не менее важное значение имеет и радула. Если у высших *Prosobranchia* (например у *Buccinidae*) радулы отдельных видов не отличаются между собой, то у *Trochidae* наблюдается обратное явление. При этом радула менее изменчива, чем раковина, поэтому с ее помощью почти всегда можно проверить правильность причисления данного экземпляра к какому-либо виду. Особенно это относится к роду *Margarites*, где только 2—3 вида имеют одинаковые радулы. Все же остальные формы хорошо отличаются по этому признаку как друг от друга, так и от похожих на них представителей рода *Solariella*.

Правда, разновидности одного и того же вида обладают одинаковыми радулами и при их выделении можно руководствоваться только признаками раковины. Но в этом случае на помощь приходит большое количество материала, которым обычно выражены устойчивые разновидности, в отличие от случайных вариаций, представленных лишь единичными экземплярами.

В настоящей работе географические разновидности выделены в подвиды (*subspecies*), а экологические — в вариететы (*varietas*). Следует отметить, что никакого принципиального различия между этими двумя категориями не имеется. Вариететы чаще всего так же сильно отличаются от типичной формы, как и подвиды. Все разновидности обязаны своим происхождением изменению условий существования. Наконец по характеру распространения также не всегда можно отличить подвид от вариетета. Например, *Solariella obscura* var. *bella* (Verkrüzen) в дальневосточных морях — глубоководный вариетет типичной формы, но в Баренцовом море она в то же время и географическая разновидность, подвид, так как обитает в центральной части моря, тогда как *S. obscura* typ. (*Couthouy*) — в его юго-восточном углу. В качестве обратного примера можно привести *Margarites olivacea marginata* Dall, которая в морях восточного сектора Арктики и на Дальнем Востоке является подвидом, а в Карском, Баренцовом и Белом морях — мелководным вариететом типичной формы. Поэтому необходимо признать, что деление на географические и экологические расы в значительной мере условно.

Разновидности, слабо отличавшиеся от типичных, выделялись в формы (*forma*). Однако эта категория не включает в себя моллюсков, имеющих случайные индивидуальные отклонения, а представлена довольно большим числом особей, имеющих определенное строение раковины.

Из сказанного выше совершенно не следует, что сравнительно-анатомический анализ внутренних структур совершенно бесполезен для видовой систематики *Trochidae* и что от него следует отказаться. До сих пор изучено очень небольшое число трохид, чтобы можно было прийти к такому заключению. Весьма возможно, что при исследовании других форм будут найдены признаки, имеющие значение в систематическом отношении. И только недостаток времени не позволил автору данной работы заняться исследованием морфологии наших трохид применительно к их систематике.

Тем не менее необходимо отметить, что при помощи сравнительно-анатомического метода нельзя создать видовой систематики, принципиально отличной от той, которая основана на строении раковины и радулы. В обоих случаях речь идет лишь о какой-то сумме морфологических признаков — большей или меньшей — в зависимости от числа исследуемых органов. Гораздо больше значения приобретает сейчас увязка особенностей строения моллюска с условиями его обитания, что в конечном счете ведет к выделению видов и разновидностей

на основании требований, предъявляемых ими к окружающим условиям и неодинаковых у различных форм. Правда, всестороннее использование этого метода требует знания биологии исследуемых видов и является поэтому делом будущего. Однако и сейчас, когда можно основываться лишь на сведениях о грунтах, глубинах, температурах, соленостях, отмеченных в месте поимки моллюска, его питании, распространении и истории происхождения, в ряде случаев можно сделать определенные выводы и о видовой принадлежности той или иной формы. Из числа трохид, обитающих в морях Советского Союза, хорошим примером возможности применения подобной методики являются виды-близнецы *Margarites gigantea* (Leche) и *M. olivacea* (Brown). Они с трудом различимы по раковине, но имеют весьма четкие отличия по отношению к грунтам, глубинам, температурам, соленостям, пище, а также по распространению и истории происхождения.

Семейство TROCHIDAE

Раковина за редким исключением с перламутровым слоем, почти всегда спиральная, без приустьевого щели или вырезки. Крышечка роговая, со многими оборотами спирали, округлая. Животное с эпиподием; жабра одна, двоякоперистая, сердце с двумя предсердиями; почки две, неравных; педальная нервная система лестничного типа. Радула рипидоглоссного типа, с большим или меньшим числом краевых зубов, имеющих лезвия; промежуточных зубов от 1 до 10, обычно их 5. Полы раздельны, самцы, как правило, без наружных половых придатков; половая железа изливает свои продукты в правую почку.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПОДСЕМЕЙСТВ СЕМЕЙСТВА TROCHIDAE

- 1 (8). Головные лопасти имеются, раковина с прерванным перистомом.
- 2 (3). Раковина коническая, плотная, толстостенная, с мелкими спиральными ребрышками на оборотах . . . III *Trochinae* (стр. 113).
- 3 (2). Раковина иная.
- 4 (7). Раковина одноцветная,¹ центральный и промежуточный зубы радулы с лезвиями.
- 5 (6). Раковина без пупка; спиральные ребра на верхних оборотах узловатые, первый краевой зуб радулы очень сильный . . . II. *Calliostomatinae*, род *Calliostoma* (стр. 112).
- 6 (5). Раковина с пупком,² спиральные ребра, если они имеются, никогда не узловатые, первый краевой зуб радулы мало отличается от последующих . . . I. *Margaritinae* (стр. 72).
- 7 (4). Раковина пестро окрашенная, центральный и промежуточный зубы радулы без лезвий . . . IV. *Umboniinae* (стр. 117).
- 8 (1). Животное без головных лопастей, перистом раковины непрерывный . . . V. *Skeneinae* (стр. 123).

I. Подсемейство MARGARITINAE

Раковина обычно с пупком, почти всегда одноцветная, гладкая или украшенная скульптурой, число промежуточных зубов у различных родов различно.

¹ Исключение: *Margarites ochotensis* (Phil). (подсем. *Margaritinae*) — раковина с поперечными темными полосами.

² Исключение: *Margarites (Cantharidoscops) frigida* Dall (подсем. *Margaritinae*) — раковина без пупка.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ ПОДСЕМЕЙСТВА MARGARITINAE

- 1 (2). Пупок (если он имеется) обычно не широкий или узкий; радула длинная, краевых зубов много 1. *Margarites* Gr.
 2 (1). Пупок (если он имеется) обычно широкий и воронковидный, радула короткая, краевых зубов мало (10—12) 2. *Solariella* S. Wood.

1. Род MARGARITES GRAY

Leach, 1819, Journ. Physiq. Chem. et Hist. Nat. : 464 (*Margarita*); Sowerby, 1838 : 23 (*Margarita*); Gray, 1847, Proc. Linn. Soc. : 146; Fischer, 1887 : 825 (*Eumargarita*); Pilsbry, 1889, XI : 13 (*Margarita*); Smith, 1889, Proc. Malac. Soc., III : 205 (*Valvatella*); Thiele, 1906, Frankf. Maine Nachrbl. deutsch. Mal. Gesellsch., 38 : 15 (*Margaritopsis*); Thiele, 1921 : 50; Thiele, 1929 : 45; Wenz, 1938 : 269; Филатова и Зацепин, 1948 : 368.

Раковина небольшая или маленькая, обычно с пупком, тонкостенная, большей частью коническая, гладкая или украшенная скульптурой (преимущественно спиральной); обороты выпуклые, устье с простыми тонкими губами, иногда внутренняя губа несколько расширена. Лезвия зубов радулы обычно зазубрены с обеих сторон; центральный зуб с треугольным лезвием и по величине мало отличается от промежуточных зубов, число которых равно 4—6, их лезвия снаружки становятся длиннее; рудиментарный краевой зуб обычно имеется, прочие краевые зубы узкие.

Род под названием *Margarita* впервые установлен Личем (Leach, 1819). Однако это название уже было ранее применено им самим (правда ошибочно) для другой группы моллюсков и он изменил его в рукописи на *Margarites*. Из-за смерти Лича название *Margarites* было опубликовано лишь Греем (Gray, 1847). Последнего и следует считать автором родового названия.

Тиле (Thiele, 1929) разбивает род на 4 подрода, из которых в наших водах представлен лишь подрод *Margarites* s. str. Внутри последнего Тиле выделяет секции — *Margarites* s. str., *Pupillaria* и *Margaritopsis*. Но последняя, включающая единственный вид *Margarites* (*Margaritopsis*) *frielei* (Krause), создана ошибочно, так как этот вид является всего лишь синонимом *Margarites gigantea* (Leche) (по старой терминологии — *M. olivacea* var. *gigantea*), которую Тиле (Thiele, 1928) относит к секции *Margarites* s. str.

Также искусственно и выделение секции *Pupillaria*, предложенной в свое время Доллом (Dall, 1909, U. S. Geol. Surv. Prof. Pap., 59 : 97—98) как подрод. Типом для нее Долл и Тиле приводят *Margarites* (*Pupillaria*) *pupilla* (Gould), которая по строению раковины и радулы и по истории происхождения оказывается ближайшим родственником *M. groenlandica* (Chemn.). Последнюю же все авторы относят к секции *Margarites* s. str. Также неубедительны и ссылки Долла и Тиле на отличия, касающиеся раковины и радулы. Они справедливы только для *M. helicina* (Phipps) и *M. pupilla* (Gould), являющихся типами обеих секций, и не характерны для остальных видов. Таким образом, выделение в роде *Margarites* секций *Pupillaria* и *Margaritopsis* ничем не оправдано. Вместе с тем высококоническая форма раковины *Margarites frigida* Dall, необычная для других представителей рода, обитающих в северном полушарии, заставляет выделить для нее новый подрод — *Cantharidoscops*, как это и сделано в настоящей работе.

Род включает много видов, обитающих в морях Северного Ледовитого, Атлантического и Тихого океанов, Антарктики и Субантарктики. В ископаемом состоянии многие виды известны из миоцена, плиоцена и плейстоцена Дальнего Востока, Северной Америки, Англии, Исландии и Гренландии.

Тип рода: *M. helicina* (Phipps).

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПОДРОДОВ, ВИДОВ И ПОДВИДОВ РОДА
MARGARITES

- 1 (34). Раковина с пупком, коническая, реже низкоконическая или кубаревидная (1. Подрод *Margarites* s. str.).
- 2 (11). Раковина низкоконическая.
- 3 (8). Завиток раковины гладкий или с редкими спиральными бороздками, или спирально исчерченный.
- 4 (7). Вершина завитка низкая, притушенная.
- 5 (6). Поверхность оборотов завитка гладкая 1а. *M. (Margarites) helicina helicina* (Phipps).
- 6 (5). Поверхность оборотов завитка спирально исчерченная 1б. *M. (M.) helicina tenuistriata* Galkin, ssp. nov.
- 7 (4). Вершина завитка высокая, заостренная 3б. *M. (M.) groenlandica umbilicalis* (Brod. et Sow.).
- 8 (3). Раковина со спиральными или поперечными ребрами и складками.
- 9 (10). Скульптура только из поперечных складок 9. *M. (M.) koreanica* (Dall).
- 10 (9). Скульптура из спиральных ребер и слабых складок у шва последнего оборота 2. *M. (M.) vorticifera* (Dall).
- 11 (2). Раковина коническая или кубаревидная.
- 12 (15). Раковина гладкая.
- 13 (14). Периферия последнего оборота округлая 10а. *M. (M.) vahlii* (Möll.).
- 14 (13). Периферия последнего оборота угловатая 10б. *M. (M.) vahlii* var. *angulata* Galkin, var. nov.
- 15 (12). Раковина украшена скульптурой.
- 16 (21). Скульптура состоит только из спиральных бороздок.
- 17 (20). Периферия последнего оборота более или менее угловатая, радула с 5 промежуточными зубами.
- 18 (19). Спиральные бороздки на оборотах сильные 5а. *M. (M.) olivacea olivacea* (Brown).
- 19 (18). Спиральные бороздки на оборотах слабые или их нет вовсе 5б. *M. (M.) olivacea marginata* Dall.
- 20 (17). Периферия последнего оборота округлая, радула с 4 промежуточными зубами 4. *M. (M.) gigantea* (Leche).
- 21 (16). Скульптура состоит из спиральных, а иногда и из поперечных ребер или складок.
- 22 (23). Раковина с невысоким придавленным завитком и обычно с поперечными складками у шва последнего оборота 3а. *M. (M.) groenlandica groenlandica* (Chemn.)
- 23 (22). Завиток высокий, поперечных складок у шва последнего оборота нет.
- 24 (25). Скульптура из сильных спиральных гребней (обычно 4 на последнем обороте) 7а. *M. (M.) rossica rossica* Dall.
- 25 (24). Скульптура иная.

- 26 (31). Скульптура состоит только из спиральных ребер, последний оборот сравнительно несильный.
- 27 (28). Раковина одноцветная, зеленоватая, завиток высокий и стройный, радула с 4 промежуточными зубами 76. М. (М.) *rossica derjugini* (Bartsch).
- 28 (27). Раковина обычно с поперечными темными полосами или коричневая, завиток более низкий и массивный, радула с 5 промежуточными зубами.
- 29 (30). Скульптура из частых и очень слабых ребер, периферия последнего оборота четко угловатая 86. М. (М.) *ochotensis avachensis* (Bartsch).
- 30 (29). Скульптура из более редких и сильных ребер, периферия последнего оборота менее угловатая или округлая 8а. М. (М.) *ochotensis ochotensis* (Phil.).
- 31 (26). Скульптура из спиральных и обычно из поперечных ребер (поперечные только на верхней части оборотов), последний оборот сравнительно большой.
- 32 (33). Раковина с выпуклым основанием и поперечными ребрами только на самых верхних оборотах 6а. М. (М.) *striata striata* (Brod. et Sow.)
- 33 (32). Раковина с уплощенным основанием и с поперечными ребрами на большей части оборотов 6б. М. (М.) *striata cinerea* (Couth.).
- 34 (1). Раковина без пупка, высококоническая. (2. Подрод *Cantharidoscops* Galkin, subgen. nov.) 11. М. (С.) *frigida* Dall.

1. Подрод MARGARITES s. str.

Раковина коническая, низкоконическая или кубаревидная, с пупком.
Тип подрода: *M. (M.) helicina* (Phipps).

1а. *Margarites (Margarites) helicina helicina* (Phipps) (рис. 16—19).

Phipps, 1774, Voy. North. Pole: 198 (*Turbo*); Fabricius, 1780, Fauna Groenl.: 393 (*Trochus*); Gmelin, 1790, Linn. Syst. Nat., ed. XIII, I, 6: 3574 (*Trochus neritoides*); Montagu, 1808, Test. Brit., Suppl.: 143 (*Helix margarita*); Turton, 1819, Conch. Dict. Brit. Isl.: 229 (*Turbo margarita*); Leach, 1819, Journ. Physiq. Chem. et Hist. Nat.: 464 (*Margarita arctica*); Lowe, 1826, Zool. Journ., II: 107, pl. V, f. 10, 11, 11b (*Turbo margarita*); Totten, 1834, Amer. Journ. Sci. Arts, XXVI: 368, f. 15 (*Turbo inflatus*); Sowerby, 1838: 24 (*Margarita vulgaris*); 25 (*Margarita arctica*); Sowerby, 1841: f. 6 (*Margarita arctica*); f. 13 (*Margarita vulgaris*); Gould, 1841: 255, f. 173* (*Margarita arctica*); Johnston, 1841, Proc. Berwick Club, I: 265 (*Trochus margarita*); Möller, 1842: 8 (*Margarita helicina*); Brown, 1844: 17, pl. X, f. 28—29 (*Turbo margarita*); Thompson, 1844, Rep. Brit. Assoc.: 256 (*Margarita communis*); MacGillivray, 1844, Moll. Anim. Scotl.: 134 (*Phorcus margarita*); Philippi, 1846: 248, T. 37, F. 7 (*Trochus margarita*), F. 8 (*T. arcticus*); 250, T. 37, F. 10 (*T. helycinus*); 283, T. 42, F. 1 (*T. borealis*); Миддендорф, 1849: 69 (*Margarita arctica*, *M. arctica* var. *major*); Forbes a. Hanley, 1850: 531, pl. LXVIII, f. 4, 5, pl. LXXIV, f. 10; pl. C, f. 4 (*Trochus*); Миддендорф, 1851: 203, T. XVII, F. 13—16 (*Margarita arctica* var. *major*); Jeffrey, 1865, III: 295; Packard, 1868: 284, pl. VII, f. 15, 15a (*Margarita companulata*); Jeffrey, 1869, V: pl. LXI, f. 4, 4a (*Trochus*, var. *major*); Gould a. Binney, 1870: 281, f. 542 (*Margarita*); Sars, 1878: 132, t. III, f. 7, 8, t. 21, f. 3, a—b (*Margarita*); Sowerby, 1878a: pl. II, f. 9 (*Margarita vulgaris*), f. 15 (*Margarita*); pl. III, f. 19 (*Margarita arctica*); Krause, 1885: 262 (*Margarita*); Герценштейн, 1885: 670 (*Margarita*); Pilsbry, 1889: 285, pl. 39, f. 63; pl. 64, f. 45—47 (*Margarita*); Fischer, 1887: 825, f. 583, pl. X, f. 7 (*Eumargarita*); Smith, 1899, Proc. Malac. Soc., III: 206, f. 1—2 (*Valvatella beringensis*, *V. albo-lineata*); Книпович, 1901: 443 (*Margarita*); Dautzenberg et Fischer,

1912 : 270 (*Eumargarita*); Odhner, 1912 : 16, 50, pl. 3, f. 26—34; pl. 6, f. 3—5 (*Margarita*); Sowerby, 1913, Ann. Mag. Nat. Hist., (8), XI : 560, pl. IX, f. 8 (*Margarita obliqua*); Дерюгин, 1915 : 525 (*Margarita*); Dall, 1919 : 366 (var. *elevatus*, var. *excavatus*); Dall, 1921 : 180 (ssp. *elevatus*, ssp. *excavatus*; *beringensis*, *albolineatus*); Oldroyd, 1927 : 210 (ssp. *excavata*); 211 (ssp. *elevata*, *beringensis*); 212 (*albolineatus*); Thiele, 1928 : 581 (*beringensis*); Дерюгин, 1928 : 308 (*Margarita*); Thorson, 1944 : 20; Филатова и Зацепин, 1948 : 369, табл. ХСV, фиг. 8.

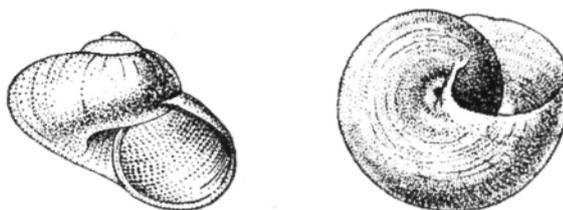


Рис. 16. *Margarites helicina helicina* (Phipps).

Раковина маленькая, низкоконическая, блестящая, гладкая или с нечастыми спиральными бороздками на основании, окраска от голубовато-белой до сине-фиолетовой, реже красно-бурая или оливково-коричневая. Завиток низкий, вершина притупленная, оборотов 3—5, выпуклых, последний оборот особенно сильный, с округлой или слабо угловатой периферией, основание выпуклое. Поперечная скульптура

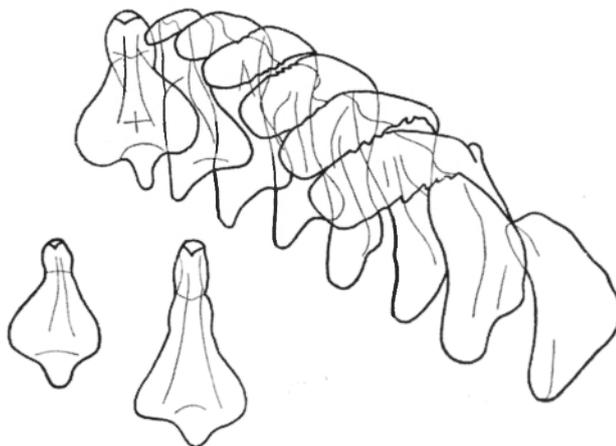


Рис. 17. *Margarites helicina helicina* (Phipps). Радула (внизу — центральные зубы различной формы).

из очень тонких линий роста. Устье округлое, косое; пупок умеренной ширины или узкий, частично закрытый отвороченной внутренней губой.

Радула $\infty \cdot 1(6 \cdot 1 \cdot 6) 1 \cdot \infty$. Лезвие центрального зуба очень короткое.

Размеры: средние — выс. 5.0, шир. 5.7 мм; наибольшие — выс. 11.5, шир. 14.1 мм, оборотов $5\frac{1}{2}$ (Охотское море, у о. Ионы).

В редких случаях у взрослых экземпляров пупок полностью закрыт отворотом внутренней губы, в этом случае на оборотах обычно имеются белые спиральные полосы (f. *albolineata* с Командорских островов). При-

тупленная вершина, гладкий завиток и короткое лезвие центрального зуба радулы служат хорошим отличием *M. helicina* от молодых экземпляров *M. groenlandica umbilicalis*.

Распространение. Амфибореальная форма. Обитает в Карском, Баренцовом, Белом и Норвежском морях, у берегов Гренландии, в северной части Атлантического (до южного побережья Англии и Новой Англии) и Тихого (до Японского моря и Калифорнии) океанов. Известна из плиоценовых отложений Англии и четвертичных отложений Англии, Мурмана, Скандинавии, западной Гренландии и Канады.

Экология. Встречается на глубинах 0—214 м (0—20 м¹), а по Торсону (Thorson, 1944) — до 407 м (у Норвегии); преимущественно

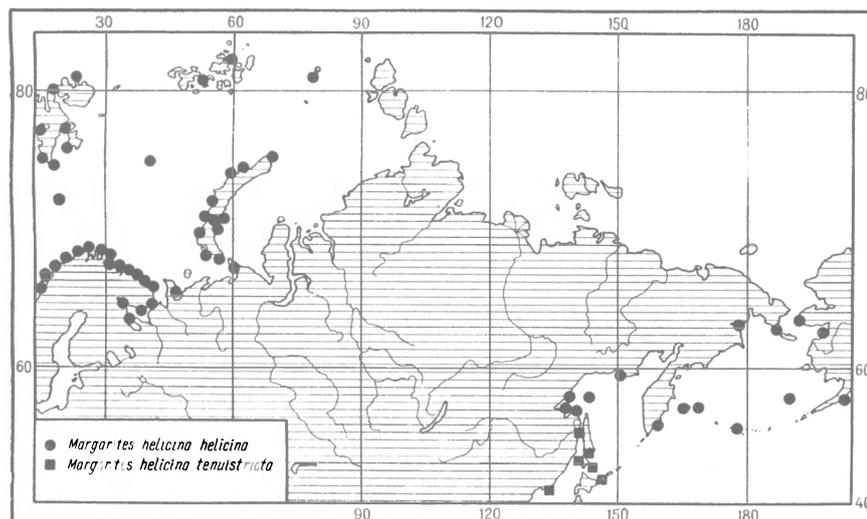


Рис. 18. Распространение *Margarites helicina helicina* (Phipps) и *M. helicina tenuistriata*, ssp. nov. в морях СССР.

на слоевищах водорослей; при температурах от -1.5° до $+15.0^{\circ}$ и соленостях 25—34‰ (32—33‰). Типичный представитель водорослевых группировок верхнего отдела сублиторали и литорали. Наиболее тесно связана с группировкой ламинарий, где является одной из руководящих форм, успешно конкурирующей с другой руководящей формой группировки — *Lacuna vineta* (Mont.) — из-за места на слоевищах (Кузнецов, 1947). На литорали обычно встречается в ваннах или во 2-м этаже III горизонта в группировке фукоидов, но часто и на других водорослях. Выносит различные степени прибойности, не встречаясь только в местах, не защищенных от непосредственного воздействия прибоя. Одна из массовых форм, причем число экземпляров на 1 м² в группировке *Fucus serratus* достигает 44 860 (125.3 г, или 48% к весу всей пробы), а в группировке *Laminaria saccharina* — 16 020 экз. (78.9 г — 77.7%) (цифры по Кузнецову, 1947). Продолжительность жизни обычно не превышает 2 лет (Кузнецов, 1948). Питается растительным детритом (Кузнецов, 1947), сама

¹ Здесь и далее все данные в скобках показывают границы, в которых описываемая форма встречается обычно.

служит второстепенным пищевым объектом для речной и морской камбал (Булычева, 1948).

Просмотрено 304 пробы (2635 экз.).

16. *Margarites (Margarites) helicina tenuistriata* Galkin, ssp. nov. (рис. 18, 19).

Шренк, 1867 : 342 (*Margarita arctica*); Dunker, 1882 : 145 (*Margarita arctica*); Pilsbry, 1895 : 98 (*Margarita helicina*).

Раковина более массивная, окраска от зеленовато-коричневой до красно-фиолетовой; обороты и основание более уплощенные, периферия последнего оборота угловатая. Вся поверхность раковины покрыта очень

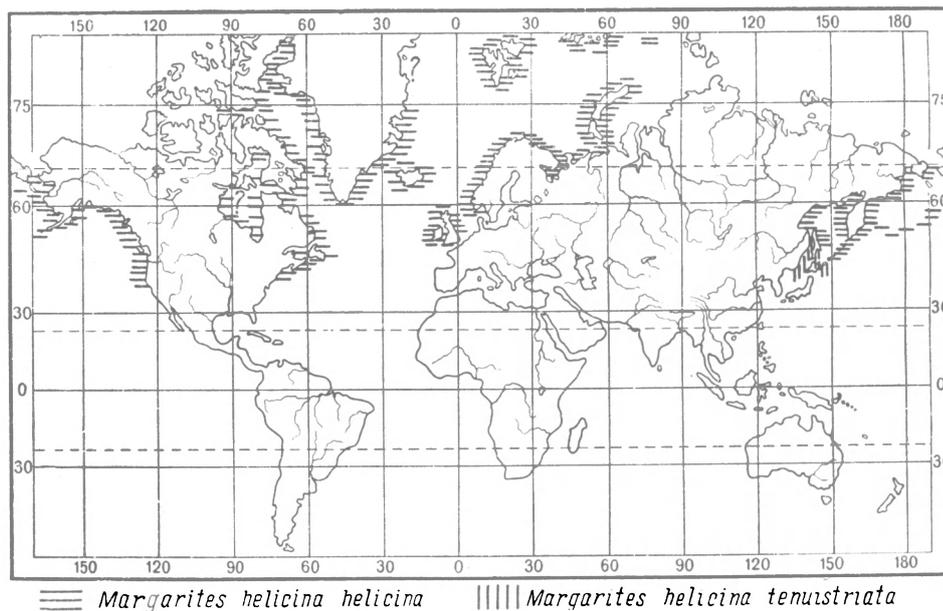


Рис. 19. Распространение *Margarites helicina helicina* (Phipps) и *M. helicina tenuistriata* Galkin, ssp. nov. в Мировом океане.

тонкой спиральной исчерченностью; край входа в пупок угловатый, особенно у края устья.

Радула и средние размеры как у *M. helicina helicina*; наибольшие размеры: выс. 6.3, шир. 6.5 мм, оборотов 5.

Распространение. Северо-тихоокеанская, умеренно-бореальная форма. Обитает в северной части Японского и южной части Охотского морей.

Экология. Встречается на глубинах 0—50 м (0—15 м), при отрицательных температурах зимой и до +23° летом, при солености 31—34‰ (32—33‰). Входит в состав различных водорослевых группировок. Так, по данным Е. Ф. Гурьяновой, на о. Шикотан *M. helicina tenuistriata* представлена в следующих группировках: *Ulva*, *Phyllospadix*, *Fucus*, *Diploderma*, *Iridea*, *Laminaria*, *Sargassum*, *Corallina*, *Amphiroa*, *Costaria*+*Alaria*, *Chordaria*.

Просмотрена 81 проба (426 экз.).

2. *Margarites (Margarites) vorticifera* (Dall) (рис. 20—23).¹

Dall, 1873, Proc. Cal. Acad., V : 59, pl. II, f. 4 a, b (*Margarita*); Krause, 1885 : 260 (*Margarita*); Pilsbry, 1889 : 288, pl. 59, f. 48—50 (*Margarita*); Pilsbry, 1899, Proc. Acad. Sci. Phil., III : 486, f. 1 (*Margarita sharpii*). Dall, 1919, Rep. Can. Arct. Exp. 1913—1918, VIII : 22A (*ecarinatus*); Dall, 1921 : 178 (ssp. *ecarinata*, ssp. *sharpii*); Oldroyd, 1927 : 201, pl. 100, f. 7, 8 (ssp. *sharpii*), 202 (ssp. *ecarinata*); Thiele, 1928 : 582 (var. *ecarinata*).

Раковина небольшая, низкоконическая, не блестящая, окраска от розовато-кремовой до красновато-коричневой. Завиток низкий, оборо-

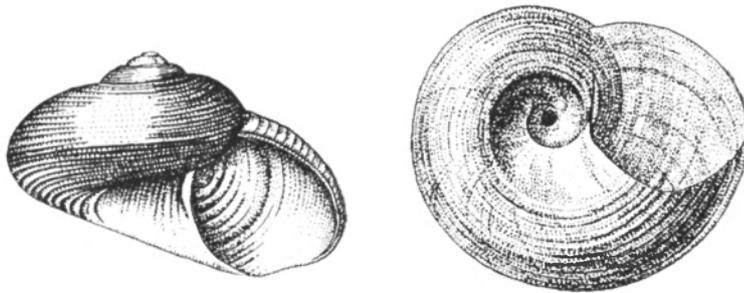


Рис. 20. *Margarites vorticifera* (Dall).

тов 5, выпуклых, последний оборот очень большой, с более или менее угловатой периферией, основание выпуклое. Спиральная скульптура состоит из ребер, покрывающих всю поверхность раковины и иногда заходящих в пупок. Поперечная скульптура состоит из линий роста, зачастую пластинчатых и создающих в таком случае при пересечении со спиральными ребрами слабые вздутия, а также из слабых складок у шва последнего оборота. Устье округлое, косое; пупок воронкообразный, очень широкий.

Радула $\infty \cdot 1(6 \cdot 1 \cdot 6)1 \cdot \infty$, длина лезвия центрального зуба равна примерно $\frac{1}{4}$ длины основания.

Размеры: средние — выс. 8, шир. 12 мм; наибольшие — выс. 13.2, шир. 19.5 мм, оборотов 6 (Берингово море).

По Доллу (Dall, 1919), наибольшая высота 15, ширина 20 мм (Берингово море).

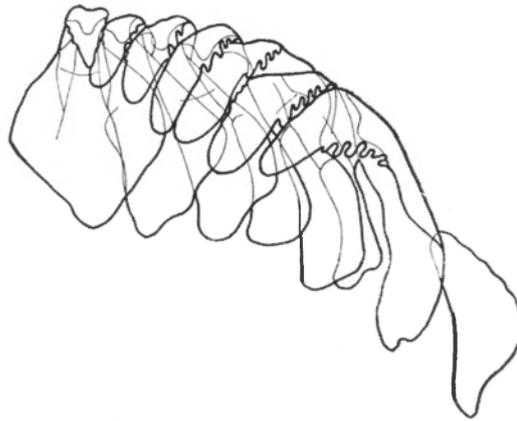


Рис. 21. *Margarites vorticifera* (Dall.) Радула.

¹ Вполне вероятно, что *Margarites pupilla* (Gould) и *M. vorticifera* являются двумя подвидами одного и того же вида, хотя Долл во всех своих работах разделяет их. Но по аналогии с близко им родственной *M. groenlandica*, а также судя по рисунку, приводимому Доллом для *M. rhodia* (Dall, 1921 : 179, pl. 17), последняя форма может быть переходной между *M. pupilla* и *M. vorticifera*. В таком случае правильнее говорить о *M. pupilla pupilla* и *M. pupilla vorticifera*.

Мало изменчивый и хорошо различимый вид. Экземпляры с песчаных грунтов, описанные Доллом (Dall, 1919) как *M. ecarinatus*, имеют более округлую периферию последнего оборота.

Распространение. Северо-тихоокеанский, умеренно-бореальный вид. Обитает в Чукотском, Беринговом, Охотском и Японском морях.

Экология. Встречается на глубинах 5—120 м (20—50 м), на каменистых и галечных грунтах; при температурах от -1.74 до $+16.2^{\circ}$ ($0-3^{\circ}$), соленостях $31.58-34.06\text{‰}$ и содержании кислорода $71-107\%$.

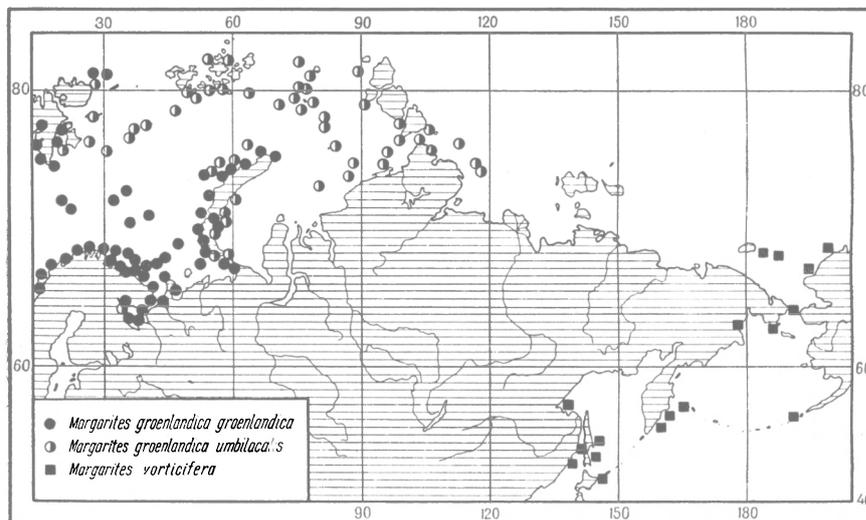


Рис. 22. Распространение *Margarites vorticifera* (Dall), *M. groenlandica groenlandica* (Chemn.) и *M. groenlandica umbilicalis* (Brod. et Sow.) в морях СССР.

Входит в состав группировки *Onuphis*+Mollusca (Чукотское море, у банки Геральда), губок, гидроидов и мшанок (дальневосточные моря).

Просмотрено 24 пробы (47 экз.).

3а. *Margarites (Margarites) groenlandica groenlandica* (Chemnitz) (рис. 22—24).

Chemnitz, 1781, Conch.-Cab., V : 108, T. 171, F. 1671 (*Trochus*); Leach, 1819 : 464 (*Margarita striata*); Lowe, 1826, Zool. Journ., II : 107, pl. V, f. 12, 13, 13b (*Turbo carneus*); Sowerby, 1838 : 25 (*Margarita carnea*); 26 (*Margarita sulcata*, *M. undulata*); Southouy, 1838 : 98, pl. III, f. B (*Turbo incarnatus*); Sowerby, 1841 : f. 1 (*Margarita sulcata*), f. 4 (*M. undulata*), f. 9 (*M. carnea*), f. 10 (*Margarita*); Gould, 1841 : 254, f. 172* (*Margarita undulata*); Brown, 1844 : 17, pl. 10, f. 36—37 (*Turbo carneus*); Philippi, 1846 : 246, T. 37, F. 4 (*Trochus carneus*); 247, T. 37, F. 5 (*Trochus*), F. 6 (*Trochus leachii*); 251, T. 37, F. 13, 14 (*Trochus undulatus*); 284, T. 42, F. 2 (*Trochus fabricii*); 288, T. 42, F. 9 (*Trochus rossi*); Миддендорф, 1849 : 72 (*Margarita undulata*); Forbes a. Hanley, 1850 : 528, pl. LXVIII, f. 1, 2; pl. LXXIII, f. 5, 6 (*Trochus undulatus*); Jeffrey, 1865, III : 298 (*Trochus*, var. *albida*, var. *dilatata*); Jeffrey, 1869, V : pl. 61, f. 5 (*Trochus*); Mörch, 1869 : 23 (*Margarita*, var. *rudis*); Sars, 1878 : 133, pl. III, f. 9; pl. XVIII, f. 4 (*Margarita*); Leche, 1878 : 40 (*Margarita*); 41 (var. *rudis*, var. *intermedia*); Sowerby, 1878a : pl. I, f. 2 (*Margarita undulata*); Герценштейн, 1885 : 670 (*Margarita*, частью); Pilsbry, 1889 : 290, pl. 39, f. 36—41, 53—54, 60; pl. 64, f. 39—41 (*Margarita undulata*); Книпович, 1901 : 442 (*Margarita*); Odhner, 1912 : 17, 60,

pl. 4, f. 4—7, 9—13, 22—25; pl. 6, f. 14, 17, 19, 20 (*Margarita*, var. *undulata*, var. *rudis*, var. *intermedia*); Dautzenberg et Fischer, 1912 : 277 (*Eumargarita*); Дерюгин, 1915 : 526 (*Margarita*); Thiele, 1928 : 582 (частью); Дерюгин, 1928 : 309 (*Margarita*); Thorson, 1944 : 15 (*Margarita*, частью); Филатова и Запелин, 1948 : 369. табл. ХСІ, рис. 1, 1а.

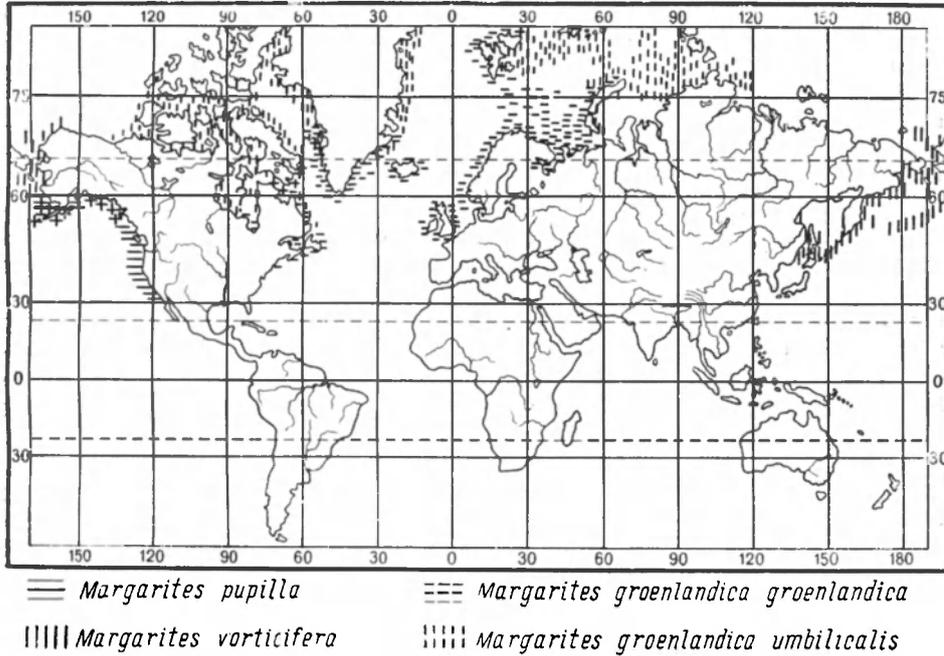


Рис. 23. Распространение *Margarites pupilla* (Gould), *M. vorticifera* (Dall), *M. groenlandica groenlandica* (Chemn.) и *M. groenlandica umbilicalis* (Brod. et Sow.) в Мировом океане.

Раковина небольшая, коническая, тонкая, блестящая, окраска от кремовой до красновато-коричневой. Завиток невысокий, оборотов 5, выпуклых, последний оборот особенно большой и несколько угловатый

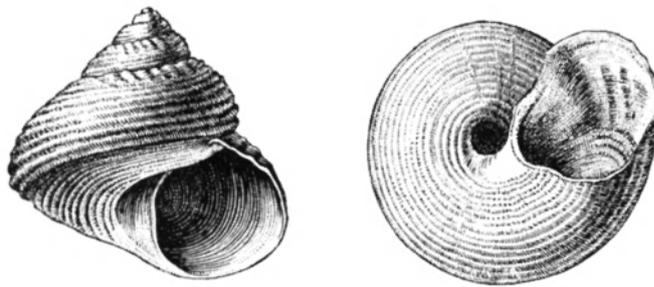


Рис. 24. *Margarites groenlandica groenlandica* (Chemn.).

на периферии, основание слабо выпуклое. Спиральная скульптура состоит из ребер (до 10—12 на последнем обороте), на основании ребра слабее или отсутствуют вовсе. Поперечная скульптура из линий роста

и обычно из мелких складок у шва последнего оборота. Устье округло-угловатое, пупок умеренно широкий.

Радула как у *M. vorticifera*.

Размеры: средние — выс. 6.5, шир. 7.0 мм; наибольшие — выс. 10.1, шир. 10.4 мм, оборотов $6\frac{1}{2}$ (у Соловецких островов).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Северо-атлантическая бореальная форма. Обитает в Карском, Баренцовом, Белом, Норвежском морях, у берегов Гренландии, в северной части Атлантического океана (до южного побережья Англии и Новой Англии). Известна из плиоценовых отложений Англии и Исландии, из четвертичных отложений Англии, Норвегии, Швеции, Шпицбергена, Исландии, Мурмана, Белого моря, западной Гренландии и межледниковых южного побережья Карского моря.

Э к о л о г и я. Встречается на глубинах 0—512 м (2—60 м), в сублиторали на слоевищах водорослей, в элиторали — главным образом на каменистых грунтах; при температурах от -1.75 до $+13.0^\circ$ ($0-5^\circ$) и соленостях $23.62-35.00\text{‰}$ ($32.5-33.00\text{‰}$). Типичный представитель водорослевой зоны сублиторали, где входит в состав группировки красных водорослей (одна из рукоолящих форм), а также группировок литотамний и ламинарий. На литорали обитает в ваннах или во 2-м этаже III горизонта на водорослях. В элиторали встречается в группировках губок и гидроидов (Кольский залив), *Phallusia obliqua* (Кольский залив), *Balanus phorcatus*+*Astarte crenata* (Баренцово море, Мотовской залив), *Strongylocentrotus droebachiensis*+*Balanus* (Баренцово море, Гусиная банка), *Serripes groenlandicus*+*Pelonaia corrugata*+*Alcionidium disciforme* (Баренцово море, Печорский район). Является второстепенным пищевым объектом для морской камбалы и камбалы-ершеватки (Булычева, 1948).

Просмотрено 390 проб (1341 экз.).

36. Margarites (Margarites) groenlandica umbilicalis (Broderip et Sowerby) (рис. 22, 23, 25).

Broderip a. Sowerby, 1829, Zool. Journ., IV : 371 (*Margarita*); Sowerby, 1838 : 26 (*Margarita*); Sowerby, 1841 : f. 5 (*Margarita*); Möller, 1842 : 8 (*Margarita undulata* var. *laevior*); Philippi, 1846 : 245, T. 37, F. 2 (*Margarita*); Jeffrey, 1865 : 299 (var. *laevior*); Mörch, 1869 : 23 (var. *laevigata*); Lesche, 1878 : 40 (var. *laevigata*); Sowerby, 1878a : pl. I, f. 1 a, b (*Margarita*); Герценштейн, 1885 : 670 (*Margarita*, частью); Pilsbry, 1889 : 288, pl. 39, f. 61—62, 64; pl. 64, f. 39—41 (*Margarita*); Поллонера, 1901, Boll. Mus. Torino, XVI : 392 (*Margarita aloysi-abaudiae*); Книпович, 1901 : 442 (*Margarita*); Odhner, 1912 : 17, 60, pl. 4, f. 8, 14—21, 26—27; pl. 6, f. 15, 16, 18 (*Margarita groenlandica* var. *laevigata*, var. *laevior*); Дерюгин, 1915 : 526 (*Margarita*); Baker, 1919, New York Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., XLI : 504 (ssp. *spiralis*); Dall, 1921 : 181, pl. 18, f. 7, 8; Oldroyd, 1927 : 215; Thiele, 1928 : 582 (частью); Дерюгин, 1928 : 309 (*Margarita*); Thorsen, 1944 : 15 (*Margarita* частью); Филатова и Зацепин, 1948 : 369, табл. XC, рис. 10, a.

Раковина низкоконическая, синевато-роговой или розоватой окраски. Завиток низкий, но вершина приподнятая; оборотов 5; последний оборот очень большой, основание выпуклое. Поверхность раковины совершенно гладкая с редкими¹ спиральными бороздками, особенно на двух-трех верхних оборотах; поперечная скульптура только из тонких линий роста. Устье округлое, пупок широкий и глубокий.

Размеры: середине — выс. 10, шир. 13 мм; наибольшие — выс. 16.8, шир. 20.5 мм — оборотов $6\frac{1}{2}$ (Баренцово море).

¹ Расстояние между спиральными бороздками у *M. groenlandica umbilicalis* вдвое большее, чем между ребрами *M. groenlandica groenlandica*.

По Однеру (Odhner, 1912), наибольшие размеры, соответственно, 18.5—24.07 (Гренландия).

Приподнятая заостренная вершина, спиральные бороздки на оборотах и длинное лезвие центрального зуба радулы служат хорошим отличием *M. groenlandica umbilicalis* от *M. helicina helicina*.

Распространение. Арктическая форма. Обитает в море Лаптевых, Карском, Баренцовом, Белом, Норвежском морях, у берегов Гренландии, северной Канады и Аляски — до мыса Барроу (Dall, 1887. Proc. U. S. Nat. Mus., IX: 206).¹

Экология. Встречается на глубинах 5—365 м (10—110 м), преимущественно на слоевищах водорослей и каменистых грунтах; при температурах от -1.9 до $+2.15^{\circ}$ (от -1.7 до -0.5°) и соленостях 27.78—

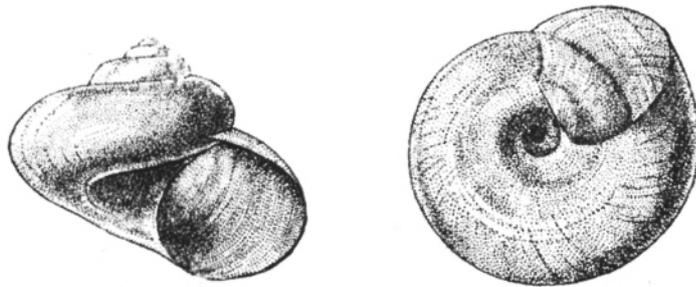


Рис. 25. *Margarites groenlandica umbilicalis* (Brod. et Sow.).

35.01‰ (33.5—34.5‰). Обитая в сублиторали, входит в состав группировок красных водорослей, литогамния и ламинарий.

Просмотрено 114 проб (425 экз.).

4. *Margarites (Margarites) gigantea* (Leche) (рис. 26—29).

Leche, 1878: 43, t. II, f. 11, a—c (*Margarita argentata* var. *gigantea*); Krause, 1885: 261 (*Margarita frielei*); Thiele, 1906, Frankf. a. Maine Nachrbl. deutsch. Malac. Ges., XXXVIII: 15 (*Margaritopsis frielei*); Odhner, 1912: 16, 55, pl. 3, f. 44; pl. 4, f. 2, 3; pl. 6, f. 11, 12 (*Margarita olivacea* var. *gigantea*); Dall, 1919: 366 (*pribiloffensis*); Dall, 1921: 180 (*pribiloffensis*), 181 (*Margaritopsis frielei*); Oldroyd, 1927: 212 (*pribiloffensis*); 215 (*Margaritopsis frielei*); Thiele, 1928: 581 (*olivacea*, часть; *pribiloffensis*), 583 (*frieley*); Thorson, 1944: 26 (*Margarita olivacea*, часть).

Раковина небольшая, кубаревидная, неблестящая, окраска желтоватая или голубовато-желтоватая, иногда с зеленоватым оттенком. Завиток невысокий; оборотов 4, вынуклых, последний оборот относительно большой и округлый на периферии, основание выпуклое. Спиральная скульптура состоит из частых бороздок, покрывающих всю поверхность раковины: поперечная скульптура — только из линий роста. Устье округлое, пупок умеренно широкий.

Радула $\infty \cdot 1$ (4.1.4) 1. ∞ , лезвия центрального и промежуточного зубов очень узкие, длинные, зазубренные лишь у основания.

Размеры: средние — выс. 6.2, шир. 6.2 мм; наибольшие — выс. 14.5, шир. 13.8 мм, оборотов $5\frac{1}{2}$ (Берингово море).

¹ Но по данным Канадской арктической экспедиции (Dall, 1919, Rep. Can. Arct. Expr. 1913—1918, VIII: 13a) — только до 115° в. д.

Margarites gigantea весьма похожа на *M. olivacea* (Brown), отличаясь, однако, желтоватой окраской, кубаревидной формой раковины, а в особенности числом и формой промежуточных зубов радулы. Отсутствие переходных экземпляров между этими двумя формами заставляет считать *M. gigantea* отдельным видом, как предполагал еще Тиле (Thiele,



Рис. 26. *Margarites gigantea* (Leche).



Рис. 27. *Margarites gigantea* (Leche).
Радула.

1921), а не вариеетом, как это сделал Леке (Leche, 1878) при первоописании. Это тем более справедливо, что у этих, очевидно, весьма близких видов существуют еще различия в биологии и распространении. Большинство авторов вплоть до настоящего времени вообще не выделяет

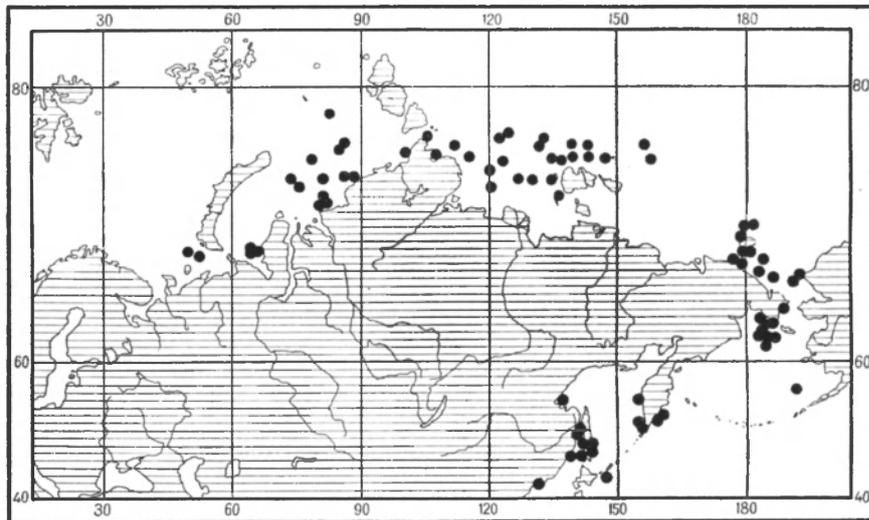


Рис. 28. Распространение *Margarites gigantea* (Leche) в морях СССР.

M. gigantea даже в качестве вариеета. Поэтому очень трудно разобраться как в синонимии *M. olivacea* и *M. gigantea*, так и в их распространении в гренландских и североамериканских водах. В частности, можно предполагать, что *M. harrisoni* (Hancock, 1846) из западной части пролива Дэвиса описана по смеси обоих видов.

Распространение. Арктическо-бореальный вид. Обитает в морях Северного Ледовитого океана (исключая Белое и Порвежское

моря и побережья Гренландии), в Беринговом, Охотском и Японском морях. Известен из послеледниковых отложений южного побережья Карского моря.

Экология. Встречается на глубинах 6—189 м (20—100 м), преимущественно на илистых грунтах; при температурах от -1.8 до $+10.1^{\circ}$ ($-1.7-0^{\circ}$), соленостях $26.14-34.54\text{‰}$ ($32-34.25\text{‰}$) и содержании кислорода от 36 до 100% и выше (65—80%). Входит в состав группировок *Ophiura sarsi*+*Yoldia* (северная часть Берингова моря), *Macoma calcarrea*+*Nucula tenuis* (южная часть Чукотского и северная часть Берингова

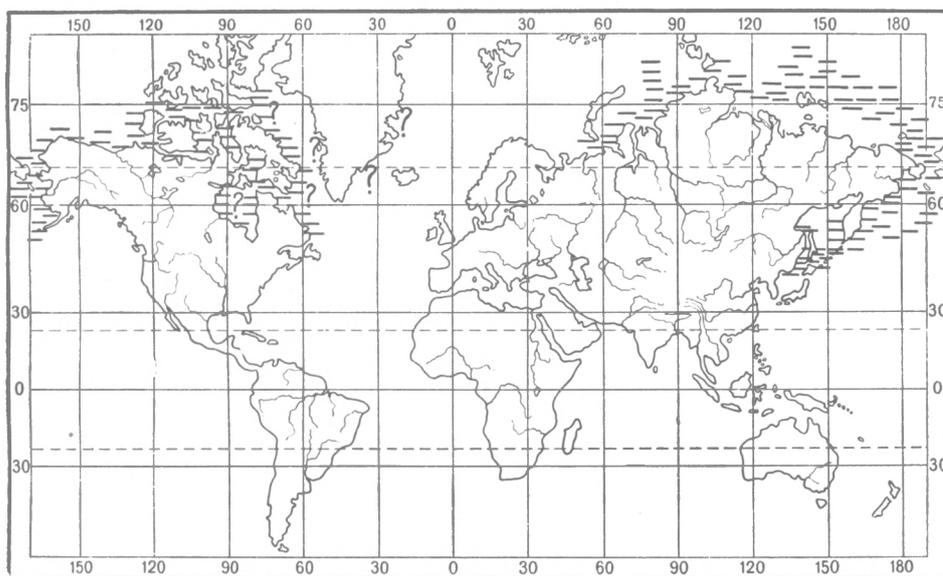


Рис. 29. Распространение *Margarites gigantea* (Leche) в Мировом океане.

морей), *Nucula tenuis*+*Yoldia johanni*+*Turritella*+*Macoma calcarrea*+*Amphiodia crateradmeta*+*Polychaeta* (Татарский пролив у южного Сахалина), *Echinarachnius parma*+*Solariella*+*Venus*+*Elphidium* (у юго-восточной Камчатки). Является второстепенным пищевым объектом звездчатой камбалы.

Просмотрено 120 проб (545 экз.).

5а. *Margarites (Margarites) olivacea olivacea* (Brown) (рис. 30—33).

Brown, 1827, *Illustr. Rec. Conch. Gr. Brit. a. Irel.* : pl. 46, f. 30, 31, (*Turbo*); Gould, 1841 : 256, f. 174* (*Margarita argentata*); Möller, 1842 : 8 (*Margarita glauca*); Brown, 1844 : 17, pl. X, f. 30, 31 (*Turbo*); Philippi, 1846 : 285, T. 42, F. 4 (*Trochus argentatus*); Hancock, 1846, *Ann. Mag. Nat. Hist.*, ser. 1, XVIII : 325, pl. V, f. 4, 5 (*Margarita harrisoni*); Jeffrey, 1869 : 202 (*Trochus glaucus*); Jeffrey, 1877, *Ann. Mag. Nat. Hist.*, ser. 4, XIX : 237 (*Trochus*); Sars, 1878 : 134, t. 9, f. 6, a, b, c, t. III, f. 10 (*Margarita*); Leche, 1878 : 43 (*Margarita argentata*); Pilsbry, 1889 : 289, pl. 39, f. 47, 48; pl. 64, f. 48, 49 (*Margarita argentata*); Книпович, 1901 : 444 (*Margarita*); Chaster, Melville, Knight a. Hoyle, 1901, *Journ. Conch.*, X : 16 (*Eumargarita*); Locard, 1903, *Turbinidae d. Mers d'Europe* : 45 (*Solariella*); Odhner, 1912 : 16, 55, pl. 3, f. 41—46; pl. 4, f. 1; pl. 6, f. 8—10, 13 (*Margarita*); Dautzenberg et Fischer, 1912 : 275 (*Eumargarita*, частью); Дерюгин, 1915 : 526 (*Margarita*); Dall.

1921 : 180; ? Dall, 1926, Proc. Biol. Soc. Wash, XXXIX : 59 (*grosvenori*); Oldroyd, 1927 : 214; Thiele, 1928 : 581, ? 583 (*grosvenori*); Дерюгин, 1928 : 308 (*Margarita*); Løuning, 1932, Norweg. N. Pol. Exp. «Maud», V, 14 : 6; Thorson, 1944 : 26 (*Margarita*, частью); Филатова и Зацепин, 1948 : 369, табл. XCV, рис. 9, 9а.

Раковина маленькая, коническая, неблестящая. Окраска от бледно-голубоватой до темно-серовато-синей, иногда с зеленоватым или розоватым оттенком; изредка верхняя часть оборотов более темная. Завиток высокой, оборотов 4, выпуклых, последний оборот более или менее угловатый на периферии, основание слегка уплощенное. Спиральная скульптура из частых бороздок, покрывающих всю поверхность раковины; поперечная скульптура только из линий роста. Устье округлое, пупок умеренно широкий.



Рис. 30. *Margarites olivacea olivacea* (Brown).



Рис. 31. *Margarites olivacea olivacea* (Brown).
Радула.

Радула $\infty \cdot 1$ (5.1.5) 1.∞, лезвия центрального и промежуточных зубов не широкие, с сильными боковыми зубчиками.

Размеры: средние — выс. 4.7, шир. 4.5 мм; наибольшие — выс. 7.4, шир. 6.5 мм, оборотов 5½ (Карское море).

Завиток варьирует от высокого, почти пирамидального, до низкого, сдавленного, как у *M. helicina*. Высокие экземпляры обычно имеют более сильные спиральные бороздки и слабо угловатую периферию последнего оборота, низкие же — наоборот.

Margarites olivacea весьма похожа на *M. gigantea*, с которой она и смешивается большинством авторов. Отличительными признаками для *M. olivacea* служат серо-синеватый тон окраски, угловатая периферия последнего оборота, а в особенности радула с 5 промежуточными зубами.

Распространение. Арктическая форма. Обитает в морях Северного Ледовитого океана, в северной части Атлантического океана (до Гебридских островов и Новой Англии), единично — в Чукотском и дальневосточных морях. Известна из четвертичных отложений Англии, Скандинавии, Западной Гренландии и Канады.

Экология. Встречается на глубинах 2—368 м (20—150 м), а по Торсону (Thorson, 1944) — до 917 м (у Новой Англии), преимущественно на песчанисто- или илисто-каменистых грунтах или на песчанистом иле; при температурах от -1.9 до $+4.57^{\circ}$ (-1.6° — 1.0°), соленостях 25.62—34.85‰ (33.5—34.8‰) и содержании кислорода от 53 до 100% и выше. Входит в состав группировок *Balanus phorcatus*+*Astarte crenata* (Мотов-

ской залив), *Phascolosoma margaritaceum*+*Spiochaetopterus typicus*+
Ctenodiscus crispatus+*Astarte crenata*+*Strongylocentrotus droebachiensis*

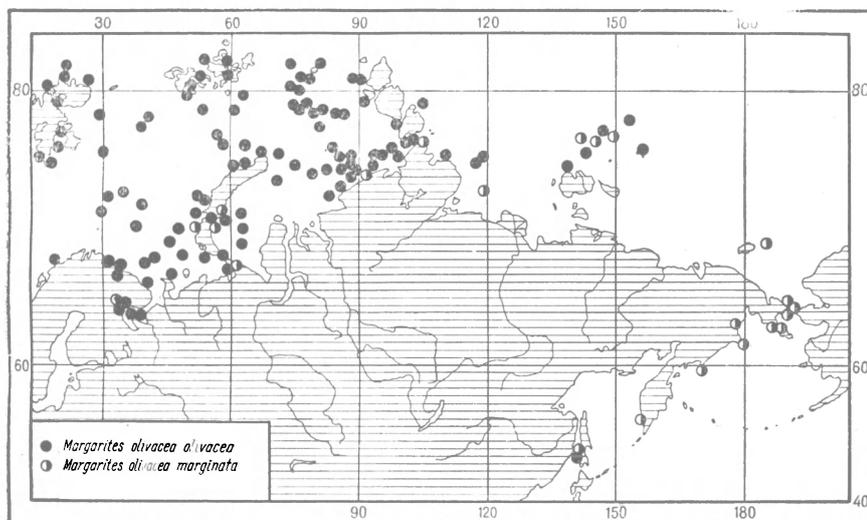


Рис. 32. Распространение *Margarites olivacea olivacea* (Brown) и *M. olivacea marginata* Dall в морях СССР.

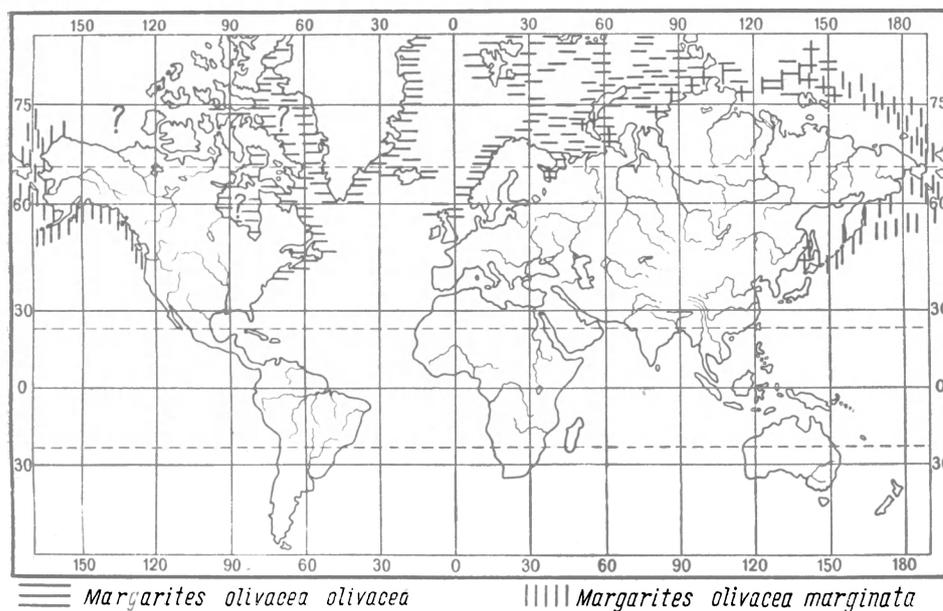


Рис. 33. Распространение *Margarites olivacea olivacea* (Brown) и *M. olivacea marginata* Dall в Мировом океане.

(Центральная возвышенность Баренцова моря) *Macoma calcarea*+
Ophiura robusta+*Ophiopholis aculeata*+*Strongylocentrotus* (у северо-запад-

ного побережья Новой Земли), *Alcyonidium* (Маточкин Шар), губок, гидроидов и мшанок (Белое море).

Просмотрено 208 проб (70 экз.).

5б. *Margarites (Margarites) olivacea marginata* Dall (рис. 32—34).

Krause, 1885 : 261 (*Margarita olivacea*); Dall, 1919 : 367; Dall, 1921 : 180, pl. 16, f. 1—2.

Завиток низкий, спиральные бороздки на оборотах почти или совершенно отсутствуют, иногда верхняя часть последнего оборота с несильными поперечными складками.

Размеры: средние — выс. 4.3, шир. 4.5 мм; наибольшие — выс. 6.0, шир. 7.0 мм, оборотов 5 (Чукотское море).

К этой разновидности были отнесены экземпляры *M. olivacea*, почти или совершенно не имевшие спиральных бороздок на оборотах. Судя по их распространению, они заслуживают выделения в особый подвид. Однако их тождественность с *M. olivacea marginata* Dall установлена пока что в известной мере предположительно. Экземпляры из наших морей лишены поперечных складок у шва последнего оборота, в то время как по описанию и рисунку Долла, а также по имеющейся в Зоологическом институте АН СССР раковине *M. olivacea marginata* с о. Уналашка (Алеутские острова) американские экземпляры имеют эти складки. В остальном же признаки сходятся (описания или рисунка радулы Долл не приводит). В последующих работах Долл не упоминает, все ли



Рис. 34. *Margarites olivacea marginata* Dall.

M. olivacea marginata снабжены такими складками (ср. *M. groenlandica* typ. и *M. vorticijera*, где подобные складки то имеются, то отсутствуют). Кроме того, наши берингоморские экземпляры мельче американских, имеют меньше оборотов и, следовательно, у них не вырастает оборот, несущий складки.

Исходя из сказанного выше, в настоящее время более целесообразно причислить наши гладкие *M. olivacea* к *M. olivacea marginata*, переведя последнюю в подвид, чем вводить для этих экземпляров новое название, которое в недалеком будущем может лишь увеличить и без того обширную синонимичию моллюсков.

Распространение. Арктическо-бореальная форма. Обитает в Белом, Баренцовом, Карском море, море Лаптевых, Восточно-Сибирском, Чукотском, Беринговом, Охотском, Японском морях, у тихоокеанского побережья Северной Америки (до Орегона).

Экология. Встречается на глубинах 5—136 м, преимущественно на илисто-каменистых и каменистых, а также на илистых и песчаных грунтах; при температурах от -1.76 до $+3.11^{\circ}$ (-0.5 — 1.5°), соленостях 28.62—35.04‰ (32.5—33.5‰) и содержании кислорода 71—104%. Входит в состав группировки губок, гидроидов и мшанок (Берингово море).

Просмотрено 37 проб (135 экз.).

6а. *Margarites (Margarites) striata striata* (Broderip et Sowerby) (рис. 35—38).

Broderip et Sowerby, 1829, Zool. Journ., IV : 371 (*Margarita*); Sowerby, 1838 : 25 (*Margarita*); Sowerby, 1841 : f. 3, 18 (*Margarita*); Philippi, 1846 : 249, T. 37, F. 9 (*Trochus polaris*); Mörch, 1869 : 23 (*Margarita*

cinerea var. *grandis*); Kiener, [(1834) 1873—1880]: pl. 19, f. 2 (*Turbo corneus*) Sars, 1878: 134, t. 9, f. 1, a—c (*Margarita cinerea*); Leche, 1878: 42 (*Margarita cinerea* var. *grandis*); Sowerby, 1878a: pl. I, f. 7 (*Margarita*); pl. III, f. 21 (*Margarita cornea*); f. 24 (*Margarita maxima*); Krause, 1885: 260 (*Margarita cinerea*); Friele, 1886, Norske Nord.-Exp. 1876—1878, XVI, Zoologi, Mollusca, II: 31, pl. XII, f. 1 (*Margarita*), 32, pl. XII, f. 2, 3 (var. *margaritifera*); Pilsbry, 1889: 291, pl. 37, f. 5, pl. 44, f. 20, 25; pl. 60, f. 29 (*Margarita cinerea*, частью); Книпович, 1901: 441 (*Margarita cinerea* var. *grandis*); Odhner, 1912: 17, 62, pl. 4, f. 30, 32, 34—36, pl. 5, f. 1, 2, pl. 7, f. 1, e—h, 2, 4 (*Margarita cinerea* var. *striata*); Dautzenberg et Fischer, 1912: 273 (*Eumargarita cinerea*, частью); Dall, 1919: 364 (*shannonicus*); Dall, 1921: 178, pl. 17, f. 11, 12 (*sordida*); Thiele, 1928: 582 (*cinerea striata*); Løynning, 1932, Norweg. N. Pol. Exp. «Maud», V, 14: 7, t. I, f. 2, 3 (*cinerea*); Thorson, 1944: 23 (*Margarita cinerea*, частью); Филатова и Зацепин, 1948: 369, табл. XCVI, рис. 2, 2a (*cinereus*, частью).

Раковина небольшая, коническая, неблестящая, зеленовато-серой окраски. Завиток высокий, оборотов 6, выпуклых, периферия послед-

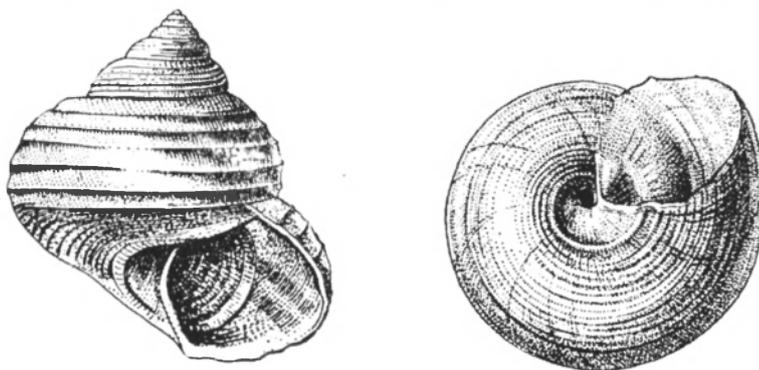


Рис. 35. *Margarites striata striata* (Brod. et Sow.).

него оборота округлая, основание выпуклое. Спиральная скульптура из ребер (2—3 на верхних, 5—10 на последнем обороте) и более слабых и частых ребер на основании, или же среднее поле основания гладкое, околопупочного кия нет, или он слабый. Поперечная скульптура обычно из ребрышек на верхней части начальных оборотов и линий роста (иногда сильно развитых, пластинчатых). Устье округлое, пупок умеренной ширины.

Радула $\infty \cdot 1$ (4.1.4) 1. ∞ , лезвие центрального зуба с тупым округлым концом и 8—16 зубчиками на каждой стороне.

Размеры: средние — выс. 14, шир. 14 мм; наибольшие — выс. 29.1, шир. 27.3 мм, оборотов $6\frac{3}{4}$ (Берингово море).

Молодые экземпляры из Чукотского и Берингова моря отличаются приплюснутой вершиной; экземпляры с твердых грунтов из Берингова и Охотского моря имеют толстую раковину и многочисленные, но слабые спиральные ребра.

Округлая периферия последнего оборота, выпуклое основание и форма зубов радулы¹ отличают этот подвид от *M. striata cinerea*. Высота обычно равна ширине, но у экземпляров из юго-восточной части Баренцова моря, переходных к ssp. *cinerea*, высота больше ширины.

¹ Различия в радуле касаются только взрослых экземпляров *M. striata striata* так как радула молодых экземпляров тождественна с радулой *M. striata cinerea*.

Распространение. Арктическая циркумполярная форма. Обитает в морях Северного Ледовитого океана (исключая Белое море), в Беринговом и — единично — в Охотском морях.



Рис. 36. *Margarites striata striata* (Brod. et Sow.). Радула.

Экология. Встречается на глубинах 5—368 м (20—100), преимущественно на илистых (часто с примесью камня, гальки и т. п.), а также на илисто-песчаных грунтах; при температурах от -1.96 до $+6.27^{\circ}$

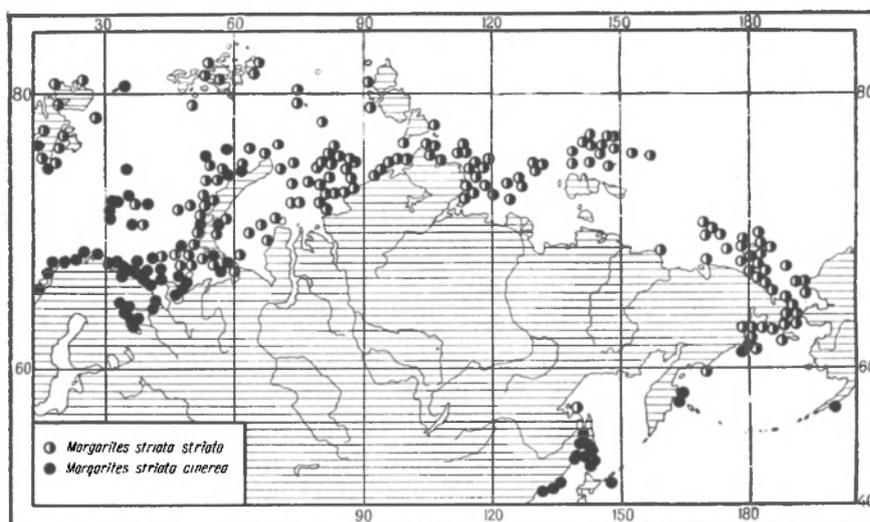


Рис. 37. Распространение *Margarites striata striata* (Brod. et Sow.) и *M. striata cinerea* (Couth.) в морях СССР.

($-7.75-0^{\circ}$), соленостях $24.70-35.05\text{‰}$ ($32.5-34.5\text{‰}$) и содержании кислорода $42-110\%$ ($70-90\%$). Входит в состав группировок *Leda* + *Nucula* + *Maldanidae* (Чукотское море, к юго-востоку от о. Геральд), *Macoma calcarea* + *Nucula tenuis* (южная часть Чукотского и северная часть Берингова морей), *Echinarachnius parva* (там же), губок, гидроидов и мшанок (северная часть Берингова моря).

Просмотрена 341 проба (1666 экз.).

66. *Margarites (Margarites) striata cinerea* (Couthouy) (рис. 37—40).

Couthouy, 1838 : 99, pl. III, f. 9 (*Turbo*); Gould, 1841 : 252 (*Margarita*); Philippi, 1846 : 252, t. 37, f. 15 (*Trochus*); Möller, 1842 : 8 (*Margarita striata* var. *groenlandica*); Миддендорф, 1849 : 74 (*Margarita striata*); Sars, 1878 : 135, t. 21, f. 4, 5 a—b (*Margarita cinerea* var. *grandis*); Герценштейн, 1885 : 672 (*Margarita*); Pilsbry, 1889 : 291, pl. 60, f. 27, 28, pl. 64, f. 53, 54 (*Margarita*, частью); Книпович, 1901 : 441 (*Margarita*); Odhner, 1912 : 17, 62, pl. 4, f. 28, 29, 31, 33, 37; pl. 5, f. 3—5, pl. 7, f. 1, a—d. 3 (*Margarita*); Dautzenberg et Fischer, 1912 : 273 (*Eumargarita*, частью); Дерюгин, 1915 : 526 (*Margarita*); Dall, 1919 : 364 (*rudis*); Dall, 1921 : 178, 179, pl. 18, f. 13, 14 (*rudis*); Oldroyd, 1927 : 201, 204 (*rudis*); Thiele, 1928 : 582; Дерюгин, 1928 : 308 (*Margarita*); 309 (*Solariella obscura* var. *bella*); Thorson, 1944 : 23 (*Margarita*, частью); Филатова и Зацепин, 1948 : 369 (частью).

Периферия последнего оборота гребневидная от проходящего по ней спирального ребра, основание уплощенное. Спиральная скульптура из

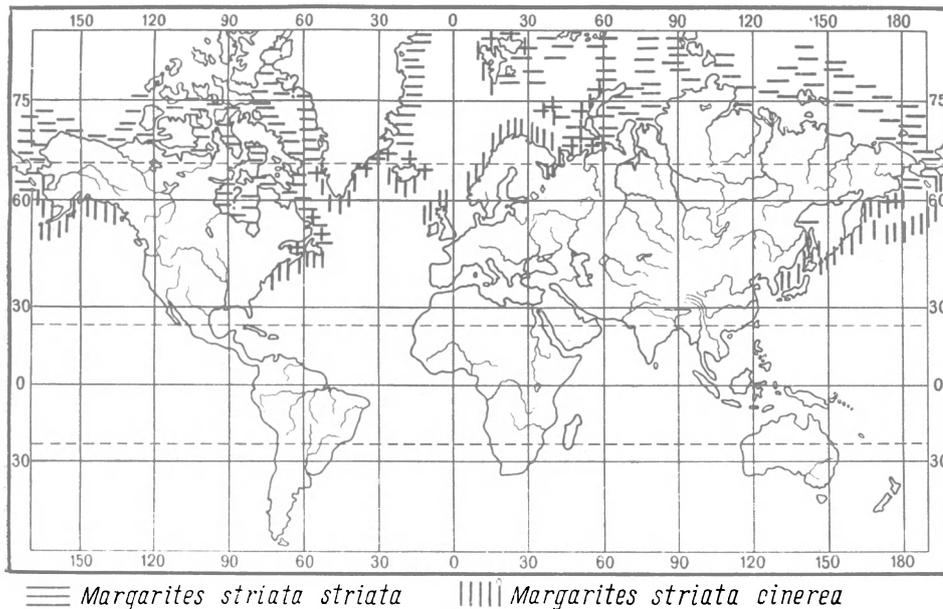


Рис. 38. Распространение *Margarites striata striata* (Brod. et Sow.) и *M. striata cinerea* (Couth.) в Мировом океане.

ребер (от одного на верхних до 4—5 на последнем обороте) и более частых и слабых ребер на основании, или основание гладкое. Поперечная скульптура из ребрышек на верхней части оборотов (иногда доходящих до конца последнего оборота) и линий роста. Устье угловатое, слегка ромбическое.

Радула ∞·1 (4·1·4) 1·∞, лезвие центрального зуба заостренное, с 5—8 зубчиками на каждой стороне.

Размеры: средние — выс. 10, шир. 9 мм; наибольшие — выс. 16.4, шир. 16.6 мм, оборотов 7 (Охотское море).

Распространение. Амфибореальная форма. Обитает в Карском, Баренцовом, Белом, Норвежском морях, у берегов Гренландии и Новой Англии, в Беринговом, Охотском и Японском морях и в заливе Аляска. Известна из плиоценовых отложений Исландии и из четвертич-

ных отложений Англии, Норвегии, Швеции, Исландии, Шпицбергена, Мурмана, западной Гренландии, восточной Канады и межледниковых и послеледниковых отложений южного побережья Карского моря.

Экология. Встречается на глубинах 0—2440 м (20—100), преимущественно на илесто-каменистых, каменистых и песчаных грунтах;

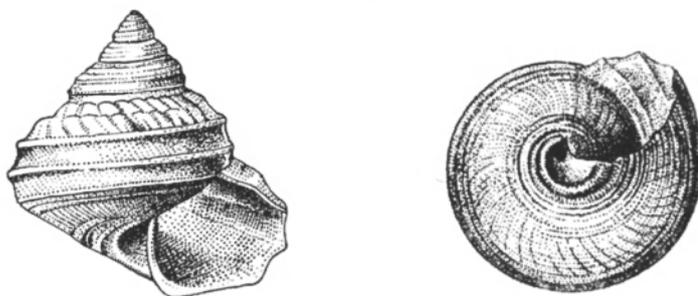


Рис. 39. *Margarites striata cinerea* (Couth.).

при температурах от -1.36 до $+14.6^{\circ}$ ($0-3^{\circ}$), соленостях $27.47-34.87\text{‰}$ ($32-34.5\text{‰}$) и содержании кислорода $65-109\%$ ($75-100\%$). Входит в состав группировки *Phallusia obliqua* (Кольский залив), *Serripes groenlandicus* (Баренцово море, западнее Канина Носа), губок, гидроидов и мшанок (Белое море), *Gorgonocephalus caryi* + *Chiridota pellucida* +



Рис. 40. *Margarites striata cinerea* (Couth.). Радула.

Stegophiura nodosa + *Chionocetes opilio* + Mollusca (Охотское море, заливы Терпения и Анива).

Просмотрено 226 проб (498 экз.).

7а. *Margarites (Margarites) rossica rossica* Dall (рис. 41—43).

Dall, 1919 : 365; Dall, 1925 : 24, pl. 25, f. 1 (*Pupiliaria*).

Раковина небольшая, коническая, неблестящая, кремово-зеленоватой окраски. Завиток высокий, оборотов 7, выпуклых, периферия последнего оборота гребневидная, основание выпуклое. Спиральная скульптура

из гребней (на последнем обороте обычно 4), иногда между ними вклиниваются слабые промежуточные ребра; основание с 8—15 хорошо выраженными ребрами; околопупочный киль широкий и уплощенный, или его нет. Поперечная скульптура из линий роста, а на втором и третьем оборотах из нечастых слабых ребрышек. Устье угловатое, слегка ромбическое, внутренняя губа отогнута и закрывает $\frac{1}{2}$ — $\frac{1}{3}$ пупка; пупок умеренной ширины.

Радула ∞·1 (4·1·4) 1·∞, лезвия центрального и промежуточного зубов кинжаловидные.

Размеры: средние — выс. 23, шир. 23 мм; наибольшие — выс. 34.2, шир. 32.1 мм, оборотов 9.

Экземпляры из Японского моря имеют более слабую скульптуру.

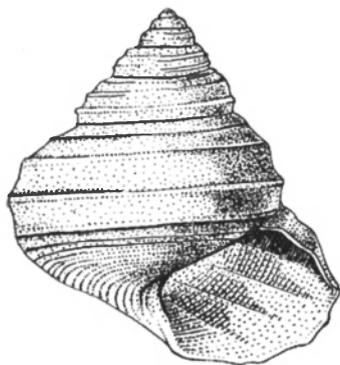


Рис. 41. *Margarites rossica rossica* Dall. Рис. 42. *Margarites rossica rossica* Dall. Радула.

Распространение. Северо-тихоокеанская, умеренно-бореальная форма. Обитает в Охотском и Японском морях и у южного побережья о. Хоккайдо.

Экология. Встречается на глубинах 47—320 м (50—150 м) на илистых и илисто-песчаных грунтах; при температурах от -1.5 до $+2.83^{\circ}$ (-1.0 — 1.0°), соленостях 32.60—34.00‰ (32.5—33.5‰) и содержании кислорода от 65% и выше. Входит в состав группировки *Leda* (Охотское море, заливы Терпения и Анива), *Gorgonocephalus caryi*+*Chiridota pellucida*+*Stegophiura nodosa*+*Chionocetes opilio*+Mollusca (там же), *Yoldia*+*Macoma calcarea*+*Musculus*+*Polychaeta* (Охотское море, залив Терпения).

Просмотрено 29 проб (80 экз.).

76. *Margarites (Margarites) rossica derjugini* (Bartsch) (рис. 43, 44).

Впервые этот подвид описан и изображен Барчем (Bartsch, MS) под названием *Pupillaria derjugini*.

Завиток высокий, стройный, периферия последнего оборота слабо угловатая. Спиральная скульптура из ребер (5—8 на последнем обороте); на основании ребра более частые и слабые, особенно на срединном поле, где они могут и вовсе отсутствовать; околопупочный киль есть или отсутствует.

Средние размеры — как у *M. rossica rossica*; наибольшие размеры — выс. 36.7, шир. 33.1 мм, оборотов 9. (Охотское море).

Однотонная окраска, пупок умеренной ширины, высокий и стройный завиток, более слабая и частая ребристость отличают этот подвид от *M. ochotensis ochotensis* f. *kamchatica*.

Отличие от *M. striata* состоит в том, что у *M. rossica derjugini* последний

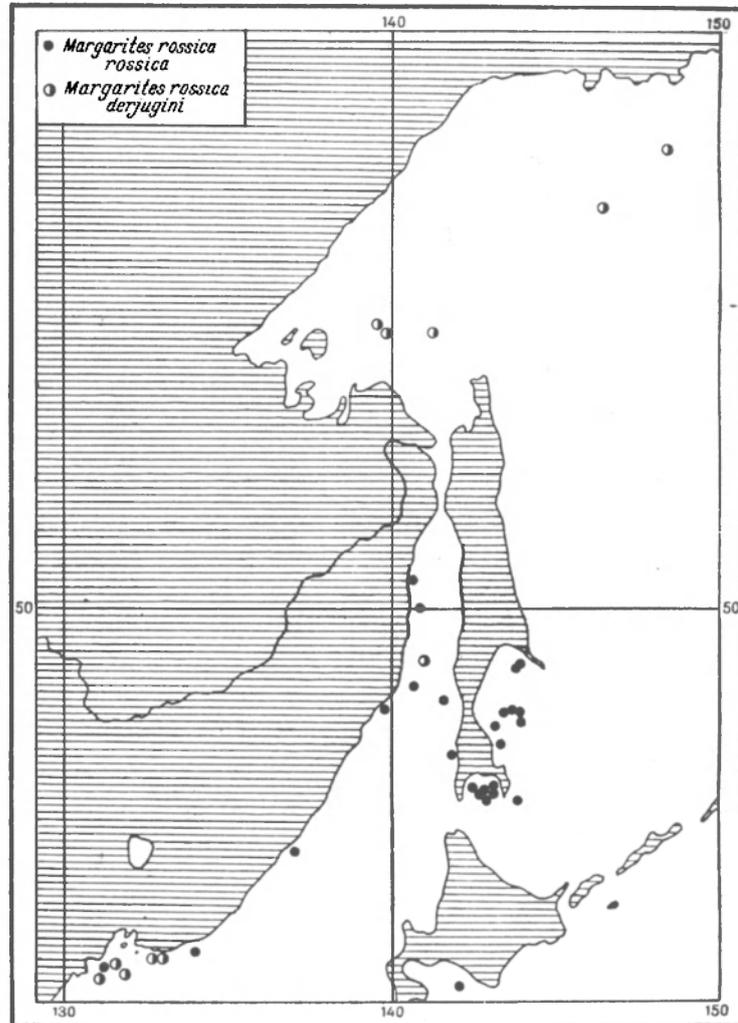


Рис. 43. Распространение *Margarites rossica rossica* Dall и *M. rossica derjugini* (Bartsch).

оборот относительно меньше, а завиток выше и более стройный. Во всех сомнительных случаях следует обращаться к радуле.

Распространение. Северо-тихоокеанская гляциально-охотоморская форма. Обитает в Охотском и Японском морях.

Экология. Встречается на глубинах 115—528 м, на песчаных и песчано-илистых грунтах; при температурах от -1.5 до $+2.7^{\circ}$ (-1.0 — 0.5°) и соленостях 33.01—34.00‰ (33.5—34.0‰). Входит в состав груп-

пировок *Chionocetes opilio*+*Ophiura sarsi* (северная часть Охотского моря) и *Heliometra glacialis*+*Ophiura sarsi* (Японское море), залив Петра Великого).

Просмотрено 14 проб (25 экз.).

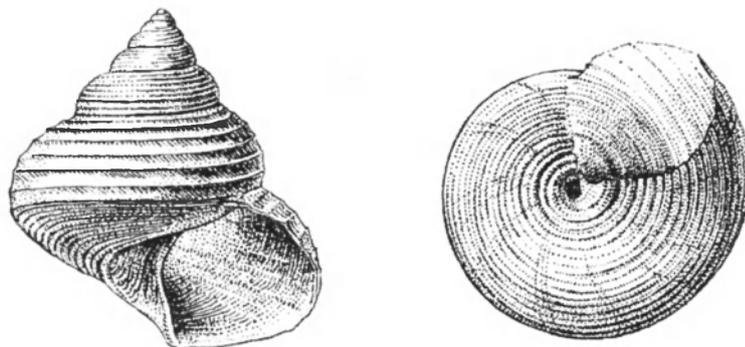


Рис. 44. *Margarites rossica derjugini* (Bartsch).

8а. *Margarites* (*Margarites*) *ochotensis ochotensis* (Philippi)
(рис. 45—48).

Philippi, 1846 : 221, Т. 34, F. 1 (*Trochus*); Миддендорф, 1849 : 85 (*Trochus schantaricus*); Миддендорф, 1851 : 204, Т. XVIII, F. 1—7 (*Trochus Schantaricus*); Pilsbry, 1889 : 237, pl. 60, f. 3, 4 (*Gibbula*), 293, pl. 47, f. 84—88 (*Margarita schantarica*); Pilsbry, 1895 : 96 (*Gibbula*); Dall, 1919 : 363 (*kamchaticus*).

Раковина небольшая, коническая, неблестящая; окраска от кремовой до свинцово-серой, но чаще всего представлена чередующимися

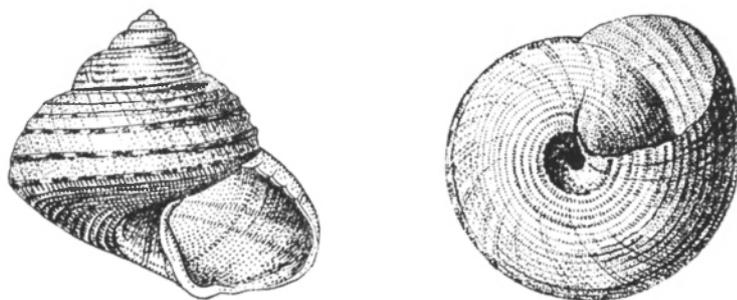


Рис. 45. *Margarites ochotensis ochotensis* (Phil.).

косыми поперечными светлыми и темными полосами, обычно хорошо выраженными на спиральных ребрах и заходящими на основание, или основание одноцветное, кремовое. Завиток высокий, оборотов 5, выпуклых, периферия последнего оборота более или менее угловатая, реже округлая, основание слегка уплощенное. Спиральная скульптура состоит из ребер, сильно варьирующих по силе и количеству (от 5—7 крупных до 30 мелких на последнем обороте); на основании ребра более частые и слабые, пупок обычно окружен килем. Поперечная скульптура из

линий роста, часто пластинчатых, наиболее сильных к вершине и пупку; второй и половина третьего оборота обычно украшены нечастыми слабыми ребрышками. Устье округлое, слегка ромбическое; пупок от умеренного до широкого, иногда полузакрыт отвороченной внутренней губой.

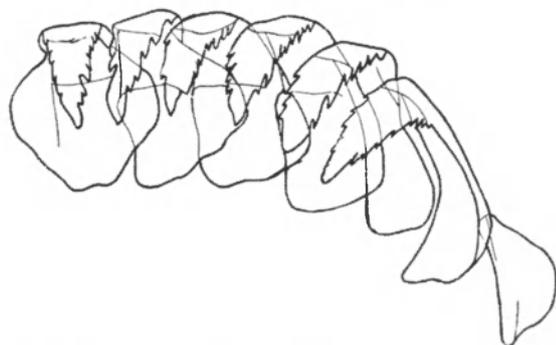


Рис. 46. *Margarites ochotensis ochotensis* (Phil.).
Радула.



Рис. 47. *Margarites ochotensis ochotensis* f. *kamchatica* Dall.

Радула $\infty \cdot 1 (5 \cdot 1 \cdot 5) 1 \cdot \infty$, лезвия: центрального и промежуточного зубов кинжаловидные.

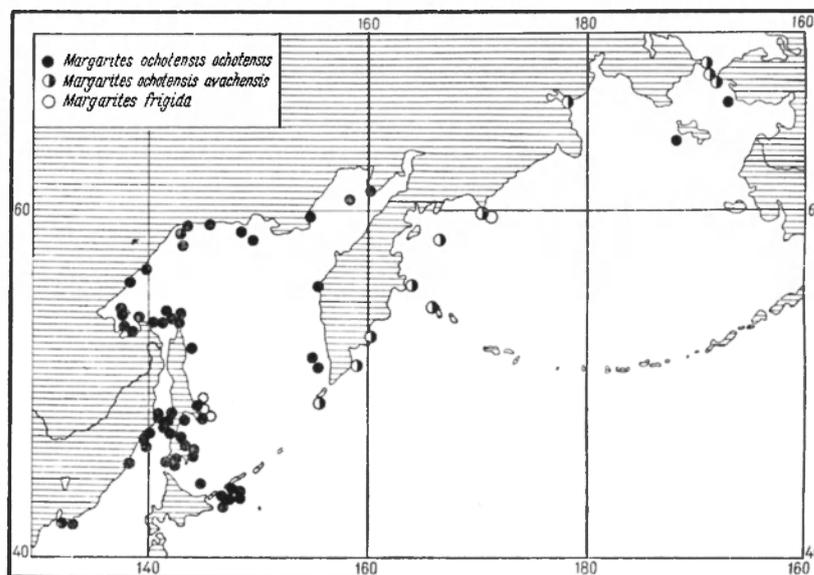


Рис. 48. Распространение *Margarites ochotensis ochotensis* (Phil.), *M. ochotensis avachensis* (Bartsch) и *M. frigida* Dall в морях СССР.

Размеры: средние — выс. 17, шир. 17 мм; наибольшие выс. — 33.0, шир. 31.0 мм, оборотов $7\frac{3}{4}$ (Охотское море).

Впервые описана Филиппи (Philippi, 1846) под названием *Trochus ochotensis* Middendorff, очевидно, по одному или нескольким экземплярам, присланным Миддендорфом. Год спустя (в 1847 г.) описана самим

Миддендорфом, но уже как *Trochus schantaricus*. По закону приоритета (Филиппи дает свой собственный диагноз, описание и рисунки) автором вида должен считаться Филиппи, а не Миддендорф.

Весьма изменчивый как по форме, так и по скульптуре вид. Экземпляры из районов с сильным движением вод имеют низкий приплюснутый завиток и полузакрытый пупок (forma *schantarica* Midd.). Экземпляры из более глубоких слоев Охотского моря (слоя «вечной мерзлоты») крупные, с высоким завитком и широким пупком и имеют редкие, но сильные спиральные ребра (f. *kamchatica* Dall, рис. 47). Экземпляры из Японского моря отличаются более угловатой периферией последнего оборота.

Margarites ochotensis f. *kamchatica* Dall похожа на *M. rossica derjugini*, но отличается от нее полосатой окраской, широким пупком и более массивным завитком. В случае каких-либо сомнений следует обращаться к радуле.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Северотихоокеанская, умеренно-бореальная форма. Обитает в Беринговом, Охотском и Японском морях.

Э к о л о г и я. Встречается на глубинах 0—414 м (5—100), преимущественно на каменистых, галечных и илисто-галечных грунтах; при отрицательных температурах зимой и до +16.2° летом (0.5—3.5°), соленостях 32.1—34.26‰ (32—34‰) и содержании кислорода 46—107% (80—90%). Входит в состав группировок ламинарий, красных водорослей (северная часть Охотского моря), *Strongylocentrotus droebachiensis* + *Cucumaria japonica* + *Solaster pacificus* + *Psolus* (у западного побережья Южного Сахалина), губок, гидроидов и мшанок (у берегов Южного Сахалина и на Южно-Курильском мелководье).

M. ochotensis f. *kamchatica* встречается на глубинах 51—180 м, при температурах от -1.75 до -0.4°, соленостях 32.94—33.44‰ и содержании кислорода 62—75%. Входит в состав группировки *Chionocetes opilio* + *Ophiura sarsi* (северная часть Охотского моря).

Просмотрено 112 проб (388 экз.).

86. *Margarites (Margarites) ochotensis avachensis* (Bartsch) (рис. 48—49).

Впервые этот подвид описан и изображен Барчем под названием *Pupillaria avachensis*.

Окраска одноцветная, коричневатосерая, иногда с зеленоватым оттенком, у некоторых экземпляров варьирующая до кремовой или до свинцово-серой; основание кремовое. Обороты и основание сравнительно уплощенные, периферия последнего оборота угловатая. Спиральная скульптура из частых, но очень слабых и уплощенных ребер, покрывающих и основание. Пупок умеренной ширины.

Размеры: средние — выс. 15, шир. 15 мм; наибольшие — выс. 21.3, шир. 21.1 мм, оборотов 7¹/₄.

Эта форма сравнительно немного отличается от *M. ochotensis ochotensis*, находясь, очевидно, еще в процессе становления. Однако постоянство цвета, формы, скульптуры и распространения заставляет выделить ее в отдельный подвид.

7 Брюхоногие моллюски



Рис. 49. *Margarites ochotensis avachensis* (Bartsch).

Распространение. Северо-тихоокеанская, умеренно-бореальная форма. Обитает в Беринговом море, у юго-восточного побережья Камчатки и у северных Курильских островов.

Экология. Встречается на глубинах 40—2440 м (40—100 м), главным образом на галечных и каменистых грунтах; при температурах 0.63—2.1° и соленостях 32.39—33.08‰.

Просмотрено 13 проб (18 экз.).

9. *Margarites (Margarites) koreanica* (Dall) (рис. 50—52).

Dall, 1919 : 362 (*Solariella*).

Раковина маленькая, низкоконическая, неблестящая, белая, со слабым зеленоватым или синеватым оттенком. Завиток обычно низкий, обо-

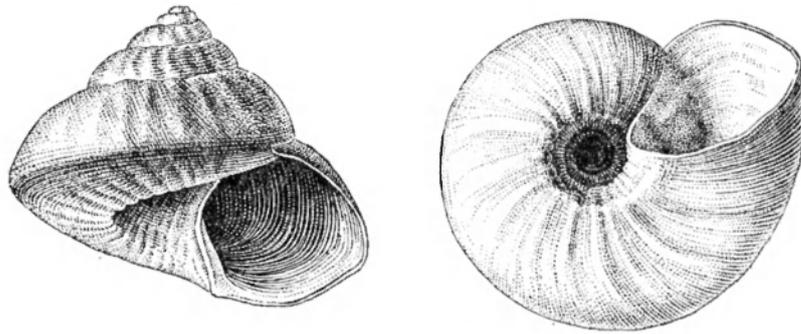


Рис. 50. *Margarites koreanica* (Dall).

ротов 5, уплощенных, основание уплощенное, резко переходящее в пупок. Спиральная скульптура из бороздок, обычно наиболее четких на верхних оборотах, периферии последнего оборота и у пупка. Поперечная скульптура из линий роста и складок (на последнем обороте в среднем 25), исчезающих на периферии последнего оборота и вновь появляющихся на основании, усиливаясь к пупку. Устье округлое, слегка угловатое; пупок широкий, до умеренного.



Рис. 51. *Margarites koreanica* (Dall).
Радула.

Радула $\infty \cdot 1$ (5.1-5) 1. ∞ , лезвия промежуточных зубов очень узкие и длинные, со слабыми боковыми зубчиками.

Размеры: средние — выс. 6, шир. 7 мм; наибольшие — выс. 7.2, шир. 8.6 мм, оборотов $5\frac{3}{4}$.

Экземпляры из района Южного Сахалина более темные, с очень слабой поперечной скульптурой.

Описана Доллом (Dall, 1919) по одному мертвому (так как Долл не дает описания крышечки) экземпляру, добытому в Японском море вблизи берегов Южной Кореи. Долл отнес свой экземпляр к роду *Solariella*,

однако длинная радула и форма ее зубов заставляют причислить этот вид к *Margarites*.

По скульптуре *M. koreanica* походит на *Solariella varicosa*, а по форме на *S. obscura*, отличаясь, однако, от первой низкой формой, а от второй поперечной складчатостью. Главное же отличие состоит в том, что у *M. koreanica* хорошо сохраняются первые обороты, на которых видна четкая спиральная бороздчатость, тогда как у обеих *Solariella* верхушки большей частью обломаны.

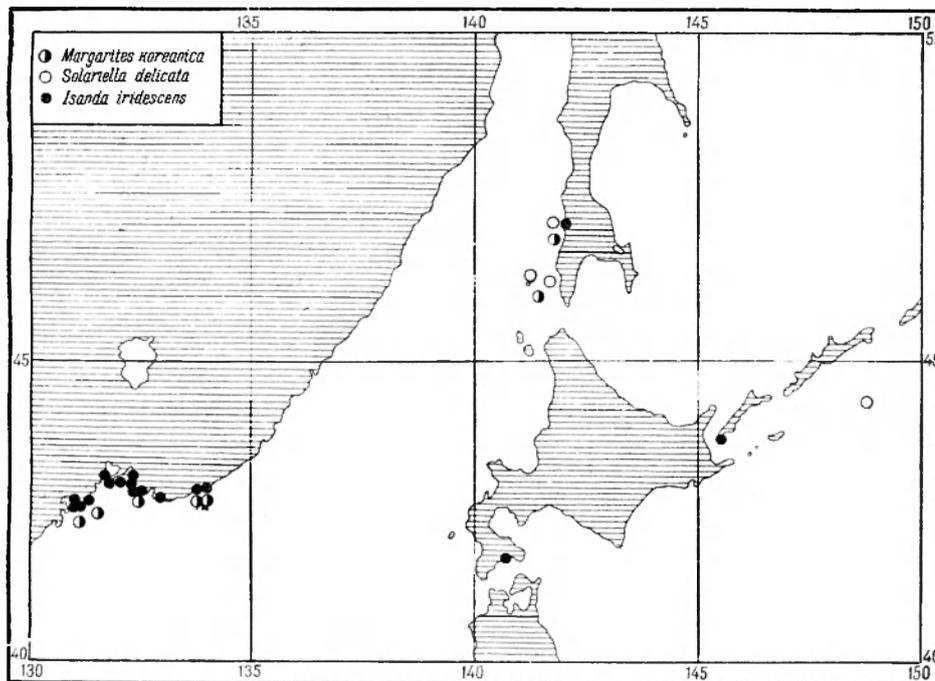


Рис. 52. Распространение *Margarites koreanica* (Dall), *Solariella delicata* Dall и *Isanda iridescens* (Schrenck) в морях СССР.

Распространение. Северо-тихоокеанская, южно-бореальная форма. Обитает в Японском море.

Экология. Встречается на глубинах 32—132 м (60—120 м), преимущественно на песке, реже — на илистом песке; при отрицательных температурах (около 0°) зимой и до +12.7° летом и соленостях, близких к 34‰. Входит в состав группировки *Gomphina fluctuosa* (Японское море, залив Сяоху).

Просмотрено 11 проб (48 экз.).

10а. *Margarites (Margarites) vahlii* (Möller) (рис. 53—56).

Möller, 1842 : 8 (*Margarita*); Philippi, 1846 : 286, Т. 42, F. 6 (*Trochus*); Герценштейн, 1885 : 672 (*Margarita*); Krause, 1885 : 261 (*Margarita*); Pilsbry, 1889 : 287, pl. 39, f. 58, 59 (*Margarita*); Книпович, 1901 : 445 (*Margarita*); Odhner, 1912 : 17, 67, pl. 3, f. 35—40, pl. 6, f. 6, 7 (*Margarita*); ? Dall, 1919 : 367 (*hypolispus*); ? Dall, 1921 : 181 (*hypolispus*); ? Oldroyd, 1927 : 213 (*hypolispus*); Thiele, 1928 : 582 (? *hypolipa*); Дерюгин, 1928 : 309 (*Margarita*); Thorson, 1944 : 26.

Раковина маленькая, кубаревидная, блестящая, гладкая; окраска от желтовато-зеленой до голубовато-белой. Завиток невысокий, оборотов 4, выпуклых, периферия последнего оборота округлая, основание выпуклое. Скульптура представлена лишь очень тонкими линиями роста. Устье округлое, пупок умеренной ширины.

Радула $\infty (5 \cdot 1 \cdot 5) \infty$, рудиментарный зуб отсутствует, зубчики на лезвиях центрального и промежуточного зубов развиты сильно.

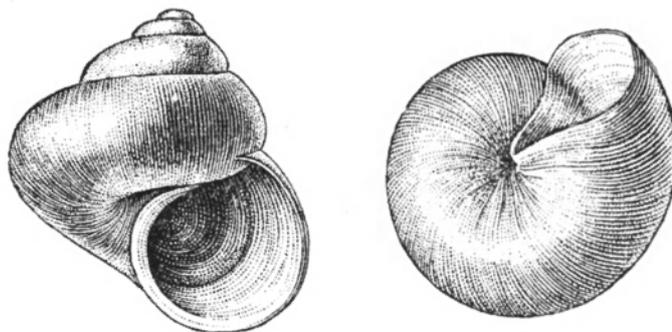


Рис. 53. *Margarites vahlii* (Möll.).

Размеры: средние — выс. 3.0, шир. 3.1 мм; наибольшие — выс. 4.0, шир. 3.8 мм, оборотов $4\frac{3}{4}$ (Восточно-Сибирское море).

Число промежуточных зубов может колебаться от 4 до 6. При подсчете промежуточных зубов первый краевой зуб определяется по наличию у него опорной пластинки характерной формы (см. рис. 54).



Рис. 54. *Margarites vahlii* (Möll.). Радула.

о. п. опорная пластинка первого краевого зуба.

Распространение. Арктическо-бореальный, циркумполярный вид. Обитает в морях Северного Ледовитого океана, в северо-западной части Атлантического океана (у Новой Англии), в Беринговом, Охотском и Японском морях.

Экология. Встречается на глубинах 20—414 м (20—110 м), преимущественно на песчано-илистых грунтах; при температурах от -1.64 до $+2.3^\circ$ и соленостях 28.00—34.83‰ (33.8—34.5‰).

Просмотрено 32 пробы (161 экз.).

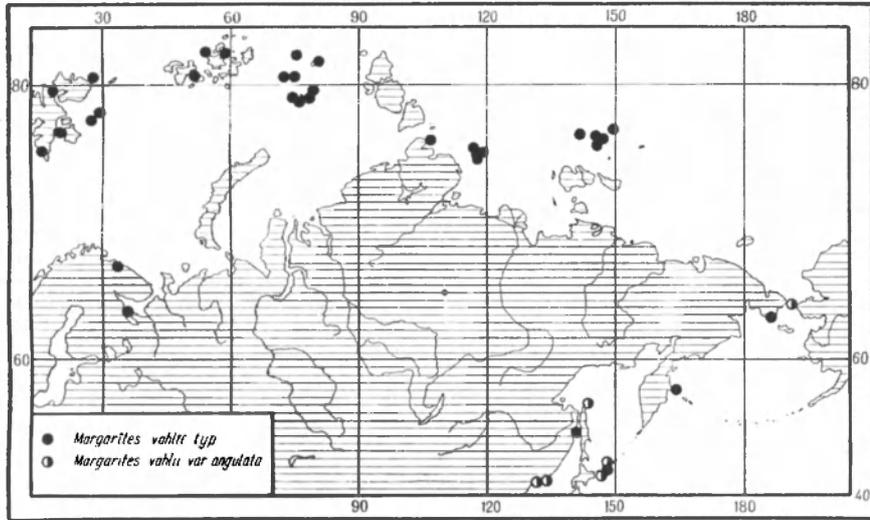


Рис. 55. Распространение *Margarites vahlii* (Möll.) и *M. vahlii* var. *angulata*, var. nov. в морях СССР.

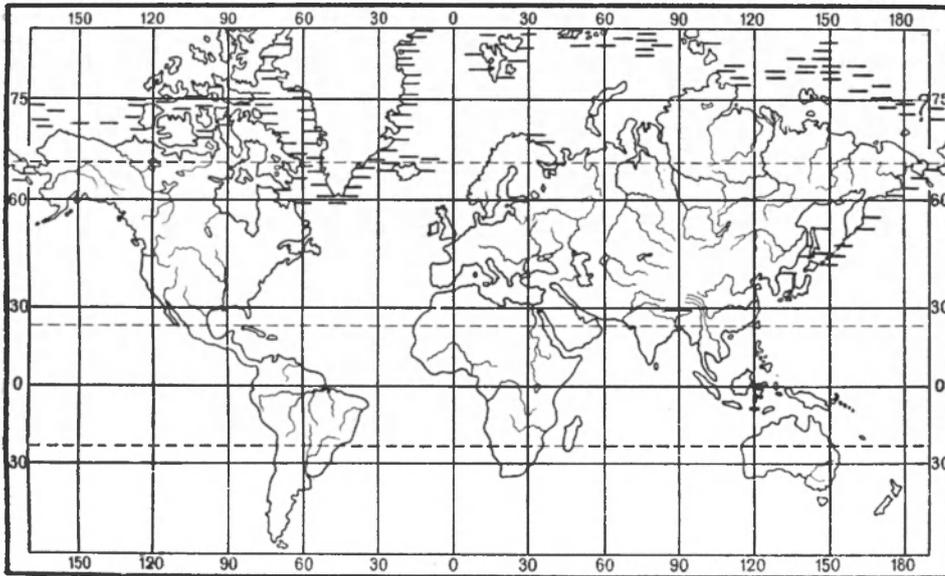


Рис. 56. Распространение *Margarites vahlii* (Möll.) в Мировом океане.

106. *Margarites (Margarites) vahlii* var. *angulata* Galkin, var. nov. (рис. 55—57).

Отличается угловатой периферией последнего оборота, довольно уплощенными оборотами и основанием, щелевидным пупком и расширением на нижней части внутренней губы.

Размеры: средние — выс. 4.4, шир. 4.0 мм; наибольшие — выс. 5.7, шир. 5.3, оборотов $5\frac{3}{4}$ (у южных Курильских островов).

Распространение. Берингово, Охотское и Японское моря.

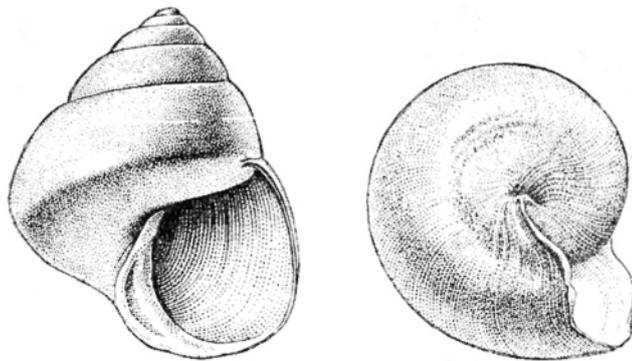


Рис. 57. *Margarites vahlii* var. *angulata*, var. nov.

Экология. Встречается на глубинах 51—254 м (100—200 м), на песке (иногда с примесью камня или гальки); при температурах 1.75—8.4° и соленостях 33.46—34.11‰.

Просмотрено 9 проб (25 экз.).

2. Подрод CANTHARIDOSCOPS Galkin, sibgen. nov.

Раковина высококоническая, без пупка.

Типовым для подрода и единственным относящимся к нему видом является *M. (Cantharidoscops) frigida* Dall.

Долл (Dall, 1919) включает этот вид в род *Margarites*, к которому он действительно принадлежит по характеру радулы. Однако высококоническая форма раковины и закрытый пупок — признаки необычные для *Margarites* северного полушария — заставляют выделить для этого вида особый подрод. Название *Cantharidoscops* дано по внешнему сходству *M. (C.) frigida* с видами рода *Cantharidus* Montfort, 1810, относящегося уже к подсемейству *Trochinae*.

11. *Margarites (Cantharidoscops) frigida* Dall (рис. 48, 58, 59).

Dall, 1919 : 357; Dall, 1921 : 180.

Раковина маленькая, высококоническая, без пупка, плотная, блестящая, гладкая или с несколькими очень тонкими бороздками вокруг пупочной зоны; окраска зеленоватая или бледнорозоватая. Завиток высокий, оборотов 5, слегка выпуклых, периферия последнего оборота округлая или слабо угловатая, основание выпуклое. Устье округло-угловатое, внутренняя губа внизу расширенная.

Радула $\infty \cdot 1 (4 \cdot 1 \cdot 4) 1 \cdot \infty$, лезвия центрального и боковых зубов короткие, треугольные, с сильными боковыми зубчиками.

Размеры: средние — выс. 6.5, шир. 5.2 мм; наибольшие — выс. 10.4, шир. 6.8 мм, оборотов $6\frac{1}{4}$ (Охотское море).

Распространение. Северо-тихоокеанский, умеренно-бореальный вид. Обитает в Чукотском, Беринговом, и Охотском морях и у тихоокеанского побережья Северной Америки (до о. Адмиралтейства).

Экология. Встречается на глубинах 42—90 м, на каменистых



Рис. 58. *Margarites frigida* Dall.

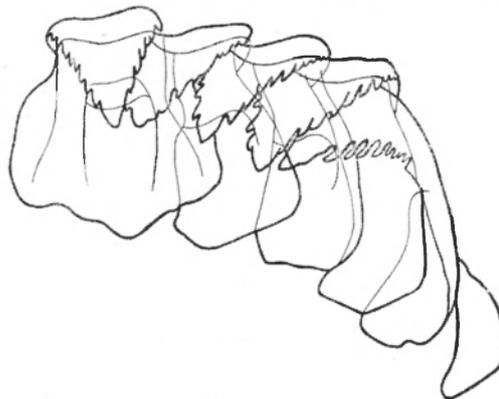


Рис. 59. *Margarites frigida* Dall. Радула.

грунтах, при отрицательных температурах зимой и до $+2.63^\circ$ летом, соленостях $32.25\text{—}32.59\text{‰}$ и содержании кислорода $82\text{—}95\%$.

Просмотрено 5 проб (15 экз.).

2. Род SOLARIELLA S. WOOD.

Wood S., 1842, Ann. Mag. Nat. Hist., Ser. 1, IX : 531; Friele, 1877, Arch. Math. og Naturvidensk : 211 (*Machaeroplax*); Sars, 1878 : 136 (*Machaeroplax*); Dall, 1881, Bull. Mus. Comp. Zool., IX, 2 : 50 (*Microgasa*); Fischer, 1887 : 826; Pilsbry, 1889 : 14, 307; Odhner, 1912 : 15, 17; Dall, 1921 : 177; Thiele, 1929 : 48; Wenz, 1938 : 275; Филатова и Зацепин, 1948 : 370.

Раковина большей частью коническая, гладкая или различно скульптурированная, обычно с пупком, окаймленным околопупочным килем. Радула короткая и широкая, центральный зуб относительно большой, треугольный, с лезвием, зазубренным с обеих сторон; промежуточных зуба 2—3, с лезвиями, зазубренными с обеих сторон или только снаружи; краевых зубов немного (большей частью 10); первый краевой зуб¹ обычно отличается от остальных своим широким и слабо зазубренным лезвием, остальные краевые зубы с длинными и хорошо зазубренными лезвиями.

Тиле (Thiele, 1929) делит род на секции: *Solariella* s. str., *Ethaliopsis* Scherpan, 1908 и *Micropiliscus* Dall, 1927. Обитающие в наших морях виды относятся к секции *Solariella* s. str., имеющей раковину с пупком.

¹ Однер (Odhner, 1912) и Тиле (Thiele, 1929) причисляют первый краевой зуб к промежуточным зубам. Однако у молодых *S. obscura* этот зуб совершенно не отличается от остальных. Кроме того, при удачном повороте (на препарате) лезвие этого зуба такое же узкое, как и у остальных краевых зубов. Поэтому, вместе с Сарсом (Sars, 1878), следует отнести его к краевым, а не промежуточным зубам.

Род содержит много видов, широко распространенных во всех морях, исключая антарктические.

В ископаемом состоянии род известен с верхнего триаса (?) и нижнего мела: Европа, Исландия, северная Африка, Малая Азия, Индия, Япония, о. Тайвань, Вест-Индия, Северная и Южная Америка, Австралия, Новая Зеландия — многие виды.

Тип рода: *S. maculata* S. Wood (ископаемый вид).

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА SOLARIELLA

- 1(8). Раковина со спиральными и поперечными ребрами или гребнями, или только со спиральными бороздками.
 2(7). Раковина коническая, преобладает спиральная скульптура.
 3(4). Скульптура состоит только из спиральных бороздок 1в. *S. obscura* var. *intermedia* (Leche).
 4(3). Скульптура из спиральных и поперечных ребер или гребней.
 5(6). На последнем обороте 2—4 спиральных ребра 1а. *S. obscura* (Couth.).
 6(5). На последнем обороте 3—4 спиральных гребня 1б. *S. obscura* var. *bella*. (Verkr.).
 7(2). Раковина кубаревидная, преобладает поперечная скульптура 3. *S. delicata* Dall.
 8(1). Раковина только с поперечными ребрами 2. *S. varicosa* (Migh. et Ad.).

1а. *Solariella obscura* (Couthouy) (рис. 60—63).

Couthouy, 1838 : 100, pl. III, f. 12 (*Turbo*); Gould, 1841 : 253, f. 171 * (*Margarita*); Philippi, 1846 : 285, T. 42, F. 3 (*Trochus*); Gould a. Binney, 1870 : 283, f. 545 (*Margarita*); Sars, 1878 : 137, t. 9, f. 5, a—c (*Machaeroplax*, *M. albula*); Leche, 1878 : 44 (*Margarita*); 45 (var. *cinereaeformis*); Verrill, 1882 : 531 (*Machaeroplax obscura* var. *planula*); Герценштейн, 1885 : 672 (*Margarita*); Pilsbry, 1889 : 308, pl. 57, f. 44, 45; 309 (var. *planula*), 312, pl. 66, f. 14, 15 (*albula*); Книпович, 1901 : 445; Odhner, 1912 : 18, 70, pl. 5, f. 15, 16, 18—22, 28—30, 32, 33, 35, 36; pl. 7, f. 9, 10, 13, 15, 17, 18, 20 (var. *cinereaeformis*, var. *albula*, var. *finmarchica*, var. *multilirata*); Дерюгин, 1915 : 527; Dall, 1921 : 178, pl. 18, f. 11, 12; Oldroyd, 1927 : 198; Thiele, 1928 : 583; Дерюгин, 1928 : 309; Thorson, 1944 : 28; Филатова и Зацепин, 1948 : 370, табл. XCVI, рис. 4а, 6а, 7а.

Раковина маленькая, низкоконическая, тонкая, неблестящая; окраска от бледнозеленоватой до бурой. Завиток невысокий, оборотов около 5, слабо выпуклых, эмбриональные обороты зачастую обломаны, периферия последнего оборота несколько угловатая, основание слабо выпуклое. Скульптура из спиральных ребер (2—4 на последнем обороте), из которых верхнее, расположенное примерно посередине оборота, наиболее сильное; основание гладкое или со слабыми ребрышками или бороздками, заходящими и в пупок; околопупочный киль есть. Поперечная скульптура из ребер или складок, переходящих и на основание и образующих при пересечении со спиральными ребрами слабые вздутия. Устье угловатое, слегка ромбическое; пупок широкий.

Радула 9—12.1 (2.1.2) 1.9—12.

Размеры: средние — выс. 6.5, шир. 7.8 мм; наибольшие — выс. 10.4, шир. 10.4 мм, оборотов более 6 (Баренцево море).

Раковина может быть конической. Скульптура сильно варьирует. Встречаются экземпляры, у которых заметно только одно основное

спиральное ребро. У экземпляров, переходных к var. *intermedia*, скульптура представлена частыми спиральными ребрышками или даже бороздками, среди которых выделяется основное спиральное ребро (var. *albula* Gould по Сарсу, 1878).

Первый краевой зуб радулы, у молодых экземпляров равный остальным краевым зубам, впоследствии отстает в росте и становится как бы третьим промежуточным зубом. Поэтому радула взрослых *Solariella obscura* становится похожей на радулу *S. varicosa* (Mig. et Ad.). Отличие

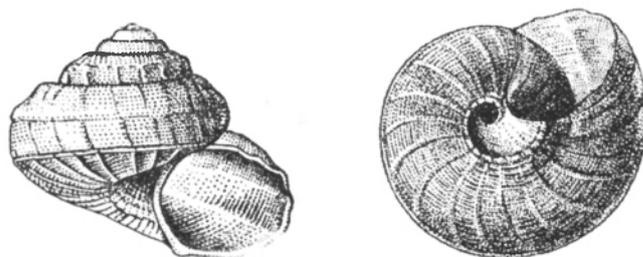


Рис. 60. *Solariella obscura* (Couth.).

состоит в том, что у *S. obscura* при правильном положении зубов первый краевой зуб имеет более длинное и узкое лезвие, чем лезвие второго промежуточного зуба. Лезвие первого краевого, а иногда и последующих краевых зубов может быть слегка зазубренным.

Некоторые экземпляры *S. obscura*, имеющие очень слабую скульптуру, трудно отличить от низких *S. varicosa*. В таком случае надо обращать внимание на окраску, которая у *S. obscura* более белесая, и на наличие остатков основного спирального ребра.

Ряд авторов включает в синонимию *S. obscura* или выделяет в качестве ее вариетета форму, описанную Гульдом (Gould, 1862, Proc. Bost. Soc. Nat. Hist., VIII : 15) как *Margarita albula*. Однако, судя по диагнозу Гульда, его экземпляры скорее принадлежали к *Margarites gigantea* (Leche), чем к *S. obscura*.

Распространение. Арктическо-бореальный циркумполярный вид. Обитает в морях Северного Ледовитого океана, северной части Атлантического океана (до Гебридских островов и Новой Англии), в Беринговом, Охотском и Японском морях и у тихоокеанского побережья Северной Америки (до пролива Хуан-де-Фука). Известна из четвертичных отложений Мурмана и Англии и послеледниковых отложений южного побережья Карского моря.

Экология. Встречается на глубинах 3—355 м (20—100 м), а по Торсону (Thorson, 1944) — до 917 м (у Новой Англии), преимущественно на песчаных, илистых и илисто-песчаных грунтах; при температурах от -1.81 до $+12.7^{\circ}$ (-1.5 — 2.0°), соленостях 25.99—35.04‰ (32.5—34.5‰) и содержании кислорода 52—110% (75—95%). Входит в состав



Рис. 61. *Solariella obscura* (Couth.). Радула.

группировки *Serripes groenlandicus* (Баренцovo море, западнее Канина Носа), *Astarte borealis*+*Macoma calcarea* (Баренцovo море, Печорский

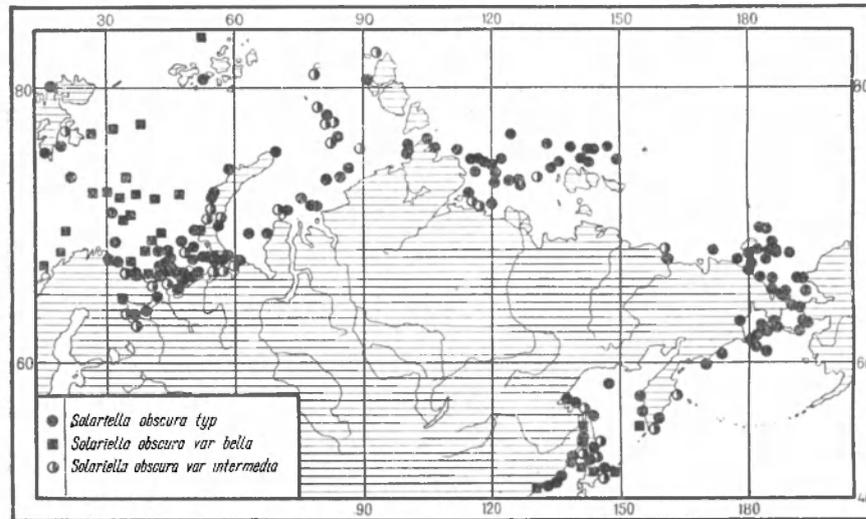


Рис. 62. Распространение *Solariella obscura* (Couth.), *S. obscura* var. *bella* (Verkr.) и *S. obscura* var. *intermedia* (Leche) в морях СССР.

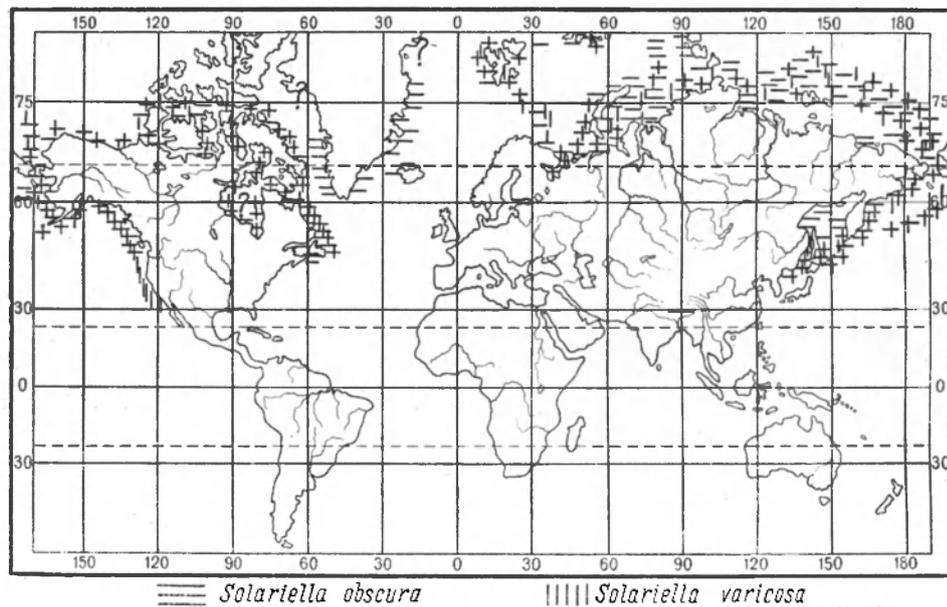


Рис. 63. Распространение *Solariella obscura* (Couth.) и *S. varicosa* (Migh. et Ad.) в Мировом океане.

район), *Astarte borealis*+*Cardium ciliatum* (Баренцovo море, у о. Вайгач), *Cardium ciliatum*+*Serripes groenlandicus* (Маточкин Шар), *Poly-*

cirrus albicans (Маточкин Шар), *Leda*+*Nucula*+*Maldanidae* (Чукотское море, к югу от о. Геральд), *Macoma calcarea*+*Nucula tenuis* (южная часть Чукотского и северная часть Берингова морей), *Ophiura sarsi*+*Yoldia* (северная часть Берингова моря), губок, гидроидов и мшанок (дальневосточные моря), *Echinarachnius parva* (у берегов Камчатки и северного Сахалина), *Leda* (Охотское море, заливы Терпения и Анива), *Gorgonocephalus caryi*+*Chiridota pellucida*+*Stegophiura nodosa*+*Chionocetes opilio*+Mollusca (там же), *Gomphina fluctuosa*+*Ampelisca macrocephala*+*Haploarthron laeve*+*Yoldiella derjugini* (Японское море, залив Петра Великого), *Solariella varicosa*+*S. obscura*+*Myriotrochus mitsukurii*+*Stegophiura nodosa*+*St. brachiactis* (там же). Является второстепенным пищевым объектом морской камбалы (Булычева, 1948).

Просмотрено 434 пробы (2440 экз.).

16. *Solariella obscura* var. *bella* (Verkrüzen) (рис. 62, 64).

Verkrüzen, 1875, Jahrb. deutsch. Malac. Gesellsch. : 236 (*Margarita*); Sars, 1878 : 137, t. 9, f. 4, a—c (*Machaeroplax*); Verrill, 1880, Proc. U. S. Nat. Mus., III : 378 (*Machaeroplax*); Verrill, 1882 : 531 (*Machaeroplax*, var. *carinata*); Pilsbry, 1889 : 309 (*Solariella obscura* var. *carinata*), 310, pl. 64, f. 57, 58; Odhner, 1912 : 18, 70, pl. 5, f. 25—27, 31, 34, pl. 7, f. 14, 16, 19; Дерюгин, 1915 : 527; Thorson, 1944 : 29; Филатова и Зацепин, 1948, 370, табл. XCVI, рис. 5, 5а.

Раковина коническая, с довольно высоким завитком, оборотов $4\frac{1}{2}$, угловатых, основание у северных экземпляров уплощенное, у дальне-

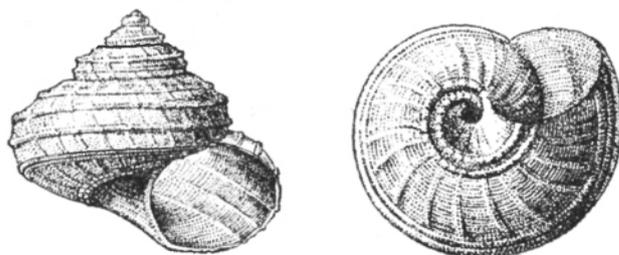


Рис. 64. *Solariella obscura* var. *bella* (Verkr.).

восточных выпуклое. Спиральная скульптура из гребней (2—3 на предпоследнем и 3—4 на последнем обороте, причем второй сверху гребень является наиболее сильным) и обычно из вставочных между ними ребрышек; на основании имеется периферический гребень, 2—3 околопупочных кия, среднее же поле обычно покрыто ребрышками.

Размеры: средние — выс. 4.5, шир. 5.0 мм; наибольшие — выс. 5.6, шир. 6.3 мм, оборотов 5 (Баренцево море).

Для *S. obscura* var. *bella* весьма характерен воронкообразный пупок и окружающие его кия. Дальневосточные экземпляры имеют более слабую скульптуру. Высокий завиток, округло-угловатые обороты и более сильная скульптура являются главным отличием этого варианта от типичной формы.

Распространение. Баренцево, Норвежское и Гренландское моря, северная часть Атлантического океана (до Гебридских островов и Новой Англии), Охотское и Японское моря. Известна из плиоценовых отложений Англии и Исландии и четвертичных отложений Англии и западной Гренландии.

Экология. Встречается на глубинах 39—513 м (120—250 м) на тех же грунтах, что и типичная форма; при температурах от -0.8 до $+6.4^{\circ}$ ($0-2^{\circ}$), соленостях 33.35—33.88‰ и содержании кислорода 46—91%.

Просмотрена 51 проба (174 экз.).

1в. *Solariella obscura* var. *intermedia* (Leche) (рис. 62, 65).

Leche, 1878 : 45, pl. II, f. 25 (*Margarita*); Friele, 1886, Norweg. North-Atlantic Exped., Moll., II : 12, f. 4—6 (*laevis*); Pilsbry, 1889 : 310, pl. 66, f. 94—96 (*laevis*); Odhner, 1910, Ark. Zool., VII, 4 : 6, pl. 1, f. 29—32 (*islandica*); Odhner, 1912 : 17, 68 (*laevis*), 18, 70, pl. 5, f. 17, 23, pl. 7, f. 11, 12, 18, 70, pl. 5, f. 24 (*islandica*); Thorsen, 1944 : 29.

Окраска раковины от бледнозеленоватой до синевато-коричневой, более темная, фиолетовая на верхней части оборотов. Завиток низкий, оборотов 5, уплощенных, периферия последнего оборота угловатая,

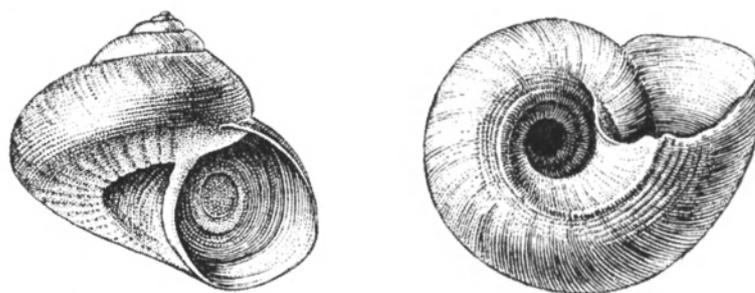


Рис. 65. *Solariella obscura* var. *intermedia* (Leche).

основание уплощенное. Скульптура из спиральных бороздок, покрывающих всю поверхность раковины, и линий роста; на верхних оборотах часто сохраняется слабое спиральное ребро, но на последнем обороте оно отсутствует совершенно; околопупочный киль слабый и уплощенный. Устье округлое, сверху угловатое.

Размеры: средние — выс. 6.0, шир. 7.5 мм; наибольшие — выс. 10.3, шир. 12.3, оборотов более 6 (Охотское море).

Весьма характерна для этого варьетета его окраска — с более темной полосой на верхней части оборотов. Экземпляры из южных участков ареала (юго-западная часть Баренцова моря, у Южного Сахалина и южных Курильских островов) окрашены в более интенсивные красноватые тона. Они имеют более округлые обороты и более высокий завиток. К этому типу относится *S. obscura* var. *islandica* Odhner. Некоторые экземпляры вовсе не имеют спиральных бороздок, но сохраняют форму и окраску варьетета.

Характер окраски и наличие спиральных бороздок вместо ребер являются главным отличием этого варьетета от типичной формы.

Распространение. Моря Северного Ледовитого океана, Берингово, Охотское и Японское моря.

Экология. Встречается на глубинах 6—90 м (8—25 м), на песчаных и илисто-песчаных грунтах; при температурах от -1.73° до $+16.4^{\circ}$ ($-1.5-5^{\circ}$), соленостях 22.25—34.13‰ (31—34‰) и содержании кислорода 54—100%. Входит в состав группировки ламинарий

(Новая Земля) и *Echinarachius patna* (у западного побережья Южного Сахалина).

Просмотрено 77 проб (612 экз.).

2. *Solariella varicosa* (Mighels et Adams) (рис. 63, 66—68).

Mighels a. Adams, 1842, Bost. Journ. Nat. Hist., IV : 46, pl. IV, f. 14 (*Margarita*); f. 15 (*Margarita acuminata*); Wood, S., 1848, Monogr. Crag Moll., I : 134, pl. 15, f. 1 (*Margarita elegantissima*); Gould a. Binney, 1870 : 285 (*Margarita acuminata*); Sars, 1878 : 139, t. 9, f. 2, a—c, t. III, f. 12 (*Machaeroplax*); Leche, 1878 : 43 (*Margarita elegantissima*); Krause, 1885 : 264 (*Machaeroplax*); Герценштейн, 1885 : 673 (*Margarita*); Pilsbry, 1889 : 311, pl. 66, f. 16, 17; Книпович, 1901 : 446; Odhner, 1912 : 18, 69, pl. 5, f. 6—14, pl. 7, f. 5, 6; Дерюгин, 1915 : 527; Dall, 1919 : 363 (*Margarites pauperculus*); Dall, 1921 : 178, pl. 18, f. 15 (*paupercula*); Dall, 1921, Nautilus, XXXV : 49 (*Margarites johnsoni*); Oldroyd, 1927 : 197, 198 (*paupercula*); Thiele, 1928 : 583 (*paupercula*); Дерюгин, 1928 : 309; Rehder, 1937, Proc. Biol. Soc. Wash., L : 115 (*Margarita mighelsi*); Филатова и Зацепин, 1948 : 370, табл. XCVI, рис. 3а.

Раковина маленькая, коническая, тонкая, неблестящая, окраска от зеленоватой до бледнокоричневатой. Завиток высокий, оборотов 5, упло-



Рис. 66. *Solariella varicosa* (Migh. et Ad.).

щенных, эмбриональные обороты большей частью обломаны, периферия последнего оборота более или менее угловатая, основание уплощенное. Скульптура состоит из поперечных ребер, переходящих и на основание, а также из спиральных бороздок, покрывающих только периферию последнего оборота, но иногда и весь оборот; поперечные ребра в конце последнего оборота и на основании часто почти отсутствуют; окологупочных кия 1—3, пересеченных поперечными ребрами. Устье угловатое, слегка ромбическое; пупок от умеренного до широкого.

Радула 9—12 (3.1.3) 9—12, лезвие третьего (наружного) промежуточного зуба короче и уже лезвий остальных промежуточных зубов.

Размеры: средние — выс. 7.5, шир. 9.5 мм; наибольшие — выс. 12.1, шир. 12.3, оборотов более 6 (Баренцево море).

Экземпляры из Карского моря отличаются выпуклыми оборотами, более высоким и стройным завитком и очень слабыми ребрами на последнем обороте. Экземпляры из Чукотского и Берингова морей имеют более слабые поперечные ребра.

Короткое и узкое лезвие третьего промежуточного зуба радулы — признак, которым радула *S. varicosa* отличается от радулы *S. obscura*, где это лезвие длиннее, чем лезвие предшествующего промежуточного зуба.

Распространение. Арктическо-бореальный вид. Обитает в морях Северного Ледовитого океана (исключая Норвежское, Гренланд-

ское моря и море Баффины), у берегов Новой Англии, в Беринговом, Охотском и Японском морях, у тихоокеанского побережья Северной Америки (до Сан-Диего, Калифорнии). Известен из четвертичных отложений Англии и межледниковых отложений южного побережья Карского моря.



Рис. 67. *Solariella varicosa* (Migh. et Ad.).
Радула.

Экология. Встречается на глубинах 0—355 м (20—120 м) на илистых, песчаных и илисто-песчаных грунтах; при температурах от -1.96 до $+12.7^{\circ}$ (-1.0 — 2.0°), соленостях 28.62 — 35.12‰ (33 — 34.7‰) и содержании кислорода 64 — 110% (75 — 95%). Входит в состав группировки *Astarte borealis*+*Cardium ciliatum* (Баренцово море, у островов Вайгач и Колгуев), *Astarte*

borealis+*Macoma calcarea* (Баренцово море, Печорский район), *Euragurus pubescens* (у западного побережья Новой Земли), *Serripes groenlandicus* (Баренцово море, западнее Канина Носа), *Cardium ciliatum*+*Maldane sarsi*+*Astarte borealis*+*Phascolosoma margaritaceum* (Баренцово море, к северу от Канина Носа), *Leda*+*Nucula*+*Echiurus* (Чукотское море, район банки Геральд), *Leda*+*Nucula*+*Maldanidae* (там же), *Ma-*

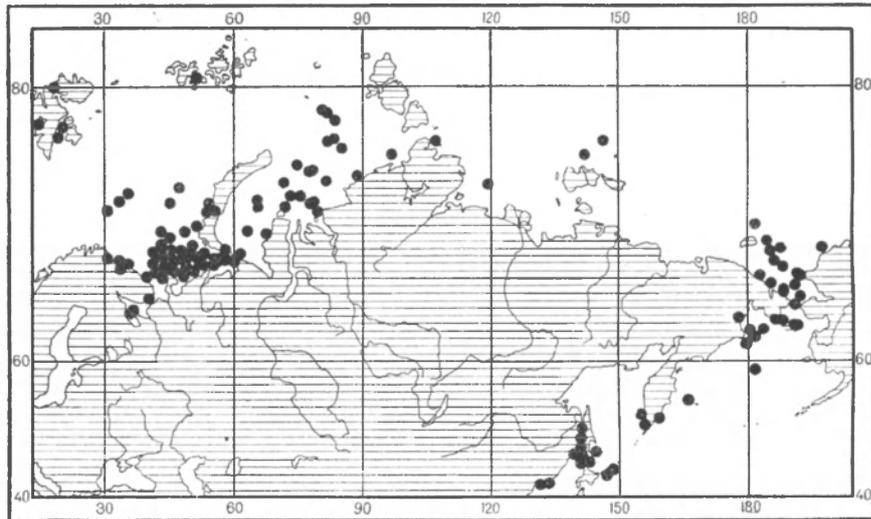


Рис. 68. Распространение *Solariella varicosa* (Migh. et Ad.) в морях СССР.

coma calcarea+*Nucula tenuis* (южная часть Чукотского и северная часть Берингова морей), *Ophiura sarsi*+*Yoldia* (северная часть Берингова моря), *Echinarachnius parva* (дальневосточные моря), *Leda* (Охотское море, заливы Терпения и Анива), *Gorgonocephalus caryi*+*Chiridota pellucida*+*Stegophiura nodosa*+*Chionocetes opilio*+Mollusca (там же), *Solariella varicosa*+*S. obscura*+*Myriotrochus mitsukurii*+*Stegophiura*

nodosa + *St. brachiactis* (Японское море, залив Петра Великого). Является второстепенным пищевым объектом для камбалы-ершеватки (Булычева, 1948).

Просмотрено 386 проб (2898 экз.).

3. *Solariella delicata* Dall (рис. 52, 69, 70).

D a l l, 1919 : 362.

Раковина маленькая, кубаревидная, тонкая, неблестящая, красновато-коричневая. Завиток высокий, стройный, оборотов 5, выпуклых,

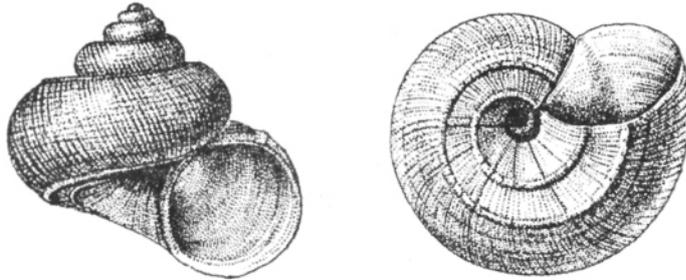


Рис. 69. *Solariella delicata* Dall.

основание выпуклое. Спиральная скульптура из ребра на плече оборота и 2 широко расставленных околопупочных килей, а также из мелких ребрышек, проходящих под поперечными ребрами; поперечная скульптура из частых ребер, примерно равных промежуткам между ними; в местах пересечения спиральных и поперечных ребер узловатые вздутия. Устье округлое, перистом почти или совершенно непрерывный, причем конец последнего оборота иногда отделяется от завитка; пупок широкий и воронкообразный.

Радула 8.1 (3.1-3) 1.8.

Размеры: средние — выс. 7.0, шир. 7.1 мм; наибольшие — выс. 10.0, шир. 10.4 мм, оборотов 6.

У некоторых экземпляров плечевое спиральное ребро отсутствует. Поперечные ребра могут быть широкими — в 2—3 раза шире промежутков между ними. Спиральные ребрышки иногда более сильные, но менее многочисленные (10—15 на последнем обороте), но и в этом случае поперечные ребра выдаются над ними.

Этот вид легко узнается по его сильной поперечной скульптуре, которая господствует над спиральными ребрышками, и по 2 характерным околопупочным клям.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Северо-тихоокеанский южно-бореальный вид. Обитает в Японском море (у Южного Сахалина) и у тихоокеанского побережья южных Курильских островов и Японии. Встречается на глубинах 67—414 м (70—110), преимущественно на песчаных грун-



Рис. 70. *Solariella delicata* Dall. Радула.

тах, при температурах от 0° до 3.6°, соленостях около 34⁰/₀₀ и содержании кислорода 46—83%. Входит в состав группировки губок, гидродов и мшанок (Японское море, у побережья Южного Сахалина).
Просмотрено 6 проб (21 экз.).

II. Подсемейство CALLIOSTOMATINAE

Раковина коническая, реже низкоконическая. Центральные и промежуточные зубы радулы тонкие, с мелко зазубренными лезвиями; крайних зубов от 30 до 50; первый крайний зуб очень сильный, следующие зубы постепенно ослабевают.

3. Род CALLIOSTOMA SWAINSON

Swainson, 1840, Treat. Malac. : 351; Gray, 1840, Syn. Cont. Brit. Mus., 42 : 147 (*Zizyphinus*, nom. nudum); Nardo, 1841, Atti Sci. Ital. : 244 (*Conulus*); Fischer, 1887 : 827; Dall, 1889, Bull. Mus. Comp. Zool., XVIII : 368 (*Eucasia*); Montersato, 1889, Bull. Soc. Malac. Ital., XIV : 79 (*Jacinthinus*); Pilsbry, 1889 : 14, 332; Odhner, 1912 : 14; Thiele, 1929 : 49; Wenz, 1938 : 281.

Раковина коническая, блестящая, обычно ярко окрашенная, гладкая или спирально скульптурированная, причем ребра иногда узловатые, по периферии последнего оборота проходит гребень, реже она округлая; внутренняя губа простая, зачастую несколько вздутая внизу. Центральные зубы радулы сзади более или менее расширены, с треугольным, сильно зазубренным лезвием; промежуточных зубов 4—9, обычно 5, с маленькими заостренными лезвиями; челюсть хорошо развита.

Тиле (Thiele, 1929) делит род на 2 подрода, которые в свою очередь разбивает на ряд секций. *Calliostoma occidentale* (Migh. et Ad.), единственный обитающий в наших водах вид, относится к подроду *Calliostoma* s. str.: раковина без пупка, обороты уплощенные, верхние с узловатыми ребрами, нижние гладкие или спирально скульптурированные.

К роду *Calliostoma* принадлежит много видов, обитающих в умеренных и тепловодных морях. В ископаемом состоянии род известен с нижнего мела: Европа, Исландия, Индия, Тайвань, Япония, Вест-Индия, Северная и Южная Америка, Австралия и Новая Зеландия — многие виды.

Тип рода: *C. conulus* (Linné).

1. *Calliostoma occidentale* (Mighels et Adams) (рис. 71—74).

Mighels et Adams, 1842, Bost. Journ. Nat. Hist., IV : 47, t. 4, f. 16 (*Trochus*); Loven, 1846, Index Moll. Scandin. : 20 (*Margarita alabastrum*); Philippi, 1846 : 91, T. 15, F. 14 (*Trochus alabastrum*); Forbes, 1847, Ann. Mag. Nat. Hist., XIX : 96, pl. IX, f. 1 (*Trochus formosus*); Forbes et Hanley, 1850 : 497, pl. LXVI, f. 7, 8 (*Trochus alabastrum*); Jeffreys, 1865, III : 333 (*Trochus*).
Jeffreys, 1869, V : pl. 63, f. 7 (*Trochus*); Gould et Binney, 1870 : 286, f. 548 (*Trochus*); Sars, 1878 : 142, t. 9, f. 7, a—b, t. 4, f. 5, a—c (*Trochus*); Reeve, 1864, Conchol. Icon., XIV : pl. VII, f. 46 (*Zizyphinus alabastrum*); Герценштейн, 1885 : 673 (*Trochus*); Pilsbry, 1889 : 393, pl. 37, f. 2, 3; Odhner, 1912 : 16, 49, pl. 3, f. 24, 25; Дерюгин, 1915 : 527 (*Trochus*); Thiele, 1928 : 583; Филатова и Зацепин, 1948 : 368, табл. XCV, рис. 6, 6а.

Раковина небольшая, тонкая, иногда перламутровая, желтовато-или зеленовато-белой окраски. Завиток высокий, оборотов 7, периферия последнего оборота гребневидная, основание уплощенное. Спиральная скульптура из гребней (3 на верхних оборотах и 4 на последнем), причем верхний гребень обычно узловатый, и 4—5 уплощенных ребер на основании. Поперечная скульптура только из линий роста. Устье округло-угловатое.

Радула ∞·1 (4·1·4) 1·∞.

Размеры: средние — выс. 10.5, шир. 9.0 мм; наибольшие — выс. 14.3, шир. 12.2, оборотов 8 — по Однеру (1912) (у Норвегии).

Распространение. Бореальный, северо-атлантический вид. Обитает в Баренцовом и Норвежском морях и в северной части Атлантического океана (до Ирландии и Новой Англии). Известен из плиоценовых отложений Англии и Исландии и из четвертичных отложений Норвегии.

Экология. Встречается на глубинах 40—310 м (90—170 м), а по Однеру (Odhner, 1912) — от 18 до 1000 м, на каменистых грунтах; при положительных (2—3° в наших водах) температурах и соленостях,



Рис. 71. *Calliostoma occidentale* (Migh. et Ad.).

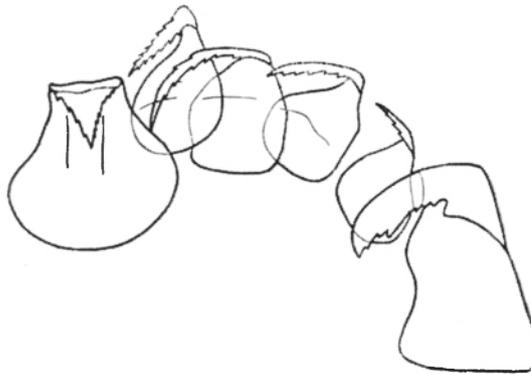


Рис. 72. *Calliostoma occidentale* (Migh. et Ad.).
Радула.

близких к океаническим. Предпочитает места с быстрыми токами воды. Входит как одна из руководящих форм в состав группировки *Phallusia obliqua* (Кольский залив).

Просмотрено 16 проб (17 экз.).

III. Подсемейство TROCHINAE

Раковина коническая или низкоконическая, ярко окрашенная (часто пятнистая). Центральный зуб радулы с треугольным, более или менее длинным лезвием; промежуточных зубов почти всегда 5, с треугольными лезвиями, наружный зуб спереди довольно широкий; краевые зубы многочисленные, маленькие, мало отличающиеся друг от друга по величине.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ ПОДСЕМЕЙСТВА TROCHINAE

- | | |
|---|--------------------------|
| 1 (2). Раковина пятнистая или полосатая | 4. <i>Gibbula</i> Risso. |
| 2 (1). Раковина одноцветная | 5. <i>Tegula</i> Less. |

4. Род GIBBULA RISSO

Risso, 1826, Hist. Nat. P'Europe Merid., IV : 134; Gray, 1847, Proc. Linn. Soc. : 146; Sars, 1878 : 140; Fischer, 1887 : 823; Pilsbry, 1889 : 12, 195; Odhner, 1912 : 15; Thiele, 1929 : 50; Wenz, 1938 : 287.

Раковина коническая, более или менее высокая, обычно с пупком, гладкая или спирально скульптурированная, иногда верхняя часть

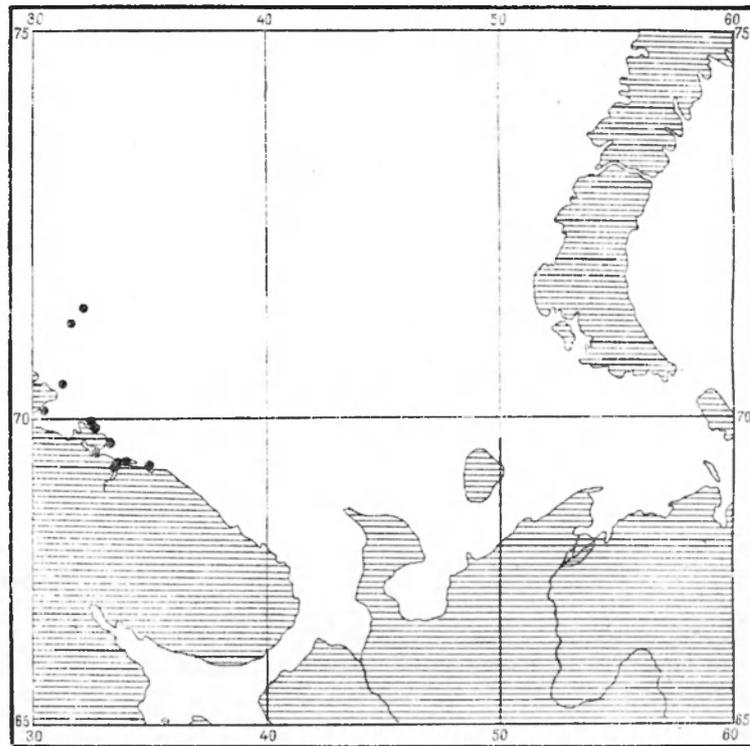


Рис. 73. Распространение *Calliostoma occidentale* (Migh. et Ad.) в морях СССР.

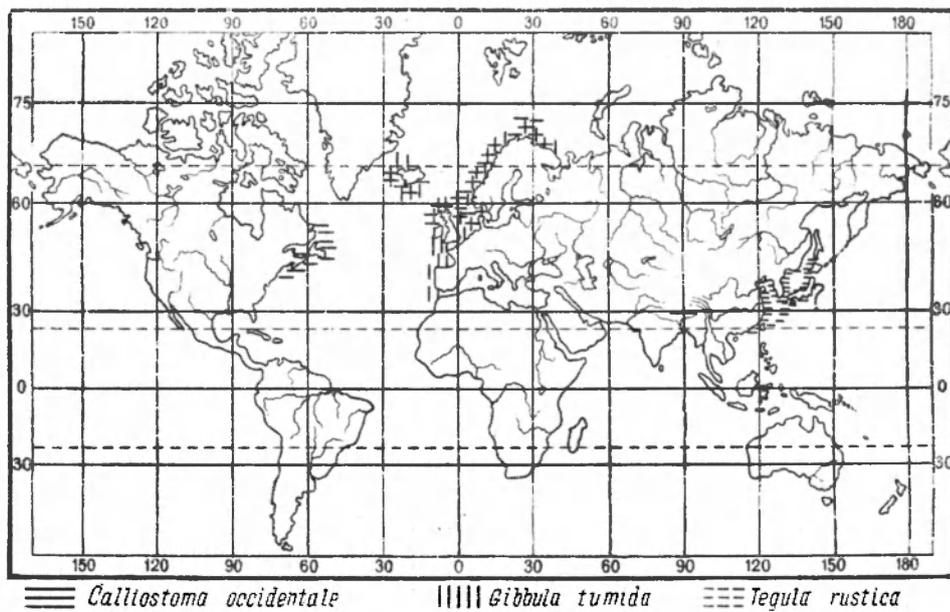


Рис. 74. Распространение *Calliostoma occidentale* (Migh. et Ad.), *Gibbula tumida* (Mont.) и *Tegula rustica* (Gm.) в Мировом океане.

оборотов с узловатыми вздутиями, периферия последнего оборота зачастую слегка гребнистая; внутренняя губа косая, снизу несколько утолщенная. Средний зуб радулы похож на таковой у *Margarites* и имеет короткое, но широкое, слабо зазубренное лезвие; промежуточных зубов 5; краевых зубов много. Челюсть довольно тонкая, двураздельная.

Тиле (Thiele, 1929) делит род на 17 секций. Обитающая в Баренцовом море *Gibbula tumida* относится к секции *Steromphala* Gray, 1847 (син. *Korenia* Friele, 1877).

Род имеет большое количество видов и широко распространен, отсутствуя лишь в высокоарктических и антарктических морях. В ископаемом состоянии известен с верхнего мела: Европа, Южная Америка — многие виды.

Тип рода: *G. magus* (Linné).

1. *Gibbula tumida* (Montagu) (рис. 74—76).

Montagu, 1803, Test. Brit.: 280, t. 10, f. 4. (*Trochus*); Philippi, 1846: 195, T. 29, F. 20, 25 (*Trochus*); Forbes a. Hanley, 1850: 513, pl. LXV, f. 8, 9, pl. DD, f. 2 (*Trochus*); Jeffreys, 1865, III: 307 (*Trochus*); Jeffreys, 1869, V: pl. 62, f. 2 (*Trochus*); Sars, 1878: 141, t. IV, f. 2; Pilsbry, 1889: 212, pl. 32, f. 49—52, pl. 50, f. 16; Odhner, 1912: 15, 45, pl. 3, f. 8—15; Dautzenberg et Fischer, 1912: 266; Филатова и Зацепин, 1948: 370, табл. XCV, рис. 7.

Раковина небольшая, плотная, коническая, слабо блестящая, иногда перламутровая, желтовато-зеленоватая, с поперечными волнистыми



Рис. 75. *Gibbula tumida* (Mont.).

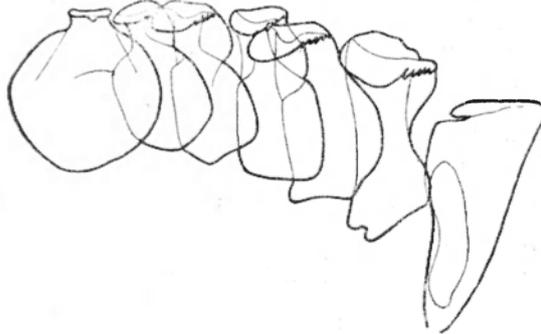


Рис. 76. *Gibbula tumida* (Mont.). Радула.

линиями или пятнами, заходящими и на основание. Завиток высокий, оборотов 6, уплощенных и слабо плечевидных сверху, периферия последнего оборота со слабым гребнем, основание уплощенное. Спиральная скульптура из частых мелких ребер, покрывающих завиток и основание; поперечная скульптура из линий роста. Устье четырехугольное; пупок узкий, при входе слегка воронкообразный.

Радула ∞ (5 · 1 · 5) ∞, основание центрального зуба сильно расширено.

Размеры: средние — выс. 9.5, шир. 9.5 мм; наибольшие — выс. 14.0, шир. 13.5 мм — по Однеру (1912).

Распространение. Бореальный, северо-атлантический вид. Обитает в Баренцовом и Норвежском морях и у атлантического побережья Европы (до Гибралтара). Известен из плиоценовых отложений Англии и Исландии и из четвертичных отложений Норвегии, Швеции и Мурмана.

Экология. В Баренцовом море встречается на глубинах 10—100 м, а у берегов Западной Европы от 0 до 840 м (Dautzenberg et Fischer, 1912),

на песчаных и песчано-каменистых грунтах, при положительных температурах и соленостях, близких к океаническим. Входит в состав группировки красных водорослей (Кольский залив) и литотамния (Баренцево море, губа Ярнышная). Является второстепенным пищевым объектом для морской камбалы и камбалы-ершеватки (Булычева, 1948).

Просмотрено 9 проб (29 экз.).

5. Род TEGULA LESSON

Lesson, 1832, III. Zool. : pl. 51; Adams. H. a. A., 1858, Genera recent Moll., I : 426; Fischer, 1887 : 821 (*Neomphalus*); Thiele, 1929 : 53; Wenz, 1938 : 306.

Раковина коническая, толстостенная, устье косое, гладкое изнутри; внутренняя губа устья отогнута, более или менее прикрывая открытый или закрытый пупок, и зазубрена внизу. Ширина центрального зуба превышает его длину, лезвие широкое, но короткое; промежуточных зубов 5, с заостренными, реже тупыми лезвиями, зазубренными на внешней стороне; краевые зубы имеют острые или округлые лезвия, мало различающиеся по величине.

Указание Тиле (Thiele, 1929) на то, что моллюски рода *Tegula* не имеют челюсти, неверно, так как у *T. rustica* (Gm.) челюсть есть (рис. 6).

Тиле (Thiele, 1929) делит род на 3 секции. Обитающая в наших морях *Tegula rustica* принадлежит к секции *Chlorostoma* Swainson, 1840 (син. *Omphalus* Philippi, 1847 и *Phorcus* A. Adams, 1851). Раковина различно скульптурированная, обычно без пятен, пупок открыт, иногда закрыт, внутренняя губа слабо зазубрена.

Большинство видов рода обитает у тихоокеанского побережья Америки, некоторые — у берегов юго-восточной Азии. В ископаемом состоянии род известен с миоцена: тихоокеанское побережье Северной и Южной Америки.

Тип рода: *T. pellisserpensis* (S. Wood).

1. *Tegula rustica* (Gmelin) (рис. 74, 77, 78)

Gmelin, 1790, Linn. Syst. Nat., ed. XIII, I, 6 : 3572 (*Trochus*); Philippi, 1846 : 48, T. 10, F. 11, 12 (*Trochus*); Dunker, 1861, Moll. Japon. : 21 (*Trochus*); Шренк, 1867 : 347 (*Trochus*); Lischke, 1869, I : 97 (*Trochus*); Lischke, 1871, II : 88 (*Trochus*); Dunker, 1882 : 143 (*Chlorostoma*); Pilsbry, 1889 : 166, pl. 25, f. 1—4 (*Chlorostoma*); Pilsbry, 1895 : 94 (*Chlorostoma*); Ping a. Yen, 1932 : 41 (*Chlorostoma*); Hirase, 1934 : 37, pl. 67, f. 7.

Раковина небольшая, неблестящая, окраска от почти черной до сероватой (иногда с коричневым оттенком), более темная на поперечных складках и продолжающаяся полосами на основании. Завиток невысокий, оборотов 6, слегка выпуклых, периферия последнего оборота угловатая, основание уплощенное. Спиральная скульптура из бороздок и неравномерных ребрышек, особенно сильных у молодых экземпляров; на основании ребрышки мельче, но расположены регулярно. Поперечная скульптура из складок, обычно хорошо выраженных в верхней части оборота, и почти перпендикулярных им линий роста. Устье округлое, внутренняя губа, изогнутая наверху, расширяется в белый наплыв, который наполовину окружает пупок, внизу образует один, редко 2 зубовидных вздутия; пупок умеренной ширины.

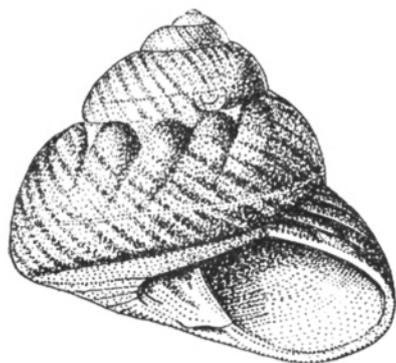
Радула ∞ (5 · 1 · 5) ∞.

Размеры: средние — выс. 21, шир. 23 мм; наибольшие — выс. 31, шир. 30 мм, а по Лиске (Lischke, 1869) выс. 41, шир. 32 мм.

Взрослые раковины обычно обрастают литотамнием, скрывающим скульптуру. Поперечные складки иногда проходят через весь оборот, а иногда их видно лишь под самым швом. У взрослых экземпляров высота больше ширины, а у молодых — наоборот (самый маленький экземпляр имел высоту 4.7, ширину 7.5 мм).

Распространение. Субтропическо-бореальный вид. Обитает в Японском (заливы Петра Великого и Посыета), Желтом, Восточно- и Южно-Китайском морях (до Гонконга).

Экология. Встречается на глубинах 0—50 м (0—5 м), на песчаных и каменистых грунтах; при отрицательных температурах зимой и

Рис. 77. *Tegula rustica* (Gm.).Рис. 78. *Tegula rustica* (Gm.). Радула.

до +20—25° летом и соленостях 30—34‰. Входит как руководящая форма в группировку *Ostrea gigas* (Японское море, залив Петра Великого).

Просмотрено 29 проб (74 экз.).

IV. Подсемейство UMBONIINAE

Раковина различной формы, большей частью довольно маленькая. Центральный и промежуточный зубы тонкие, без лезвий, однако их передние края несколько утолщены; краевые зубы хорошо развиты.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ ПОДСЕМЕЙСТВА UMBONIINAE

- | | |
|---|--------------------------|
| 1 (2). Раковина кубаревидная | 6. <i>Isanda</i> A. Ad. |
| 2 (1). Раковина ширококубаревидная или ширококоническая | 7. <i>Umbonium</i> Link. |

6. Род ISANDA A. ADAMS

Adams A., 1853, Proc. Zool. Soc., XXI : 189; Adams H. A., 1858, Genera recent Moll., I : 409; Pilsbry, 1889 : 16, 463; Thiele, 1929 : 56; Wenz, 1938 : 317.

Раковина кубаревидная, гладкая или скульптурированная, с пупком.

Тиле (Thiele, 1929) делит род на 3 секции. Обитающая в наших морях *Isanda iridescens* относится к секции *Minolia* A. Adams, 1860 (сн. *Minolia* Dunker, 1882; *Solariella* Watson, 1886; *Lirularia* Dall, 1909; *Ethminolia* Iredale, 1924) — раковина одноцветная или в пятнах.

Род имеет много видов, широко распространен, но отсутствует у берегов Европы. В ископаемом состоянии известен с верхнего мела; тихо-

океанское побережье Америки, Япония, Австралия, Новая Зеландия.
Тип рода: *I. coronata* A. Adams.

1. *Isanda iridescens* (Schrenck) (рис. 51, 79, 80).

Шренк, 1863, Bull. Acad. Sci. St.-Petersb., V : 512 (*Trochus*); Шренк, 1867 : 356, t. XV, f. 19—24 (*Trochus*); Смит, 1875, Ann. Mag. Nat. Hist., Ser. 4, XV : 110 (*Trochus fulgens*); Бартсх, 1929, Иссл. морей СССР, X : 134, табл. IV, рис. 1 (*Gibbula derjugini*); ? Нирасе, 1934 : 38, pl. 69, f. 4 (*Margarites*).

Раковина маленькая, тонкая, блестящая. Окраска от кремово-зеленоватой (преимущественно) до фиолетово-коричневой; спиральные ребра более темные или сплошь коричневые, или с чередующимися белыми и коричневыми пятнами; промежутки между ребрами тоже могут быть пятнистыми; эмбриональные обороты желтовато-белые. Завиток невысокий, оборотов 5, вы-



Рис. 79. *Isanda iridescens* (Schrenck).

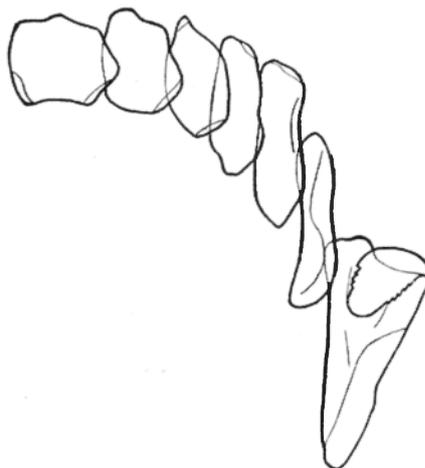


Рис. 80. *Isanda iridescens* (Schrenck).
Радула.

пуклых, основание выпуклое. Спиральная скульптура из 2 сильных ребер на верхних оборотах и 3 ребер на последнем обороте, а также несколько вставочных ребрышек; на основании 7—9 менее сильных ребер. Поперечная скульптура только из линий роста. Устье округлое, пупок узкий.

Радула ∞ (5.1.5) ∞ .

Размеры: средние — выс. 5.5, шир. 5.2 мм; наибольшие — выс. 8.7, шир. 6.8, оборотов 6½.

Пупок может быть целевидным, но никогда не закрыт совсем. Экземпляры из Приморья, с Хакодате и с о. Кунашир более светлые и пятнистые, а экземпляры с юго-западного Сахалина более темные и слабо пятнистые (экземпляры с высотой менее 4.5 мм вообще одноцветные).

Смит (Smith, 1875), а вслед за ним и Пилсбри (Pilsbry, 1889) считают *Trochus iridescens* Schrenck лишь синонимом для *Gibbula fulgens* Gould; однако судя по описанию Гульда и Пилсбри, это совершенно различные виды, объединяемые лишь значением видового названия (*iridescens* и *fulgens* переводятся «блестящая», «сверкающая»). Тождественность *Trochus iridescens* Schrenck и *Gibbula derjugini* Bartsch установлена сравнением последней с типовыми экземплярами Шренка.

Распространение. Северо-тихоокеанский южно-бореальный вид. Обитает в Японском и Желтом морях и у северного и восточного побережья о. Хоккайдо.

Экология. Встречается на глубинах 0—96 м (0.5—15 м), главным образом на слоевищах водорослей, реже на самом грунте (ил, песок, камень); при отрицательных температурах зимой и до +20—25° летом и соленостях 31—34‰ (32—33‰). Входит в состав группировки зостеры, *Phyllospadix*, *Laminaria*, *Corallina*, *Sargassum* и других водорослей, причем часто как одна из руководящих форм.

Просмотрено 64 пробы (1335 экз.).

7. Род UMBONIUM LINK

Link, 1807, *Beschr. Rostock Samml.* : 136; Montfort, 1810, *Conch. Syst.*, II : 170 (*Pitonellus*); 171 (*Pitonillus*); Schumacher, 1817, *Essai Nouv. Syst. test.* : 59, 192 (*Globulus*); Lamarck, 1822, *Hist. Nat.*, ed. I, VII : 6 (*Rotella*); Gray, 1847, *Proc. Linn. Soc.* : 145 (*Helicina*); Philippi, 1853 : 43 (*Globulus*); Fischer, 1887 : 822; Pilsbry, 1889 : 15, 450; Thiele, 1929 : 58; Wenz, 1938 : 321.

Раковина ширококубареvidная или ширококоническая блестящая, пестро окрашенная, гладкая или со спиральной скульптурой; пупок совершенно закрыт напльвом; устье внутри гладкое, внутренняя губа изогнута, образуя внизу угол.

Род состоит из нескольких видов, обитающих в Индийском и Тихом океанах от о. Цейлон и островов Малайского архипелага до Приморья). В ископаемом состоянии род известен с плиоцена: Япония — несколько видов.

Тип рода: *U. vestiarium* (Linné).

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА UMBONIUM

- 1 (2). Основание сильно выпуклое, шов глубокий. . 1. *U. suturale* (Lam.).
2 (1). Основание уплощенное, шов неглубокий. . 2. *U. thomasi* (Crosse).

1. *Umbonium suturale* (Lamarck) (рис. 81—83).

Lamarck, 1822, *Hist. Nat.*, ed. I, VII : 8 (*Rotella*, *Rotella monilifera*, *Rotella javanica*); Delessert, 1841, *Recueil Coq.* : pl. 34, f. 3, a—d (*Rotella*), f. 4, a—c (*Rotella javanica*); Philippi, 1853 : 51, T. 7, F. 15 (*Globulus costatus*), 52, t. 8, f. 6—8 (*Globulus monilifer*), 53, t. 8, f. 4, 5 (*Globulus*); Gould, 1862, *Proc. Bost. Soc. Nat. Hist.*, VIII : 17 (*Rotella superba*); Adams A., 1863, *Ann. Mag. Nat. Hist.*, Ser. 3, XI : 265 (*superbum*); Шренк, 1867 : 367, t. XVI, f. 12—15 (*Globulus costatus*); Lischke, 1869, I : 90 (*Globulus monilifer*); 91 (*G. costatus*); Lischke, 1871, II : 83, pl. V, f. 18—21 (*Globulus superbus*); Kiener [(1834) 1873—1880] : 8, pl. II, f. 3 (*Rotella*); 9, pl. II, f. 4, 4a (*Rotella monilifera*), 10, pl. II, f. 5 (*Rotella costata*); Lischke, 1874, III : 64 (*Globulus monilifer*); Dunker, 1882 : 134 (*costatum*, *superbum*); 135 (*moniliferum*); Sowerby, 1878b : pl. I, f. 5, a—b (*Rotella monilifera*), pl. II, f. 7 (*Rotella*), f. 8 (*Rotella javanica*); Sullioti, 1889, *Bull. Soc. Malac. Ital.*, XIV : 70 (*Rotella japonica*); Pilsbry, 1889 : 454, pl. 59, f. 34, 35 (*costatum*); 455, pl. 57, f. 33—36 (*superbum*), pl. 58, f. 13, 14, 456, pl. 58, f. 22, 23, 29—31 (*moniliferum*); 456 (*japonicum*); Pilsbry, 1895 : 101 (*costatum*, *costatum* var. *superbum*, *japonicum*); 102 (*moniliferum*); 180 (*superbum*); Makiyama, 1925 : pl. XX, f. 9 (*moniliferum*); Ping a. Yen, 1932 : 45; Hirase, 1934 : 39, pl. 71, f. 1, 2 (*moniliferum*); Kuroda, 1941, *Mem. Fac. Sci. Agric. Taihoku Imp. Univ.*, XXII, 4 : 76.

Раковина небольшая, ширококубареvidная, окраска зеленовато-желтоватая, испещренная серо-зеленоватыми или коричневатыми пятнами, расположенными в виде поперечных зигзагообразных полос; пупочный напльв красноватый. Завиток низкий, оборотов 6, слегка выпуклых, основание почти так же выпукло, как и верхняя часть последнего оборота, шов глубо-

кий. Верхние обороты гладкие, нижние с сильными редкими (4—6 на последнем обороте) спиральными бороздками, не заходящими на основание; поперечная скульптура из очень слабых линий роста, более заметных на основании. Устье округло-ромбовидное.

Радула ∞ (5·1·5) ∞ .

Размеры: средние — выс. 11.5, шир. 17.0 мм; наибольшие — выс. 14.2, шир. 22.1 мм, оборотов $7\frac{1}{2}$, а по Кинё [Kiener, (1834) 1873—1880] — выс. 17.5, шир. 25.2 мм.

У сухих экземпляров общий тон окраски серовато-голубоватый, иногда желтоватый. Спиральных бороздок может быть только 1—2, причем в таком случае они располагаются на периферии последнего оборота. Верхний край последнего оборота иногда несет бугорки, времяами (у экземпляров из южной Японии), развивающиеся в отростки. Пупочный наплыв может быть не красноватым, а белым.

Вид впервые описан Ламарком (Lamarck, 1822).

В этой работе среди других видов *Rotella* Ламарк на стр. 8 последовательно описывает *R. sutu-*

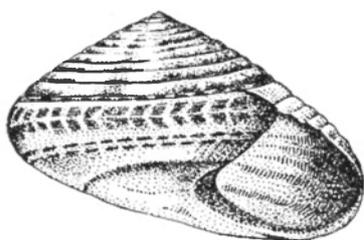


Рис. 81. *Umbonium suturale* (Lam.).



Рис. 82. *Umbonium suturale* (Lam.). Радула.

rurale, *R. monilifera*, *R. javanica*. Уже Кинё [(1834) 1873—1880] причисляет *R. javanica* к синонимам *R. monilifera*, так как оба вида имеют одинаковую скульптуру: бугорки на верхней части оборотов. Там же Кинё описывает новый вид *R. costata*, который Макияма (Makiyama, 1925), а впоследствии Хирасе (Hirase, 1934) и Курода (Kuroda, 1941) причислили к синонимам *Umbonium moniliferum*, так как у этого вида бугорки у шва то могут быть (форма *moniliferum*), то могут отсутствовать (форма *costatum*). Рассмотрение имеющегося в Зоологическом институте АН СССР материала, который собран главным образом в заливах Петра Великого и Посыета (Японское море), показывает, что слабую бугорчатость имеют больше половины экземпляров. Правда, эта бугорчатость никогда не достигает такой силы, как у экземпляров из южной Японии, но вполне совпадает с рисунком ламарковского экземпляра у Дельсера (Delessert, 1841). Гульд (Gould, 1862) описал *Rotella superba*, а Суллиотти (Sullioti, 1889) — *Umbonium japonicum*, которые, судя по описанию, тождественны *Rotella monilifera* Lamarck.

Просмотр материала убеждает, что сама *Rotella monilifera* является лишь синонимом *R. suturale*, так как между ними имеются переходные

формы. Как место находки *R. suturale* Ламарк приводит «моря Индии?». Впоследствии этот вид упоминается только в монографиях, авторы которых сами не обрабатывали материал, а лишь давали сводку описанных видов, по возможности с синонимией. В основном же в работах второй половины XIX в. фигурирует *Umbonium moniliferum*. Однако, начиная с 20-х годов нашего века, *U. suturale* вновь появляется в работах немецких (Jaeskel, 1929, *Zool. Anz.*, LXXXI : 197), китайских (Ping a. Yen,

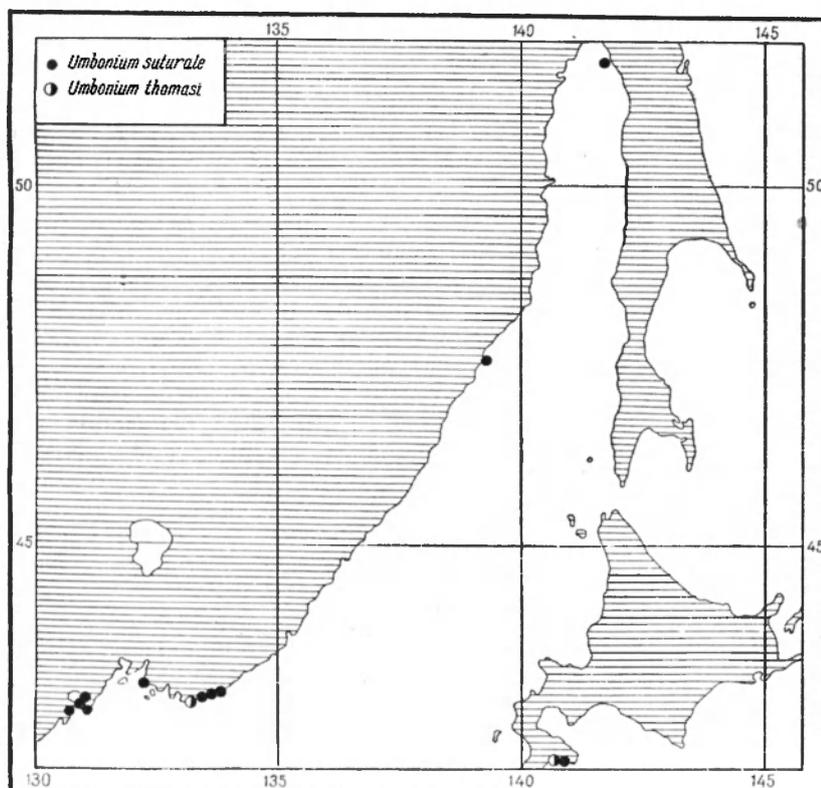


Рис. 83. Распространение *Umbonium suturale* (Lam.) и *U. thomasi* (Cr.) в морях СССР.

1932) и японских (Kuroda, 1941) авторов. По правилам приоритета этому названию и следует отдать предпочтение, так как в тексте Ламарка (Lamarck, 1822) оно идет первым, хотя и на одной и той же странице с *R. monilijera*.

Umbonium suturale является нетипичной формой из группы *suturale-moniliferum-costatum*. Вид отличается слабой спиральной бороздчатостью, хорошо заметной лишь на периферии последнего оборота и приподнятой в виде валика верхней частью оборотов, что делает шов более глубоким. Следует отметить, что такая комбинация (слабая скульптура и подшовный валик) встречается довольно редко, но это сочетание придает раковине своеобразный вид, что и привело Ламарка к выделению этой формы. Сильный подшовный валик встречается часто, но при сильной бороздчатости он не выделяется.

Распространение. Субтропически-бореальный вид. Обитает в Японском, Желтом и Восточно-Китайском морях (до Фучжоу и о. Тайваня). Известен из плиоценовых отложений Японии.

Экология. Встречается на глубинах 1—31 м (1—5 м), главным образом на песке, при отрицательных температурах и солености 30—34‰; образует группировку *Umbonium suturale* (Японское море, зал. Сяуху).

Просмотрено 28 проб (205 экз.).

2. *Umbonium thomasi* (Crosse) (83—85).

Crosse, 1863, Journ. Conch., (3), III, 11 : 384, pl. XIII, f. 8 (*Globulus*). D unker, 1877, Malac. Blät., XXIV : 74 (*adamsi*); Sowerby, 1878 : pl. III, f. 10, a—c (*Rotella infraplanata*); D unker, 1882 : 135, t. VI, f. 3—5 (*adamsi*); Pilsbry, 1889 : 453, pl. 57, f. 31, 32, pl. 58, f. 10—12, 26—28 (*adamsi*); Pilsbry, 1895 : 102 (*adamsi*); Ping a. Yen, 1932 : 45; Yen, 1942, Proc. Malac. Soc. XXIV, 5—6 : 180.

Раковина небольшая, ширококоническая; окраска от желтовато-коричневой до розово-фиолетовой, с поперечными зигзагообразными более темными полосами (от оливкового до коричневого цвета); ниже периферии последнего оборота обычно проходит светлая полоса; пупочный наплыв белый, реже темноватый. Завиток низкий, оборотов 6, слегка выпуклых, основание уплощенное, шов четкий, но неглубокий.

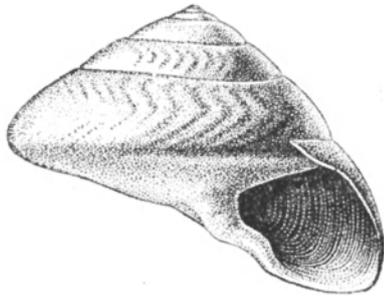


Рис. 84. *Umbonium thomasi* (Cr.).

Скульптура состоит только из очень слабых линий роста, а иногда еще из чуть заметных (под лупой) частых спиральных линий. Устье округло-ромбовидное.

Радула ∞ (5.1.5) ∞.

Размеры: средние — выс. 8, шир. 12 мм; наибольшие — выс. 11, шир. 17 мм, оборотов 7¼ (Желтое море).



Рис. 85. *Umbonium thomasi* (Cr.). Радула.

Весьма вероятно, что экземпляры, по которым описывалась *Rotella conica* (Adams et Reeve, 1850, Moll., zool. Voy. «Samarang»: 49, pl. XI, f. 22, a—b) с о. Борнео, являются лишь молодыми индивидами *U. thomasi*. Судя по описанию и рисункам, они отличаются только темнокрасной

окраской. Если это так, то по правилам приоритета следовало бы называть этот вид *U. conicum* (Adams et Reeve). Однако скудность как литературных данных, так и имеющегося в коллекциях Зоологического института АН СССР материала (всего 3 экз.) не позволяет дать окончательного решения. Следует отметить, что хотя Пилсбри (Pilsbry, 1889), считая *U. conicum* самостоятельным видом, указывает для него распространение «о. Борнео, Китайские моря», но более поздние авторы — Пинг и Иен (Ping a. Yen, 1932), Иен (Yen, 1942) — отмечают для побережья Китая лишь *U. thomasi*. К сожалению, сводки по морским моллюскам о. Борнео нет, но в последних работах по о. Суматра (Oostingh, 1928, Misc. zool. Sumatr., XXXIII : 8) и о. Ява (Altena, 1945, Zool. Meded. Leiden, XXV: 144) из всего рода *Umbonium* упоминается лишь *U. vestiarium* (L.).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Субтропическо-бореальный вид. Обитает в Японском, Желтом, Восточно- и Южно-Китайском морях (до о. Хайнань). В наших водах найден пока один экземпляр (район мыса Поворотного, глубина 12—25 м).

Просмотрено 2 пробы (3 экз.).

V. Подсемейство SKENEINAE

Раковина маленькая, кубаревидная или дисковидная, бесцветная, обычно гладкая и блестящая, но иногда с тонкой спиральной скульптурой, устье округлое. Центральный зуб радулы более или менее широкий, с зазубренным, реже с гладким лезвием; промежуточных зубов 4—5, с хорошо развитыми, обычно зазубренными лезвиями; краевые зубы многочисленные, мелкие. Сам моллюск, насколько это пока известно, без головных лопастей, щупальца длинные; головные эпиподидальные доли имеются, причем левая короткая и простая, а правая удлиненная и зазубренная; у самцов под правым щупальцем расположен довольно длинный уплощенный гладкий пенис.

Ввиду того что раковина и крышечка принадлежащих сюда родов похожи на таковые у *Cyclostrematidae* и *Adeorbidae*, систематическое положение некоторых родов, радулы которых не известны, неясно. Распространение родов тоже сомнительно (поэтому оно не приводится при описании).

8. Род GANESA JEFFREYS

Jeffreys, 1883 : 94; Thiele, 1929 : 60; Wenz, 1938 : 328.

Раковина кубаревидная, гладкая или тонко спирально-ребристая.

Тиле (Thiele, 1929) делит род на 2 подрода, причем в подроде *Ganesa* s. str. выделяет 3 секции, к одной из которых, а именно *Zissospira* Bush, 1897, он (Thiele, 1928) причисляет и встречающиеся у нас виды *Ganesa*. Диагноз секции: завиток обычно приподнятый и гладкий, пупок узкий. Устье несколько косое, округлое, сверху слабо угловатое. Радула¹ с 4 промежуточными зубами.

Род впервые выделен Джефрейсом (Jeffreys, 1883) для двух новых видов. Впоследствии в него перенесен ряд видов, прежде причислявшихся к роду *Cyclostrema*.

¹ Радулы обитающих в наших морях *G. basistriata* (Jeffer.) и *G. laevigata* (Friele) не отличаются друг от друга. Но, возможно, это зависит лишь от техники микроскопирования, не позволяющей рассмотреть детали при столь маленьком препарате.

Кроме *G. basistriata* и *G. laevigata* для наших вод из района к северу от Новосибирских островов Горбуновым (1946, Тр. Дрейф. эксп. Главсевморпути на л/п «Г. Седов», III : 309, табл. 1, рис. 1, а—в) описана еще *G. bujnitzkii*. По внешнему виду и скульптуре она похожа на *Cyclostrema valvatooides* (Jeffreys, 1883: 92), судя же по радуле, этот вид не принадлежит не только к *Ganesa*, но и вообще не к *Trochidae*.

Тип рода: *G. nitidiuscula* Jeffreys.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА GANESA

- 1 (2). Спиральная скульптура из очень тонких и нечастых ребрышек, покрывающих основание, а иногда и всю поверхность раковины 1. *G. basistriata* (Jeffr.).
- 2 (1). Скульптура состоит из поперечных бороздок, выходящих из пупка и серповидно расходящихся до половины основания 2. *G. laevigata* (Friele).

1. *Ganesa basistriata* (Jeffreys) (рис. 86—89).

Friele, 1873, Oversight Bergens Moll. : 15 (*Cyclostrema*, nom. nudum); Jeffreys, 1877, Ann. Mag. Nat. Hist., Ser. 4, XIX : 234 (*Cyclostrema*); Sars, 1878 : 128, t. 8, f. 8, a—c, tab. III, f. 6, a, b (*Cyclostrema*), 129, t. 21, f. 1, a—b (*Cyclostrema rugulosum*); Friele, 1879, Jahrb. Deutsch. Malac. zool. Gesellsch., VI : 272 (*Cyclostrema profundum*); Jeffreys, 1883 : 90 (*Cyclostrema*); Pilsbry, 1888 : 96, pl. 33, f. 93 : 94 (*Cyclostrema, C. rugulosa*); Marshall, 1898, Journ. Conch., IX : 68 (*Milleria laevigata*); Chaster, Melvill, Knight a. Hoyle, 1901, Journ. Conch., X : 17 (*Delphinoidea*); Odhner, 1912 : 19, 76, pl. 5, f. 40, 42, pl. 7, f. 8 (*Cyclostrema*, var. *striolata*, var. *profunda*); 20, 77, 79, pl. 5, f. 39, pl. 7, f. 7 (*Cyclostrema turgidum*); Dautzenberg et Fischer, 1912 : 284 (*Cyclostrema*); Thiele, 1928 : 584.

Раковина блестящая, тонкая, темновато-белой или зеленоватой окраски. Завиток невысокий, оборотов 3, выпуклых, основание выпук-

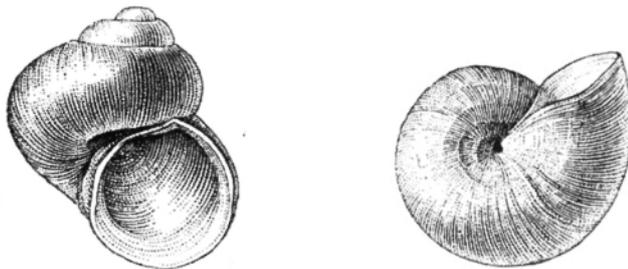


Рис. 86. *Ganesa basistriata* (Jeffr.).

лое. Спиральная скульптура из очень тонких и нечастых ребрышек, покрывающих основание, а иногда и всю поверхность раковины (в последнем случае ребрышки частые). Перистом непрерывный, устье от умеренно широкого до узкого.

Радула ∞ (4·1·4) ∞, лезвия с длинными и тонкими зубчиками.

Размеры: средние — выс. 2.1, шир. 2.2 мм; наибольшие — выс. 3.3, шир. 3.7, оборотов 3½ (Северный Ледовитый океан к северу от Новосибирских островов).

Пилсбри (Pilsbry, 1888) и Тиле (Thiele, 1928) считают автором вида Брюньона (Brugnone, 1876, Misc. Malac., II : 17, f. 24), описавшим его из

плиоценовых отложений Италии под названием *Mölleria basistriata*. Не имея в руках экземпляров Брюньона, трудно судить о правильности подобного заключения, тем более что приготовить препараты радул и тем самым установить принадлежность к роду *Ganesa* в этом случае невозможно. Кроме того, Тиле, считая автором вида Брюньона, в списке синонимии не дает его работы, а как на работу с первоописанием ссылается на статью Фриле (Friele, 1873).

Судя по описанию и рисунку, весьма вероятно, что *Cyclostrema dalli* Verrill (1882 : 532, pl. LVII, f. 39) тождественна с *G. basistriata* и является лишь ее синонимом.

Распространение. Арктическо-бореальный вид. Обитает в Северном Ледовитом океане (к северу от Новосибирских островов), в Восточно-Сибирском, море Лаптевых, Карском, Баренцовом, Гренландском и Норвежском морях, в Атлантическом океане (до Португалии и Новой Англии). Известен из плиоценовых и четвертичных отложений Англии.

Экология. Встречается на глубинах 45—3750 м (50—300 м),

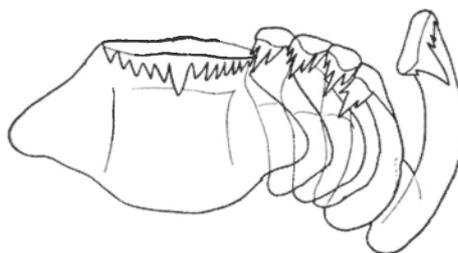


Рис. 87. *Ganesa basistriata* (Jeffer.). Радула.

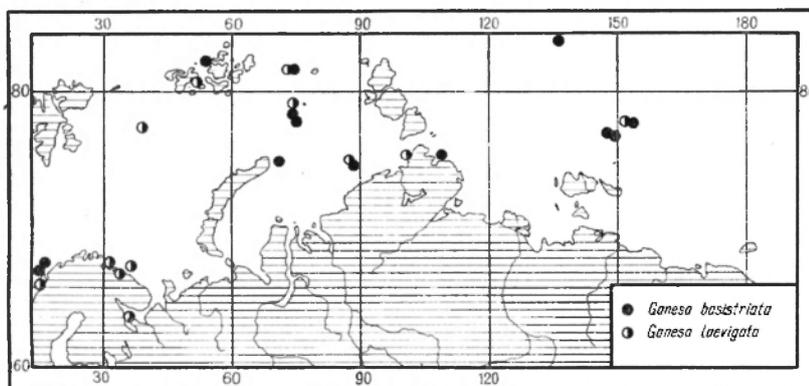


Рис. 88. Распространение *Ganesa basistriata* (Jeffer.) и *G. laevigata* (Friele) в морях СССР.

на илу и песчанистом илу, при температурах от -1.46° до низких положительных и соленостях 34.34—34.92‰.

Просмотрено 13 проб (36 экз.).

2. *Ganesa laevigata* (Friele) (рис.88—90).

Friele, 1876, Christ. Vidensk. Selsk. Forh. : 60 (*Mölleria*, *Cyclostrema trochoides*); Friele, 1877, Nyt. Mag. Naturvid., XXIII, 3 : 3, f. 3 (*Cyclostrema peterseni*); Sars, 1878 : 130, t. 21, f. 2, a—b (*Cyclostrema*); 131, t. 8, f. 9, a—c (*C. trochoide*), 344, t. 34, f. 5, a—b (*C. trochoide* var. *peterseni*); Jeffrey, 1883 : 89 (*Mölleria*), 91 (*Cyclostrema trochoides*, var. *peterseni*); Герценштейн, 1885 : 670 (*Cyclostrema trochoides*); Pilsbry, 1888 : 97, pl. 33, f. 98, 99 (*Cyclostrema trochoides*); Odhner, 1912 : 20, 77 (*Cyclostrema trochoides*), pl. 5, f. 1 (*C. trochoides* var. *peterseni*); 20, 78 (*Cyclostrema*); Dautzenberg et Fischer, 1912 : 285 (*Cyclo-*

strema); Thiele, 1928 : 583 (*petterseni*); Thorson, 1944 : 30 (*Cyclostrema trochoide*); 31 (*Cyclostrema*).

Раковина блестящая, плотная, реже полупрозрачная, темновато-белой окраски. Завиток невысокий, оборотов 3, выпуклых, основание

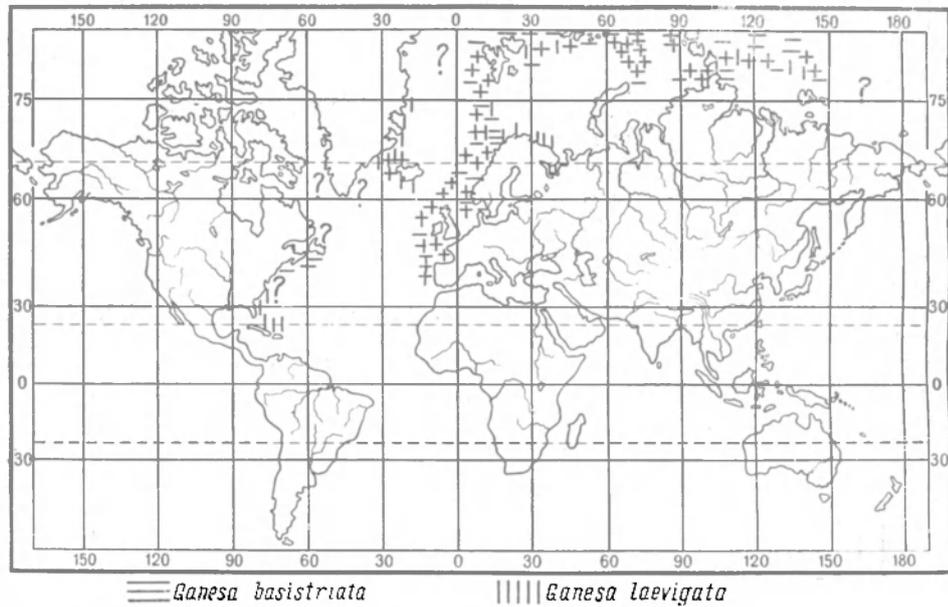


Рис. 89. Распространение *Ganesa basistriata* (Jeffer.) и *G. laevigata* (Fricke) в Мировом океане.

выпуклое. Граница пупка украшена слабым спиральным ребром, которое пересекают поперечные бороздки, выходящие из пупка и серповидно расходящиеся до половины основания (у взрослых экземпляров со щелевидным пупком видна только половина околопупочного ребра). Устье

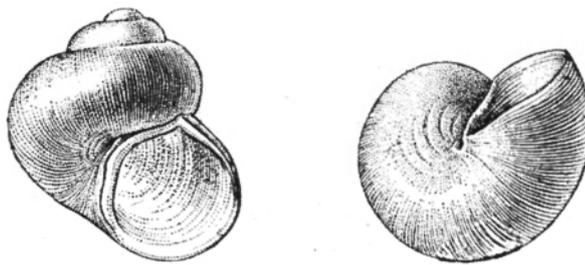


Рис. 90. *Ganesa laevigata* (Fricke).

округлое, перистом непрерывный; пупок узкий, щелевидный, а у молодых экземпляров умеренной ширины.

Радула ∞ (4.1.4) ∞ , лезвия с длинными и тонкими зубчиками (как у *G. basistriata*).

Размеры: средние — выс. 2.1, шир. 2.3 мм; наибольшие — выс. 2.5, шир. 2.5 мм, оборотов $3\frac{3}{4}$ (Карское море).

Первый (хотя и неполный) диагноз вида дал Фриле (Friele, 1876). Поэтому он, а не Джефрис (на рукопись которого ссылается сам Фриле) и должен считаться автором вида. Фриле описал молодую форму этого вида как *Mölleria laevigata* (по порядку идущую раньше), а взрослую — как *Cyclostrema trochoides*. Первая характеризуется низким завитком и более широким пупком, вторая — высоким завитком и щелевидным пупком. Подобное деление сохранялось до последнего времени (Thiele, 1928). Однако при просмотре проб с большим количеством экземпляров, имеющих различный возраст (начиная с молодых), видно, что признаки *M. laevigata* с возрастом постепенно переходят в признаки *C. trochoides*. Судя по размерам, даваемым Фриле и Сарсом (Sars, 1878), *M. laevigata* принадлежит именно к молодой форме, а *C. trochoides* — к взрослой. Низкий же завиток характерен для молодых экземпляров и остальных *Trochidae*. В свою очередь формам с низким завитком свойствен более широкий пупок (ср. *Margarites groenlandica umbilicalis*, *M. vorticifera*, *M. koreanica*). Все вышеуказанное заставляет считать *C. trochoides* лишь синонимом *M. laevigata* (т. е. соответственно *Ganesa laevigata*).

Взрослые экземпляры *G. laevigata* изредка вовсе не имеют серповидных бороздок на основании. Эта форма описана Фриле (Friele, 1877) как *Cyclostrema peterseni*.

Судя по рисунку и описанию, *Cyclostrema dalli* Verrill var. *ornatum* Verrill (1884, Trans. Conn. Acad. Sci., VI, 1: 255, pl. XXXII, f. 17), очевидно, тождественна с *G. laevigata* и является в таком случае ее синонимом.

Распространение. Арктическо-бореальный вид. Обитает в Восточно-Сибирском море, море Лаптевых, Карском, Баренцовом, Белом, Гренландском и Норвежском морях, в Атлантическом океане (до Португалии и Антильских островов).

Экология. Встречается на глубинах 45—414 м (50—300 м); а по Торсону (Thorson, 1941) — от 19 (у Варде, Норвегия) до 1960 м (Бискайский залив), на илу и песчанистом илу, при температурах от -1.61° до низких положительных и соленостях от 28‰ (Белое море) до 34.42‰.

Просмотрено 10 проб (78 экз.).

АЛФАВИТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ ¹

- aculeata*, *Ophiopholis* 87
acuminata, *Margarita* 109
adamsi, *Umbonium* 122
Adeorbidae 123
alabastrum, *Margarita* 112
alabastrum, *Trochus* 112
alabastrum, *Ziziphinus* 112
albicans, *Polycirrus* 107
albida, *Trochus groenlandica* var. 80
albolineata, *Margarites helicina helicina* forma 576
albolineata, *Margarites* (подрод *Margarites*) *helicina helicina* forma 76
albolineata, *Valvatella* 75
albolineatus, *Margarites* 76
albula, *Machaeroplax* 104
albula, *Margarita* 105
albula, *Solariella obscura* var. 104
Alcyonidium 88
aloyssi-abaudiae, *Margarita* 82
Amphipoda 58, 62
angulata, *Margarites vahlii* var. 23—25, 30, 32, 34, 35, 38, 101*
angulata, *Margarites* (подрод *Margarites*) *vahlii* var. 74, 102*
arctica, *Margarita* 75, 78
arctica, *Portlandia* 47, 62
arcticus, *Trochus* 75
argentata, *Margarita* 85
argentatus, *Trochus* 85
avachensis, *Margarites ochotensis* 22—24, 30, 34—36, 38, 39, 59, 96*
avachensis, *Margarites* (подрод *Margarites*) *ochotensis* 75, 97*
avachensis, *Pupillaria* 97
bairdii, *Calliotropis* 34, 36
Balanus 82
basistriata, *Ganesa* 4, 21—24, 26, 30, 39, 40—44, 46, 48, 49, 51, 58, 59, 123, 124*, 125*, 126*
basistriata, *Mölleria* 125
bella, *Solariella obscura* var. 21*, 23—27, 30, 32, 34—36, 43—45, 48, 71, 104, 106*, 107*
bella, *Solariella obscura* var. 91
beringensis, *Margarites* 76
beringensis, *Valvatella* 75
Bivalvia 14
borealis, *Astarte* 106, 110
borealis, *Trochus* 75
brachiactis, *Stegophiura* 107, 111
Buccinidae 71
bujnitzkii, *Ganesa* 124
calcarea, *Macoma* 85, 87, 90, 93, 106, 107, 110
Calliostoma 9, 10, 18, 39, 48, 49, 69, 70, 72, 112
Calliostomatinae 70, 72, 112
Calliotropis 39
camtschatica, *Paralithodes* 28
Cantharidoscops 73, 102
Cantharidus 102
carinata, *Machaeroplax obscura* var. 107
carinata, *Solariella obscura* var. 107
carnea, *Margarita* 80
carneus, *Trochus* 80
carneus, *Turbo* 80
caryi, *Gorgonocephalus* 92, 93, 107, 110
Chlorostoma 116
Chlorostoma 116
ciliatum, *Cardium* 106, 110
cincta, *Solariella* 48
cineraria, *Gibbula* 17*, 18*, 70
cinerea, *Eumargarita* 89
cinerea, *Margarita* 89
cinerea, *Margarites* 89
cinerea, *Margarites striata* 3, 19*, 26*, 23—27, 30—36, 39, 40—52, 54—56, 59, 89, 90*, 91*, 92*,
cinerea, *Margarites* (подрод *Margarites*) *striata* 75, 91
cineraeformis, *Margarita obscura* var. 104
cineraeformis, *Solariella obscura* var. 104
cinereus, *Margarites* 89
clausa, *Natica* 28
communis, *Margarita* 75
companulata, *Margarita* 75
conica, *Rotella* 122
conicum, *Umbonium* 123
Conulus, 112
conulus, *Calliostoma* 112
cornea, *Margarita* 89

¹ Курсивом выделены синонимы; жирные цифры обозначают страницу с диагнозом, курсивные цифры относятся к страницам географического распространения; звездочки при цифре обозначают страницу с рисунком названной формы.

- corneus* Turbo 89
coronata, Isanda 118
corrugata, Pelonaia 82
costata, *Rotella* 119, 120
costatum, Umbonium 119
costatus, *Globulus* 119
crassa, Monodonta 70
crateradmeta, Amphiodia 85
crenata, *Astarte* 82, 86, 87
crispatus, *Ctenodiscus* 87
Cyclostrema 123
Cyclostrema 124
Cyclostrematidae 66, 123
dalli, *Cyclostrema* 125
delicata, *Solariella* 21, 23, 24, 26, 30—33, 35, 38, 58, 59, 99*, 104, 111*
Delphinoidea 124
Delphinula 66
derjugini, *Gibbula* 118
derjugini, *Margarites rossica* 22—24, 30—32, 34, 35, 38, 48, 49, 55, 56, 59, 94*, 95*, 97
derjugini, *Margarites* (подрод *Margarites*) *rossica* 75, 93
derjugini, *Pupillaria* 93
derjugini, *Yoldiella* 107
dilatata, *Trochus groenlandica* var. 80
Diotocardia 11, 14, 18
disciforme, *Alcionidium* 82
droebachiensis, *Strongylocentrotus* 82, 87, 97
ecarinata, *Margarites helicina* ssp. 79
ecarinata, *Margarites helicina* var. 79
ecarinatus, *Margarites* 79, 80
Echiurus 110
edulis, *Mytilus* 22
elegantissima, *Margarita* 109
elevatus, *Margarites helicina* ssp. 76
Elphidium 85
Ethaliopsis 103
Ethminolia 117
Eucasta 112
Eumargarita 73, 75, 76, 81, 85, 91
exavatus, *Margarites helicina* ssp. 76
exavatus, *Margarites helicina* var. 76
fabricii, *Trochus* 80
finmarchica, *Solariella obscura* var. 104
fluctuosa, *Gomphina* 99, 107
jormosus, *Trochus* 112
frielei, *Margarita* 83
frielei, *Margarites* (подрод *Margaritopsis*) 73
frielei, *Margaritopsis* 83
frieley, *Margarites* 83
frigida, *Margarites* 21, 23, 24, 26, 30, 33—36, 38, 39, 49, 52, 53, 57, 59, 73, 96*, 103*
frigida, *Margarites* (подрод *Cantharidocops*) 72, 75, 102, 103*
fulgens, *Gibbula* 118
fulgens, *Trochus* 118
Gammarioidea 62
Ganesa 9, 11, 41, 44, 58, 123, 124, 125
Gastropoda 3, 16, 63—65, 67
Gastropoda *Prosobranchia* 3, 67
Gibbula 9, 10, 18, 48, 69, 70, 113
Gibbula 95
gigantea, *Margarita argentata* var. 83
gigantea, *Margarita olivacea* var. 83
gigantea, *Margarites* 21, 23—25, 27, 30—36, 39—44, 46, 48, 50, 52, 54, 55, 58, 59, 72, 73, 84*, 85*, 86, 105
gigantea, *Margarites olivacea* var. 73
gigantea, *Margarites* (подрод *Margarites*) 74, 83, 84*, 85*
gigas, *Ostrea* 117
glacialis, *Heliometra* 95
glauc, *Margarita* 85
glaucus, *Trochus* 85
Globulus 66
Globulus 119, 122
grandis, *Margarita cinerea* var. 89, 91
granulatum, *Calliostoma* 19, 70
groenlandica, *Margarita striata* var. 91
groenlandica, *Margarites* 11, 20, 22, 23, 25, 28, 29, 48, 50, 53, 54, 69, 73, 79, 88
groenlandica, *Margarites groenlandica* 21, 23—24, 30, 41—48, 54—56, 59, 60, 80, 81*, 82
groenlandica, *Margarites* (подрод *Margarites*) *groenlandica* 74, 80, 81*
groenlandicum, *Propeamussium* 40
groenlandicus, *Serripes* 82, 92, 106, 110
grosvenori, *Margarites* 86
Haliotis 18
Halistylus 39
harrisoni, *Margarita* 85
harrisoni, *Margarites* 84
Helicina 119
helicina, *Margarita* 78
helicina, *Margarites* 11, 13, 15*, 19—23, 25—29, 39, 41—48, 50, 54, 57, 59, 63, 69, 73, 74, 77
helicina, *Margarites helicina* 23, 24, 27, 30—32, 34, 35, 78, 83
helicina, *Margarites* (подрод *Margarites*) *helicina* 74, 75, 76*, 77*, 78*
helicinus, *Trochus* 75
hypolisp, *Margarites* 99
hypolispus, *Margarites* 99
incarnatus, *Turbo* 80
inflatus, *Turbo* 75
infraplanata, *Rotella* 122
infundibulum, *Solariella* 48
intermedia, *Margarita groenlandica* var. 80
intermedia, *Solariella obscura* var. 21*, 23, 24, 27, 30, 32, 34, 35, 39—48, 55, 104, 106*, 108*
iridescens, *Isanda* 20, 21, 23—26, 28, 29, 30—33, 35, 38, 59, 99*, 117, 118*
iridescens, *Trochus* 118
Isanda 58, 68, 117
islandica, *Solariella* 108
islandica, *Solariella obscura* var. 108
isopoda 31, 58
Jacinthinus 112
japonica, *Cucumaria* 97
japonica, *Rotella* 119
japonicum, *Umbonium* 119, 120

- javonica*, *Rotella* 119, 120
johanni, *Yoldia* 85
johnsoni, *Margarites* 109
kamchatica, *Margarites ochotensis ochotensis* forma 21, 34, 36, 48, 49, 55—57, 94, 96*, 97
kamchaticus, *Margarites* 95
koreanica, *Margarites* 21, 23, 24, 26, 30—32, 38, 58, 59, 98*, 99*, 127
koreanica, *Margarites* (подрод *Margarites*) 74, 98*, 99*
Korenia 115
laeve, *Haploarthron* 107
laevigata, *Ganesa* 4, 21, 23, 24, 26, 30, 39, 40—49, 51, 58, 59, 123, 124, 125*, 126*, 127
laevigata, *Margarita groenlandica* 82
laevigata, *Molleria* 124, 125, 127
laevior, *Margarita groenlandica* 82
laevior, *Margarita undulata* var. 82
laevis, *Solariella* 108
leachi, *Trochus* 80
Leda 90, 93, 107, 110
Lirularia 117
Loricata 17, 64
Machaeroplax 103, 104, 107, 109
macrocephala, *Ampelisca* 107
maculata, *Solariella* 104
magus, *Gibbula* 19, 115
major, *Margarita arctica* var. 75
major, *Trochus helicina* var. 75
Maldanidae 90, 107, 110
Margarita 66
Margarita 73, 75, 76, 78—82, 85, 86, 88, 89, 91, 99, 104, 107—109
margarita, *Helix* 75
margarita, *Phorcus* 75
margarita, *Trochus* 75
margarita, *Turbo* 75
margaritaceum, *Phascolosoma* 87, 110
Margarites 9, 10, 13, 39, 48—50, 56, 68, 69, 71, 73, 74, 75, 99, 102, 115
Margarites 118
margaritifera, *Margarita striata* var. 89
Margaritinae 72, 73
Margaritopsis 73
marginata, *Margarites olivacea* 23, 24, 27, 28, 30, 32—36, 39—48, 57, 59, 71, 87*, 88
marginata, *Margarites* (подрод *Margarites*) *olivacea* 74, 88*
maxima, *Margarita* 89
Microgasa 103
Micropiliscus 103
mighelsi, *Margarita* 109
Minolia 117
Minosia 117
mitsukurii, *Muriotrochus* 107, 110
Molleria 125
Mollusca 80, 92, 93, 110
monilifer, *Globulus* 119
monilifera, *Rotella* 119—121
moniliferum, *Umbonium* 119—121
Monodonta 48, 49, 69, 70
Monotocardia 11, 12
multilirata, *Solariella obscura* var. 104
Musculus 93, 107
Neomphalus 116
neritoides, *Trochus* 75
niloticus, *Trochus* 9
nitidiuscula, *Ganesa* 124
nodosa, *Stegophiura* 92, 93, 107, 110
Nucula 90, 107, 110
obliqua, *Margarita* 76
obliqua, *Phallusia* 82, 92, 113
obliquatus, *Trochus* 70
obscura, *Solariella* 3, 21*, 23—25, 27, 30—36, 39—48, 50—55, 58, 59, 99, 103, 104, 105*, 106*, 107, 109, 110
occidentale, *Calliostoma* 3, 21, 23, 24, 26, 27, 30, 43—45, 58, 59, 112, 113*, 114*
ochotensis, *Margarites* 5, 9*, 21—23, 26, 52, 56, 57, 72
ochotensis, *Margarites ochotensis* 22—24, 30—35, 38, 59, 95*, 96*, 97
ochotensis, *Margarites* (подрод *Margarites*) *ochotensis* 75, 95*
ochotensis, *Trochus* 96
olivacea, *Margarita* 83, 88
olivacea, *Margarites* 83
olivacea, *Margarites* 11, 21, 23, 25, 27, 31, 48, 50, 62, 72, 84, 86, 88
olivacea, *Margarites olivacea* 23, 24, 27, 28, 30, 32, 40—48, 50, 52, 54, 55, 57—59, 86*, 87*
olivacea, *Margarites* (подрод *Margarites*) *olivacea* 74, 85
Omphalus 116
Onuphis 80
opilio, *Chionocetes* 92, 93, 95, 97, 107, 110
ornatum, *Cyclostrema dalli* var. 127
pacificus, *Solaster* 97
parma, *Echinarachnius* 85, 90, 107, 109, 110
paupercula, *Solariella* 109
pauperculus, *Margarites* 109
pelliserpensis, *Tegula* 116
pellucida, *Chiridota* 92, 93, 107, 110
pernula, *Leda* 47
peterseni, *Cyclostrema* 125
peterseni, *Cyclostrema trochoides* var. 125
peterseni, *Cyclostrema* 126, 127
Phasianella 66
phorcatus, *Balanus* 82, 86
Phorcus 116
Pitonellus 119
Pitonillus 119
planula, *Machaeroplax obscura* var. 104
planula, *Solariella obscura* 104
Pleurotomaria 18
polaris, *Trochus* 88
Polychaeta 85, 93
pribiloffensis, *Margarites* 83
profunda, *Cyclostrema basistriata* var. 124
profundum, *Cyclostrema* 124
Prosobranchia 10, 11, 16, 71
Psolus 97
Pteropoda 65
pubescens, *Eupagurus* 110
pupilla, *Margarites* 34, 36, 39, 48, 49, 54, 56, 73, 79, 81*

- pupilla, Margarites (секция Pupillaria) 73
 pupilla, Margarites pupilla 79
 Pupillaria 73
 Pupillaria 92
 rhodia, Margarites 79
 robusta, Ophiura 87
 rossi, Trochus 80
 rossica, Margarites 11, 21—23, 26, 52, 56, 57
 rossica, Margarites rossica 22—24, 30—33, 38, 48, 49, 55, 56, 59, 93*, 94*
 rossica, Margarites (подрод Margarites) rossica 74, 92, 93*
 Rotella 66, 120
 Rotella 119
 rudis, Margarites 91
 rudis, Margarita groenlandica 80
 rugulosa, Cyclostrema 124
 rugulosum, Cyclostrema 124
 rustica, Tegula 12*, 13*, 14*, 16*, 19, 20, 23—26, 30—32, 59, 114*, 116, 117*
 sarsi, Maldane 110
 sarsi, Ophiura 85, 95, 97, 107, 110
 Scissurella 66
 schannonicus, Margarites 89
 schantarica, Margarita 95
 schantarica, Margarites ochotensis forma 21, 97
 schantaricus, Trochus 95, 97
 sharpii, Margarita 79
 sharpii, Margarites ssp. 79
 Skeneinae 9, 72, 123
 Solariella 9, 39, 44, 48—50, 69, 71, 73, 85, 98, 99, 103, 104
 Solariella 85, 98, 117
 Solarium 66
 sordida, Margarites 89
 spiralis, Margarites groenlandica ssp. 82
 striata, Margarita 91
 striata, Margarita 80
 striata, Margarita cinerea var. 89
 striata, Margarites 9, 11, 19, 21, 23, 25, 27, 48, 50, 53, 57, 69, 94
 striata, Margarites striata 23—26*, 30, 34—36, 39—44, 46, 48, 49, 54—59, 89*, 90*, 91*
 striata, Margarites (подрод Margarites) striata 75, 88
 striata, Margarites cinerea 89
 striolata, Cyclostrema basistriata var. 124
 Steromphala 115
 Strongylocentrotus 87
 sulcata, Margarita 80
 superba, Rotella 119, 120
 superbum, Umbonium 119
 superbum, Umbonium costatum var. 119
 superbus, Globulus 119
 suturale, Rotella 120, 121
 suturale, Umbonium 19, 20, 23—26, 30—32, 58, 59, 119, 120*, 121*, 122
 taeniata, Calliostoma 70
 taeniata, Photinula 70
 Tegula 9, 10, 39, 58, 113, 116
 tenuis, Nucula 85, 90, 107, 110
 tenuistriata, Margarites helicina 23—25, 30, 31—33, 35, 38, 59, 77*, 78
 tenuistriata, Margarites (подрод Margarites) helicina 74, 77*, 78*
 thomasi, Umbonium 4, 19, 20, 23—26, 30—32, 59, 119, 121*, 122*, 123
 Trochidae 3—5, 9, 10—14, 16, 18—20, 22—28, 29, 30, 32—56, 58—60, 66, 68—72, 102, 124, 127
 Trochinae 70, 72, 113
 trochoide, Cyclostrema 125, 126
 trochoides, Cyclostrema 125, 127
 Trochus 49, 65, 66, 75, 80, 91, 95, 99, 104, 112, 115, 116, 118
 tumida, Gibbula 19, 21, 23, 24, 26, 30, 43—45, 58, 59, 114*, 115*
 turbinata, Monodonta 19, 70
 Turbinidae 68, 69
 Turbo 18, 66, 75, 85, 91, 104
 Turcica 39
 turgidum, Cyclostrema 124
 Turritella 85
 typica, Margarites groenlandica 88
 typica, Margarites vahlii 23, 24, 32, 34
 typica, Solariella obscura 4, 21, 23—25, 32, 34, 35, 39—46, 48, 55, 71
 typicus, Spirochaetopterus 87
 umbilicalis, Margarites (подрод Margarites) groenlandica 74, 82, 83*
 umbilicalis, Margarites groenlandica 21, 23, 24, 27, 28, 30, 41—43, 45—48, 50, 52, 55—59, 77, 80*, 81*, 127
 Umbonium 9, 10, 58, 66, 68, 117, 119, 123
 Umboniinae 68, 72, 117
 undulatus, Trochus 80
 undulata, Margarita 80
 vahlii, Margarites 4, 11, 21, 23, 26, 30—36, 39, 40—43, 45—48, 50, 52, 53, 55, 57, 59, 100*, 101*
 vahlii, Margarites (подрод Margarites) 74, 99, 100*, 101*
 Valvatella 73
 valvatoides, Cyclostrema 124
 varicosa, Solariella 3, 21, 23—26, 30—36, 39—48, 50, 52—55, 58, 59, 99, 104, 105, 106*, 107, 109*, 110*
 Venus 85
 vestiarum, Umbonium 119, 123
 vineta, Lacuna 28, 77
 vorticifera, Margarites 21, 23, 24, 26, 30—36, 38, 39, 43, 49, 52, 56, 57, 59, 79*, 80*, 81*, 82, 88, 127
 vorticifera, Margarites (подрод Margarites) 74, 79*
 vorticifera, Margarites pupilla 79
 vulgaris, Margarita 75
 Yoldia 85, 93, 107, 110
 Zissospira 123
 Zizyphinus 112
 zizyphium, Calliostoma 12*, 70

5 МАЙ 1955

СО Д Е Р Ж А Н И Е

	Стр.
Предисловие	3
Систематический указатель видов	7
В в е д е н и е	9
Морфология	—
Внешний вид (9). — Раковина (10). — Мантийная полость (11). — Пищеварительная система (12). — Нервная система (14). — Кровеносная система (17). — Органы выделения (18). — Половая система, размножение и развитие (19)	—
Экология	20
Распределение по глубинам (20). — Распределение по грунтам (22). — Отношение к температуре (23). — Отношение к солености (25). — Отношение к содержанию кислорода (27). — Питание (28). — Биоценологические отношения (28)	—
Географическое распространение и история фауны Trochidae	29
Японское море (30). — Охотское море (33). — Берингово море (34). — Чукотское море (39). — Восточно-Сибирское море (40). — Море Лаптевых (41). — Карское море (41). — Баренцово море (43). — Белое море (45). — История фауны Trochidae (49)	—
Техника обработки материала	60
Литература	62
С и с т е м а т и ч е с к а я ч а с т ь	68
Семейство Trochidae	72
Таблица для определения подсемейств сем. Trochidae	—
I. Подсемейство Margaritinae	—
1. Род Margarities Gray	73
2. Род Solariella S. Wood	103
II. Подсемейство Calliostomatinae	112
3. Род Calliostoma Swainson	—
III. Подсемейство Trochinae	113
4. Род Gibbula Risso	—
5. Род Tegula Lesson	116
IV. Подсемейство Umboniinae	117
6. Род Isanda A. Adams	—
7. Род Umbonium Link	119
V. Подсемейство Skeneinae	123
8. Род Ganesa Jeffreys	—
Алфавитный указатель латинских названий	128

Утверждено к печати Зоологическим институтом
Академии Наук СССР

*

Редактор Издательства З. А. Радзивиловская
Технический редактор Р. А. Аронс
Корректор К. Н. Феноменов

РИСО АН СССР № 61—47В. М-27157. Подписано к печати 30/III 1955 г. Бумага 70×108/16.
Бум. л. 4¹/₈. Печ. л. 11.3. Уч.-изд. л. 10.79. Тираж 1500. Зак. № 31. Цена 8 р. 55 к.

1-я тип. Издательства Академии Наук СССР. Ленинград, В. О., 9 линия, д. 12.



4562

2132655

K. 4534.

57

8 p. 55 к.