

*Мурманский морской биологический институт
Кольского научного центра Российской академии наук*

На правах рукописи

Нехаев Иван Олегович

**МОРСКИЕ РАКОВИННЫЕ БРЮХОНОГИЕ МОЛЛЮСКИ
(MOLLUSCA: GASTROPODA) МУРМАНА**

Диссертация на соискание учёной степени кандидата биологических наук

Специальность – 03.02.10 «Гидробиология»

Научный руководитель:

к.б.н. М.В. Набоженко

Мурманск

2015 г.

Оглавление

Введение.....	4
1. Обзор литературы.....	8
1.1. История изучения раковинных брюхоногих моллюсков Мурмана.....	8
1.2. Краткое физико-географическое описание района исследований.....	15
2. Материалы и методы.....	22
3. Видовой состав раковинных Gastropoda Мурмана.....	34
4. Особенности фауны морских раковинных Gastropoda Мурмана.....	97
4.1. Анализ типов распространения.....	97
4.2. Сравнение фауны раковинных Gastropoda Мурмана с фаунами прилегающих акваторий.....	100
5. Распределение раковинных Gastropoda в прибрежных водах Мурмана.....	113
5.1. Распределение видового богатства.....	113
5.2. Количественное распределение в сублиторали.....	124
5.3. Количественное распределение на каменистой литорали.....	133
5.4. Экологические группы раковинных брюхоногих моллюсков на литорали острова Большой Айнов.....	135
6. Возможные изменения фауны раковинных Gastropoda Мурмана.....	140
6.1. Изменения в распространении некоторых видов раковинных Gastropoda в прибрежной зоне Мурмана.....	143
6.2. Обзор находок новых для российской части Баренцева моря видов раковинных Gastropoda.....	145
6.3. Пригодность предшествующих данных по фауне Мурмана для сравнения.....	149
6.4. Соотношение находок «северных» и «южных» видов.....	154
6.5. Другие возможные причины изменений в распространении раковинных Gastropoda Мурмана.....	155
6.6. Заключительные замечания.....	158
Выводы.....	160
Литература.....	161

Введение

Актуальность работы. Брюхоногие моллюски (Gastropoda) являются одной из самых богатых по числу видов групп животных, представители которой освоили большое число местообитаний на суше, в континентальных водоёмах и в Мировом океане.

Данные о находках современных видов раковинных Gastropoda в четвертичных отложениях могут быть использованы как для реконструкции климата в минувшие геологические эпохи, так и для прогнозирования будущих возможных изменений в экосистемах. Брюхоногие моллюски имеют широкий спектр типов питания — от детрито- и фитофагов до фильтраторов и хищников (Цихон-Луканина, 1987) и играют большую роль в донных сообществах, где могут выступать в качестве доминантов. Кроме того, некоторые виды брюхоногих моллюсков традиционно являются объектами промысла. В последнее время возрос интерес к брюхоногим моллюскам как к группе демонстрирующей отклик на климатические изменения, особенно в северной Атлантике (Galkin, 1998; Martynov et al., 2006; Kantor et al., 2008; Nøisæter et al., 2011).

Фауна брюхоногих моллюсков Баренцева моря является одной из самых богатых среди морей Арктики и включает не менее 200 видов (Golikov, 1989; Kantor, Sysoev, 2005). В тоже время, видовой состав моллюсков указанной акватории выявлен не полностью, а сведения о фауне и обилии отдельных районов Баренцева моря обрывочны. К таким районам относится и Мурманское побережье, которое несмотря на длительную историю исследования остаётся слабо изученным даже в фаунистическом плане.

Цель работы – изучение фауны раковинных Gastropoda Мурманска и особенностей её распределения. Для достижения цели были поставлены следующие **задачи**:

- Выявить видовой состав раковинных Gastropoda Мурмана;
- Охарактеризовать специфику фауны раковинных Gastropoda Мурмана, по сравнению с прилегающими районами;
- Установить закономерности распределения раковинных Gastropoda вдоль побережья Мурмана;
- Описать современное распространение видов, рассматриваемых в качестве индикаторных для периодов похолодания и потепления;
- Критически проанализировать предположение о связи находок ранее не отмеченных в Баренцевом море видов моллюсков с климатическими изменениями.

Научная новизна. Выявлен видовой состав раковинных Gastropoda Мурмана, который по современным данным включает 148 вида, из которых 21 вид отмечен впервые для фауны России, ещё три вида – для российской части Баренцева моря. Также было показано, что три вида были ранее ошибочно указаны для фауны российской Арктики. В свете вновь полученных данных проведён ареалогический анализ фауны и сравнение видового состава раковинных Gastropoda Мурмана с таковым северной Норвегии и Белого моря. Проведён анализ пространственного и экологического распространения видового богатства, а также впервые рассмотрено количественное распределение раковинных брюхоногих моллюсков в районе Мурманского берега. Описано современное распространение видов, которые было предложено рассматривать в качестве индикаторных для периодов похолодания и потепления. Показано, что вопреки сложившемуся мнению, существующие данные о фауне раковинных Gastropoda Мурмана и их нативной динамике недостаточны для того, чтобы говорить о расширении ареалов некоторых видов происходящих в связи с изменениями климата.

Практическая значимость. Полученные результаты расширяют сведения о современном состоянии экосистем в районе Мурмана. Данные о видовом составе

и распространении раковинных Gastropoda должны учитываться при планировании мероприятий по охране морской биоты, в том числе, при оценке потенциальных рисков, связанных с последствиями деятельности человека. Сведения о распределении количественных характеристик раковинных Gastropoda могут быть привлечены при планировании использования биоресурсов прибрежной части Кольского полуострова. Многие материалы, представленные в работе могут быть использованы в ходе подготовки студентов ВУЗов, как в ходе лекционных и лабораторных занятий, так и в ходе студенческих практик.

Защищаемые положения

- Из прибрежной зоны Мурмана известно 148 видов раковинных Gastropoda. Фауна Мурмана наиболее близка к таковой Северной Норвегии, но беднее её;
- Фауна раковинных Gastropoda меняется с глубиной, наиболее резкое изменение происходит на глубинах от 70 до 90 метров, фауна разных диапазонов глубин и фауна литорали различны по ареалогической структуре;
- Современное распространение Gastropoda в юго-западной части Баренцева моря не соответствует ожидаемому исходя из гипотезы о влиянии климата на ареалы моллюсков. Находки новых для фауны России видов не могут быть однозначно интерпретированы как результат расширения их ареалов в связи с потеплением.

Благодарности. Автор выражает благодарность своим коллегам из лаборатории зообентоса Мурманского морского биологического института, каждый из которых в той или иной степени участвовал в сборе, обработке материала а также планировании и обсуждении работ. Отдельно хочется поблагодарить О.С. Любину, А.А. Фролова руководивших исследованиями бентоса в прибрежных водах Мурмана и В.Н. Паюсову, которая осуществила

первичную разборку большей части материала, лёгшего в основу настоящего исследования.

Выполнение данной работы на разных её этапах было бы невозможно без содействия коллег из разных регионов России и Скандинавии, которые помогали консультациями и делились необходимой литературой: М.В. Винарского (Омск), Ю.И. Кантора (Москва), П.А. Любина (Мурманск), Б.И. Сиренко (Санкт-Петербург), Е.М. Чабан (Санкт-Петербург), Т. Høisøeter (Берген), Т. Schiøtte (Копенгаген) и А. Wärén (Стокгольм).

Кроме того, бесценную помощь при работе с музейными коллекциями оказали А.-Н. Rønning (Осло) и М. Malaquias (Берген), а Ю.В. Деарт (Москва) любезно предоставил возможность ознакомиться с материалом, собранным в ходе экспедиций Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова. Работа на сканирующем электронном микроскопе была бы невозможна без помощи Н.Ю. Днестровской (Москва) и П.Ю. Пархаева (Москва).

Во время работы в Мурманске, а также во время посещения Москвы и Санкт-Петербурга автор постоянно ощущал дружескую поддержку А.А. Нехаевой (Мурманск), Д.М. Палатова (Москва) и А.С. Христусёва (Санкт-Петербург), которые всегда были готовы оказать посильную помощь.

1. Обзор литературы

1.1. История изучения раковинных брюхоногих моллюсков Мурмана

Первые сведения о моллюсках Мурмана приведены в сводке по моллюскам России А.Ф. Миддендорффа (Middendorff, 1849), который по коллекциям Зоологического музея в Санкт-Петербурге а также по материалам экспедиций первой половины 19 в. указал для морской фауны Русской Лапландии 24 вида раковинных брюхоногих моллюска.

Важной вехой в изучении малакофауны Мурманского берега стала работа С.М. Герценштейна (1885), основанная как на материалах нескольких экспедиций в разные районы Мурмана, так и материале, купленном у промышлявших в районе Кольского полуострова рыбаков и коллекциях Зоологического института. Всего в упомянутой работе для Мурманского берега указано 78 видов раковинных Gastropoda. В работе приведены данные о местах находок отдельных видов, способов их сбора, комментарии по изменчивости и диагностике моллюсков. Были проанализированы все известные к тому времени данные о распространении найденных видов и сделано заключение, что фауна носит «характер умеренно-арктический» (Герценштейн, 1885: 718). Там же было проанализировано распределение батиметрическое распределение моллюсков, а также приведены данные о субстратной приуроченности найденных видов. В настоящее время указанная работа является единственным специальным исследованием, охватывающим всю фауну моллюсков Мурмана.

Исследование С.М. Герценштейна предваряли подробные сводки по фауне Скандинавии, содержащие сведения о моллюсках граничащих с Мурманом прибрежных районов (Lovén, 1846; Sars, 1878). Последняя из цитированных работ ввиду приведённых в ней крайне детальных рисунков раковин и радул моллюсков на настоящий момент служит дополнительным пособием при определении специалистам, занимающимся фаунами прибрежных акваторий Скандинавии и

Кольского полуострова. Фауна удалённых от берега районов северной Атлантики была описана в трудах Норвежской Северо-Атлантической экспедиции (Friele, Grieg, 1901). Скандинавскими авторами было введено большое количество названий используемых в настоящее время.

Дальнейшие исследования малакофауны Баренцева моря связаны с переездом в 1899 г. биологической станции Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей, располагавшейся ранее на Соловецком архипелаге (Белое море) в Екатериненскую губу Кольского залива. Одной из наиболее важных работ, выполненных в период существования станции было исследование Кольского залива (Дерюгин, 1915), включавшее как описание географического положения залива, некоторых особенностей его гидрологического режима и состава грунтов так и данные по биоте указанного района. Обсуждаемая работа содержит каталожное описание 89 видов, подвидов и вариететов раковинных *Gastropoda* для которых даны краткие описания условий их обитания, а также конкретные места их находок. Большая часть моллюсков, приведённых в указанной работе последующими исследованиями в Кольском заливе выявлены не были.

В тот же период на базе станции в Екатериненской губе студентом Санкт-Петербургского университета Б.Н. Шванвичем (1917) было проведено детальное монографическое исследование распределения, поведения и морфологии паразитического брюхоногого моллюска *Entocolax schwanitschi* Heding in Heding & Mandahl-Barth, 1938 (в работе он был приведён под названием *E. ludwigii* Voigt, 1888). Последующие исследователи интереса к Баренцевоморским популяциям этого вида не проявляли, и, как следствие в современных сводках он упоминается крайне редко.

В конце XIX в. века стали проводится систематические исследования фауны на стандартном разрезе «Кольский меридиан». Разрез расположен в меридиональном направлении вдоль 33°30 в.д., а самая южная его станция находится недалеко от выхода из Кольского залива на 69°30 с.ш. Как правило, работа ведётся на десяти станциях, которые отстают друг от друга на полградуса. К.М. Дерюгиным (1924)

были обобщены первые данные мониторинговых исследований на Кольском меридиане. В его работе подробно изложены результаты наблюдений за сменой гидрологических параметров, а также приведены постанционные списки видов, обнаруженных гидробионтов. В обсуждаемой монографии приведено описание *Bela subarctica* Derjugin, 1924, который в настоящее время рассматривается как синоним *Propebela rugulata* (Møller in Reeve, 1846). Кроме того, несмотря на более чем столетнюю историю исследований на «Кольском меридиане», обсуждаемая публикация является единственной в которой приводятся видовые списки моллюсков, обнаруженных на разрезе.

По результатам первых лет работы биологической станции в поселке Дальние Зеленцы, был составлен обширный список морских донных беспозвоночных (Ушаков, 1948), известных из окрестностей станции на тот момент, который включал в себя 69 видов раковинных Gastropoda. Основное внимание при изучении раковинных Gastropoda Мурмана в дальнейшем стало уделяться особенностям их аутоэкологии и связано с работами супругов В.В. Кузнецова (1948а; 1948б) и Т.А. Матвеевой (1955а; 1955б; 1966; 1974), первоначально работавшими на Мурманской Биологической станции в Дальних Зеленцах, а в дальнейшем продолжившими исследования на Беломорской биологической станции Зоологического института АН СССР.

На основании многолетних наблюдений *in vivo* и экспериментов были установлены особенности размножения и развития, миграции, биотопических предпочтений, питания, а также реакция на воздействия различных факторов среды (температура, солёность, прибой) для 26 видов, обитающих на литорали или верхней сублиторали: *Testudinalia tessulata* (Müller, 1776), *Lepeta caeca* Müller, 1776, *Margarites helycinus* (Phipps, 1774), *M. striatus* (Leach, 1819), *Solariella obscura* (Couthouy, 1838), *Solariella varicosa* (Mighels et Adams, 1842), *Lacuna pallidula* (da Costa, 1778), *Lacuna vincta* (Montagu, 1803), *Littorina saxatilis* (Olivi, 1792), *L. obtusata* (L. 1758), *L. littorea* (L., 1758), *Hydrobia ulvae* (Pennaut, 1777), *Onoba aculeus* (Gould, 1841), *Skeneopsis planorbis* (Fabricius, 1780), *Rissoella*

globularis (Forbes & Hanley, 1853), *Cryptonatica affinis* (Gmelin, 1791), *Buccinum finmarkianum* Verkrüzen, 1875, *B. scalariforme* Møller 1842, *Buccinum undatum* L., 1758, *B. glaciale* L., 1761, *Neptunea despecta* (L., 1758), *Colus islandicus* (Mohr, 1786), *Colus latericeus* (Møller, 1842), *Nucella lapillus* (L., 1758), *Admete viridula* (Fabricius, 1780). Исследованные виды моллюсков были разделены на три основные группы: 1) Короткоживущие виды, преимущественно небольших размеров, приуроченные к макрофитам и образующие крупные скопления; 2) крупные долгоживущие моллюски, обитающие на различных субстратах, детрито- и фитофаги, иногда хищники.

Отдельная работа посвящена биоценозам ламинарии и литотамния Восточного Мурмана (Пропп, 1966). Кроме того, сведения о моллюсках присутствовали в фаунистических списках донной фауны, составленных по материалам однократных гидробиологических съёмки для губы Долгая (Анисимова, Фролова, 1994), Кольского (Фролова и др., 1997) и Мотовского заливов (Лейбсон, 1939; Фролова и др., 2003).

Специальные работы по фауне раковинных гастропод Мурмана единичны. Здесь следует упомянуть статью Ю.И. Кантора (1981) в которой приводятся данные о находках 18 видов представителей семейства Buccinidae: *Buccinum undatum* L. 1758, *B. glaciale* L. 1761, *B. elatior* (Tryon, 1881), *B. finmarkianum* Verkrüzen, 1875, *B. hydrophanum* Hancock, 1846, *B. fragile* G.O. Sars, 1878, *B. nivale* Friele, 1882, *Volutopsius norwegicus* (Gmelin, 1791), *Neptunea despecta* (L., 1758), *Colus islandicus* (Mohr, 1786), *Colus gracilis* (da Costa, 1778), *C. sabini* (Gray, 1824), *Colus latericeus* (Møller, 1842), *Fusus tortuosus* Reeve, 1855, *Turrisipho fenestratus* (Turton, 1834), *Turrisipho lachensis* (Morch, 1869), *Anomalosipho verkruezeni* (Kobelt, 1876), *Beringius turtoni* (Bean, 1834). На настоящий момент фауна Buccinidae Мурмана известна преимущественно по указанной работе, материал для которой был собран тралами, так как позднее все фаунистические работы по брюхоногим моллюскам были основаны лишь на материале собранном водолазным методом или дночерпателями.

Отдельные работы посвящены видовому составу и морфологической изменчивости *Littorina* Férussac, 1822 Мурмана (Granovitch, Sokolova, 2001; Гранович и др., 2004; 2008) согласно недавней ревизии рода (Reid, 1996). Всего в регионе отмечено пять видов этого рода, из которых три: *L. saxatilis* (Olivi, 1792), *L. arcana*, Hannaford-Ellis, 1978 и *L. compressa* Jeffreys, 1865 определялись предшествующими авторами как *L. saxatilis*, а два — *L. fabalis* (Turton, 1825) и *L. obtusata* (L., 1758) — как *L. obtusata*.

Исследование основанное на оригинальных и литературных данных посвящено заднежаберным моллюскам Мурмана (Martynov et al., 2006). Из 47 обсуждаемых в работе видов к раковинным моллюскам относится лишь 11: *Toledonia limnaeoides* (Odhner, 1913), *Diaphana minuta* Brown, 1827, *Cylichna alba* (Brown, 1827); *Cylichnoides occulta* (Mighels et Adams, 1842), *Cylichnoides scalpta* (Reeve, 1855) *Scaphander punctostriatus* (Mighels et Adams, 1842), *Retusophilina lima* (Brown, 1827), *Philina finmarchica* (M. Sars, 1859), *Ossiania quadrata* (S. Wood, 1839), *Retusa pertenuis* (Mighels, 1843), *Akera bullata* O. F. Müller, 1776.

Помимо приведённых выше исследований имеется большое число отдельных сообщений о находках не отмеченных ранее видов брюхоногих моллюсков в прибрежных водах Кольского полуострова. Сюда можно отнести *Aporrhais respellicani* (L., 1758) (Kantor et al., 2008), *Retusa pellucida* (Brown, 1827) (Chaban, Nekhaev, 2010), *Eulima bilineata* Alder, 1848 и *Odostomia turrita* Hanley, 1844 (Nekhaev, 2011), *Thesbia nana* (Lovén, 1846) (Nekhaev, Kantor, 2012), *Alvania punctura* (Montagu, 1803) (Nekhaev, 2013a), *Pseudosetia turgida* (Jeffreys, 1870), *Haliella stenostoma* (Jeffreys, 1858) и *Gibbula cineraria* (L., 1758) (Nekhaev, 2013b).

Данные о находках раковинных Gastropoda в Баренцевом море приведены в монографиях из серии «Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим институтом АН СССР» и «Фауна СССР». Сюда относятся исследования Ю.И. Галкина (1955) по Trochidae, А.Н. Голикова (1963; 1980) по роду *Neptunea* Röding, 1798 и семейству Vuccininae, Ю.И. Кантора (1990) по подсемейству Volutopsinae и И.П. Богданова (1990) по Oenopotinae. Во всех указанных источниках приводятся

карты распространения для большинства видов, с указанием мест их находок, что делает их полезными при выявлении видового состава и распространения моллюсков вдоль побережья Мурмана. Примечательно, что все указанные работы, за единичным исключением посвящены представителям Neogastropoda, тогда как остальные систематика остальных групп рассматривалась лишь в небольшом количестве работ не столь обстоятельных.

Данные по таксономии, морфологии и распространению большинства основных групп раковинных Gastropoda встречающихся в том числе и в прибрежных водах Кольского полуострова приведены в большом количестве тематических работ. Стоит отметить серию обзорных работ Ф. Буше и А. Варена, затрагивающих большинство групп моллюсков, обитающих в северной Атлантике (Bouchet, Warén, 1980; 1985; 1986; 1993), серию публикаций, посвящённых моллюскам Исландии и Скандинавии (Warén, 1991; 1993; 1996b). Отдельные работы посвящены семействам Cancelariidae (Høisæter, 2010), Naticidae (Голиков, Сиренко, 1983; Golikov, Sirenko, 1988), Velutinidae (Gulbin, Golikov, 1997; 1998; 1999; 2000; 2001), Rissoidae (Warén, 1974; 1996a; 1996b), Cerithiidae (Голиков, 1988; Høisæter, 2009b) а также отдельным таксонам отряда Cephalaspidea (Чабан, 1996; 2004; Chaban, Soldatenko, 2009; Eilertsen, Malaquias, 2013; Ohnheiser, Malaquias, 2013).

На настоящий момент в фауне российской части Баренцева моря известно более 177 видов раковинных брюхоногих моллюсков (Брызгин и др., 1981; Golikov, 1995; Golikov et al., 2001; Chaban, 2001; Кантор, Сысоев, 2006). Среди Арктических морей России оно является самым богатым по видовому разнообразию (Kantor, Sysoev, 2005). Данные по распространению брюхоногих моллюсков в пределах Баренцева моря, в том числе и в районе побережья Кольского полуострова практически отсутствуют. Видовой состав граничащих с Кольским полуостровом побережья Норвегии и Белого моря описан в отдельных работах (Голиков, 1987; Høisæter, 2009).

На основании данных о фауне трёх групп брюхоногих моллюсков – рода

Neptunea, и подсемейств Vuccininae и Oenopotinae были предложены схемы зоогеографического районирования Арктики (Голиков, 1964; 1980; Богданов, 1990). Во всех трёх случаях показана неоднородность населения моллюсков Баренцева моря, при этом, авторы сходятся на том, что в Баренцевом море проходит граница между бореальной и арктической биогеографическими областями, побережье Мурмана при этом попадает в бореальную область.

Анализ фауны раковинных Gastropoda Баренцева моря показал, что большинство видов по типу распространения относятся к бореально-арктическим (55%), тогда как доля арктических видов меньше (26%), а доли бореальных и бореально-субтропических видов составляют соответственно 15 и 4% (Голиков, 1986). Последующими исследованиями было показано, что в фауне Мурмана также преобладают бореально-арктические виды, но при этом доля бореальных видов по сравнению с Баренцевым морем в целом — выше, а арктических — ниже (Любина и др., 2012а).

1.2. Краткое физико-географическое описание района исследований.

Исследуемый район располагается в юго-западной части Баренцева моря и включает в себя часть побережья Кольского полуострова, граничащую с побережьем Норвегии на западе и с Терским берегом Белого моря на востоке. Одно из первых задокументированных описаний границ Мурмана принадлежит путешественнику академику И.И. Лепехину в 1772, который упомянул «... от реки и деревни Паноя, находящейся на левой стороне к проливу Белого моря, и даже до Норвегии простирающийся Океана берег, принадлежащий Кольскому уезду, и собственно Мурманским берегом называемый» (Лепехин, 2009: 157). Позже, в 1822 г. Ф.П. Литке (1948) упоминает «Лапландский берег» ограничивая его районом между устьем реки Кола и мысом Святой Нос, при том что название



Рисунок 1. Обзорная карта района исследований.

«Мурман» также фигурирует в его работе, но без уточнения границ. В указанной работе также присутствует описание некоторых губ и заливов Мурмана. Определение Мурманского берега или Мурмана в поморском словаре (Дуров, 1929) также ограничивает его восточную границу мысом Святой Нос, а не устьем реки Поной, что соответствует современному его пониманию (Мурманская

область, 2007). Таким образом, восточная граница Мурманского берега совпадает с границей Баренцева и Белого морей, а западная — с государственной границей России.

При описании морских акваторий в современных работах, как правило, используется только термин «Мурман» а не «Мурманский берег», при этом принято выделять Западный Мурман – от границы с Норвегией до Кольского залива, и Восточный Мурман – от Кольского залива до мыса Святой Нос (Ушаков, 1948; Пропп, 1966; Матвеева, 1974; Бритаев и др., 2009, и др.) (Рисунок 1).

Берег Кольского полуострова, за исключением полуостровов Рыбачий, Средний и острова Кильдин сложен вулканическими и метаморфическими горными породами. Береговая линия сильно изрезана большим количеством губ и заливов однако лишена крупных фьордов, как прилегающее побережье Скандинавии. Берег в большинстве случаев представлен выходами коренных пород. Современный ландшафт прибрежной части Кольского полуострова в последние несколько тысяч лет, после ухода Скандинавского оледенения (Copper et al., 2001).

Глубина в прибрежной части Мурмана в большинстве случаев не превышает 200 м. При этом глубины в районе Западного Мурмана больше чем в районе Восточного (Зенкевич, 1964). Отдельные губы и заливы характеризуются своими особенностями рельефа. В частности для побережья Мурмана характерны сравнительно глубоководные губы (100 м и более) с мелководным порогом у входа (Семёнов, 1990). Наиболее крупными акваториями является Варангер-фьорд, Кольский и Мотовский заливы, губы Ура, Териберская, Долгая, Ярнышная, Зеленецкая, Ивановская и Дроздовка.

Самой западной акваторией из изученных является Варангер-фьорд, по которому проходит государственная граница между Россией и Норвегией. Варангер-фьорд является большим открытым заливом, ограниченным полуостровом Варангер на западе и полуостровами Рыбачий и Средний на востоке, расстояние между которыми составляет не менее 50 км. На российской

территории в Варангер-фьорде имеются губы меньших размеров – Печенгская, находящаяся у устья реки Печенга, Большая и Малые Волоковые, ограниченные полуостровами Рыбачий и Средний.

В Варангер-фьорде находится архипелаг из двух небольших островов – Малого и Большого Айновых. Максимальный размер острова Большой Айнов — 2 км. Побережье острова подвержено действию сильного приобоя и представлено выходами коренных пород и обломочным материалом, за исключением двух небольших бухт, в которых присутствуют также песчаные отложения. Айновы острова входят в состав Кандалакшского государственного биосферного заповедника.

Мотовский залив ориентирован выходом на восток и органичен полуостровом Рыбачий с севера и побережьем Кольского полуострова с юга. Также как и Варангер-фьорд образует ряд полузакрытых губ второго порядка. Длина Мотовского залива составляет около 40 км, ширина входа около 10 км.

Губа Ура открывается в Баренцево море восточнее Мотовского залива, представляет собой узкий фьорд длиной более 20 км и шириной входа 3 км. На выходе из губы располагается остров Шалим. Максимальные глубины составляют более 100 м.

Кольский залив является длинным сравнительно узким фьордом, морфологически разделённым на три части (колена) – северное, среднее и южное. В южном колене находится крупный город Мурманск, а также ряд других населённых пунктов. Максимальные глубины в Кольском заливе превышают 100 м. Южное колено подвержено сильному опреснению за счёт стока рек Кола и Тулома, которое затрагивает преимущественно верхние слои воды. Длина залива составляет более 60 км, ширина в районе выхода – 6 км, в районе г. Мурманск – не более 1,5 км. Залив образует большое число губ второго порядка.

Губа Долгая имеет длину шесть километров и ширину около километра. Особенностью указанной акватории является наличие мелководного порога у входа в губу глубиной 11-14 метров, тогда как во внутренней части губы глубина

достигает 100 м (Анисимова, Фролова, 1994).

Губа Териберская является открытой губой первого порядка, и находится в нескольких километрах от губы Долгая. Губа вдаётся в берег на 8 км, при том, ширина во всех участках примерно одинакова и составляет 5-6 км. Внутренняя часть разделена на две открытые акватории – губу Лодейная и губу Орловка.

Губа Ярнышная вытянута и имеет длину около 6 км, ширина в районе входа – 1,7 км. В губе имеется ковш, не столь явно выраженный, как в губе Долгая. Находящаяся рядом губа Зеленецкая имеет почти квадратную форму, во внутренней части распадается на две губы – бухту Оскара и Юго-восточную бухту. Вход в губу длиной более 1,5 км частично закрыт группой островов.

Самые восточные из исследованных губ – Ивановская и Дроздовка имеют соответственно 18 и 8 км в длину. Губа Дроздовка открывается в Западный Нокуевский залив и в районе входа имеет ширину примерно 1,2 км. Губа Ивановская открывается в Восточный Нокуевский залив и отделена от моря мелководным проливом глубиной до 27 м, во внутренней её части находятся несколько бассейнов глубиной 35-55 м, разделённых порогами. Большая часть губы мелководна.

Среди донных осадков в прибрежной зоне Мурмана преобладают пески и песчанистые илы. Первые преобладают до глубин 100 м и у относительно крутых береговых склонов спускаются ниже (Кленова, 1940). Доля песчаных субстратов выше у берегов Восточного Мурмана, нежели у Западного (Зацепин, 1962). Также в прибрежной зоне встречается обломочный материал и выходы коренных пород.

На характер фауны в районе Мурмана большое влияние оказывает тёплое Прибрежное течение, которое проходя вдоль норвежского побережья обогащается водами из фьордов, что обуславливает более низкую солёность (34,6‰) и более высокую температуру (4,3°C) его вод по сравнению с другими ветвями Нордкапского течения (Филатова, 1938; Зенкевич, 1963).

В районе Мурмана как и во всём Баренцевом море наблюдаются правильные

полусуточные приливы. Высота приливно-отливных колебаний воды в районе Мурманского берега составляет 3-4 метров (Добровольский, Залогин, 1982; Зенкевич, 1963) и в каждой конкретной акватории определяется особенностями её геоморфологии (Семёнов, 1990). Для Баренцева моря также характерны сезонные изменения среднего уровня воды с максимумом в ноябре-декабре и минимумом в мае-июне. Диапазон сезонного изменения составляет в районе Мурманского берега 0,4-0,5 м (Добровольский, Залогин, 1982).

Зимняя температура в южной части Баренцева моря у поверхности воды как правило не опускается ниже +4°C, летняя температура в среднем равна +8-9°C и во многом определяется температурой воздуха, сезонные колебания температуры уменьшаются с глубиной. (Добровольский, Залогин, 1982). В отдельных губах температурный режим имеет свои особенности. В частности в мелководных бассейнах в большей степени выражены суточные и сезонные колебания температуры. В некоторых губах, куда доступ тёплых атлантических вод ограничен, температура может быть ниже. Прибрежные районы Мурмана льдом в зимний период не покрываются, однако в некоторых губах образуется мощный припай, а в особо холодные годы закрытые акватории могут полностью покрываться льдом (Матвеева, 1974; Добровольский, Залогин, 1982).

Солёность в открытой части моря океаническая и, как правило, колеблется в пределах от 33‰ до 35‰ (Зенкевич, 1963; Добровольский, Залогин, 1982). Наибольшее распреснение прибрежной воды наблюдается в период максимального таяния снега. В кутовых частях губ солёность летом может опускаться до 1-2‰, тогда как в остальное время держаться на уровне 30-33‰ (Матвеева, 1974). Во многих губах и заливах солёность сильно меняется в течении суток, что связано с приливно-отливной динамикой. В частности наблюдаемые диапазоны колебаний солёности в губе Ярнышная у дна и на литорали составляет соответственно 6‰ и 33,8‰ (Матвеева, 1974). В редких случаях в кутовых участках некоторых губ и заливов может наблюдаться постоянное сильное распреснение, позволяющее существовать там типичной пресноводной фауне

(Фролов, 2009а). Фауна характерная для солоноватоводных участков в обсуждаемом районе отсутствует.

В целом воды Баренцева моря хорошо аэрированы и концентрация кислорода в них близка к насыщению, что во многих случаях справедливо и для внутренних акваторий Кольского полуострова (Матвеева, 1974; Добровольский, Залогин, 1982).

В настоящее время экосистема Баренцева моря подвергается как связанным с

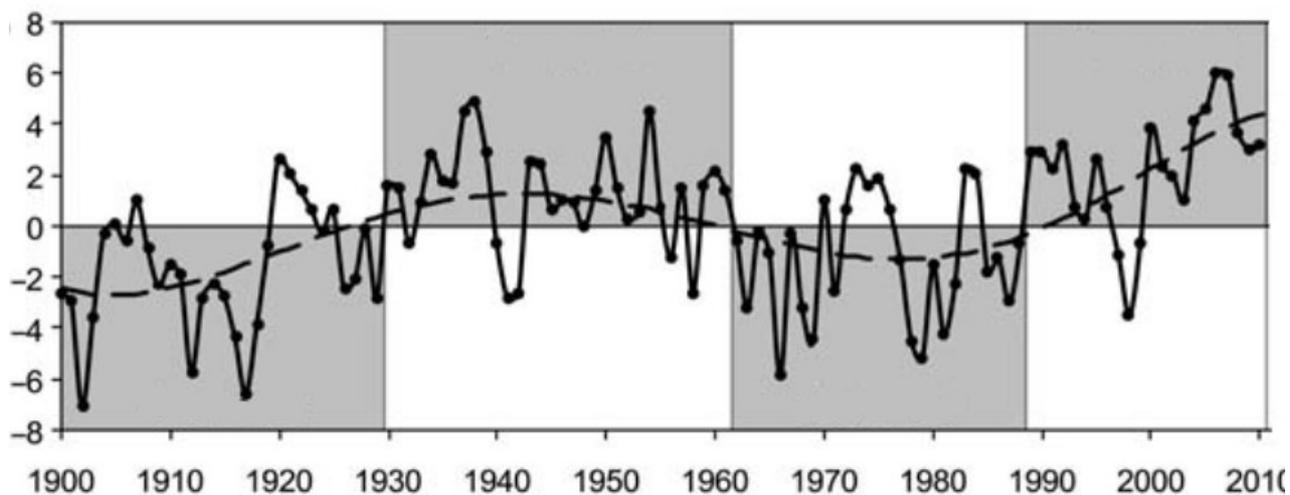


Рисунок 2. Изменение климатического индекса Баренцева моря (по Voitsov et al., 2012).

климатическим флуктуациями изменениям, так и активному антропогенному воздействию. Изменения климата фиксируются практически с самого начала периода инструментальных наблюдений за средой Баренцева моря. Наиболее сопоставимые данные получены при мониторинге среды на разрезе «Кольский меридиан». Первые о повышении температуры стали появляться ещё в 20-х годах (Галкин, 1986; Galkin, 1998). В целом за последнее столетие наблюдается тенденция к повышению средних температур, при том что минимальные температуры были зафиксированы в начале и в 70-80 годах прошлого века, тогда как максимальное потепление наблюдалось в 1930-1950-х годах и наблюдается в настоящее время (Voitsov et al., 2012). Динамика изменения интегрального климатического индекса, учитывающего данные о средней температуре в нескольких районах южной части Баренцева моря приведена на Рисунке 2.

Антропогенное влияние на экосистемы Баренцево море заключается в рыбном промысле и загрязнении. Оба вида воздействия у побережья Мурмана локализованы. В частности промысел рыбы донными тралами, оказывающими влияние на бентосные сообщества как правило не ведётся в непосредственной близости от берега. Области с максимальным загрязнением приурочены к населённым пунктам. Наибольшее изменение претерпела экосистема Кольского залива, вдоль которого сосредоточена значительная часть населения Кольского полуострова (Мурманская область, 2007). В качестве основных факторов, оказывающих влияние на донные сообщества как правило рассматриваются загрязнение акватории нефтепродуктами, канализационными стоками, бытовым мусором, а также наличием на дне залива большого количества затопленных кораблей (Любина и др., 2009).

Также в качестве причины трансформаций донных сообществ многими исследователями рассматривается камчатский краб *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815). В частности было указано на обеднение как количественного так и качественного состава донных беспозвоночных в районе обитания камчатского краба, что вызвано как непосредственным выеданием донного населения так и вытеснением видов-конкурирующих с *P. camtschaticus* за пищу (Павлова и др., 2007; Бритаев и др., 2009).

2. Материалы и методы

Материалом для работы послужили сборы, выполненные в прибрежной зоне Мурмана ходе экспедиций ММБИ в 1996-2012 годах, как в ходе экспедиций на судах НИС «Дальние Зеленцы», НИС «Вильнюс», РМН «Викинг-1», РМН «Викинг-2», ГС «Гидролог», ГС-440, ГС-278, БГК-73 так и береговых экспедиций. Орудием сбора в сублиторали служили дночерпатели ван-Вина с площадью охвата $0,1 \text{ м}^2$ и Петерсена с площадью $0,0625 \text{ м}^2$. Сборы на глубинах до 15-20 м были выполнены водолазным методом с использованием учётной рамки $0,0625 \text{ м}^2$. Пробы на каждой станции были отобраны в трёхкратной повторности, за исключением случаев, когда осуществление повторностей было невозможно по техническим причинам. На литорали площадь отбора проб учитывалась при помощи рамок площадью $0,0625 \text{ м}^2$ и $0,0225 \text{ м}^2$.

Карта-схема расположения станций и основных районов работ приведена на Рисунке 3.

В губе Ура были произведены сборы в 2006 и 2007 годах. Большая часть проб была отобрана в районе Западного берега губы как водолазным методом, так и при помощи дночерпателя Петерсена с борта служебного катера МЧС (Рисунок 4Б). Сборы в центральной части и на выходе из губы производились на НИС «Дальние Зеленцы», при помощи дночерпателя ван Вина. Всего здесь было отоработано 38 станций, при этом минимальная глубина отбора проб составил 2 м, а максимальная — 207 м.

В северо-западной части Мотовского залива были отобраны пробы на трёх станциях с борта ГС-440 в 2007 году на глубинах 21, 31 и 45 м (Рисунок 4А).

В Кольском заливе материал был отобран в северном и среднем коленах в районе населённых пунктов Мурманск, Абрам-мыс, Мишуково и Росляково в 2006 и 2007 годах с бортов кораблей ГС-440 и ГС-278, а также водолазным методом (Рисунок 4В). Глубина в местах отбора проб составляла от 6 до 103 м. Всего из



Рисунок 3. Карта-схема расположения станций и основных районов отбора проб.

Кольского был просмотрен материал с 17 станций. Помимо количественных, две качественные пробы из южного колена Кольского залива были собраны водолазным методом.

В Варангер-фьорде были сделаны сборы при помощи дночерпателя ван-Вина в 1996 г. с борта катера БГК-73, и в 2007 г. с борта НИС «Дальние Зеленцы» (Рисунок 4А). Пробы были отобраны как в открытой части фьорда, так и в Большой и Малой Волоковых губах и губе Печенга. Максимальная глубина исследования составила 37 м, а минимальная – 240 м. Всего был обработан материал с 15 станций.

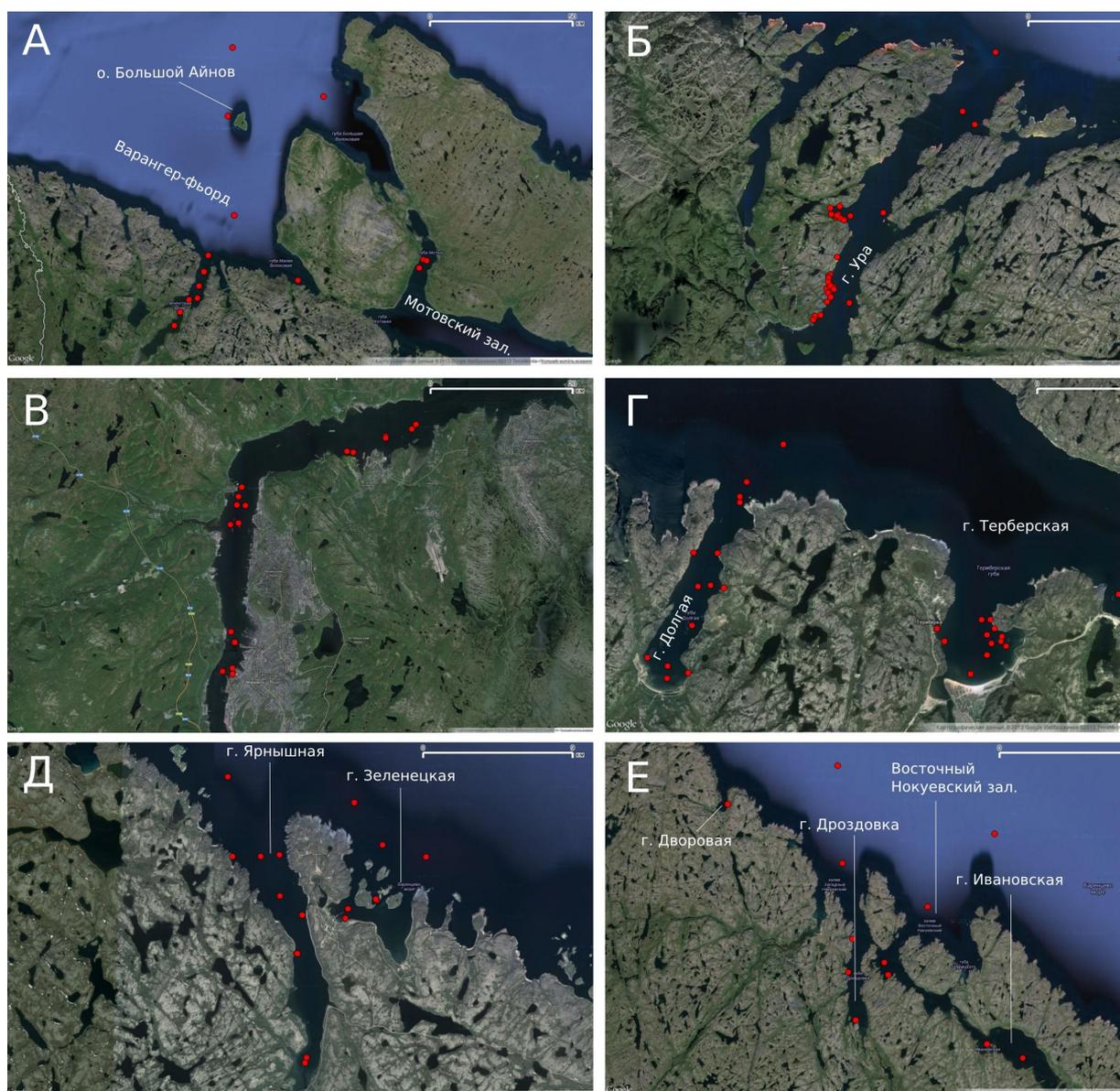


Рисунок 4. Расположение станций отбора проб, использованных для количественного анализа в основных районах исследования.

А – Варангер-фьорд и Мотовский заливы; Б – губа Ура; В – Кольский залив; Г – губы Долгая и Териберская; Д – губы Ярнышная и Зеленецкая; Е – район губы Ивановская.

В губе Долгая было сделано 14 станций, отобранных в 2008 и 2009 годах с борта НИС «Дальние Зеленцы», а также водолазным методом (Рисунок 4Г). Глубина в местах отбора проб колебалась от 12 до 84 метров. В Териберской губе исследования проводились в двух обособленных бухтах – Лодейной и Орловке где работы были выполнены на 16 станциях. Большая часть проб была собрана водолазным методом. Диапазон обследованных глубин составил от 5 до 67 метров.

В губах Зеленецкая и Ярнышная работы велись в 2006-2012 на 8 и 10 станциях соответственно (Рисунок 4Д). При этом, пробы были отобраны с борта НИС «Дальние Зеленцы» при помощи дночерпателя ван-Вина, дночерпателем Петерсена с надувной лодки и водолазным методом. В Ярнышной губе пробы были отобраны с глубин от 9,5 до 80 метров, а в Зеленецкой — от 3 до 66 м. Материал, отобранный на одной станции, расположенной между губами Ярнышная и Зеленецкая с борта РМН «Викинг-2» в 2012 году при помощи дночерпателя был привлечены при составлении видового списка, но в дальнейшее обсуждение не вошёл.

На восточной границе исследованного района были выполнены сборы в Западном и Восточном Нокуевских заливах, губах Ивановская, Дроздовка и Дворовая (Рисунок 4Е). Для удобства указанный район работ обозначен в обсуждении как район губы Ивановская. Всего в указанном районе материал был отобран на 13 станциях в диапазоне глубин от 3 до 130 метров.

Помимо сборов, сделанных в губах и заливах или непосредственно в районе их выхода в море, в работу был включён материал, отобранный на 15 станциях в открытом участке моря восточнее полуострова Рыбачий (Западный Мурман) на глубинах от 135 до 248 метров. Сюда же вошли первые две станции стандартного разреза «Кольский меридиан». Исследования в указанном районе проводились в 2007-2011 годах с бортов НИС «Дальние Зеленцы», НИС «Вильнюс» и ГС «Гидролог».

Две станции были выполнены с борта НИС «Дальние Зеленцы» на границе Баренцева моря и Белого морей на глубинах 65 и 69 метров. Упомянутые станции в тексте указаны как район мыса Святой Нос.

На литорали острова Большой Айнов в Варангер-фьорде (Рисунок 4А) в период с 25 мая по 25 июня пробы были отобраны на 25 станциях. Станции располагались на разрезах от верхнего до нижнего горизонтов литорали. Кроме того, здесь было произведено не менее 20 качественных сборов, при которых учитывалось положение моллюсков на конкретном субстрате. На литорали

западного берега губы Ура были пробы были отобраны только количественные пробы преимущественно на среднем горизонте в 2006 и 2007 годах. На литорали Кольского залива в районе посёлка Абрам-мыс в 2006 году было выполнено три станции — по одной на каждом из горизонтов литорали.

Отобранные пробы промывались в ситах с ячейей 1 мм или 0,5 мм, после чего были фиксировано 4% раствором нейтрализованного формалина. После ручной разборки проб в лаборатории ММБИ при использовании стереомикроскопа МБС-1, материал был переведён в 70-75% этанол.

Описание грунта и растительности в местах сбора проб было произведено на основании визуальной оценки. Придонная температура и солёность были измерены при помощи СТД-зонда. Значения придонной температуры известны лишь для 64 станций. Минимальная наблюдавшаяся температура составила –

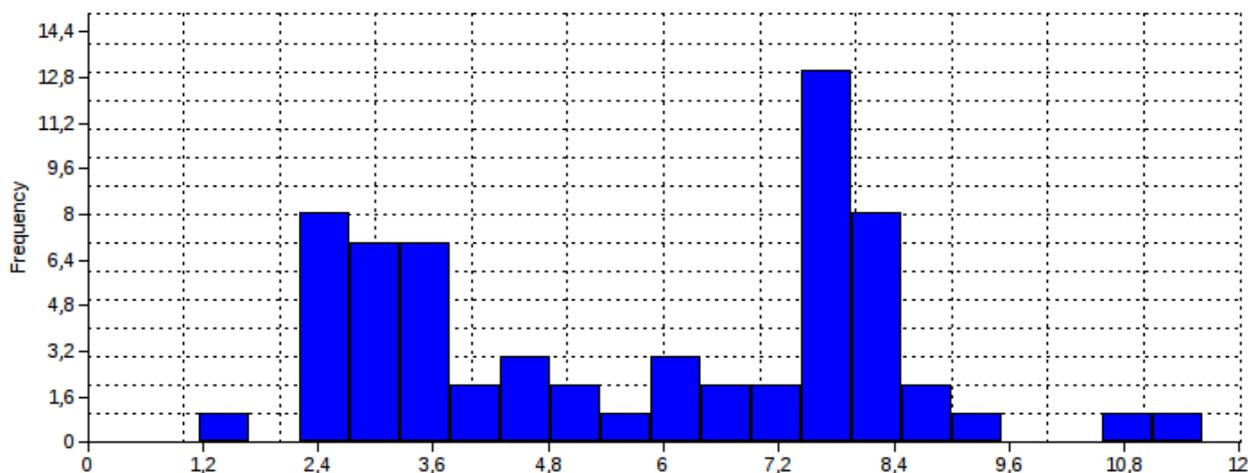


Рисунок 5. Частотное распределение станций с разными значениями температуры, °С.

1,1°С, а максимальная – 11,6°С (Рисунок 5). Значения солёности были известны для 58 станций, при том, что максимальное известное значение составило 30,2‰, а минимальное – 34,57‰ (Рисунок 6).

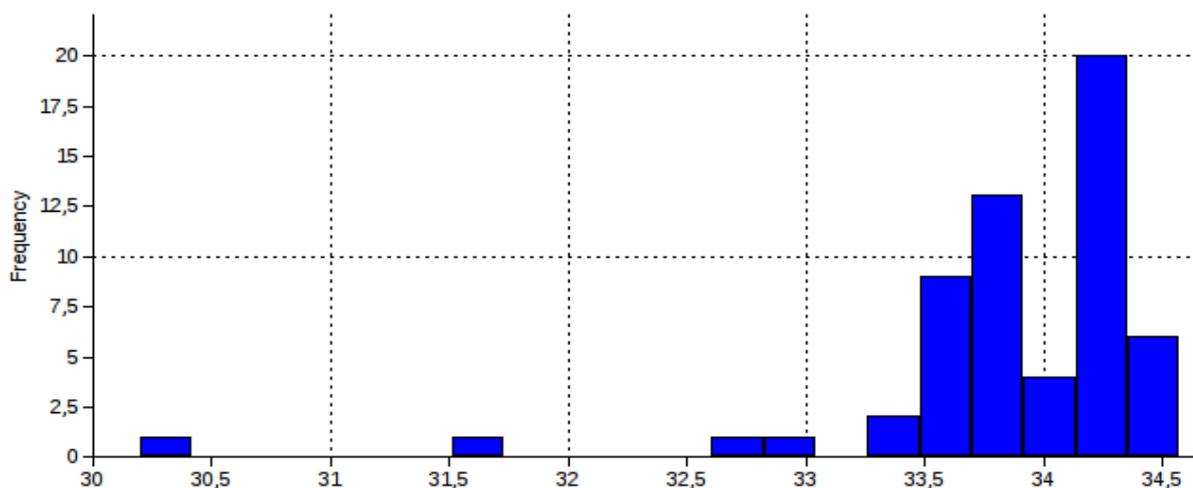


Рисунок 6. Частотное распределение станций с различными значениями солёности.

Также значительная часть материала не была включена в количественный анализ. Сюда относятся пробы, собранные в ходе экспедиций Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН из губ Амбарная, Долгая, Ярнышная, Зеленецкая и Медвежья. Кроме того, были привлечены материалы, хранившиеся на складе Мурманского морского биологического института в Мотовский залив, открытую часть Баренцева моря и район побережья Восточного Мурмана. Перечисленные сборы были собраны или обработаны с нарушением описанной выше методики, либо были сомнения в том, что некоторые экземпляры моллюсков не были извлечены из пробы ранее. Также не попали в количественный анализ материалы, собранные в ходе экспедиции в северную часть Кольского залива в 2013 году, обработка которых завершена сравнительно недавно. Всего были обработаны сборы более чем с 300 станций (1050 проб) из которых в количественный анализ были включены 155 (429 проб) сублиторальных и 50 (138 проб) литоральных станций.

Помимо материала, перечисленного выше, были изучены типовые и эталонные коллекции многих видов моллюсков, хранящиеся в коллекциях следующих

организаций: Зоологический институт РАН (Санкт-Петербург, Россия), Шведский музей естественной истории (Стокгольм, Швеция), Музей естественной истории университета Копенгагена (Дания), Музей университета г. Осло (Норвегия) и Музей университета г. Берген (Норвегия). Часть определений моллюсков группы *Cephalaspidea* была проверена Е.М. Чабан (Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург). Кроме того, по отдельным видам были получены консультации А. Warén (Шведский музей естественной истории, Стокгольм), Т. Nøisøeter (Университет Бергена) и Ю.И. Кантора (Институт проблем экологии и эволюции РАН им. А.Н. Северцова).

При определении моллюсков были использованы последние таксономические ревизии. Камеральная обработка проводилась по общепринятым методикам (Geiger et al., 2008). В большинстве случаев определение велось только по признакам раковины. Для более точной идентификации некоторых групп (преимущественно Trochidae и Naticidae) привлекались признаки строения радулы. Для этого из тела моллюска извлекалась глотка, ткани которой растворялись в бытовом отбеливателе «Белизна» (5% водный раствор NaOCl). После промывки радул в дистиллированной воде были изготовлены препараты по общепринятой методике (Старобогатов, Ситникова, 1985).

Промеры раковинных брюхоногих моллюсков, а также подсчёт оборотов прото- и телеоконха были осуществлены по стандартной схеме (Warén, 1974) с использованием окуляра-микрометра.

Раковины представителей семейств Rissoidae, Skeneidae и Omalogyridae были изучены при помощи сканирующего электронного микроскопа на базе межкафедральной лаборатории электронной микроскопии Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова (Москва), кабинете приборной аналитики Палеонтологического института РАН им. А.А. Борисяка (Москва) и центра коллективного пользования Зоологического института РАН (Санкт-Петербург). Все раковины перед исследованием на СЭМ были очищены от грязи и остатков перيوстракума бытовым отбеливателем «Белизна», после чего

промыты дистиллированной водой и просушены.

Моллюски из количественных проб были подсчитаны и взвешены на торсионных или электронных весах с точностью до 0,001 г или 0,0001 г. Полученные данные были пересчитаны на м².

Всего было просмотрено более 32000 экземпляров брюхоногих моллюсков.

За основу взята таксономическая система, предложенная Ф. Буше и Ж.-П. Рокруа (Bouchet, Rocroi, 2005). Указанная система разработана только для таксонов группы семейства (надсемейств, семейств и подсемейств). Надсемейства в указанном варианте системы, объединены в безранговые группы именуемые «клада» («Clade»), «субклада», и «неформальная группа» («Informal Group»). В дальнейшем перечисленные группы будут называться «таксонами», несмотря на то, что строго не соответствуют определению таксона как группы организмов, которой можно присвоить конкретную таксономическую категорию (Биологический, энциклопедический словарь, 1986). Так как число соподчинённых клад в разных группах различно, то там, где это целесообразно были использованы категории наиболее низкого уровня: Patellogastropoda, Vetigastropoda, Littorinimorpha, Ptenoglossa, Neogastropoda, Heterobranchia, Cephalaspidea и Anaspidea.

Система на уровне рода и ниже в общих чертах принята согласно приведённой Check List of European Marine Mollusca. (www.somali.asso.fr/clemam) на 2014 г, отдельные расхождения оговорены в тексте (см. также Nekhaev, 2014).

Характеристики ареалов моллюсков даны в соответствии с номенклатурой, разработанной А.Н. Голиковым (1982). Согласно указанной работе предложено характеризовать каждый вид широтной (субтропический, бореальный, высокобореальный, арктический) и долготной (атлантический, тихоокеанский, циркумполярный) составляющими ареалов. Глубинная составляющая не учитывалась в виду недостатка данных по батиметрическому распространению моллюсков в разных частях их ареалов. Учитывалось только современное распространение видов, а не приуроченность их к какому-либо центру

происхождения. Данные о распространении моллюсков взяты из многочисленных литературных источников в которых идентификация вида не вызывала сомнения как правило, таксономических ревизий.

Данные о питании некоторых видов моллюсков были взяты из работы Е.А. Цихон-Луканиной (1987).

Статистическая обработка данных была проведена стандартными методами (Песенко, 1982; Ивантер, Коросов, 2003). При построении дендрограмм сходства изученных районов была использована мера сходства Брея-Кертиса, близкая к таковой Чекановского-Серенсена (Field et al., 1982). При построении дендрограмм были использованы как качественные данные (присутствие или отсутствие) так и данные по биомассе. В последнем случае были использованы как неизменённые данные, так и данные трансформированные извлечением четвертичного корня, что позволяет уменьшить влияние случайных колебаний биомассы (Field et al., 1982). Был рассмотрен вариант, при котором в качестве количественной характеристики вида была использована доля его биомассы на станции среди других видов брюхоногих моллюсков.

Среди моллюсков, отмеченных на литорали острова Большой Айнов были выделены экологические группы. Для этого был использован метод, применяющийся при оценке функционального разнообразия сообществ (Petchey, Gaston, 2002). Суть метода заключается в том, что для каждого из исследуемых видов приводятся определённые характеристики, характеризующие его экологическую нишу (например, трофическая характеристика, приуроченность к определённому ярусу или горизонту и т.д.). Далее производится построение матрицы сходства и дендрограммы на её основе. В качестве меры различия было использовано евклидово расстояние, дендрограмма была построена на методу Уорда.

При необходимости уточнения критериев отбора данных для конкретного анализа приведены в тексте.

Большая часть расчётов была произведена в офисном пакете LibreOffice,

построение дендрограмм осуществлялось в статистическом пакете Past ver. 2 (Hammer et al., 2001).

3. Видовой состав раковинных Gastropoda Мурмана

Ниже приведён аннотированный список видов раковинных брюхоногих моллюсков известных из прибрежных вод Мурмана по собственным и литературным данным. При возникновении сомнений в правильности определения вида, упомянутого в литературе, такой вид в список внесён не был, что отдельно оговорено в разделах, посвящённых соответствующему таксону. Для каждого вида приведены сведения о количестве просмотренного материала, тип его ареала, в соответствии с принятой в классификацией (Голиков, 1982), кратко охарактеризованы условия его обитания в районе Мурманского берега. Для некоторых малоизвестных и/или видов, идентификация которых вызывает затруднения в приведены краткие описания и конхометрические параметры.

Всего в прибрежных водах Кольского полуострова на настоящий момент известно 148 видов раковинных брюхоногих моллюсков, относящихся к 87 родам, 39 семействам и 26 надсемействам. Из общего числа, 41 вид был отмечены лишь по литературным данным и отсутствует в просмотренном материале. Пять видов известны из вод Мурмана только по пустым раковинам: *Skenea trochoides*, *Hemiaclis ventrosa*, *Admete clivicola*, *Raphitoma leufroyi* и *Ondina divisa*. Двадцать один вид достоверно отмечены для фауны России впервые: *Alvania punctura*, *Admete clivicola*, *Aclis sarsi*, *Chrysallida eximia*, *Chrysallida sp.*, *Eulima bilineata*, *Gibbula cineraria*, *Haliella stenostoma*, *Menestho albula*, *Raphitoma leufroyi*, *Nassarius incrassatus*, *Skenea rugulosa*, *Obtusella intersecta*, *Odostomia turrita*, *Ondina divisa*, *Onoba improcera*, *Onoba leptalea*, *Pseudosetia turgida*, *Retusa pellucida*, *Taranis moerchi*, *Thesbia nana*. *Skenea ossiansarsi*, *Bogasonia volutoides*, а также представители рода *Omalogyra* отмечены впервые для российской части Баренцева моря. Также в ходе изучения оригинального материала и музейных коллекций было показано, что моллюски *Setia latior*, *Alvania jeffreysi* и *Onoba mighelsi* были отмечены из российских морей ошибочно.

Самыми богатыми по числу родов оказались семейства Buccinidae и Rissoidae в состав которых входят по 7 родов. Самыми богатыми по числу видов являются семейства Mangeliidae (21 вид), Buccinidae (21 вид) и Rissoidae (12 видов).

Patellogastropoda

Acmaeoidae Forbes, 1850

Lepetidae Gray, 1850

Lepeta Gray, 1847

Lepeta caeca (Müller, 1776)

Материал: 43 экз. губа Печенга, 17 экз. губа Малая Волоковая, 7 экз. Мотовский зал., 17 экз. губа Ура, 88 экз. Кольский зал., 3 экз. Зеленецкая Западная, 68 экз. губа Долгая, 28 экз. прол. Малый Олений, 26 экз. губа Териберская, 8 экз. губа Зеленецкаф, 70 экз. губа Ярнышная, 11 экз. Восточный Нокуевский зал., 95 экз. Западный Нокуевский зал.

Бореально-арктический циркумполярный вид.

Экология: встречается на каменистых грунтах, иногда с примесью песка. Глубина 6-207 м, температура 1,1-8,6 °С.

Iothia Forbes, 1849

Iothia fulva (Müller, 1776)

Материал: 1 экз. губа Печенга, 1 экз. Мотовский зал., 19 экз. Кольский зал., 1 экз. губа Териберская, 2 экз. губа Ярнышная, 1 экз. Восточный Нокуевский зал., 2 экз. Западный Нокуевский зал.

Высокобореальный атлантический европейский вид.

Экология: встречается на глубинах от 6 до 75 м.

Lottiidae Gray, 1840

Tectura Gray, 1847

Tectura virginea (Müller, 1776)

Материал: 4 экз. Мотовский зал., 38 экз. Кольский зал., 14 экз. губа Долгая, 11 экз. прол. Малый Олений, 2 экз. губа Териберская, 13 экз. губа Зеленецкая, 86 экз. губа Ярнышная, 52 экз. губа Медвежья, 4 экз. Восточный Нокуевский зал.

Бореальный атлантический широко распространённый вид.

Экология: отмечена на глубинах от 0 до 54 м, и температурах от 3,75 до 8,37 °С.

Erginus Jeffreys, 1877

Erginus rubellus (Fabricius, 1780)

Бореально-арктический циркумполярный вид.

Отсутствует в просмотренном материале, был отмечен в губе Ара и окрестностях посёлка Дальние Зеленцы (Герценштейн, 1885; Дерюгин, 1915).

Testudinalia Moskalev, 1966

Testudinalia tessulata (Müller, 1776)

Материал: 2 экз. остров Большой Айнов, 1 экз. Мотовский зал., 40 экз. губа Ура, 59 экз. Кольский зал., 51 экз. губа Долгая, 1 экз. прол. Малый Олений, 13 экз. губа Териберская, 7 экз. губа Зеленецкая, 42 экз. губа Ярнышная, 16 экз. губа Медвежья, 2 экз. губа Ивановская.

Бореальный атлантический широко распространённый вид.

Экология: распространён на литорали и верхней сублиторали, где был отмечен на глубинах до 66 м. Встречается на каменистых субстратах при температуре воды от 2,4 до 8,6 °С.

Patelloidea Rafinesque, 1815

Patellidae Rafinesque, 1815

Российскими авторами из Баренцева моря был указан также *Patella vulgata* (L., 1758) без конкретизации места находки (Брызгин и др., 1981; Galkin, 1998). Вероятно, этот литоральный и верхнесублиторальный вид мог быть обнаружен в

прибрежной зоне Западного Мурмана, однако в просмотренных сборах с литорали острова Большой Айнов и Ура-губы он отсутствует.

Anastes Sowerby, 1810

Anastes pellucida (L., 1758)

Материал: 4 экз. остров Большой Айнов, 1 экз. губа Медвежья.

Бореально-арктический атлантический вид.

Экология: отмечен на литорали и в верхней сублиторали до глубин 15 м на каменистых грунтах.

Vetigastropoda

Scissurellodea Gray, 1817

Anatomidae McLean, 1989

Anatoma Woodward, 1859

Anatoma crispata (Fleming, 1828)

Материал: 4 экз. остров Большой Айнов, 1 экз. губа Медвежья.

Бореальный атлантический европейский вид.

Экология: глубина 43-66 м, температура 3,3-8,1 °С.

Fissurelloidea Fleming, 1822

Fissurellidae Fleming, 1822

Puncturella Lowe, 1827

Puncturella noachina (L., 1771)

Материал: 13 экз. губа Печенга, 2 экз. губа Малая Волоковая, 8 экз. Мотовский зал., 8 экз. губа Ура, 84 экз. Кольский зал., 8 экз. губа Долгая, 3 экз. прол. Малый Олений, 1 экз. губа Териберская, 5 экз. губа Зеленецкая, 21 экз. губа Ярнышная, 5 экз. губа Медвежья, 3 экз. Восточный Нокуевский зал., 2 экз. Западный Нокуевский зал., 9 экз. открытое море.

Бореально-арктический атлантический широко распространённый вид.

Экология: отмечен на глубинах от 5 до 213 метров, при температуре от 2,6 до

8,3 °C на илесто-песчаных субстратах с камнями.

Trochoidea Rafinesque, 1815

Согласно недавней ревизии надсемейства *Trochoidea*, семейства *Solariellidae* и *Margaritidae* предложено считать валидными (Williams, Ozawa, 2006; Williams, 2012). В это же надсемейство включено и семейство *Skeneidae*, относимое к *Turbinoidea* в более ранних классификациях (Bouchet, Rocroi, 2005).

Trochidae Rafinesque, 1815

Gibbula Risso, 1826

Gibbula tumida (Montagu, 1803)

Материал: 88 экз. губа Ура, 10 экз. Кольский зал., 15 экз. губа Долгая, 3 экз. прол. Малый Олений, 18 экз. губа Териберская, 18 экз. губа Зеленецкая, 67 экз. губа Ярнышная, 17 экз. губа Медвежья, 3 экз. губа Дроздовка, 1 экз. губа Ивановская, 1 экз. открытое море.

Бореальный атлантический европейский вид.

Экология: обитает в верхней сублиторали, был отмечен на глубинах от 6 до 69 м, при температуре 2,4 до 8,5 °C. Предпочитает песчаные субстраты, иногда с примесью камней и ила.

Gibbula cineraria (L., 1758)

Материал: 21 экз. остров Большой Айнов, 1 экз. губа Ярнышная.

Субтропическо-бореальный атлантический вид.

Раковина прочная, непрозрачная, кубаревидная. Апикальный угол составляет 80-100°, у молодых экземпляров его значение выше. Поверхность раковины серая, с красными или коричневыми осевыми волнистыми полосами, число которых на последнем обороте достигает до 40. На сухих раковинах цветные полосы выражены слабо. Обороты уплощённые, разделённые вдавленным швом. Осевая скульптура представлена лишь косыми линиями роста, спиральная состоит из линий, число которых составляет 10-12 на поверхности последнего оборота и 12-14 на

основании раковины. Протоконх светлый, без заметной в стереомикроскоп скульптуры. Пупок узкий, овальной формы. Устье ромбовидной формы, наружная губа с коричневой и тёмной и светлой полосами внутри. Внутренняя поверхность раковины перламутровая. Крышечка коричневая, круглая, спиральная.

Раковина наибольшего экземпляра, обнаруженного на литорали острова Большой Айнов имеет высоту 11,4 мм и ширину 13,1 мм, при числе оборотов, равном 5,3.

G. cineraria был указан Книповичем (Knipowitsch, 1900) из четвертичных отложений губы Ура, однако в последующих работах по фауне России этот вид указан не был (Галкин, 1955; Golikov, 1995; Golikov et al., 2001; Кантор, Сысоев, 2006). Таким образом, в ходе настоящих исследований *Gibbula cineraria* впервые был обнаружен в составе современной фауны региона (Nekhaev, 2013b).

G. cineraria может быть спутан с *G. tumida* от которого отличается более плоскими оборотами, большими размерами, чётко выраженными цветными полосами на поверхности раковины.

Экология: обнаружен на нижнем горизонте литорали в под камнями, в литоральных ваннах на каменисто-песчаном грунте с зарослями фукоидов. В сублиторали обнаружен до глубины 14 м.

Calliostomatidae Thiele, 1924

Calliostoma Swainson, 1840

Calliostoma occidentale (Mighels & C. B. Adams, 1842)

Бореальный атлантический европейский вид.

Отсутствует в собственном материале. Был отмечен из Мотовского залива, Териберки и окрестностей острова Кильдин, на глубинах от 90 до 126 м (Герценштейн, 1885).

Margaritidae Thiele, 1924

Margarites Gray, 1847

Margarites costalis (Lovén in Gould, 1841)

Материал: 4 экз. Мотовский зал., 2 экз. губа Ура, 15 экз. губа Долгая, 2 экз. прол. Малый Олений, 1 экз. губа Зеленецкая, 7 экз. губа Ярнышная, 1 экз. Восточный Нокуевский зал., 3 экз. Западный Нокуевский зал., 3 экз. открытое море.

Бореально-арктический циркумполярный вид.

Этот вид известен в русскоязычной литературе как *M. striatus* (Broderip et Sowerby, 1829) с двумя подвидами (Галкин, 1955) — номинативным *M. striatus striatus* и *M. striatus cinereus* Couthou, 1838. При этом, название *Turbo striatus* Broderip et Sowerby, 1829 преокупировано названием *T. striatus* Leach, 1819, а *T. cinereus* Couthou, 1838 названием *Turbo cinereus* Born, 1778. Если для *M. striatus cinereus* sensu Galkin, 1955 пригодным может являться название *M. costalis* (Lovén in Gould, 1841) используемое в современной таксономической литературе для этого вида (Кантор, Сысоев, 2006), то номенклатурный вопрос с *M. striatus striatus* sensu Galkin, 1955 остаётся открытым. В любом случае последняя из указанных форм в состав фауны Мурмана не входит.

Экология: встречается на глубинах от 23 до 202 м, на песчаных грунтах с ракушей и камнями. Отмечен при температуре от 2,3 до 8,1 °С.

Margarites striatus (Leach, 1819)

Margarites groenlandicus groenlandicus auct. non Gmelin, 1791.

Материал: 1 экз. губа Амбарная, 7 экз. Мотовский зал., 2 экз. губа Ура, 58 экз. Кольский зал., 7 экз. губа Долгая, 13 экз. прол. Малый Олений, 2 экз. губа Териберская, 62 экз. губа Зеленецкая, 100 экз. губа Ярнышная, 110 экз. губа Медвежья, 1 экз. губа Ивановская, 14 экз. Западный Нокуевский зал., 41 экз. открытое море.

Бореально-арктический атлантический широко распространённый вид.

Ранее этот вид указывался из Баренцева моря как *Margarites groenlandicus* (Gmelin, 1791), с двумя подвидами: номинативным бореальным *M. groenlandicus*

groenlandicus и арктическим *Margarites groenlandicus umbilicalis* (Broderip et Sowerby, 1829) (Галкин, 1955; Кантор, Сысоев, 2006). В тоже время было показано (Rehder, 1990), что типовой материал *Turbo groenlandicus* конспецифичен форме *M. groenlandicus umbilicalis sensu Galkin, 1955*, а пригодным названием для *M. groenlandicus groenlandicus sensu Galkin, 1955* является *M. striatus* (Leach, 1819).

Экология: обитает на каменисто-песчаных грунтах, от нижнего горизонта литорали, до глубины 200 метров. Отмечен при температурах от 3,1 до 8,3°C.

Margarites helycinus (Phipps, 1774)

Материал: 125 экз. остров Большой Айнов, 70 экз. губа Ура, 1278 экз. Кольский зал., 113 экз. губа Долгая, 16 экз. прол. Малый Олений, 34 экз. губа Териберская, 796 экз. губа Зеленецкая, 411 экз. губа Ярнышная, 2442 экз. губа Медвежья, 3 экз. губа Дроздовка, 16 экз. губа Ивановская.

Высокобореально-арктический циркумполярный вид.

Экология: отмечен на глубинах до 95 м, на каменисто-песчаных грунтах. На литорали встречаются на нижнем и среднем горизонтах на и под камнями, а также на макрофитах.

Margarites olivaceus (Brown, 1827)

Материал: 7 экз. Кольский зал., 25 экз. губа Долгая, 12 экз. губа Зеленецкая, 13 экз. открытое море.

Высокобореально-арктический атлантический широко распространённый вид.

Экология: обнаружен на песчаных грунтах с примесью камней и ракуши на глубинах 10-202 м, в интервале температур от 3,2 до 6,8 °C.

Margarites vahlii (Møller, 1842)

Бореально-арктический циркумполярный вид.

Вид был указан с Мурманского берега Ю.И. Галкиным (1955). В просмотренном материале отсутствует.

Solariellidae Powell, 1951

Solariella Wood, 1842

Solariella varicosa (Mighels et Adams, 1842)

Материал: 1 экз. губа Печенга, 3 экз. Мотовский зал., 2 экз. Кольский зал., 7 экз. губа Долгая, 21 экз. губа Ярнышная, 10 экз. губа Ивановская, 2 экз. Западный Нокуевский зал.

Высокобореально-арктический циркумполярный вид.

Экология: встречается на песчаных грунтах на глубинах 18-100 м, при температуре 3,4-6,4.

Solariella obscura (Couthouy, 1838)

Материал: 1 экз. Мотовский зал., 1 экз. Кольский зал., 1 экз. губа Долгая, 1 экз. прол. Малый Олений, 15 экз. губа Териберская, 21 экз. губа Ярнышная, 56 экз. губа Дроздовка, 6 экз. открытое море.

Высокобореально-арктический циркумполярный вид.

Экология: отмечен на глубинах от 12 до 103 метров.

Skeneidae Clark, 1851

Skenea Fleming, 1825

Из российской части Баренцева моря было известно лишь два вида этого рода (Галкин, 1955; Golikov, 1995; Кантор, Сысоев, 2006) – *Skenea trochoides* (Friele, 1876) и *Skenea basistriata* (Jeffreys, 1877). Если состав рода в водах Северной Атлантики был рассмотрен Вареном (Warén, 1991; 1992; 1993), то российские представители *Skenea* нуждаются в ревизии. Собственные данные показали наличие в в водах Мурмана, помимо упомянутых, двух или трёх видов рода.

Skenea valvatoides (Jeffreys, 1883) был ошибочно указан из Баренцева моря (Кантор, Сысоев, 2006) со ссылкой на А.Н. Голикова с соавторами (Golikov et al., 2001). В последней из указанных работ *Skenea valvatoides* был упомянут в составе

фауны моря Лаптевых, а не Баренцева моря. При этом, таксономический статус *Skenea valvatoides* неясен, и достоверно известен лишь из типового местонахождения у побережья Португалии (Warén, 1992). Материала определённого как *Skenea valvatoides* не было обнаружено в коллекциях ЗИН РАН, поэтому присутствие этого вида в российской фауне крайне сомнительно.

Skenea ossiansarsi Warén, 1991

Cyclostrema laevigatum sensu G.O. Sars, 1878 non Friele, 1876.

Материал: 1 экз. Кольский зал., 18 экз. губа Зеленецкая, 1 экз. губа Ярнышная.

Высокобореальный атлантической европейский вид.

Раковина прижатоконическая, хрупкая, белая, гладкая, блестящая. Обороты выпуклые, разделенные прижатым швом. Линии нарастания косые, почти незаметные. Протоконх состоит менее чем из одного оборота, лишён видимой в стереомикроскоп скульптуры. Устье круглое, с едва заметным тупым углом в верхней его части. Пупок умеренно широкий, перспективный, от него отходит до 14 неровных спиральных желобков.

Измеренный экземпляр имеет высоту раковины 1,2 мм при ширине 1,4 мм.

Экология: отмечен на глубинах от 43 до 73 м.

Ранее был известен из Скандинавии и Карского моря (Warén, 1991). В Баренцевом море обнаружен впервые (Nekhaev, 2014).

Skenea trochoides (Friele, 1876)

Материал: одна пустая раковина, губа Ярнышная.

Высокобореально-арктический атлантический широкораспространённый вид.

Ввиду того, что в водах Мурмана была обнаружена единственная пустая раковина *Skenea trochoides*, при составлении описания были использованы экземпляры из других частей Баренцева моря.

Раковина кубаревидная, хрупкая гладкая, белая, иногда полупрозрачная. Обороты завитка выпуклые, разделённые глубоким швом. Линии нарастания

косые, заметны слабо. Протоконх состоит менее чем из одного оборота, имеет гранулярную скульптуру с двумя-тремя хорошо заметными спиральными линиями. У одного из просмотренных экземпляров после границы протоконха начинается спиральное ребро, которое через 0,1 оборота становится слабее выражено и в дальнейшем исчезает, как это указано (Warén, 1993) для *S. basistriata*. Устье круглое, с тупым закруглённым углом в верхней части. Пупок открытый щелевидный, в пупок входят несколько ребер, являющихся продолжением внешней губы устья. От пупка отходит до 12 неровных спиральных желобков, достигающих примерно до половины основания раковины.

Высота раковины – 1,45 мм, ширина раковины – 1,6 мм. Протоконх состоит примерно из одного оборота, его диаметр составляет 380 μm , диаметр ядра равен 120 μm .

Skenea cf. trochoides

Материал: 5 раковин губа Ура, 1 раковина губа Ярнышная.

Данный вид полностью соответствует *Skenea trochoides* по форме и скульптуре как эмбриональной, так и взрослой раковины, однако при аналогичном числе оборотов моллюски, отнесённые к этой форме почти в два раза превышают *Skenea trochoides*.

Измеренный экземпляр при 2,75 оборотах имел высоту раковины 2,25 мм, высоту устья 1,25 мм, высоту последнего оборота 1,9 мм, ширину раковины 2,43 мм. Протоконх имеет диаметр 450 μm и состоит примерно из 0,75 оборотов, ширина инициальной части – 140 μm .

Ввиду того что таксономический статус *Skenea cf. trochoides* неясен, он не будет в последующем обсуждении рассматриваться в качестве самостоятельного вида.

Skenea rugulosa (G.O. Sars, 1878)

Материал: 1 экз. губа Малая Волоковая, 3 экз. Кольский зал., 4 экз. прол.

Малый Олений, 9 экз. губа Зеленецкая, 3 экз. открытое море.

Высокобореально-арктический европейский вид.

Раковина маленькая, белая, блестящая, низкоконическая. Обороты завитка выпуклые, шов глубокий. Протоконх состоит менее чем из одного оборота с неупорядоченной гранулярной скульптурой. Осевая скульптура представлена немного скошенными линиями роста. Базальная часть раковины покрыта частыми тонкими спиральными рёбрышками, выраженность которых максимальна в пупке и ослабевает по направлению к периферии. Пупок умеренно широкий, перспективный.

Высота измеренного экземпляра составила 1,15 мм при ширине 1,41.

Экология: обитает на глубинах от 30 до 213 м.

Отмечен впервые для России (Nekhaev, 2014).

Skenea basistriata (Jeffreys, 1877)

Материал: 7 экз. открытое море.

Бореально-арктический атлантический европейский вид.

Раковина крупная для рода, белая, кубаревидная, обороты завитка выпуклые, шов глубокий. Осевая скульптура представлена только прямыми линиями роста. Основание раковины покрыто тонкими частыми спиральными линиями, которые исчезают на периферии последнего оборота. На границе между протокохом и телеоконом начинается одно спиральное ребро, которое исчезает через 0,25-0,5 оборота.

Промеренный экземпляр имеет высоту раковины 1,89 мм, ширину раковины 2,03 мм, высотку последнего оборота 1,62 мм при трёх оборотах. Диаметр протоконха равен 390 μm .

Экология: обнаружен на глубине 144-145 м.

Turbinoidea Rafinesque, 1815

Colloniidae Cossmann, 1917

Moelleria Jeffreys, 1865

Moelleria costulata (Møller, 1842)

Материал: 17 экз. губа Печенга, 6 экз. Мотовский зал., 11 экз. губа Ура, 13 экз. Кольский зал., 43 экз. губа Долгая, 10 экз. прол. Малый Олений, 29 экз. губа Териберская, 7 экз. губа Зеленецкая, 90 экз. губа Ярнышная, 4 экз. губа Дроздовка, 1 экз. губа Ивановская, 2 экз. Восточный Нокуевский зал., 6 экз. Западный Нокуевский зал.

Бореально-арктический атлантический европейский вид.

Экология: отмечен на глубинах от 8 до 221 м, на каменисто-песчаных грунтах, при температуре от 2,34 до 8,58 °С.

Клад *Littorinimorpha*

Capuloidea Fleming, 1822

Capulidae Fleming, 1822

Trichotropis Habe, 1961

Оба вида рода *Trichotropis*, представленные здесь рассматривались также в составе *Ariadnaria* Habe, 1961, на основании небольших различий в форме устья (Голиков, 1986б).

Trichotropis borealis (Broderip et Sowerby, 1829)

Материал: 1 экз. прол. Малый Олений, 1 экз. губа Зеленецкая.

Высокобореально-арктический циркумполярный вид.

Экология: в водах Мурмана известен из диапазона глубин 11-180 м.

Trichotropis conica (Møller, 1842)

Материал: 1 экз. губа Ура, 2 экз. губа Зеленецкая, 1 экз. открытое море.

Высокобореально-арктический атлантический европейский вид.

Экология: отмечен на глубинах от 17 до 200 м на песчаных грунтах с камнями ракушей и литотамнием.

Littorinoidea Children, 1834

Littorinidae Children, 1834

Littorina Férussac, 1822

Littorina arcana Hanaford Ellis, 1978

Бореальный атлантический европейский вид.

Отсутствует в собственном материале. Отмечен в губах Ярнышная и Зеленецкая (Granovitch, Sokolova, 2001; Гранович и др., 2004; 2008).

Экология: обитает в среднем горизонте литорали на каменистом субстрате с зарослями фукусов (Granovitch, Sokolova, 2001).

Littorina compressa Jeffreys, 1865

Бореальный атлантический европейский вид.

Отсутствует в просмотренном материале. Отмечен на литорали губ Ярнышная и Зеленецкая (Гранович и др., 2004; 2008).

Littorina fabalis (Turton, 1825)

Субтропическо-бореальный, атлантический европейский вид.

По литературным данным обитает в губах Ярнышная и Зеленецкая (Гранович и др., 2004). В собственном материале отсутствует.

Экология: встречается в среднем и нижнем горизонтах литорали среди зарослей фукоидов.

Littorina obtusata (L., 1758)

Материал: 219 экз. остров Большой Айнов, 399 экз. губа Ура, 360 экз. Кольский зал., 237 экз. губа Долгая, 10 экз. губа Ярнышная.

Субтропическо-бореальный атлантический широко распространённый вид.

Обычен на среднем и нижнем горизонтах литорали на каменистых субстратах среди зарослей фукоидов.

Littorina saxatilis (Olivi, 1792)

Материал: 61 экз. остров Большой Айнов, 149 экз. губа Ура, 517 экз. Кольский зал., 2017 экз. губа Долгая, 1 экз. губа Териберская, 2 экз. губа Зеленецкая, 10 экз. губа Ярнышная.

Субтропическо-бореальный, атлантический широко распространённый вид.

Встречается во всех горизонтах литорали и на всех субстратах. Наиболее обычен на каменистой литорали с зарослями фукоидов. Единично встречается также в сублиторали.

Ранее к этому виду относили также *L. arcana* и *L. compressa*, от которых *L. saxatilis* отличается живорождением (Reid, 1996; Гранович и др, 2008).

Littorina littorea (Linnaeus, 1758)

Материал: 1 экз. остров Большой Айнов, 18 экз. губа Ура, 63 экз. Кольский зал.

Субтропическо-бореальный атлантический широко распространённый вид.

Экология: обнаружен в нижнем горизонте литорали.

Lacunidae Gray, 1857

Lacuna Turton, 1847

Lacuna vincta (Montagu, 1803)

Материал: 21 экз. остров Большой Айнов, 1 экз. губа Печенга, 1778 экз. губа Ура, 180 экз. Кольский зал., 144 экз. губа Долгая, 1 экз. прол. Малый Олений, 8 экз. губа Териберская, 73 экз. губа Зеленецкая, 182 экз. губа Ярнышная, 378 экз. губа Медвежья.

Амфибореальный вид.

Экология: отмечен от литорали до глубины 84 м, отмечен при температуре воды от 2,42 до 8°C на макрофитах и песчаных грунтах, иногда с примесью камней и ракуши.

Lacuna pallidula (da Costa, 1778)

Материал: 9 экз. остров Большой Айнов, 162 экз. губа Ура, 3 экз. Кольский зал., 4 экз. губа Долгая, 4 экз. губа Зеленецкая, 1 экз. губа Ярнышная, 2 экз. губа Медвежья, 2 экз. губа Ивановская.

Высокобореальный атлантический широко распространённый вид.

Экология: распространён от литорали, где встречается в нижнем горизонте среди зарослей фукоидов до верхней сублиторали где был отмечен на глубинах до 25 м, на песчано-илистых с примесью ракуши субстратах, при температуре воды 6-8,1 °С.

Skeneopsidae Iredale, 1915

Skeneopsis Iredale, 1915

Skeneopsis planorbis (Fabricius, 1780)

Материал: 2675 экз. остров Большой Айнов, 1178 экз. губа Ура, 1427 экз. Кольский зал., 348 экз. губа Долгая, 3 экз. губа Зеленецкая, 10 экз. губа Ярнышная, 1 экз. губа Медвежья.

Бореальный атлантический широко распространённый вид.

Экология: обитает среднем и нижнем горизонтах литорали, где приурочен к зарослям нитчатых водорослей. В сублиторали встречается на глубинах до 73 м, на каменистых субстратах.

Naticoidea Guilding, 1834

Naticidae Guilding, 1834

Помимо видов, перечисленных в списке, единственная пустая раковина определённая как *Acrybia flava* (Gould, 1840) (= *Bulbus smithii* Brown in Smith, 1839) была указана из Мотовского залива (Thiele, 1928).

Atauropsis Mörch, 1857

Atauropsis islandica (Gmelin, 1791)

Материал: 1 экз. губа Долгая, 2 экз. прол. Малый Олений, 2 экз. губа Териберская, 6 экз. губа Зеленецкая, 4 экз. губа Ярнышная.

Бореально-арктический циркумполярный вид.

Экология: отмечен на глубинах от 3 до 80 м, на песчаных грунтах, при температуре от 3,1 до 7,7 °С.

Cryptonatica Dall, 1892

Cryptonatica affinis (Gmelin, 1791)

Материал: 1 экз. губа Печенга, 3 экз. губа Амбарная, 4 экз. губа Малая Волоковая, 2 экз. Мотовский зал., 6 экз. губа Ура, 1 экз. Кольский зал., 6 экз. губа Долгая, 1 экз. прол. Малый Олений, 34 экз. губа Зеленецкая, 9 экз. губа Ярнышная, 10 экз. губа Медвежья, 1 экз. губа Ивановская, 1 экз. Западный Нокуевский зал., 12 экз. открытое море.

Бореально-арктический циркумполярный вид.

Экология: отмечен на глубинах от 3 до 324 м, преимущественно на песчаных грунтах, при температуре от 1,15 до 9 С и солёности от 33 до 34,3. По литературным данным встречается также и на литорали (Матвеева, 1974; Голиков, Кусакин, 1978).

Euspira Agassiz in J. Sowerby, 1837

Euspira pallida (Broderip et Sowerby, 1829)

Материал: 1 экз. губа Печенга, 2 экз. губа Малая Волоковая, 11 экз. Мотовский зал., 1 экз. губа Ура, 2 экз. Кольский зал., 2 экз. губа Долгая, 5 экз. губа Зеленецкая, 2 экз. губа Ярнышная, 1 экз. губа Дроздовка, 1 экз. губа Ивановская, 5 экз. открытое море.

Бореально-арктический циркумполярный вид.

Экология: обитает на песчаных грунтах, иногда с илом и камнями. Был отмечен при температуре от 2,4 до 9 °С, на глубинах от 15 до 315 м.

Pseudopolinices Golikov et Sirenko, 1993

Pseudopolinices nanus (Møller, 1842)

Материал: 16 экз. губа Териберская, 2 экз. губа Дроздовка.

Бореальный амфибореальный вид.

Экология: обнаружен на илисто-песчаных грунтах на глубинах от 5 до 25 м, при температуре от 7,8 до 8,4 °С.

Rissooidea Gray, 1847

Rissoidae Gray, 1847

Существуют различные взгляды на систему семейства Rissoidae. Согласно системе, предложенной А.Н. Голиковым и Я.И. Старобогатов (Golikov, Starobogatov, 1975; Голиков, Старобогатов, 1988) роды, традиционно относимые к Rissoidae s.l. были разделены на несколько семейств, что было в дальнейшем принято русскоязычными авторами (Славошевская, 1984а; 1984б; Анистратенко, Стадниченко, 1994). В частности, отмеченные в фауне Мурмана рода можно отнести к Onobiidae Golikov et Starobogatov, 1975 и Alvaniidae Golikov et Starobogatov, 1975 и Rissoidae s.str.. Морфологические различия между семействами были обоснованы крайне слабо, и последующие исследования как морфологические (Ponder, 1984), так и молекулярные (Criscione, Ponder, 2013) самостоятельность Alvaniidae и Onobiidae не подтвердили.

Родовая система Rissoidae была рассмотрена В. Пондером (Ponder, 1984), который изучил морфологию прото- и телеоконха, радулы и половой системы у небольшого числа представителей из большинства родов семейства. В дальнейшем согласно упомянутой ревизии была пересмотрена родовая принадлежность североатлантических видов семейства (Bouchet, Warén, 1993; Warén, 1996), при этом анатомия ни одного из видов изучена не была.

Помимо видов, перечисленных ниже, *Alvania jeffreysi* (Waller, 1864) и *Setia latior* (Mighels et Adams, 1842) были указаны из вод Баренцева и Белого морей (Голиков, Кусакин, 1978; Анисимова, Фролова, 1994; Golikov, 1995). Первый из указанных видов достоверно известен из прилегающей акватории Скандинавии (Warén, 1996), и его наличие в прибрежных водах Мурмана весьма вероятно. В то

же время, *Alvania jeffreysi* не был обнаружен в ходе недавних экспедиций в Баренцево море. Просмотр моллюсков, определённых как *Alvania jeffreysi* из коллекций ЗИН РАН показал, что под этим названием хранились несколько разных видов риссоид, а собственно *Alvania jeffreysi* обнаружено не было (Nekhaev et al., 2014).

Таксономический статус *Setia latior* не ясен. Указанный вид был описан из желудка рыбы, пойманной в губе Casco (Атлантическое побережье США), приведённый диагноз не позволяет точно идентифицировать описанную форму, а типового материала не сохранилось (Warén, 1974). Несмотря на это, название *Setia latior* было использовано А.Н. Голиковым (1987; 1995) для обозначения безрёберной формы *Pussilina inconspicua* (Alder, 1844), достоверных находок последнего из вод России также неизвестно. Материал хранящийся в ЗИН РАН и определённый как *Setia latior* относится к молодежи *Rissoa Freminville* in Desmarest, 1814 или *Pusillina Monterosatto*, 1884.

Alvania Risso, 1826

Alvania moerchi (Collin, 1886)

Материал: 1 экз. и 1 пустая раковина открытое море.

Высокобореально-арктический атлантический широко распространённый вид.

Экология: живой экземпляр был обнаружен на глубине 187 м.

Alvania punctura (Montagu, 1803)

Материал: 1 экз. губа Долгая, 2 экз. губа Ярнышная.

Субтропическо-бореальный, атлантический европейский вид.

Описание: раковина небольшая, коническая, покрытая коричневатым периостракумом. Скульптура телеоконха ячеистая, состоящая из примерно одинаково развитых спиральных и осевых ребрышек. Последние исчезают на основании раковины. Протоконх делится на две части: протоконх 1 и протоконх 2. Протоконх 1 состоит из 1-1,2 оборотов и имеет скульптуру из спиральных линий и

небольших, вытянутых бугорков. Протоконх 2 состоит из немногим более двух оборотов, а его скульптура представлена только бугорками, которые могут группироваться в более-менее отчётливые спиральные ряды. Устье овальное, с отчётливым углом в верхней его части. Пупок очень узкий, почти полностью прикрытый внутренней губой.

От всех остальных видов Rissoidae обитающих в северной Атлантике отличается скульптурой протоконха.

Экология: Отмечен на песчаных грунтах с примесью камней. В Ярнышной губе отмечен на глубинах 19-26 м, при температуре 3,7 С и солёности 33,7 С; в Долгой губе в месте сбора температура была 2,4 а солёность 34,5.

Отмечен впервые для России (Nekhaev, 2013a).

Boreocingula Golikov et Kussakin, 1974

Boreocingula castanea (Møller, 1842)

Материал: 1 экз. губа Большая Шарковка, 5 экз. губа Долгая, 3 экз. губа Териберская, 1 экз. губа Зеленецкая, 1 экз. губа Медвежья, 4 экз. губа Дроздовка.

Высокобореально-арктический атлантический широко распространённый вид.

Экология: отмечен на песчаных грунтах, иногда с примесью песка или ила, на глубинах от 12 до 59 м, температуре от 2,5 до 7,8 °С. По литературным данным также встречается на литорали (Голиков, Кусакин, 1978).

Frigidoalvania Warén, 1974

Frigidoalvania janmayeni (Friele, 1878)

Материал: 1 экз. Зеленецкая Западная, 3 экз. открытое море.

Высокобореально-арктический атлантический широко распространённый вид.

Экология: встречен на глубинах от 77 до 255 м, грунт в месте сбора представлен илом и глиной.

Obtusella Cossmann, 1921

Obtusella intersecta (Wood, 1857)

Материал: 7 экз. губа Териберская, 3 экз. губа Ярнышная.

Субтропическо-бореальный, атлантический европейский вид.

Раковина небольшая, овально-коническая, полупрозрачная с 3,6-4,1 выпуклыми оборотами, разделёнными глубоким швом. Апикальный угол острый. Скульптура телеоконха состоит из прямых линий роста и очень слабой частой спиральной исчерченности, заметной в стереомикроскоп под увеличением 50-100х. Протоконх 1 состоит примерно из 0,5 оборотов, протоконх 2 из 1,2-1,4 оборотов. Диаметр эмбриональной раковины составляет 340 μm , диаметр ядра – 70-80 μm . По литературным данным протоконх 1 несёт скульптуру из нескольких тонких спиральных рёбер, заметных под сканирующим электронным микроскопом (Warén, 1989; Bouchet, Warén, 1993). Устье овальное, с закруглённой внешней губок и хорошо различимым углом в верхней части. Пупок открытый и глубокий.

Размеры наибольшего промеренного экземпляра (4,1 об.): высота раковины – 1,47 мм, ширина раковины – 1,13 мм, высота устья – 0,62 мм.

Экология: отмечен на глубинах от 27 до 80 м.

Вид отмечен впервые для России (Nekhaev, 2015).

Obtusella tumidula (G.O. Sars, 1878)

Материал: 1 экз. губа Большая Шарковка, 1 экз. губа Малая Шарковка, 4 экз. губа Териберская, 9 экз. губа Зеленецкая, 7 экз. губа Ярнышная.

Высокобореально-арктический атлантический европейский вид.

Обитает на илисто-песчаном грунте, иногда с примесью камней и ракуши. Отмечен при температуре 3,3-7,8 С на глубине от 11 до 73 м. По литературным данным обнаружен на литорали (Голиков, Кусакин, 1978).

С *O. tumidula* было предложено (Warén, 1996) синонимизировать описанный из Белого моря *Punctulum minutum* Golikov et Fedjakov in Golikov, 1987. Оба вида, схожи по форме раковины и характеру спиральной скульптуры, но отличаются

наличием у *P. minutum* более-менее выраженных осевых складок, распространяющихся на верхнюю часть оборотов. Анализ материалов из коллекции ЗИН РАН (включая типовую серию вида) показал, что степень выраженности складок сильно варьирует даже у особей из одной пробы. Характер элементов осевой скульптуры напоминает таковой у *Rissoa parva* у которого наличие или отсутствие осевых складок обусловлено средой обитания (смотри комментарии к этому виду). Однако, все просмотренные экземпляры *P. minutum* крупнее просмотренных *O. tumidula*, высота которых в наших сборах не превышал 2 мм. Таким образом, для окончательного решения о конспецифичности обоих видов уместным будет привлечь строение протоконхов и половой системы, на настоящий же момент статус *P. minutum* остаётся неясным. *P. minutum* не известен из прибрежных вод Мурмана.

Onoba H. et A. Adams, 1852

Для российской части Баренцева моря указано три вида этого рода (Кантор, Сысоев, 2006) – *O. aculeus* (Gould, 1841), *O. semicostata* (Montagu, 1803) и *O. mighelsi* (Stimpson, 1851). Последний из перечисленных видов указан на основании упоминания «*Cingula arenaria* (Mighels et Adams) var. *multilineata* (Stimpson)» из Баренцева и Карского морей (Филатова, Зацепин, 1948). Если *Cingula arenaria* Mighels et Adams, 1842 является непригодным названием для *O. mighelsi*, то *Rissoa multilineata* Stimpson, 1851 рассматривается (Warén, 1974) как синоним *O. aculeus*. Типовой материал *R. multilineata* неизвестен, и вероятно был уничтожен вместе с другими коллекциями Стивенса во время Большого чикагского пожара (Mayer, 1918), а оригинальное описание этого вида (Stimpson, 1851) не позволяет точно идентифицировать описанную форму. Примечательно, что изображение *Cingula arenaria* var. *multilineata* приведённое в работе Филатовой и Зацепина (1948) в большей степени напоминает *O. improcera* Warén, 1996 нежели *O. aculeus*. Более того, указание *O. mighelsi* для дальневосточных морей России основывается на находках *O. castanella* (Dall, 1886) который ранее

рассматривался (Warén, 1974) как синоним *O. mighelsi*, а затем как самостоятельный вид (Warén, 1996). Сравнение раковин, определённых как *O. mighelsi* и *O. aurivillii* из коллекции SMNH а также *O. castanella* и *O. aurivillii* хранящихся в коллекции ЗИН РАН показало, что *O. castanella* ближе к *O. aurivillii* нежели к *O. mighelsi*. Таким образом, *O. mighelsi* достоверно в водах Баренцева моря не отмечен, а обитание этого вида в водах России сомнительно.

Ввиду сложностей, возникающих при определении рода для каждого вида приведён диагноз, а также дана сравнительная таблица с промерами некоторых популяций (Таблица 1).

Onoba aculeus (Gould, 1841)

Материал: 297 экз. остров Большой Айнов, 42 экз. губа Ура, 1608 экз. Кольский зал., 97 экз. губа Долгая, 1 экз. прол. Малый Олений, 94 экз. губа Териберская, 59 экз. губа Зеленецкая, 141 экз. губа Ярнышная, 65 экз. губа Медвежья, 30 экз. губа Дроздовка, 733 экз. губа Ивановская.

Бореальный атлантический широкораспространённый вид.

Раковина овально-коническая, от белого до желтоватого цвета, иногда полупрозрачная. Имеется 4-4,5 выпуклых оборота, разделённых глубоким погружённым швом. Вершина раковины закруглённая, апикальный угол составляет около 80-90°. Телеоконх покрыт частыми уплощёнными спиральными рёбрышками, число которых на последнем обороте около 17-20. Линии роста почти прямые. Устье каплевидное с заметным углом. Пупок узкий, прикрытый отворотом внутренней губы. Эмбриональная раковина состоит из 1,4-1,6 оборота, её диаметр составляет 420-460 μm , а ширина инициальной части колеблется в пределах от 166 до 250 μm . Скульптура протоконха состоит из редких спиральных линий.

Экология: обитает от литорали до глубины 84 м. Отмечен при солёности от 31,7 до 34,5 и температуре от 2,3 до 10,7 С. Максимальная отмеченная биомасса этого вида составила 3,14 г/м², при численности 1955 экз./м². В указанном биотопе

O. aculeus доминировал по биомассе среди всех остальных видов макробентоса (Любина и др., 2012б).

Таблица 1. Морфометрические показатели видов рода *Onoba*.

	ВР, мм	ВУ, мм	ВПО, мм	ШР, мм	ШУ, мм	ВР/ШР	ВПО/ВР	ВУ/ВР	ШУ/ВУ
<i>Onoba semicostata</i> губа Зеленецкая n=27									
Средн.	2.50	0.99	1.65	0.12	0.74	2.01	0.66	0.40	0.59
σ	0.30	0.10	0.20	0.02	0.09	0.12	0.03	0.02	0.05
Макс.	3.00	1.18	2.03	0.16	0.88	2.36	0.72	0.43	0.69
Мин.	1.85	0.78	1.30	0.10	0.55	1.72	0.61	0.37	0.49
<i>Onoba aculeus</i> о. Большой Айнов, литораль n=10									
Средн.	2.41	0.95	1.46	0.11	0.67	2.12	0.61	0.40	0.59
σ	0.22	0.20	0.25	0.01	0.07	0.16	0.09	0.09	0.05
Макс.	2.70	1.45	1.70	0.13	0.78	2.45	0.66	0.63	0.67
Мин.	2.05	0.73	0.85	0.10	0.55	1.94	0.37	0.33	0.49
<i>Onoba aculeus</i> губа Ивановская n=31									
Средн.	3.14	1.18	2.04	0.15	0.94	2.08	0.65	0.38	0.62
σ	0.29	0.12	0.16	0.01	0.09	0.09	0.03	0.03	0.04
Макс.	3.88	1.43	2.30	0.18	1.13	2.27	0.70	0.46	0.71
Мин.	2.40	0.93	1.68	0.12	0.75	1.91	0.59	0.29	0.57
<i>Onoba improcera</i> губа Долгая n=5									
Средн.	2.54	1.04	1.69	0.15	0.85	1.72	0.67	0.41	0.57
σ	2.58	1.06	1.72	0.15	0.85	1.74	0.67	0.41	0.58
Макс.	2.52	1.05	1.70	0.15	0.84	1.72	0.67	0.42	0.57
Мин.	2.52	1.05	1.70	0.14	0.83	1.74	0.68	0.42	0.57

ВР – высота раковины; ВУ – высота устья; ВПО – высота последнего оборота; ШР – ширина раковины; ШУ – ширина устья.

Onoba improcera Warén, 1996

Материал: 30 экз. губа Долгая, 1 экз. Восточный Нокуевский зал., 5 экз. Западный Нокуевский зал.

Высокобореально-арктический атлантический европейский вид.

Описание: Раковина высокая, светлая или покрытая желтоватым

периостракумом, иногда полупрозрачная. Телеоконх состоит из 3-4,5 умеренно выпуклых оборотов, разделённых глубоким швом. Апикальный угол около 70-85° скульптура состоит из прямых линий нарастания, степень выраженности которых варьирует у разных экземпляров. Спиральная скульптура состоит из 9-13 ребёр, выраженность и ширина которых варьирует. Как правило, верхнее ребро выражено слабо, тогда как 2-3 располагающихся под ним рёбра выражены наиболее резко. Поверхность ребёр и раковины покрывает тонкая спиральная исчерченность, практически незаметная под стереомикроскопом. Устье овальное, со слабо заметным углом в нижней части. Эмбриональная раковина состоит из 1-1,3 оборотов, её скульптура состоит из слабо упорядоченных, бесформенных гранул, формирующих едва заметный под стереомикроскопом след спиральной исчерченности. Диаметр протоконха составляет около 400-500 μm , диаметр его инициальной части – 100-140 μm .

Примечания: В оригинальном описании указана невысокая изменчивость скульптуры и формы раковины. В просмотренном материале указанные признаки варьируют, при сохранении постоянства скульптуры протоконха, а также числа элементов спиральной скульптуры телеоконха.

Onoba improcera был описан из вод Исландии и был известен с побережья Норвегии (Warén, 1996). В собственном материале, помимо Мурманского берега, данный был отмечен также на мелководьях к югу от Шпицбергена (в районе островов Надежды и Медвежьего) и у Земли Франца Иосифа (Nekhaev et al., 2014).

Экология: обнаружен в диапазоне глубин 31-84 м, при температурах от 2,3 до 8,1 °С.

Вид отмечен впервые для России (Nekhaev et al., 2014).

Onoba semicostata (Montagu, 1803)

Материал: 1 экз. губа Малая Волоковая, 129 экз. губа Ура, 895 экз. Кольский зал., 138 экз. губа Долгая, 34 экз. губа Териберская, 595 экз. губа Зеленецкая, 93

экз. губа Ярнышная, 37 экз. губа Медвежья, 1 экз. Восточный Нокуевский зал.

Субтропическо-бореальный атлантический европейский вид.

Раковина овально-коническая, сравнительно плотная, окраска от белой до желтоватой. Обороты сравнительно уплощенные, их число 5-5,5. Шов глубокий, прижатый. В верхней части оборотов есть более-менее заметные уплощения. Осевая скульптура телеоконха состоит из редких, тонких осевых ребрышек, чётко выраженных лишь в верхней части верхних оборотов раковины. Спиральная скульптура представлена частыми спиральными ребрышками, число которых на последнем обороте составляет 20-24. Устье каплевидное, с тупым углом в верхней его части. Внутренняя губа – прямая, внешняя – закруглённая. Пупок щелевидный, слабо выраженный, прикрытый отворотом внутренней губы. Протоконх делится на две части, имеет диаметр около 300 μm , ширина его инициальной части – 70-85 μm . Протоконх 1 состоит примерно из половины оборота, его скульптура состоит из 5-6 спиральных линий и гранул, хаотично расположенных между ними; протоконх 2 гладкий, лишь иногда со следами спиральной исчерченности.

Экология: отмечен от литорали до глубины 213 метров, встречается на различных грунтах, при температуре от 2,6 до 8,1 С и солёности от 33,6 до 34,3.

Onoba leptalea (Verrill, 1884)

Материал: 2 экз. губа Малая Волоковая.

Высокобореально-арктический атлантический, широко распространённый вид.

Раковина высокая, непрозрачная с коричневым периостракумом, с 4-4,5 закруглёнными оборотами, разделённых глубоким швом. Апикальный угол 70-80°. Скульптура взрослой раковины состоит из прямых линий роста, спиральных рёбер, а также тончайших спиральных нитевидных рёбрышек, плохо заметных под стереомикроскопом. Последний оборот несёт 14-16 ребрышек, разделённых более глубоким швом. Скульптура протоконха состоит из тонких, нечастых слегка волнистых спиральных рёбрышек. Устье овальное, с закруглённым углом в

верхней части. Внешняя губа округлая, заметно скошенная, если смотреть сбоку. Пупок узкий, частично прикрытый отворотом внутренней губы. Протоконх состоит из 1,2 оборотов и имеет 540-600 μm в диаметре, диаметр ядра составляет 170 μm .

Примечание: *Onoba leptalea* не был ранее указан из российских вод. Однако, в коллекциях ЗИН РАН были обнаружены экземпляры, относящиеся к этому виду, изначально идентифицированные неверно (Nekhaev et al., 2014). Изучение голотипа *Onoba karica* Golikov, 1986 показало его принадлежность к *Onoba leptalea*.

Экология: отмечены на камнях и песке на глубине 213 м.

Pseudosetia Monterosato, 1884

Pseudosetia turgida (Jeffreys, 1870)

Материал: 32 экз. открытое море.

Субтропическо-бореальный атлантический европейский вид.

Описание: Раковина небольшая, коническая, светлая. Обороты умеренно выпуклые, разделённые глубоким швом. Последний оборот занимает более половины высоты раковины. Вершина раковины закруглённая. Устье овальное, с тупым углом в верхней его части. Скульптура взрослой раковины состоит из прямых линий нарастания и очень тонкой спиральной исчерченности. От верхней части устья как правило отходит тонкое, но заметное спиральное ребрышко. Протоконх состоит из 1,7-1,8 оборотов, его скульптура представлена 10-15 тонкими прерывистыми спиральными рёбрышками и V-образными осевыми линиями между ними.

P. turgida ранее уже был указан российскими авторами из Баренцева моря (Брызгин, 1981), к большому сожалению без конкретизации информации о просмотренном материале, и, самое главное – месте его находки. В более поздних сводках по фауне Баренцева моря этот вид отсутствует (Golikov, 1995; Golikov et al., 2001; Кантор, Сысоев, 2006). Единственный экземпляр определённый как *P.*

turgida, содержащийся в коллекциях ЗИН РАН относится к роду *Obtusella*.

Филатовой и Зацепиным (1948) для Баренцева и Карского морей был указан вид *Boreocingula globulus* (Møller, 1842), при том, что материала, на котором эта запись базировалась не сохранилось (Кантор, Сысоев, 2006). Позднее (Warén, 1972) было высказано предположение о том, что все находки *B. globulus* восточнее Гренландии относятся к *Elachisina globuloides* Warén, 1972. Последний из упомянутых видов на настоящий момент может быть достоверно отделён от *P. turgida* только по скульптуре протокоха (Warén, 1996). Таким образом вероятно, что данные о находке *B. globulus* в Баренцевом море основаны на неверно определённом материале *P. turgida*.

Таким образом, настоящая находка является первым достоверным случаем обнаружения *Pseudosetia turgida* в российских водах (Nekhaev, 2013b).

Экология: глубина 142-145 м, песчано-илистый грунт, с камнями. Максимальная численность составила 52 экз. на м², при биомассе 0,068 г/м².

Rissoa Freminville in Desmarest, 1814

Rissoa parva (da Costa, 1778)

Turbo interruptus J. Adams, 1800.

Материал: 168 экз. остров Большой Айнов, 1 экз. губа Печенга, 16 экз. губа Ура, 79 экз. Кольский зал., 78 экз. губа Долгая, 1 экз. прол. Малый Олений, 6 экз. губа Териберская, 252 экз. губа Зеленецкая, 84 экз. губа Ярнышная, 249 экз. губа Медвежья, 5 экз. губа Ивановская.

Субтропическо-бореальный атлантический европейский вид.

Очень изменчивый вид, распространённый от Марокканского побережья до Мурмана и Белого моря (Warén, 1996a). Образует ряд форм экологической изменчивости, отличающихся друг от друга степенью выраженности осевой скульптуры. Обитающие в зоне сильного прибоя особи, как правило, имеют гладкую раковину, тогда как рёбра развиваются преимущественно у экземпляров, заселяющих затишные местообитания (Wigham, 1975a). Гладкая и ребристая

формы ранее рассматривались как разные виды, соответственно как *R. interrupta* и *R. parva*, однако наличие между ними переходных форм не позволяет поддерживать предположение об их видовой самостоятельности в настоящее время (Warén, 1996a). В российских северных морях отмечена только гладкая форма (Голиков, Кусакаин, 1978; Голиков, 1987; Golikov et al., 2001; Кантор, Сысоев, 2006) как *Mohrensternia interrupta*. В просмотренном материале был обнаружен единственный экземпляр *R. parva*, имеющий осевую скульптуру, которая ограничивалась лишь частью одного из верхних оборотов. Все остальные просмотренные экземпляры *Rissoa parva* были гладкими (Nekhaev, 2014).

Экология: обитает от литорали до глубины 77 м на песчаных грунтах с камнями и ракушей. Отмечен при температуре воды от 2,6 до 8,3°C.

Hydrobiidae Stimpson, 1865

Peringia Paladilhe, 1874

Peringia ulvae (Pennat, 1777)

Материал: 1 экз. Мотовский зал., 13 экз. губа Ура, 13 экз. губа Долгая, 27 экз. губа Зеленецкая, 10 экз. губа Ярнышная.

Бореальный атлантический европейский вид.

От литорали до глубины 35 м. На иле, песке, водорослях.

Stromboidea Rafinesque, 1815

Aporrhaidae Gray, 1850

Aporrhais da Costa, 1778

Aporrhais pespelicani (L., 1758)

Материал: 3 экз. губа Ура.

Субтропическо-бореальный атлантический европейский вид.

Экология: обнаружен на заиленном песке в верхней sublиторали на глубине 6 м.

Для Мурмана отмечен сравнительно недавно (Kantor et al., 2008).

Velutinoidea Gray, 1840

Velutinoidea Gray, 1840

Система семейства приведена согласно недавней ревизии (Gulbin, Golikov, 1997; 1998; 1999; 2000; 2001).

Ciliatovelutina Golikov et Gulbin, 1990

Ciliatovelutina lanigera (Møller, 1842)

Высокобореально-арктический циркумполярный вид.

Отсутствует в просмотренном материале. Был указан из Кольского залива и окрестностей посёлка Дальние Зеленцы на глубинах 45-126 м (Дерюгин, 1915; Ушаков, 1948).

Velutina Fleming, 1820

Velutina velutina (L., 1767)

Материал: 1 экз. Мотовский зал., 1 экз. губа Ура, 3 экз. Кольский зал., 1 экз. губа Долгая, 1 экз. губа Зеленецкая, 3 экз. губа Ярнышная, 1 экз. губа Медвежья, 2 экз. Восточный Нокуевский зал., 1 экз. Западный Нокуевский зал., 1 экз. открытое море.

Бореально-арктический циркумполярный вид.

Экология: обнаружен на глубинах от 25 до 66 м на илисто-песчаном грунте с ракушей и камнями.

Velutina schneideri Friele, 1886

Бореально-арктический циркумполярный вид.

Отсутствует в просмотренном материале. По литературным данным обитает в Кольском заливе (Дерюгин, 1915).

Limneria H. Adams et A. Adams, 1851

Limneria undata (Brown in J. Smith, 1839)

Бореально-арктический циркумполярный вид.

В просмотренном материале отсутствует. Отмечен в районе Кильдина, окрестностях посёлка Дальние Зеленцы, Кольском заливе (Герценштейн, 1885; Дерюгин, 1915; Ушаков, 1948).

Marsenina Gray, 1850

Marsenina glabra (Couthouy, 1838)

Высокобореально-арктический атлантический широко распространённый вид.

Отсутствует в просмотренном материале. Был указан из Кольского залива и района острова Кильдин из диапазона глубин 23-126 м (Дерюгин, 1915; Thiele, 1928).

Onchidiopsis Bergh, 1853

Onchidiopsis glacialis (M. Sars, 1851)

Высокобореально-арктический циркумполярный вид.

Отсутствует в просмотренном материале. Был указан из Кольского залива и окрестностей посёлка Дальние Зеленцы с глубин 36-180 м (Дерюгин, 1915; Ушаков, 1948).

Piliscus Lovén, 1859

Piliscus commoda (Middendorff, 1851)

Capulus radiatus M. Sars, 1851

Высокобореально-арктический атлантический европейский вид.

Отсутствует в собственном материале. Известен из Кольского залива, окрестностей посёлков Териберка и Дальние Зеленцы (Герценштейн, 1885; Дерюгин, 1915; Ушаков, 1948).

Velutella Gray, 1847

Velutella plicatilis (O. F. Müller, 1776)

Бореально-арктический циркумполярный вид.

Отсутствует в просмотренном материале. Был указан из Кольского залива (Дерюгин, 1915).

Ptenoglossa

Epitonioidae Berry, 1910

Epitoniidae Berry, 1910

Epitonium Röding, 1798

Epitonium greenlandicum (Perry, 1811)

Материал: одна пустая раковина, открытое море.

Бореально-арктический циркумполярный вид.

Живые экземпляры этого вида были обнаружены ранее в районе подпахты (Восточный Мурман) у острова Кильдин, Кольском заливе и районе посёлка Дальние Зеленцы с глубин 25-300 м (Герценштейн, 1885; Дерюгин, 1915; Ушаков, 1948).

Eulimoidea Philippi, 1853

Eulimidae Philippi, 1853

Помимо приведённых ниже раковинных видов семейства, из вод Кольского залива был указан представитель эндопаразитического рода *Entocolax* Voight, 1888, изначально неверно идентифицированный как *Entocolax ludwigii* Voight, 1888 (Дерюгин, 1915; Шванвич, 1917). Ошибка в определении была замечена впоследствии (Heding, Mandahl-Barth, 1938), и для формы, описанной Б.Н. Шванвичем (1917) было предложено название *Entocolax schwanwitschi* Heding in Heding and Mandahl-Barth, 1938. Однако в качестве типового материала для *Entocolax schwanwitschi* были выбраны экземпляры из Карского моря, паразитировавшие в голотурии *Myriotrampus eurycylus* Heding, 1935, который неизвестен ни из Кольского залива, ни из прилегающих вод Мурманского моря, в то время как *Entocolax ludwigii* sensu Schwanwitsch был указан как паразит *Myriotrampus*

rinkii (Steenstrup, 1851). Оригинальное описание *Entocolax schwanwitschi* во многом базируется на работе Шванвича, что не позволяет сделать заключение, о конспецифичности *Entocolax schwanwitschi* и *Entocolax ludwigii sensu Schwanwitsch*.

Eulima Risso, 1826

Eulima bilineata Alder, 1848

Материал: 10 экз. Кольский зал., 9 экз. губа Зеленецкая, 2 экз. губа Ярнышная.

Субтропическо-бореальный атлантический европейский вид.

Раковина гладкая, очень высокая, блестящая, полупрозрачная, светлая, с двумя коричневыми близко расположенными полосами. Апикальный угол составляет около 17-25°. Обороты плоские, шов практически не заметен; пупок закрыт. Протоконх полупрозрачный, лишённый цветных спиральных полос, состоит примерно из трёх оборотов, без видимой в стереомикроскоп скульптуры. Устье каплевидное, вытянутое с хорошо заметным углом в верхней части. Если смотреть на раковину сбоку, то наружная губа закруглённая.

Высота раковины самого крупного экземпляра из наших сборов составила 5,5 мм, её ширина – 1,65.

Экология: моллюски обнаружены в диапазоне глубин 43-95 м, на песчаном грунте с примесью камней и битой ракуши. Согласно экспериментальным данным (Warén, 1983) *E. bilineata* паразитирует на офиурах *Ophiothrix fragilis* (Abildgaard in O.F. Müller, 1789), *Ophiactis balli* (W. Thompson, 1840) and *Ophiopholis aculeata* (Linnaeus, 1767), из которых последний вид широко распространён вдоль побережья Мурманска, и, в частности в Ярнышной губе (Анисимова, 2000б), где *E. bilineata* был отмечен.

Вид отмечен впервые для России (Nekhaev, 2011).

Haliella Monterosato, 1878

Haliella stenostoma (Jeffreys, 1858)

Материал: 1 экз. открытое море.

Субтропическо-бореальный атлантический европейский вид.

Раковина высокая, очень стройная, гладкая, блестящая, полупрозрачная. Цвет раковины меняется от коричневатого на верхних оборотов до белого и светло-голубого на последнем обороте. Вершина раковины притуплённая, апикальный угол около 20°. Последний оборот составляет около 45% от высоты раковины. Обороты уплощённые, разделённые косым швом. Пупок закрыт. Линии роста косые, заметны слабо. Протоконх чашевидный без заметной в стереомикроскоп скульптуры. Устье каплевидное, сильно вытянутое с острым углом в верхней его части.

Экология: отмечен на глубине 146 м, на илесто-песчаном субстрате с камнями.

Ширина и высота раковины единственного отмеченного на второй станции разреза «Кольский меридиан» экземпляра составляют при 9,5 оборотах 11,0 и 2,5 мм соответственно.

Вид отмечен впервые для России (Nekhaev, 2013b).

Hemiaclis G.O. Sars, 1878

Hemiaclis ventrosa (Friele, 1874)

Материал: одна пустая раковина, открытое море.

Высокоборельно-арктический атлантический европейский вид.

Обнаружен на глубине 146 метров.

Aclididae G.O. Sars, 1878

Aclis Lovén, 1846

Aclis sarsi Dautzenberg et Fischer, 1912

Материал: 3 экз. открытое море.

Субтропическо-бореальный атлантический европейский вид.

Раковина стройная, белая, блестящая. Вершина раковины притуплённая, апикальный угол около 30°. Обороты выпуклые, разделённые глубоким вдавленным швом. Скульптура отсутствует, линии роста косые. Протоконх без

заметной в стереомикроскоп скульптуры. Пупок открыт. Устье овальное, с почти прямым углом в верхней его части. Нижняя губа оттянута вниз. Высота 2,15 мм.

Обнаружен на глубине 146 м, на илесто-песчаном субстрате с камнями.

В российских водах ранее не отмечен (Nekhaev, 2014).

Triphoroidea Gray, 1847

Eumetulidae Golikov et Starobogatov, 1975

Cerithiella Verill, 1842

Cerithiella metula (Lovén, 1842)

Материал: 1 экз. открытое море.

Субтропическо-бореальный атлантический европейский вид.

В состав этого вида иногда включают (Bouchet, Warén, 1993) распространённый в Баренцевом море *C. whiteavesii* (Verill, 1880). Единственный обнаруженный в прибрежной части экземпляр *C. metula* относится к этому виду в узком смысле (Голиков, 1988) и в точности соответствует просмотренным синтипам *C. metula* вида из SMNH.

Экология: У берегов Мурмана обнаружен в диапазоне глубин 54-202 м, на илесто-глинистом дне.

Eumetula Thiele, 1912

Eumetula arctica (Mörch, 1857)

Материал: 8 пустых раковин, Мотовский залив.

Высокобореально-арктический атлантический европейский вид.

Laiocochlis Dunker et Metzger, 1874

Laiocochlis sinistratum (Nyst, 1835)

Высокобореальный атлантический европейский вид.

Отсутствует в просмотренном материале. Был указан из Кольского залива, а также района Териберки.

Neogastropoda

Muricioidea Rafinesque, 1815

Muricidae Rafinesque, 1815

Герценштейн (1885) со ссылкой на Миддендорфа указал находку в водах «Русской Лапландии» без точного локалитета молодого экземпляра *Scabrotrophon fabricii* (Møller, 1842), достоверные находки которого в северных морях России неизвестны (Кантор, Сысоев, 2006). Таким образом, непонятно, был ли этот вид обнаружен в водах Мурмана или нет, и в дальнейшем обсуждении он рассматриваться не будет.

Boreothrophon P. Fischer, 1884

Boreotrophon clathratus (L., 1767)

Материал: 1 экз. губа Печенга, 2 экз. Мотовский зал., 3 экз. губа Ура, 4 экз. Кольский зал., 11 экз. губа Долгая, 4 экз. губа Зеленецкая, 11 экз. губа Ярнышная, 57 экз. губа Медвежья, 6 экз. Западный Нокуевский зал., 1 экз. открытое море.

Бореально-арктический циркумполярный вид.

Экология: глубина 5-288 м, температура 2,5-8 °С. Песок, камни.

Boreotrophon truncatus (Strøm, 1768)

Материал: 1 экз. губа Малая Волоковая, 10 экз. губа Ура, 63 экз. Кольский зал., 5 экз. губа Долгая, 2 экз. прол. Малый Олений, 1 экз. губа Териберская, 18 экз. губа Зеленецкая, 8 экз. губа Ярнышная, 5 экз. губа Медвежья.

Бореально-арктический атлантический широко распространённый вид.

Экология: глубина 5-288 м, температура 1,15-8,34 °С. Песок, камни. Иногда совместно с *B. clathratus*.

Trophonopsis Bucquoy, Dautzenberg & Dollfus, 1882

Trophonopsis barvicensis (Johnston, 1825)

Субтропическо-бореальный атлантический европейский вид.

Отсутствует в просмотренном материале. По литературным данным был обнаружен в губе Мотка (Герценштейн, 1885).

Nucella Röding, 1798

Nucella lapillus (Linnaeus, 1758)

Материал: 21 экз. остров Большой Айнов, 239 экз. губа Ура, 5 экз. Кольский зал., 8 экз. губа Долгая, 11 экз. губа Медвежья.

Субтропическо-бореальный атлантический широко распространённый вид.

Экология: на литорали, как правило во время отлива моллюски прячутся под камнями и среди водорослей. На сублиторали отмечен до глубины 20 м.

Buccinoidea Rafinesque, 1815

Buccinidae Rafinesque, 1815

Миддендорф (Middendorff, 1849) указал также *Buccinum angulosum* из «Русской Лапландии» (прибрежная часть Кольского полуострова), однако более поздние указания этого вида из Мурмана отсутствуют.

Anomalosipho Dautzenberg et Fischer, 1912

Anomalosipho verkruezeni (Kobelt, 1876)

Отсутствует в просмотренном материале.

Бореально-арктический атлантический широко распространённый.

Экология: 200-207 м, на илистом песке с примесью гальки (Кантор, 1981).

Beringius Dall, 1887

Beringius turtoni (Bean, 1834)

Отсутствует в просмотренном материале.

Высокобореально-арктический атлантический широко распространённый вид.

Экология: у побережья Восточного Мурмана до 200 м, на илисто-песчаных грунтах (Кантор, 1981).

Vuccinum L., 1758

Vuccinum undatum L., 1758

Материал: 2 экз. остров Большой Айнов, 2 экз. Кольский зал., 4 экз. губа Зеленецкая.

Бореальный атлантический широко распространённый вид.

От литорали до глубины 137 м на песчаных субстратах (Матвеева, 1974; Кантор, 1981; собственные данные).

Vuccinum ciliatum (Fabricius, 1870)

Материал: 5 экз. Кольский зал., 1 экз. губа Долгая, 7 экз. губа Ярнышная, 1 экз. губа Медвежья.

Бореально-арктический вид с циркумполярным распространением.

Экология: у берегов Мурмана известен с глубин 5-198 м.

Vuccinum suapeum Bruguère, 1792

Материал: 6 экз. губа Ярнышная, 19 экз. губа Медвежья.

Высокобореальный атлантический широко распространённый вид.

Экология: распространён от литорали до глубины 40 м.

Vuccinum glaciale L., 1791

Высокобореально-арктический циркумполярный вид.

Отсутствует в просмотренном материале. Был отмечен из окрестностей Териберки (Герценштейн, 1885).

Vuccinum hydrophanum Hancock, 1791

Высокобореально-арктический атлантический широко распространённый вид.

Был отмечен из Кольского и Мотовского заливов, а также прилегающих участков открытого моря, 202-210 м (Герценштейн, 1885; Дерюгин, 1915; Thiele, 1928).

Buccinum scalariforme Møller, 1842

Buccinum tenue Gray, 1839 non Schröter, 1805

Trotonium tenue f. *elatio*r Middendorff, 1849

Высокобореально-арктический циркуполярный вид

Отсутствует в просмотренном материале. Был указан из Кольского и Мотовского заливов и окрестностей посёлка Дальние Зеленцы (Герценштейн, 1885; Дерюгин, 1915; Thiele, 1928; Ушаков, 1948).

Экология: отмечен на глубинах от 160 до 220 м на песчаных и илисто-песчаных грунтах (Матвеева, 1974; Кантор, 1981).

Замечания по синонимии *B. scalariforme*, *B. elatio*r и *B. tenue* см. (Алексеев, Горничных, 2009).

Buccinum finmarkianum Verkrüzen, 1875

Материал: 8 экз. открытое море.

Высокобореально-арктический атлантический широко распространённый вид.

Экология: обнаружен на глубинах 45-205 (Кантор, 1981; собственные данные).

Buccinum fragile Verkrüzen in G.O. Sars, 1878

Высокобореально-арктический атлантический широко распространённый вид.

Отсутствует в просмотренном материале. Был отмечен в окрестностях Териберки и Кольском заливе (Герценштейн, 1885; Дерюгин, 1915).

Экология: 18-324 м, на илисто-песчаном грунте (Кантор, 1981).

Buccinum nivale Friele, 1882

Материал: 1 экз. открытое море.

Высокобореально-арктический атлантический широко распространённый вид.

Экология: глубина 202 м, на субстрате состоящем из ила и глины.

Colus Röding, 1799

Colus gracilis (da Costa, 1778)

Бореально-арктический атлантический широко распространённый вид.

Материал: 2 экз. открытое море.

Экология: в районе Мурманского берега известен из диапазона глубин 67-132 м.

Colus islandicus (Mohr, 1786)

Субтропическо-бореальный амфибореальный вид.

Отсутствует в собственном материале. Отмечен в Кольском заливе (Дерюгин, 1915), а также неоднократно был указан из прибрежных вод Мурмана без точного локалитета (Middendorff, 1849; Герценштейн, 1885; Матвеева, 1974).

Экология: 100-279 м на заиленных грунтах с примесью камней.

Colus holboelli (Møller, 1842)

Высокобореально-арктический атлантический широко распространённый вид.

Отсутствует в просмотренном материале, был указан из Мотовского и Кольского заливов (Герценштейн, 1885; Дерюгин, 1915).

Colus latericeus (Møller, 1842)

Высокобореально-арктический атлантический европейский вид.

Отсутствует в просмотренном материале. Был отмечен ранее Кольского залива, окрестностей Териберки и Дальних Зеленцов (Герценштейн, 1885; Дерюгин, 1915; Ушаков, 1948).

Экология: обнаружен на глубинах 32-324 м на илисто-песчаных грунтах (Кантор, 1981).

Colus sabini (Gray, 1824)

Высокобореально-арктический циркумполярный вид.

Отсутствует в просмотренном материале. Был отмечен из открытой юго-западной части Баренцева моря (Дерюгин, 1915; 1924).

Экология: от 175 до 242 м, на песчаных и илисто-песчаных грунтах (Кантор, 1981).

Neptunea Röding, 1798

Neptunea despecta (L., 1758)

Материал: 5 экз. Кольский зал.

Высокобореальный атлантический европейский вид.

Экология: по собственным и литературным данным обитает на глубинах 14-297 м.

Volutopsius Mörch, 1857

Volutopsius norwegicus (Gmelin, 1791)

Бореально-арктический циркумполярный вид.

Отсутствует в просмотренном материале. Был указан из Кольского залива (Дерюгин, 1915).

Отмечен на глубинах 72-288 м на заиленных грунтах (Кантор, 1981).

Turrisipho Dautzenberg et Fischer, 1912

Turrisipho fenestratus (Turton, 1834)

Бореальный атлантический европейский вид.

Отсутствует в просмотренном материале. Был отмечен в прибрежных водах Мурмана без указания точного локалитета.

Экология: 242 м на илисто-песчаном грунте на заиленных грунтах (Кантор, 1981).

Turrisipho lachesis (Mörch, 1869)

Высокобореально-арктический атлантический широко распространённый вид.

Отсутствует в просмотренном материале, был указан из Кольского залива, 180-306 м (Дерюгин, 1915).

Collumbellidae Swainson, 1840

Astyris H. et A. Adams, 1853

Asryris rosacea (Gould, 1840)

Материал: 7 экз. Кольский зал., 9 экз. губа Зеленецкая.

Бореально-арктический циркумполярный вид.

Экология: отмечен на глубинах от 8 до 198 м.

Cancellariidae Forbes & Hanley, 1851

Admete Krøyer in Møller, 1842

В литературе посвящённой Мурману встречаются несколько различных названий, относящихся к представителям данного рода – *A. contabulata* Friele, 1879, *A. undocostata* Verkrüzen, 1875, *A. couthouyi* (Jay, 1839), которые чаще всего рассматриваются как варианты *A. viridula* (Fabricius, 1780) (Bouchet, Waren, 1985). Ревизия представителей рода в норвежских водах показала наличие как минимум трёх видов *Admete*, один из которых описан как новый (Høisæter, 2010a). Пересмотр собственных сборов и коллекций ЗИН РАН показал наличие в водах Мурманского моря помимо *A. viridula* также и *A. clivicola* Høisæter, 2010.

Анализ типового материала *A. couthouyi* показал (Sneli, Stokland, 1986), что этот вид является синонимом *A. viridula*. Материал, хранящийся в ЗИН РАН под названием *A. couthouyi* также относится к *A. viridula*.

Admete viridula (Fabricius, 1780)

Материал: 2 экз. Мотовский зал., 4 экз. Кольский зал., 1 экз. Зеленецкая Западная, 1 экз. губа Ярнышная, 3 экз. открытое море.

Бореально-арктический циркумполярный вид.

Экология: обнаружен на глубинах от 17 до 270 метров.

Admete clivicola Høisæter, 2010

Материал: одна пустая раковина, открытое море.

Высокобореальный атлантический европейский вид.

Раковина небольшая, полупрозрачная, зеленовато-жёлтая. Обороты ступенчатые, с чётко выраженным плечом. Спиральная скульптура состоит из редких хорошо развитых ребер, верхнее из которых, располагающееся на плече оборота немного угловато и является наиболее развитым. Осевая скульптура состоит из тонких линий роста, заметных между спиральными рёбрами. Протоконх на изученном экземпляре эродирован, по литературным данным лишён скульптуры и состоит из 1,5 оборотов (Høisæter, 2010a). Устье овальное, сифональный вырост треугольный. Пупок едва заметный, щелевидный, частично прикрыт отворотом внутренней губы.

Высота обнаруженного на глубине 260 м экземпляра составляет 4,8 мм.

Отмечен впервые для России (Nekhaev, 2014).

Nassariidae Iredale, 1916

Nassarius Duméril, 1805

Nassarius incrassatus (Strøm, 1768)

Материал: 2 экз. Кольский зал., 1 экз. губа Зеленецкая.

Субтропическо-бореальный атлантический европейский вид.

Раковина средних размеров, прочная, буроватая или с окраской из чередующихся коричневых и бледно-желтых пятен. Обороты умеренно-выпуклые, разделённые вдавленным швом. Осевая скульптура взрослой раковины состоит из частых широких ребер. Спиральная состоит из частых рёбрышек, разделённых более узкими промежутками. Устье с острым углом в верхней части, сифональный вырост развит слабо.

Наибольший промеренный экземпляр имел высоту раковины 13,1 мм, высоту устья – 5,9 мм, высоту последнего оборота – 9 мм, ширину раковины – 7,4 мм при

7,8 оборотах.

Отмечен для фауны России впервые (Nekhaev, 2014).

Conidae Fleming, 1822

Классификация надсемейства дана согласно Bouchet et al., 2011.

Mangeliidae P. Fischer, 1883

Ввиду особенностей методов сбора представители семейства в просмотренном материале были крайне немногочисленны. Список видов семейства базируется во многом на картах распространения приведённых И.П. Богдановым (1990). Помимо видов, приведённых ниже разными авторами (Герценштейн, 1885; Дерюгин, 1915; Thiele, 1928) из вод Мурмана были указаны *Oenopota declivis* (Lovén, 1846), *Curtitoma decussata* (Couthouy, 1839) (как *Lora tenuicostata* (G.O. Sars, 1878) и *Curtitoma violacea* (Mighels et Adams, 1842) (как *Bela bicarinata* Couthouy, 1838) обнаружение которых в водах Мурмана вероятно в будущем. Также К.М. Дерюгиным (1915) был указан вид *Propebela cancellata* (Mighels et Adams, 1840), распространение которого согласно современным данным ограничено дальневосточными морями России (Богданов, 1990).

Curtitoma Bartsch, 1941

Curtitoma trevelliiana (Turton, 1834)

Материал: 1 экз. губа Печенга, 2 экз. Кольский зал., 2 экз. губа Долгая, 3 экз. губа Ярнышная, 1 экз. губа Дроздовка, 1 экз. Западный Нокуевский зал.

Бореально-арктический циркумполярный вид.

Экология: встречается на песчаных грунтах, иногда с примесью ила и камней, на глубинах от 8 до 140 метров. Был отмечен при солёности от температуре от 3,73 до 7,5 °С.

Curtitoma novajasemljensis (Leche, 1878)

Бореально-арктический атлантический европейский вид.

Отсутствует в просмотренном материале. Указан из прибрежных вод Мурмана

И.П. Богдановым (1990).

Curtitoma conoidea (G.O. Sars, 1878)

Материал: 1 экз. открытое море.

Бореально-арктический атлантический европейский вид.

Экология: по собственным и литературным данным известен из диапазона глубин 90-132 м.

Obesotoma Bartsch, 1941

Obesotoma simplex (Middendorff, 1849)

Бореально-арктический циркумполярный вид.

Отсутствует в просмотренном материале. Указан из прибрежных вод Мурмана

И.П. Богдановым (1990).

Oenopota Mörch, 1852

Oenopota cinerea (Møller, 1842)

Бореально-арктический атлантический европейский вид.

Отсутствует в просмотренном материале. Указан из прибрежных вод Мурмана

И.П. Богдановым (1990).

Oenopota impressa (Beck in Mörch, 1869)

Бореально-арктический циркумполярный вид.

Отсутствует в просмотренном материале. Указан из прибрежных вод Мурмана

И.П. Богдановым (1990).

Oenopota elegans (Møller, 1842)

Бореально-арктический атлантический европейский вид.

Отсутствует в просмотренном материале. Указан из прибрежных вод Мурмана

И.П. Богдановым (1990).

Oenopota harpa (Dall, 1855)

Отсутствует в просмотренном материале. Указан из прибрежных вод Мурмана И.П. Богдановым (1990).

Бореально-арктический циркумполярный вид.

Oenopota obliqua (G.O. Sars, 1878)

Материал: 1 экз. губа Ура.

Бореально-арктический атлантический европейский.

Экология: обнаружен на глубине 6 м.

Oenopota pyramidalis (Srøm, 1788)

Материал: 2 экз. губа Зеленецкая, 1 экз. открытое море.

Бореально-арктический циркумполярный вид.

Отмечен в диапазоне глубин 7-162 м.

Oenopota pingelii (Møller, 1842)

Бореально-арктический циркумполярный вид.

Отсутствует в просмотренном материале. Указан из прибрежных вод Мурмана И.П. Богдановым (1990).

Propebela Iredale, 1918

Propebela angulosa (G.O. Sars, 1878)

Материал: 1 экз. Кольский зал.

Высокобореальный атлантический широко распространённый вид.

Экология: по собственным и литературным данным обитает в диапазоне глубин 18-144 м.

Propebela arctica (A. Adams, 1855)

Бореально-арктический циркумполярный вид.

Отсутствует в просмотренном материале. Указан из прибрежных вод Мурмана И.П. Богдановым (1990).

Propebela assimilis (G.O. Sars, 1878)

Материал: 1 экз. Кольский зал., 1 экз. губа Зеленецкая.

Бореально-арктический циркумполярный вид.

Экология: обнаружен на глубине 77 м.

Propebela harpularia (Couthouy, 1838)

Материал: 1 экз. Мотовский зал., 4 экз. губа Дроздовка.

Бореально-арктический циркумполярный вид.

Экология: отмечен на илесто-глинистом субстрате с ракушей и камнями, глубина – 11-137 м.

Propebela exarata (Møller, 1842)

Материал: 1 экз. губа Ярнышная.

Высокобореально-арктический атлантический европейский вид.

Экология: по собственным и литературным данным отмечен в диапазоне глубин от 18 до 315 м.

Propebela rugulata (Møller in Reeve, 1846)

Материал: 2 экз. губа Печенга, 1 экз. губа Ура, 2 экз. губа Долгая, 2 экз. открытое море.

Бореально-арктический атлантический европейский вид.

Экология: отмечен на илесто-песчаных грунтах, иногда с примесью камней при температуре от 2,62 до 7,85 °С, на глубине от 13 до 132 метров.

Propebela scalaris (Møller, 1842)

Материал: 2 экз. Мотовский зал.

Бореально-арктический циркумполярный вид.

Экология: обнаружен на глубинах от 13 до 132 м.

Propebela spitzbergensis (Friele, 1886)

Бореально-арктический атлантический европейский.

Отсутствует в просмотренном материале. Указан из прибрежных вод Мурманска И.П. Богдановым (1990).

Propebela turricula (Montagu, 1803)

Материал: 1 экз. открытое море.

Субтропическо-бореальный атлантический вид.

Экология: обнаружен на глубине 100 м.

Propebela nobilis (Møller, 1842)

Материал: 1 экз. Мотовский зал., 3 экз. губа Ура, 1 экз. губа Долгая, 1 экз. губа Зеленецкая, 2 экз. губа Ярнышная, 1 экз. губа Ивановская, 19 экз. Западный Нокуевский зал.

Бореально-арктический циркумполярный вид.

Экология: вид предпочитает песчаные грунты с примесью ракуши и, иногда камней. Встречается при температуре 3,4-9 °С, от 6 до 197 м.

Raphitomidae Bellardi

Rahitoma Bellardi, 1875

Raphitoma leufroyi (Michaud, 1828)

Материал: одна пустая раковина, Кольский залив.

Субтропическо-бореальный атлантический европейский вид.

Раковина прочная средних размеров, веретеновидно-башенковидная, кремовая, с более тёмными пятнами. Осевая скульптура на последнем обороте представлена

пятнадцатью рёбрами, спиральная — одиннадцатью рёбрами. Элементы спиральной и осевой скульптуры при пересечении не образуют узелков. Протоконх состоит из 3,5 оборотов, скульптура его плохо сохранилась.

Промеры обнаруженного экземпляра: высота раковины – 6,22 мм, высота устья – 3,48 мм, высота последнего оборота – 5,26 мм, ширина раковины – 4,22 мм, ширина устья – 1,85 мм.

Вид отмечен впервые для России (Nekhaev, 2014).

Taranis Jeffreys, 1867

Taranis moerchi (Malm, 1861)

Материал: 1 экз. губа Печенга, 1 экз. открытое море.

Субтропическо-бореальный атлантический широко распространённый вид.

Раковина стройная, белая, полупрозрачная. Обороты слабо выпуклые, с выраженным плечом, разделённые прижатым швом. Спиральная скульптура представлена редкими хорошо заметными, спиральными рёбрышками, из которых максимального развития достигает первое ребро, находящееся на плече оборота, степень выраженности рёбер уменьшается по направлению к основанию раковины. Всего на последнем обороте имеется 7 спиральных ребер. Осевая скульптура выражена слабее и представлена изогнутыми частыми рёбрышками, которые исчезают к основанию раковины. Протоконх состоит примерно из 1,2 оборота и покрыт частыми спиральными линиями, число которых более 10. У обнаруженного экземпляра частично эродирован.

Высота раковины 4,6 мм при 4,4 оборотах.

Илистый песок, мелкие камни, глубина 70 м (Варангерфьорд) и 250 м (юго-западная часть Баренцева моря).

Для России отмечен впервые (Nekhaev, 2014).

Thesbia Jeffreys, 1867

Thesbia nana (Lovén, 1846)

Материал: 4 экз. открытое море.

Высокобореальный атлантический широко распространённый вид.

Раковина тонкая, белая, полупрозрачная, стройная. Обороты сравнительно выпуклые, их число 4-4,5. Осевая скульптура представлена лишь тонкими изогнутыми линиями роста. Спиральная скульптура представлена частыми тонкими цепочками, состоящими из округлых или овальных ямок. Число элементов спиральной скульптуры на последнем обороте не менее 20. Протоконх состоит из 1,3-1,4 оборотов, поверхность его неровная, лишена регулярных элементов скульптуры. Устье овальное с заметным углом в верхней его части. Наружная губа изогнутая, если смотреть сбоку. Сифональный вырост короткий.

Самый крупный из обнаруженных экземпляров имеет высоту раковины 4,6 мм.

Обнаружен на первых станциях стандартного разреза «Кольский Меридиан» на илисто-песчаном с примесью камней грунте. Глубина в месте сбора составляла 144-255 м.

Отмечен впервые для России (Nekhaev, Kantor, 2012).

Nepotilla Hedley, 1918

Nepotilla amoena (G.O. Sars, 1878)

Отсутствует в просмотренном материале.

Высокобореальный атлантический широко распространённый вид.

Heterobranchia

Mathildoidea Dall, 1889

Mathildidae Dall, 1889

Turritellopsis G.O. Sars, 1878

Turritellopsis stimpsoni Dall, 1919

Материал: 1 экз. Западный Нокуевский зал.

Высокобореально-арктический циркумполярный вид.

Экология: отмечен на глубине 123 метра на мелкозернистом песке с примесью

ракуши при температуре 4,3 С и солёности 34,3.

Omalogyroidea G.O. Sars, 1878

Omalogyridae G.O. Sars, 1878

Omalogyra Jeffreys, 1860

Omalogyra cf. *atomus*

Материал: 478 экз. Кольский зал.

Раковина маленькая, плоскоспиральная, коричневая у живых экземпляров. Скульптура телеоконха состоит только из прямых линий роста. Протоконх состоит примерно из 0,5 оборота, со скульптурой из нерегулярно расположенных гранул, которые иногда формируют подобие спиральной скульптуры. На раковинах нескольких экземплярах были обнаружены кладки, содержащие по 3-5 яйцевых капсул, диаметром 90-130 μm .

Наибольший промеренный экземпляр (2,5 об) при диаметре раковины 1,18 мм, высоту раковины 0,46 мм и ширину устья 0,7 мм.

Обнаруженные моллюски не полностью соответствуют опубликованным описаниям *Omalogyra atomus* (Philippi, 1841), для которого было указано отсутствие скульптуры на эмбриональной раковине (Fretter, Graham, 1978; Palazzi, 1988; Baeumler et al., 2008). Кроме того, описанные кладки для *Omalogyra atomus* были отложены на водоросли и содержали по 1-2 яйцевой капсулы (Fretter, Graham, 1978).

Экология: отмечен от литорали до глубины 22 м на субстратах с камнями и песком.

Представители рода впервые отмечены для российской части Баренцева моря (Nekhaev, 2014).

Pyramidelloidea Gray, 1840

Pyramidellidae Gray, 1840

Chrysallida Carpenter, 1856С

Chrysallida eximia (Jeffreys, 1849)

Материал: 2 экз. Кольский зал.

Высокобореально-арктический атлантический широко распространённый вид.

Раковина маленькая белая, башенковидная. Скульптура взрослой раковины состоит частых осевых ребёр (15-17 на последнем обороте) пересечённых тремя спиральными рёбрами в нижней части оборотов. Устье овальное, со слабо выраженным углом в верхней части.

Промеры наибольшего обнаруженного экземпляра: высота раковины – 1,9 мм, высота устья – 1,3 мм, высота последнего оборота – 1,9 мм, ширина раковины – 1,2 мм, ширина устья – 0,7 мм.

Вид ранее был указан с Земли Франца Иосифа со ссылкой на неназванный литературный источник (Голиков, Скарлато, 1977), материала, определённого как *Chrysallida eximia* в российских музеях найти не удалось (Кантор, Сысоев, 2006). Таким образом настоящая находка является первым достоверным обнаружением вида из вод России (Nekhaev, 2014).

Экология: обнаружен в верхней сублиторали на глубинах 18-22 м.

Chrysallida sp.

Материал: 1 экз. Кольский зал.

Раковина маленькая белая, коническая. Скульптура изученного экземпляра сохранилась плохо и состоит из широких осевых ребёр и нескольких спиральных, ограниченных основанием раковины. По форме раковины и скульптуре близок к *Chrysallida spiralis* (Montagu, 1803) и очевидно относится к неизвестному для фауны России виду (Nekhaev, 2014).

При пяти оборотах изученный экземпляр имел высоту раковины – 2,5 мм, высоту устья – 1 мм, высоту последнего оборота – 1,6 мм, ширина раковины – 1,4 мм, ширина устья – 0,7 мм.

Экология: единственный экземпляр был пойман на глубине 13 м.

Odostomia Fleming, 1817

Odostomia turrita Hanley, 1844

Материал: 30 экз. Кольский зал., 1 экз. губа Долгая, 2 экз. прол. Малый Олений, 97 экз. губа Зеленецкая, 6 экз. губа Ярнышная.

Субтропическо-бореальный атлантический европейский вид.

Раковина стройная, белая, полупрозрачная. Апикальный угол варьирует от 25° до 45°. Обороты слабо выпуклые, разделённые вдавленным швом. Профиль последнего оборота у взрослых особей закруглённый, тогда как у молодых экземпляров он угловатый. Скульптура состоит из сильно скошенных линий роста и очень тонких частых спиральных бороздок, плохо различимых при помощи стереомикроскопа. Протоконх лишён заметной скульптуры, состоит примерно из двух оборотов и располагается перпендикулярно телеоконху. Пупок закрыт оборотом внутренней губы, щелевидный, иногда не заметен. Устье каплевидное, на столбике имеется хорошо заметный зуб.

Промеры особей приведены в Таблице 2.

Обнаружен на глубинах от 7 до 42 метров на каменистых субстратах, иногда с примесью песка и ила. По литературным данным (Sneli, 1972) *O. turrita* был встречен в жабрах десятиного рака *Homarus gammarus* (L., 1758), в связи с чем было высказано предположение о том, что *O. turrita* является паразитом этого вида. Однако более вероятно (Schander, 1995), что *O. turrita* паразитирует на полихетах *Polmatoceros* sp., которые обитают на *H. gammarus*. В пользу последней версии служит то, что *H. gammarus* в районе Мурманского побережья не обитает, а на других крупных ракообразных особи *O. turrita* отмечены не были (Дворецкий, устное сообщение).

Одна пустая раковина, обнаруженная на второй станции разреза Кольский меридиан, имеет сильное сходство по форме с *O. unidentata* (Montagu, 1803), однако размер протоконха (290 µm) не позволяет отнести её к упомянутому виду. В тоже время угловатая периферия со слабо заметным килем, отсутствие тонкой спиральной исчерченности и ромбовидное устье делают её отличной от

просмотренных *O. turrita*. Её высота составляет 3,05 мм, а ширина – 1,5 мм.

Отмечен впервые для фауны России (Nekhaev, 2011).

Таблица 2. Морфометрические показатели *Odostomia turrita* Мурмана, n = 30 (обозначения те же что и в Таблице.1).

	ВР	ВУ	ВПО	ШР	ШУ	ВР/ШР	ВПО/ВР	ВУ/ВР	ШУ/ВУ
Средн.	2,24	0,90	1,44	1,22	0,62	1,83	0,65	0,41	0,69
σ	0,39	0,14	0,23	0,15	0,07	0,14	0,06	0,06	0,07
Макс.	2,83	1,40	1,73	1,55	0,78	2,12	0,73	0,65	0,81
Мин.	1,30	0,63	0,85	0,88	0,45	1,49	0,40	0,34	0,45

Ondina divisa (Adams, 1797)

Материал: 1 пустая раковина, губа Печенга, 1 пустая раковина, Мотовский залив, 1 пустая раковина губа Ура.

Субтропическо-бореальный атлантический европейский вид.

Раковина цилиндрическая белая, хрупкая, известковая, верхние обороты эродированны. Обороты уплощённые, разделённые вдавленным швом. Раковина покрыта тонкими частыми, спиральными линиями, разделёнными примерно равными им по ширине канавками. Протоконх гиперстрофный, уплощённый сверху. Устье каплевидное, вытянутое с заметным углом в верхней его части. На столбике имеется одна слабо выраженная складка.

Наибольший из промеренных экземпляров имеет высоту раковины 3,8 мм, высоту устья 2 мм, высоту последнего оборота 2,8 мм, ширину раковины 2,1 мм, ширину устья – 1,2 мм.

Вид отмечен впервые для России (Nekhaev, 2014).

Liostomia G.O. Sars, 1878

Liostomia eburnea (Stimpson, 1851)

Материал: 1 экз. губа Малая Волоковая, 7 экз. губа Териберская.

Высокобореально-арктический атлантический широко распространённый.

Экология: 59-68 м, на песчаных субстратах.

Menestho Møller, 1842

Menestho albula (Fabricius, 1780)

Материал: 4 экз. прол. Малый Олений.

Высокобореально-арктический атлантический широко распространённый вид.

Раковина коническая, белая, прозрачная у молодых экземпляров, сравнительно толстостенная. Обороты уплощённые, разделённые прижатым швом. Осевая скульптура отсутствует, спиральная представлена уплощёнными ребрышками, разделёнными меньшими или равными по ширине канавками. На последнем обороте насчитывается до восьми спиральных ребрышек. Протоконх гиперстрофный, верхняя его часть, представленная плечом оборота заострённая. Устье овальное, с заметным углом в верхней его части. Устьевая арматура отсутствует. Пупок прикрыт отворотом внутренней губы.

Высота раковины единственного зафиксированного прижизненно экземпляра – 1 мм, высота самой большой из промеренных раковин – 3,7 мм.

Экология: живые экземпляры *M. albula* были собраны на глубине 30 м. Субстрат в месте сбора представлен крупно- и среднезернистым песком и битой ракушей.

Вид отмечен впервые для России (Nekhaev, 2014).

Menestho truncatula Odhner, 1915

Материал: 5 экз. губа Териберская, 7 экз. губа Ярнышная

Высокобореально-арктический атлантический европейский вид.

Rissoelloidea Gray, 1850

Rissoellidae Gray, 1850

Rissoella Gray, 1847

Rissoella globularis (Jeffreys in Forbes et Hanley, 1852)

Материал: 27 экз. Кольский зал.

Бореальный атлантический европейский вид.

Экология: обитает в нижнем горизонте литорали и верхней сублиторали до глубины 18 м.

Opisthobranchia

Cephalaspidea

Diaphanoidea Odhner, 1914

Diaphanidae Odhner, 1914

Bogasonia Warén, 1989

Bogasonia volutoides Warén, 1989

Материал: 1 экз. открытое море.

Высокобореально-арктический циркумполярный вид.

Раковина стройная, коническая, белая, блестящая. Периостракум бесцветный, сильно развит, образует два широко расставленных чётко выраженных киля не затрагивающих более глубокие слои раковины. За исключением указанных рёбер скульптура раковины отсутствует, линии роста незаметны. Обороты умеренно выпуклые, шов прижатый. Граница между взрослой и эмбриональной раковиной незаметна. Наружная губа продолжена прозрачным периостракумом, вытянутая, с острым углом в верхней части. Пупок прикрыт отворотом внутренней губы.

Высота и ширина раковины единственного обнаруженного экземпляра с учётом выступающих элементов периостракума и без них составляют соответственно 2,85 мм, 1,6 мм и 2,55 мм, 1,25 мм.

Экология: грунт в месте сбора (69°27,060'N 35°57,447'E) состоял из мелкого песка, ила и камней, глубина 200 м.

Вид не был отмечен в многочисленных работах по фауне моллюсков северной Атлантики, изданных после его описания (Warén, 1991; 1993; 1996; Golikov, 1995; Snell et al., 2005; Høisøter, 2009a), однако представители рода, определённые как *Bogasonia volutoides* были обнаружены в Чукотском море (Чабан, 2008). Несмотря

на очень характерную морфологию раковины этого моллюска, из-за сильного развития периостракума и наличия периостракальной скульптуры предыдущие находки могли быть ошибочно отнесены к сильно растворённым формалином экземплярам.

Отмечен впервые для Баренцева моря (Nekhaev, 2014).

Diaphana Brown, 1827

Diaphana minuta Brown, 1827

Материал: 3 экз. Кольский зал., 4 экз. губа Долгая, 3 экз. губа Зеленецкая, 2 экз. губа Ярнышная.

Бореально-арктический атлантический европейский вид.

Экология: глубина от 70 до 211 метров на субстратах, представленных песком, камнями и ракушей. Температура – 3,26-8.

Diaphana hiemalis (Couthouy, 1839)

Материал: 2 экз. губа Ярнышная, 5 экз. открытое море.

Бореально-арктический циркумполярный вид.

Экология глубина 80-211 м, на илистом песке.

Toledonia Dall, 1902

Toledonia limnaeoides (Odhner, 1913)

Материал: 18 экз. открытое море.

Высокобореально-арктический циркумполярный вид.

Экология: глубина 70 метров, песок, ракуша.

Philinoidea Gray, 1850

Cylichnidae H. et A. Adams, 1854

С.М. Герценштейном было указано четыре вида, которые ныне относятся к данному семейству – *Cylichna alba* Brown., *Cylichna occulta* Migh., *Cylichna*

solitaria Say и *Urticulopsis densistriata* Leche, из которых последний был известен только по единственной пустой раковине. При это для *C. alba* было указано, что «большая часть наших экземпляров подходит по свойствам epidermis к var. *corticata*, но по общей форме скорее приближается к forma typica» (Герценштейн, 1885:704). Впоследствии для обеих форм была предложена самостоятельность (Чабан, 2004), при этом не совсем понятно – были ли в материале Герценштейна *C. alba* s.str. или нет. *C. solitaria* был описан из вод северной Америки, и в современной литературе это название не встречается. Наиболее вероятно (Lemche, 1948), что все находки этого вида в водах Европы должны относиться к *C. occulta* (Mighels et Adams, 1842), известного из вод Мурмана только по литературным данным (Герценштейн, 1885; Martynov et al., 2006). В состав последнего включается (Lemche, 1948; Golikov, 1955) *C. scalpta*, отмеченный в наших сборах. Так как большинство авторов *C. occulta* и *C. scalpta* не разграничивали, я не включаю первый из упомянутых видов в состав фауны Мурмана.

Cylichna Lovén, 1846

Cylichna alba (Brown, 1827)

Материал: 4 экз. губа Печенга, 1 экз. губа Ура, 1 экз. губа Ярнышная, 5 экз. открытое море.

Бореально-арктический циркумполярный.

Экология: глубина 3-230 м, температура 3,15-7,85 °С. Обнаружен на смеси песка, ракуши и ила.

Cylichna corticata (Beck in Møller, 1842)

Материал: 4 экз. губа Печенга, 1 экз. губа Малая Волоковая, 12 экз. Мотовский зал., 41 экз. Кольский зал., 3 экз. Зеленецкая Западная, 13 экз. губа Териберская, 18 экз. губа Зеленецкая, 12 экз. губа Ярнышная, 8 экз. губа Ивановская, 2 экз. Западный Нокуевский зал.

Высокобореально-арктический циркумполярный.

Данный вид часто рассматривается (Lemche, 1948; Кантор, Сысоев, 2006) как синоним *C. alba*, от которого отличается толстым оранжевым или красным периостракумом, покрытым частой тонкой хорошо заметной волнистой спиральной испорченностью. Е.М. Чабан (2004) отмечает также различия в количестве маргинальных зубов и форме апекса. Вероятно, *C. corticata* конспецифичен с *C. arctica* Minichev, 1977, также обладающим перечисленными признаками, однако этот вопрос требует отдельного исследования.

Экология: глубина 17-130 м, температура 1,15-7,56 °С. Ил, глина, реже с примесью песка.

Cylichnoides Minichev, 1977

Cylichnoides scalpta (Reeve, 1855)

Материал: 1 экз. губа Печенга, 4 экз. Мотовский зал., 16 экз. губа Ярнышная.

Бореально-арктический атлантический европейский вид.

Экология: обнаружен на глубинах до 80 метров.

Scaphander Montfort, 1810

Scaphander punctostriatus (Mighels et Adams, 1842)

Материал: 1 экз. Мотовский зал., 4 экз. губа Ура, 8 экз. Кольский зал., 2 экз. губа Ярнышная, 17 экз. открытое море.

Бореально-арктический атлантический широко распространённый вид.

Ювенильные экземпляры этого вида из северной Норвегии были упомянуты как потенциально неописанный вид рода *Philine* в недавней ревизии северо-атлантических филинид (Ohnheiser, Malaquias, 2013). Анатомическое исследование конхологически идентичных молодых *Scaphander punctostriatus* показало ошибочность такого мнения (Chaban, Nekhaev, 2013).

Экология: отмечен на глубинах от 20 до 216 метров, на илистом песке.

Philinidae Gray, 1850

Состав семейства Philinidae в северной Атлантике был недавно ревизирован (Ohnheiser, Malaquias, 2013). На основании данных сравнения нуклеотидных последовательностей участка гена COI было предложено относить всех Philinidae к единственному роду – *Philine*. В то же время, на кладограмме (Ohnheiser, Malaquias, 2013: Fig. 33) типовые виды родов *Ossiania* и *Praephiline* разделены в разные ветви, а молекулярного исследования типовых видов родов *Philine* и *Retusophilina* не проводилось вовсе. Более позднее молекулярное исследование с привлечением большего числа митохондриальных и ядерных генов также показало необоснованность сведения всех видов семейства в один род, однако родовое положение отдельных видов рассмотрено не было (Oskars et al., 2015). В этом случае, я принимаю систему, предложенную Е.М. Чабан и А.В. Мартыновым (2006), основанную только на анатомии.

Ossiania Monterosato, 1884

Ossiania quadrata (S. Wood, 1839)

Материал: 4 экз. губа Печенга, 9 экз. губа Малая Волоковая, 9 экз. губа Ура, 34 экз. Кольский зал., 9 экз. губа Ярнышная, 1 экз. губа Дроздовка, 5 экз. Западный Нокуевский зал., 53 экз. открытое море.

Субтропическо-бореальный атлантический широко распространённый вид.

Экология: отмечен на песчаных субстратах, иногда с примесью ила или ракуши, на глубинах от 25 до 242 м.

Praephiline Chaban et Soldatenko, 2009

Praephiline finmarchica M. Sars, 1859

Материал: 4 экз. губа Ура, 23 экз. Кольский зал., 1 экз. губа Большая Шарковка, 13 экз. губа Териберская, 6 экз. губа Ярнышная, 8 экз. губа Дроздовка, 1 экз. губа Ивановская, 13 экз. открытое море.

Бореально-арктический атлантический широко распространённый вид.

Экология: на глубинах от 3 до 150 метров, ил, песок, иногда на камнях.

Philine Ascanius, 1772

Philine denticulata (Adams, 1800)

Материал: 40 экз. губа Териберская, 60 экз. губа Ярнышная, 6 экз. губа Ивановская.

Субтропическо-бореальный атлантический европейский вид.

Philine denticulata ранее был отмечен для Баренцева моря лишь единожды без ссылки на конкретный материал (Chaban, 2001).

Retusophilina Nordsieck, 1972

Retusophilina lima (Brown, 1827)

Отсутствует в просмотренном материале. Был отмечен в Кольском заливе и районе Шельпино (Герценштейн, 1885; Дерюгин, 1915).

Бореально-арктический атлантический широко распространённый вид.

Retusidae Thiele, 1925

Retusa Brown, 1827

Два из указанных ниже видов – *Retusa pertenuis* (Mighels, 1834) и *R. turrita* (Møller, 1842) ранее рассматривались как синонимы *R. obtusa* (Montagu, 1803). Впоследствии неоднократно указывалось на сборный характер этого таксона (Schjøtte, Warén, 1992; Chaban, 2000; Sneli et al., 2005) Однако, окончательной ревизии группы проведено не было. Указанные виды будут далее приведены в понимании Е.М. Чабан и А.В. Мартынова (2006).

Retusa pertenuis (Mighels, 1834)

Материал: 2 экз. губа Малая Волоковая.

Высокобореально-арктический атлантический широко распространённый вид.

Экология: отмечен на глубине 60 м, на песке и камнях.

Retusa turrita (Møller, 1842)

Материал: 9 экз. Кольский зал., 78 экз. губа Териберская, 7 экз. губа Ярнышная, 8 экз. Западный Нокуевский зал.

Бореально-арктический атлантический европейский вид.

Экология: как правило обитает на субстратах состоящих из песка и ила, единожды был отмечен на субстрате представленном преимущественно бытовым мусором. Глубина 8-80 м, температура 3,41-8,58 °С.

Retusa pellucida (Brown, 1827)

Материал: 20 экз. губа Ура, 8 экз. Кольский зал., 2 экз. губа Долгая, 2 экз. губа Териберская, 3 экз. губа Зеленецкая, 1 экз. губа Ярнышная, 3 экз. губа Медвежья.

Бореально-арктический атлантический европейский вид.

Раковина инволютная цилиндрическая, немного расширяющаяся к нижней части, белая, хрупкая. Вершина раковины воронковидная. Осевая скульптура состоит только из линий роста, спиральная отсутствует. Пупок узкий, прикрытый отворотом внутренней губы. Верхняя точка устья располагается выше верхней точки последнего оборота. Устье узкое на протяжении 2/3 своей высоты, в нижней трети каплевидно расширяется. Нижний его край закруглённый.

Высота раковины до 2,8 мм, ширина до 1,4 мм.

Экология: глубина 3-80 м, температура 3,15-8,58 °С. На субстратах, представленных илом, песком и камнями.

Для России отмечен впервые (Chaban, Nekhaev, 2010).

Anaspidea

Akeroidea Mazzarelli, 1891

Akeridae Mazzarelli, 1891

Akera Müller, 1776

Akera bullata Müller, 1776

Материал: 4 экз. губа Ура, 12 экз. Кольский зал.

Бореально-арктический атлантический европейский вид.

На глубинах от 5-13 метров, на песчано-каменистом субстрате.

4. Особенности фауны морских раковинных Gastropoda Мурмана.

4.1. Анализ типов распространения

Анализ общего географического распространения видов является частью большинства исследований, посвящённых фауне донных организмов на той или иной акватории. При этом принято характеризовать каждый вид одним из стандартных типов ареала, что уменьшает подробность сведений о распространении вида, но даёт возможность выделения групп со схожим типом распространения, которые в дальнейшем могут анализироваться как единое целое. Существуют различные подходы к типификации ареалов (Голиков, 1982; Семёнов, 1986; Жирков, 2001), что зачастую делает сравнение полученных различными авторами данных очень запутанным.

Тип ареала, к которому тот или иной вид отнесён часто называют биогеографической (зоогеографической) характеристикой вида, а соотношение количества различных по типу распространения групп – биогеографической (зоогеографической) структурой фауны. При этом выделение типов ареалов производится на анализе встречаемости вида в тех или иных физико-географических но не биогеографических регионах, которые могут не совпадать. При характеристике типов ареала большинство авторов игнорирует глубину, которая часто обуславливает смену различных фаун (Беляев и др., 1959; Крылов, Семёнов, 1984; Зезина, 2005). Таким образом, типификация ареалов в большинстве случаев не выводится непосредственно из биогеографического районирования Мирового океана. Более того, логичным представляется проводить границы биогеографических выделов в соответствие с местами концентрации границ распространения видов (Разумовский, 2011; Jirkov, 2013), а не типифицировать ареалы в соответствии с выделенными по другим критериям биогеографическими единицами.

Исходя из вышесказанного, в дальнейшем при описании распространения видов будут использованы понятия тип ареала или тип распространения широко используемые при описании распределения морской и наземной биоты (Городков, 1984; Константинова, 2000; Жирков, 2001; Fortin et al., 2005). Названия типов ареала даны в соответствии с классификацией, предложенной А.Н. Голиковым (1982), которая включает широтную и долготную (приуроченность к океаническим бассейнам) составляющие. Данная схема удобна тем, что использовалась для типификации ареалов брюхоногих моллюсков в других районах евразийской Арктики и соответственно позволяет получить пригодные для последующего сравнения результаты.

В фауне прибрежной части Кольского полуострова по широтной приуроченности доминируют бореально-арктические (37%) и высокобореально-арктические (30%) виды (таблица 3). Меньший вклад в фауну вносят субтропическо-бореальные (19%), бореальные (10%) и высокобореальные виды. По приуроченности к бассейнам преобладают атлантические европейские виды (39%), затем идут циркумполярные (32%) и атлантические широко распространённые (29%).

Между различными по типу ареала группами, число видов по приуроченности к океаническим бассейнам распределено неравномерно. Так наибольшая доля атлантических европейских видов (71%) отмечена среди субтропическо-бореальных и минимальна у бореальных и бореально-арктических видов (30%), тогда как доля видов распространённых в как в Тихом так и в Атлантическом океанах, максимальна среди бореально-арктических видов и минимальна среди субтропическо-бореальных (4%). Доля атлантических широко распространённых видов примерно одинакова среди всех широтных групп. Таким образом, большинство видов имеет ареалы вытянутые либо в широтном либо в долготном направлении, и значительно реже приуроченные лишь к узким широтной и долготной зонам.

Таблица 3. Число видов с разным типом ареала в крупных таксонах раковинных *Gastropoda* Мурмана

	СТ-Б	Б	ВБ	Б-А	ВБ-А
Все группы					
Атлантические европейские	20	8	4	15	10
Атлантические широко распространённые	6	4	4	8	20
Циркумполярные, амфибореальные	1	2	0	30	13
Vetigastropoda					
Атлантические европейские	1	3	2	2	1
Атлантические широко распространённые	-	-	-	2	2
Циркумполярные, амфибореальные	-	-	-	2	3
Littorinimorpha					
Атлантические европейские	7	3	-	-	4
Атлантические широко распространённые	3	2	1	-	5
Циркумполярные, амфибореальные	-	2	-	7	3
Neogastropoda					
Атлантические европейские	5	1	2	7	2
Атлантические широко распространённые	2	1	3	3	8
Циркумполярные, амфибореальные	1	-	-	16	3
Cephalaspidea					
Атлантические европейские	1	-	0	4	-
Атлантические широко распространённые	1	-	-	2	2
Циркумполярные, амфибореальные	-	-	-	2	3

СТ-Б – субтропическо-бореальные виды; Б – бореальные виды; ВБ – высокобореальные виды; Б-А – Бореально-арктические виды; ВБ-А – высобореально-арктические виды.

Примечательно, что соотношение видов с различным типом ареала неодинаково в разных группах брюхоногих моллюсков (таблица 3). Так в группе *Littorinimorpha* максимальна доля субтропическо-бореальных видов (27%), в *Vetigastropoda* – высокобореально-арктических (35%), в *Neogastropoda* и *Cephalaspidea* – бореально-арктических (48% и 53% соответственно). Виды с атлантическим европейским типом распространения преобладают во всех крупных кладах, за исключением *Neogastropoda*, где доля циркумполярных видов (37%) несколько больше таковой атлантических европейских (31%).

В целом преобладание атлантических бореально-арктических видов характерно в прибрежных водах Кольского полуострова и для других крупных таксономических групп (Фролов, 2009б; Любина, 2000; Любина и др., 2012а). Для фауны раковинных Gastropoda всего Баренцева моря характерна более низкая доля бореально-арктических (вместе с высокобореально-арктическими) – 55% видов, и высокая доля видов с арктическим типом распространения – 26% (Голиков, 1986).

4.2. Сравнение фауны раковинных Gastropoda Мурмана с фаунами прилегающих акваторий

Согласно последней сводке, фауна российской части Баренцева моря включает в себя по меньшей мере 177 видов раковинных брюхоногих моллюсков (Golikov et al., 2001; Chaban, 2001). С учётом находок, сделанных позднее (Гранович и др., 2004; Kantor et al., 2008; Nekhaev, 2011; 2013а; 2013b; 2014; 2015) это число можно увеличить до 199. Таким образом, фауна раковинных Gastropoda Мурмана включает в себя около 75% от всей баренцевоморской фауны группы. Выявленная фауна раковинных Gastropoda Мурмана сопоставима с таковой крупных евразийских морских бассейнов, таких как Карское море (142 вида: Любин, 2003) и море Лаптевых (150 видов: Голиков, 1990).

Число видов раковинных брюхоногих моллюсков Мурмана в 1,4 раза больше такового Земли Франца Иосифа (Нехаев, 2008) фауна которой составляет 87 видов, и сопоставима с фауной Шпицбергена, откуда известно 144 вида раковинных Gastropoda (Palerud et al., 2004).

Сравнение с фауной Белого моря. В Белом море известно 84 вида раковинных брюхоногих моллюска (Wilke, Davis, 2000; Golikov et al., 2001; Chaban, 2001; Nekhaev et al., 2014) из которых 73 являются общими с фауной Мурмана. В число общих видов включены *Punctulum minutum*, который было предложено рассматривать (Warén, 1996) как младший синоним *Obtusella tumidula*, и *Otalogyra atomus* (Philippi, 1841) который может относиться к той же форме, что и

обнаруженная у берегов Мурмана *Omalogyra* cf. *atomus*. Обитание двух видов рода *Cylichnoides* – *C. occulta* и *C. densistriata* в водах Мурмана вероятно, но достоверные находки этих видов в регионе на настоящий момент отсутствуют. То же относится и к *Ecrobia ventrosa* (Montagu, 1803), который известен из Белого моря и Скандинавии но не был достоверно обнаружен в районе Мурманского берега (Wilke, Davis, 2000). Остальные виды: *Margarites groenlandicus* (Gmelin, 1791), *Punctillum wyvillethomsoni* (Friele, 1877), *Alvania verilli* (Friele, 1886), *Lacuna crassior* (Montagu, 1803), *Aartsenia candida* (Møller, 1842), *Lunatia tenuistriata* (Dautzenberg et H. Fischer, 1911), *Neptunea ventricosa* (Gmelin, 1791) и *N. communis* (Middendorff, 1848) встречаются в Баренцевом море (Golikov et al., 2001; Chaban, 2001; собственные данные), но с высокой долей вероятности отсутствуют в водах Мурмана. Примечательно, что большинство из перечисленных видов в Белом море встречаются в тех же глубинных диапазонах, что были наиболее подробно исследованы у берегов Мурмана (30-100 м, в случае с *M. groenlandicus* — от литорали: Голиков, 1987)

В таблице 4 приведены данные о количестве видов в водах Мурмана, Белого моря и Северной Норвегии для семейств представленных в фауне Мурмана тремя и более видами.

Сравнение с фауной Северной Норвегии. Всего из прибрежных вод Норвегии достоверно известно 327 видов раковинных брюхоногих моллюсков (Høiscøter, 2009a; Høiscøter et al., 2011), при том, что большинство изменений по сравнению с предыдущей сводкой (Høiscøter, 1986) связано с таксономическими ревизиями, а не с находками ранее не отмечавшихся в регионе видов. Таким образом, фауну побережья Норвегии можно считать хорошо изученной. Фауна северных её провинций – Тромса и Финмаркена, граничащих с Мурманом и сопоставимых с ним по протяжённости, включает в себя 237 видов раковинных Gastropoda. В фауну Финмаркена – небольшой, самой северной и наименее изученной провинции Норвегии входит 141 вид раковинных брюхоногих моллюсков, что лишь немногим меньше числа видов раковинных Gastropoda известного из

прибрежных вод Кольского полуострова.

Таблица 4. Число видов видов в некоторых семействах в водах Мурмана, Северной Норвегии и Белого моря.

	Мурман	Белое море (Golikov et al., 2001; Chaban, 2001)	Северная Норвегия (Høisæter, 2009a)
Lotiidae	3	2	3
Trochidae	6	8	7
Skeneidae	4	1	10
Naticidae	4	5	9
Littorinidae	8	6	11
Rissoidae	12	6	23
Velutinidae	8	4	7
Eulimidae	3	1	12
Muricidae	4	2	5
Buccinidae	21	10	17
Mangeliidae	21	17	13
Raphitomidae	4	-	10
Pyramidellidae	7	2	29
Diaphanidae	4	2	4
Cylichnidae	4	5	5
Philinidae	4	1	9
Retusidae	3	2	2
Все перечисленные семейства	119	74	172
Всего видов	148	84	237

Разница в количестве видов в различных группах между Норвежским побережьем и побережьем Мурмана неодинакова (Таблица 4). Наименее представленными в Российских водах являются семейства Pyramidellidae и Eulimidae. Первый из указанных таксонов представлен в водах Мурмана всего семью видами, тогда как в норвежских водах отмечено не менее 40 видов пирамиделлид, из которых 29 отмечены в северных провинциях (Høisæter, 2009a). Eulimidae в свою очередь представлены в водах Мурмана лишь тремя видами,

тогда как вдоль норвежского побережья обитает не менее 18 видов этого семейства, из которых 12 видов доходят до севера страны. Также большой контраст наблюдается при сравнении видового состава семейства Rissoidae, и, в особенности, рода *Alvania*, представленного в водах Мурмана двумя видами – *A. punctura* и *A. moerchi* тогда как в водах Норвегии род включает в себя 15 видов. Иную картину демонстрирует сравнение таксонов, включаемых в семейство Mangeliidae: фауна прибрежной части Норвегии включает в себя лишь 12 видов этой группы, тогда как вдоль побережья Мурмана обитает не менее 21 вида. Впрочем, представителей других семейств Conoidea в Норвегии отмечено больше, чем в водах Мурмана (Høisøter, 2009a).

Фауны Норвегии и Мурмана имеют 117 общих видов, причём отсутствие в норвежских водах лишь немногих видов (*Menestho truncatula*, *Menestho albula*, *Buccinum glaciale*) не может быть объяснено методическими причинами. Наиболее вероятной причиной отсутствия большинства других видов в Норвежских водах являются разногласия, между системой, принятой в настоящей работе и цитированной сводкой по норвежской фауне, либо редкостью этих видов.

Отсутствие в норвежских сводках *Buccinum fragile* очевидно является ошибкой, так как данный вид был описан с Финмаркена (Sars, 1878) и при отсутствии предположения о его конспецифичности с каким-либо другим видов не может быть исключен из Норвежской фауны. Девять видов семейства Mangeliidae – *Curtitoma novajasemljensis*, *C. conoidea*, *Oenopota cinerea*, *O. harpa*, *O. obliqua*, *O. pingelii*, *Propebela arctica*, *P. rugulata* и *P. spitzbergensis*, признаваемых отечественными авторами (Богданов, 1990; Golikov, 1995; Кантор, Сысоев, 2006) не указаны ни как синонимы, ни как валидные виды (Wagén, Bouchet, 1980). Что до *Propebela scalaris*, то его ареал после цитированной ревизии остался неясен, однако этот вид впоследствии был указан из прибрежных вод Финмаркена (Богданов, 1990).

Из представителей Cephalaspidea традиционно *Cylichna corticata* и *Cylichnoides scalpta* рассматриваются как синонимы *Cylichna alba* и *Cylichna*

occulta соответственно, что поддерживается современными скандинавскими авторами с оговоркой на возможную сборность указанных таксонов (Sneli et al., 2005; Høisøeter, 2009a). *Retusa pellucida* признаётся синонимом *R. truncatula*, а *R. pertenuis* и *R. turrita* с определёнными оговорками (Høisøeter, 2009a) включаются в состав *R. obtusa*. *Bogasonia volutoides* был описан из Исландии и в последствии указан из Чукотского моря, обнаружение его в водах Мурмана можно считать второй достоверной находкой этого вида с момента его описания. Однозначно говорить о его отсутствии в Норвежских водах нельзя.

Фауна северных провинций Норвегии также включает в себя все общие для Норвегии в целом и побережья Мурмана общие виды. Единственным исключением является *Admete clivicola*, который был описан совсем недавно (Høisøeter, 2010a) с континентального склона Норвегии и известен из Мурмана лишь по единичной пустой раковине.

Примечательно, что в Норвежских водах некоторые общие с фауной Мурмана виды встречаются только в северных областях. В эту группу входят: *Margarites olivaceus*, *Ariadnaria conica*, *Littorina compressa*, *Onoba improcera*, *Buccinum finmarchianum*, *Colus latericeus*, *Buccinum cyaneum*, *Oenopota impressa*, *O. pyramidalis*, *Propebela nobilis* и *Nepotilla amoena*. Из приведённого списка, данные о распространении в водах Норвегии двух видов – *Littorina compressa* и *O. improcera* могут быть неполными, так как оба стали считаться валидными сравнительно недавно.

Причины специфичности фауны раковинных Gastropoda Мурмана. В Баренцевом море разные авторы выделяют от двух до восьми различных биогеографических регионов (Зенкевич, 1963; Гурьянова, 1939; Филатова, 1957; Голиков, 1963; 1980; Семёнов, 1986; Анисимова, 2000a; Jirkov, 2013). Большинство схем районирования основаны на анализе распространения разных групп донных организмов, и, что ещё важнее основаны на различных принципах. При этом, все исследователи сходятся на том, что в Баренцевом море проходит граница между бореальной и арктической областями, однако представления

относительно её положения разительно различаются. Большинство авторов включает в бореальную область прибрежные районы Мурмана. Необходимо отметить, что ранее некоторые авторы выделяли широкую переходную зону между арктической и бореальной областями, куда входил также Мурман (Герценштейн, 1885; Дерюгин, 1915; 1924).

Некоторые схемы биогеографического районирования Баренцева моря включают в состав бореальной области лишь западную часть прибрежных вод Кольского полуострова (Гурьянова, 1939; Зенкевич, 1963). Наоборот, анализ распространения моллюсков подсемейств *Vuccininae* и *Oenopotinae* показал, что граница между бореальной и арктической областями находится существенно севернее берегов Мурмана и не опускается ниже 71° с.ш. (Голиков, 1980; Богданов, 1990). Ряд авторов включают весь район Мурмана в бореальную область, при том, что обсуждаемая биогеографическая граница проходит недалеко от прибрежной зоны (Филатова, 1957; Анисимова, 2000а; Жирков, 2001; Jirkov, 2013). Схожую точку зрения на положение бореальной области принимает и К.Н. Несис (1982), который полагая, что между бореальной и арктической областями располагается довольно обширная переходная зона. Также неоднократно указывалось на более глубокое проникновение на восток субтропических литоральных и верхнесублиторальных видов (Филатова, 1957; Зенкевич, 1967; Jirkov, 2013).

Бореальная область, к которой относится прибрежная часть Кольского полуострова на западе распространяется до берегов Шпицбергена на севере и Британского архипелага на юге (Несис, 1982). Более детальное деление подразумевает наличие в районе Скандинавского полуострова резко обособленной границы между непосредственно прибрежной и более глубоководной частями (Жирков, 2010). При этом, Мурманское побережье, как самая северная часть бореальной области является зоной проникновения видов с преимущественно арктическим типом распространения.

Граничащее с исследуемым регионом на юго-востоке Белое море практически

всеми исследователями рассматривается как арктическая область (Гурьянова, 1939; Филатова, 1957; Нессис, 1982; Жирков, 2010), иногда с оговоркой, о проникновении бореальных фаунистических комплексов в прибрежную часть водоёма. Для беломорской фауны указывалось также на увеличение доли видов, с арктическим ареалом с глубиной (Наумов, 2006).

Вышесказанное справедливо и для фауны раковинных брюхоногих моллюсков. В частности, переходным характером фауны может быть объяснено (хотя бы отчасти) сравнительно высокое видовое богатство раковинных *Gastropoda* в водах Мурмана по сравнению как со всем Баренцевым морем, так и с другими морскими бассейнами. Кроме того, было показано, что фауна раковинных *Gastropoda* Мурмана близка к таковой Северной Норвегии, тогда как беломорская фауна имеет свою специфику. В Белом море по сравнению с Прибрежной частью Мурмана обитает ряд видов, в водах Мурмана не отмеченных, однако широко распространённых в области, лежащей к востоку и северу от баренцевоморского побережья Кольского полуострова. В этой связи крайне показательным является наличие в Белом море *Margarites groenlandicus* распространение которого в связи с приуроченностью к арктическому региону хорошо изучено (Галкин, 1955; 1976).

За исключением групп, взгляды на систему которых у отечественных и западных специалистов существенно различаются, фауна Норвегии и, в частности, северной её части почти полностью включает в себя фауну Мурманского берега. Виды *Menestho albula*, *Menestho truncatula* и *Vuccinum glaciale* равно как и группа видов, достоверно известных в Норвегии только из северной её части могут являться следствием проникновения видов с преимущественно арктическим типом распространения в бореальную область. В тоже время, несмотря на сходство фаун распространённых вдоль побережья Кольского полуострова и северной Норвегии последняя существенно богаче. Указанное явление может быть обусловлено рядом причин.

Самым очевидным объяснением является наличие тенденции к сокращению видового богатства вдоль Скандинавского, и Кольского полуостровов по

направлению с юго-запада к северо-востоку. Данное предположение исходит из общего правила, согласно которому происходит сокращение биоразнообразия по направлению от тропиков к полюсам, что объясняется как неравномерным распределением тепла на поверхности земли, так и историческими причинами развития фауны (Pianka, 1966; Rex et al., 1998; Roy et al., 1998). В случае с побережьем Скандинавии указанный градиент может быть связан с ослаблением Нордкапского течения. Действительно, на примере двустворчатых моллюсков было показано уменьшение числа бореальных видов (но не видового богатства в целом!) по направлению с запада на восток в том числе и в районе Мурманского берега (Филатова, 1957). Однако, в случае плавного сокращения видового богатства, выраженный градиент должен был бы наблюдаться и вдоль побережья Норвегии что не подтверждается результатами специальных исследований (Ellingsen, Gray, 2002). Предположение о существенной редукции видового разнообразия на сравнительно небольшой акватории самой северной части Норвегии и/или западного Мурмана поддержки в литературе, равно как и собственном материале не находит.

Важными факторами влияющим на количество заселяющих территорию видов является как её площадь так и степень её гетерогенности: чем больше площадь и чем большее количество различных местообитаний она содержит, тем большее число видов может быть на ней обнаружено (Scheiner et al., 2000; Triantis et al., 2003), что справедливо и для фауны Северной Норвегии (Ellingsen, Gray, 2002). В отличие от побережья Мурмана, побережье северной Норвегии в значительной степени изрезано фьордами, в которых донные фаунистические и флористические комплексы сильно меняются при удалении от открытого моря (Adey, 1971; Buhl-Jensen, 1986; Buhl-Mortensen, 1996), при том, что во фьордах видовое богатство имеет тенденцию к увеличению с глубиной, которая может достигать значительных для прибрежных районов значений (Holte et al., 2004). На примере Хардангерфьорда было показано заметное обеднение фауны как донной фауны в целом (Brattegard, 1966), так и некоторых групп раковинных брюхоногих

моллюсков в частности (Sneli, 1970) по направлению от внутренней его части к внешней. В прибрежных водах Мурмана различия между фауной внутренних и внешних частей губ и заливов, равно как и градиент абиотических условий, выражены существенно слабее (Любина и др., 2012а; Любина и др., 2014). Кроме того, шельфа северной Норвегии достигает ряд видов раковинных *Gastropoda*, приуроченных преимущественно к континентальному склону или абиссали северной Атлантики (Høisæter, 2010b).

Третьей группой причин, обуславливающих обеднённость фауны раковинных *Gastropoda* прибрежной части Кольского полуострова является худшая её изученность по сравнению с таковой северной Норвегии, что во многом отражено в неодинаковом сокращении числа видов в разных группах моллюсков. В первую очередь обращает на себя внимание крайне низкая представленность в фауне Мурмана семейств *Eulimidae* и *Pyramidellidae*, представители которых ведут паразитический образ жизни. Сбор моллюсков-эктопаразитов имеет свои особенности, в первую очередь из-за приуроченности к хозяину. Как правило, хозяевами паразитических моллюсков являются крупные иглокожие, которые не попадают в стандартные дночерпательные пробы. Сбор потенциальных хозяев водолазным методом, без их помещения в отдельную тару или пакет приводит к тому, что паразиты отцепляются от тела хозяина (Dgebuadze et al., 2012), что очевидно справедливо и для траловых сборов. Некоторые моллюски рода *Odostomia* могут обитать внутри раковины двустворчатых моллюсков (Cole, Hancock, 1955), и их поиск может требовать специального изучения у большого числа особей двустворчатых моллюсков.

Помимо паразитических, наиболее вероятен значительный недоучёт в водах Мурмана брюхоногих моллюсков, размер раковины которых менее 2-3 мм (микромоллюсков). В целом плохая изученность небольших моллюсков характерна для всей мировой фауны *Gastropoda* (Bouchet et al., 2002; Sasaki 2008). При этом она известна не только для морской но и для пресноводной фауны, предварительная оценка которой выявила очень очень невысокую

предполагаемую долю описанных видов (25%) среди представителей Rissoidea, многие из которых имеют экстремально маленькие размеры (менее 1 мм), тогда как предполагаемая доля описанных видов для фауны в целом составляет 70% (Strong et al., 2008). В российских водах было показано снижение доли небольших моллюсков, по сравнению с прилегающими акваториями (Kantor, Sysoev, 2005). Сбор и обработка микромоллюсков имеет свою специфику (Geiger et al., 2008), что в большинстве случаев не учитывается при проведении стандартных исследований макрозообентоса.

Недоучетом фауны микромоллюсков может быть обусловлено отсутствие в российских водах следующих, отмеченных в Норвегии родов: *Eudaronia* Cotton, 1945, *Dikoleps* Høisæter, 1968, *Lissotesta* Iredale, 1915, *Lepetella* Verrill, 1880, *Caecum* Fleming, 1813, *Circulus* Jeffreys, 1865, *Ammonicera* Vayssièrè, 1893, *Xylodiscula* Marshall, 1988, а кроме того невысокое разнообразие представителей рода *Skenea* и семейства Rissoidae.

Анализ данных, приведённых в таблице 4 при исключении паразитических семейств Elimidae и Pyramidellidae, а также двух семейств, представители которых характеризуются незначительными размерами – Skeneidae и Rissoidae показывает, что число видов раковинных Gastropoda обитающих в Северной Норвегии больше такового для Мурманского побережья лишь в 1,33 раза.

Таким образом при анализе фауны раковинных Gastropoda Мурманска подтверждается вывод об отнесении баренцевоморского побережья Кольского полуострова к бореальной области. Значительная редукция фауны при переходе от северной Норвегии к Мурманскому берегу может быть обусловлена как недостаточной изученностью баренцевоморской фауны прибрежной части Кольского полуострова, так и различиями в условиях обитания.

5. Распределение раковинных Gastropoda в прибрежных водах Мурмана

5.1. Распределение видового богатства

Всего в количественных пробах из сублиторали было выявлено 84 вида раковинных брюхоногих моллюсков. Единственным видом, отмеченным во всех выделенных районах был *Lepeta caeca*. *Puncturella noachina* был отмечен везде кроме открытой юго-западной части Баренцева моря, а *Moelleria costulata* – кроме Кольского залива. Кроме того, часто были встречены *Margarites costalis*, *Onoba semicostata*, *Rissoa parva*, *Cryptonatica affinis* и *Cylichna alba* (Таблица 5). Напротив, моллюски *Aclis sarsi*, *Aporrhais pespelicani*, *Cerithiella metula*, *Frigidoalvania janmayeni*, *Liostomia eburnea*, *Nepotilla amoena*, *Oenopota harpa*, *O. obliqua*, *Propebela harpularia*, *Retusa pertenuis*, *Retusophilina lima*, *Skenea trochoides*, *Turritelopsis stimpsoni* и *Toledonia limnaeoides* были встречены лишь по одному разу.

На литорали отмечено всего 15 видов раковинных Gastropoda – *Lacuna vincta*, *Hydrobia ulvae*, *Lacuna pallidula*, *Littorina saxatilis*, *L. obtusata*, *L. littorea*, *Margarites helycinus*, *Gibbula cineraria*, *Rissoa parva*, *Onoba aculeus*, *Skeneopsis planorbis*, *Testudinalia tessulata*, *Anastes pellucidus*, *Nucella lapillus* и *Buccinum undatum*. Три вида – *Anastes pellucidus*, *Gibbula cineraria* и *Buccinum undatum* присутствовали только в качественных сборах. Наибольшая частота встречаемости отмечена для *Littorina obtusata* (72%), *Skeneopsis planorbis* (66%) и *Littorina saxatilis* (60%).

Наибольшее число видов было отмечено в губе Ярнышная, наименьшее – в Кольском заливе (Таблица 6). Зависимости между числом обработанных проб и числом отмеченных в районе видов не выявлено, что позволяет считать полученные данные репрезентативными.

Таблица 5. Частоты встречаемости самых распространённых видов раковинных *Gastropoda* в прибрежной части Мурмана, %

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Boreothrophon clathratus</i>	7	8	-	-	7	-	17	25	15	9
<i>Boreothrophon truncatus</i>	7	11	-	-	-	6	-	38	-	6
<i>Cryptonatica affinis</i>	27	16	11	-	14	-	17	63	15	15
<i>Cylichna alba</i>	20	5	26	-	7	6	42	13	15	13
<i>Cylichna corticata</i>	13	-	-	59	-	6	-	13	15	10
<i>Lacuna vincta</i>	7	37	-	-	36	6	8	50	-	17
<i>Gibbula tumida</i>	-	39	-	-	36	19	33	25	15	20
<i>Hydrobia ulvae</i>	-	5	-	-	14	-	17	25	-	5
<i>Lepeta caeca</i>	33	21	16	29	36	13	17	38	31	24
<i>Lunatia pallida</i>	13	3	5	-	14	-	17	-	15	6
<i>Margarites striatus</i>	-	5	-	18	14	6	42	63	23	15
<i>Margarites helycinus</i>	-	13	-	-	29	19	17	50	23	13
<i>Moelleria costulata</i>	27	16	5	-	64	19	42	50	23	23
<i>Rissoa parva</i>	7	8	-	-	29	6	17	38	15	10
<i>Odostomia turrita</i>	-	-	-	18	7	-	17	38	-	6
<i>Onoba aculeus</i>	-	5	-	-	21	25	67	-	31	13
<i>Onoba semicostata</i>	7	58	-	-	57	13	17	63	8	26
<i>Ossiania quadrata</i>	53	-	47	12	-	-	17	-	31	16
<i>Praeophilina finmarchica</i>	-	5	16	41	-	25	17	-	23	13
<i>Pseudopolinices nanus</i>	-	-	-	-	-	44	-	-	8	5
<i>Puncturella noachina</i>	20	11	-	12	14	6	25	38	23	14
<i>Retusa pellucida</i>	-	26	-	-	14	13	8	25	-	11
<i>Retusa turrita</i>	-	-	-	-	7	56	17	-	8	8
<i>Margarites costalis</i>	-	3	16	-	7	-	8	13	23	7
<i>Tectura virginea</i>	-	-	-	-	7	6	25	25	15	8
<i>Testudinalia tessulata</i>	-	29	-	-	29	19	17	50	15	17

1 – Варангер-фьорд, 2 – Ура-губа, 3 – Юго-западная часть Баренцева моря, 4 – Кольский залив, 5 – Долгая, 6 – Териберка, 7 – Ярнышная, 8 – Зеленецкая, 9 – Ивановская, 10 – всё побережье Мурмана.

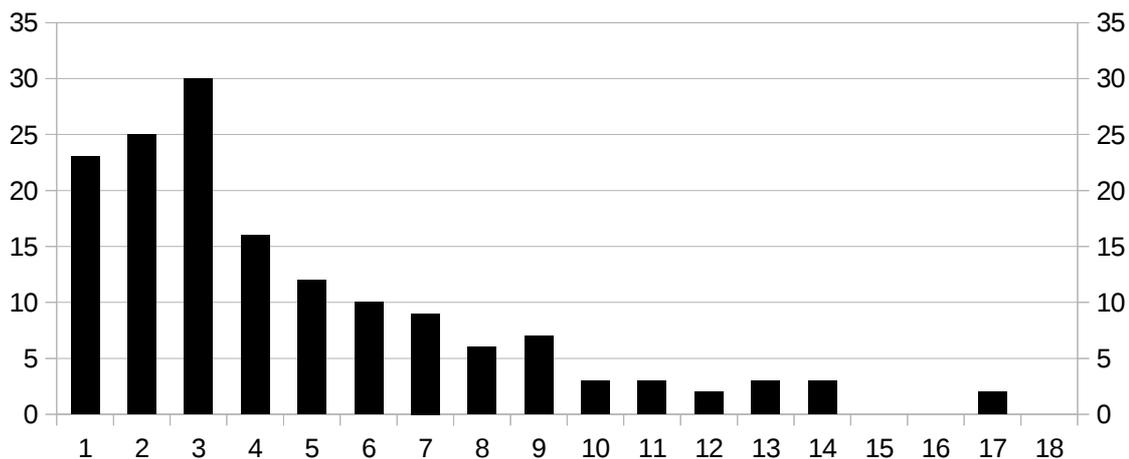


Рисунок 7. Частотное распределение станций с различным числом отмеченных видов раковинных *Gastropoda*.

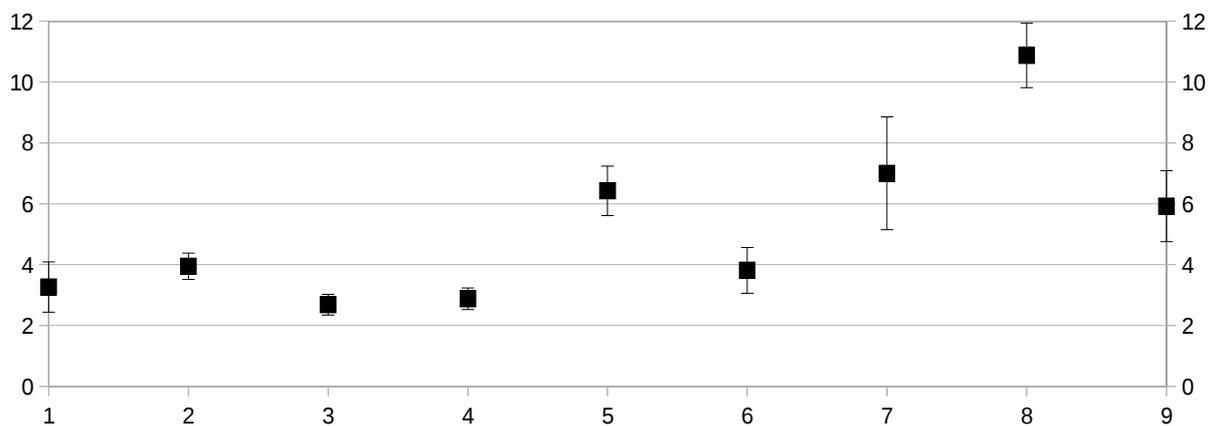


Рисунок 8. Среднее число видов раковинных *Gastropoda* на станцию в разных районах Мурмана

1 – Варангер-фьорд, 2 – Ура-губа, 3 – Юго-западная часть Баренцева моря, 4 – Кольский залив, 5 – Долгая, 6 – Териберка, 7 – Ярнышная, 8 – Зеленецкая, 9 – Ивановская.

Таблица 6. Число видов раковинных *Gastropoda* в различных районах Мурмана и их широтная приуроченность

	Всего	Ст-Б	Б	ВБ	Б-А	ВБ-А
Весь Мурман	84	16	12	7	30	19
Варангер-фьорд	23	5	2	1	11	4
Ура-губа	31	5	6	-	19	1
Юго-запад Баренцева моря	25	6	-	4	11	4
Кольский залив	12	2	1	-	6	3
Долгая	33	5	6	-	16	6

Териберка	25	3	7	-	11	4
Ярнышная	41	10	8	-	20	3
Зеленецкая	37	5	8	2	15	7
Ивановская	32	4	4	1	17	6

Тип ареала: СТ-Б – субтропическо-бореальный, Б – Бореальный, ВБ – высокобореальный, Б-А – бореально-арктический, ВБ-А – высокобореально-арктический.

Ввиду невысокого видового богатства, выявленного в каждом из

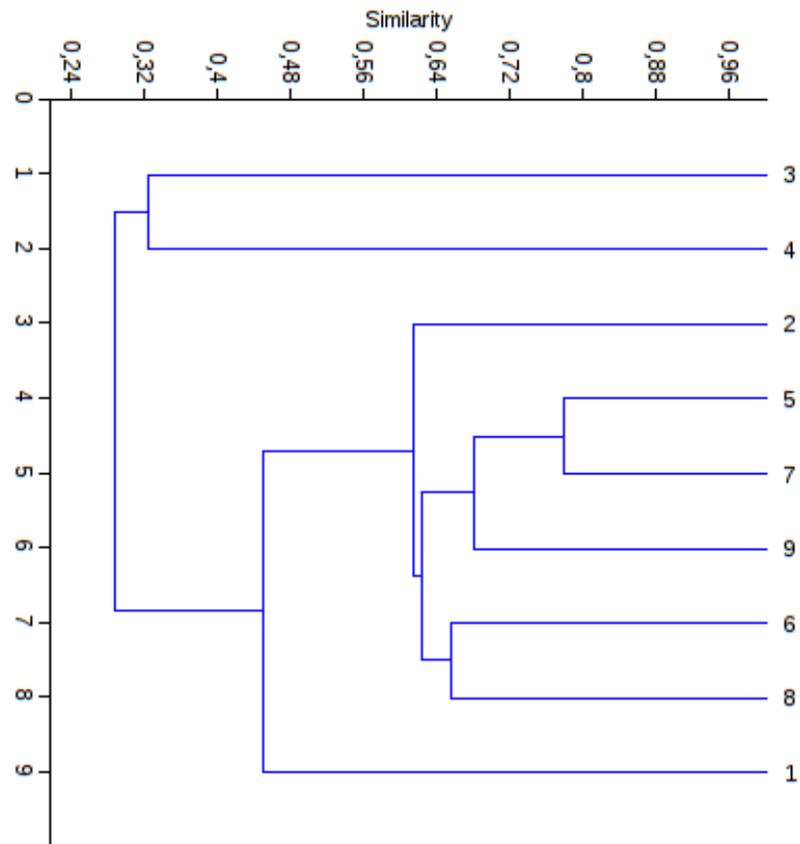


Рисунок 9. Дендрограмма сходства районов Мурмана по видовому составу раковинных *Gastropoda*.

Варангер-фьорд, 2 – Ура, 3 – Юго-западная часть Баренцева моря, 4 – Кольский залив, 5 – Долгая, 6 – Териберка, 7 – Ярнышная, 8 – Зеленецкая, 9 – Ивановская.

рассматриваемых районов, были проанализированы только широтные составляющие ареалов видов (Таблица 6). В целом везде преобладают бореально-арктические виды, доля остальных групп варьирует незначительно. Выраженное изменение соотношения различных групп видов по типу ареала в зависимости от

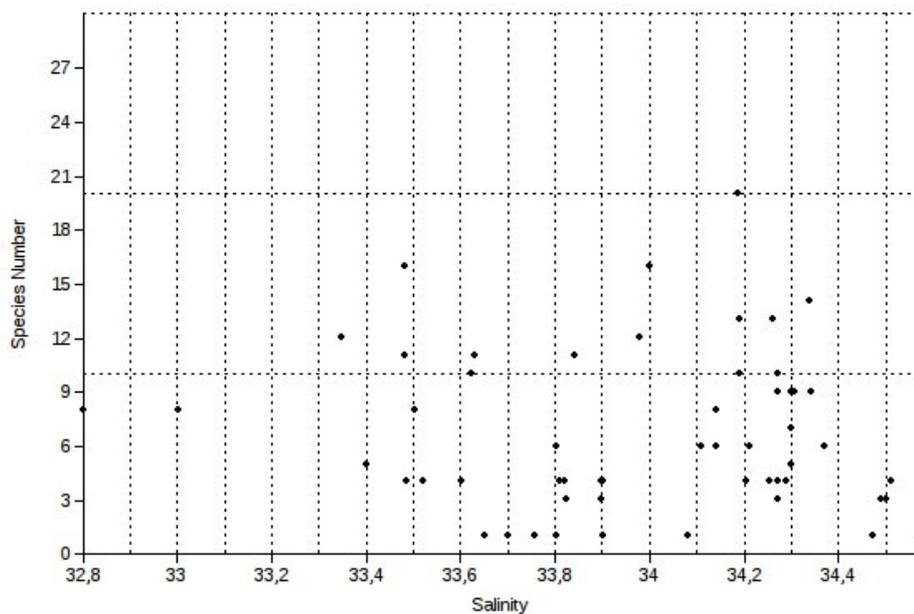


Рисунок 10. Диаграмма рассеяния альфа-разнообразия в зависимости от солёности.

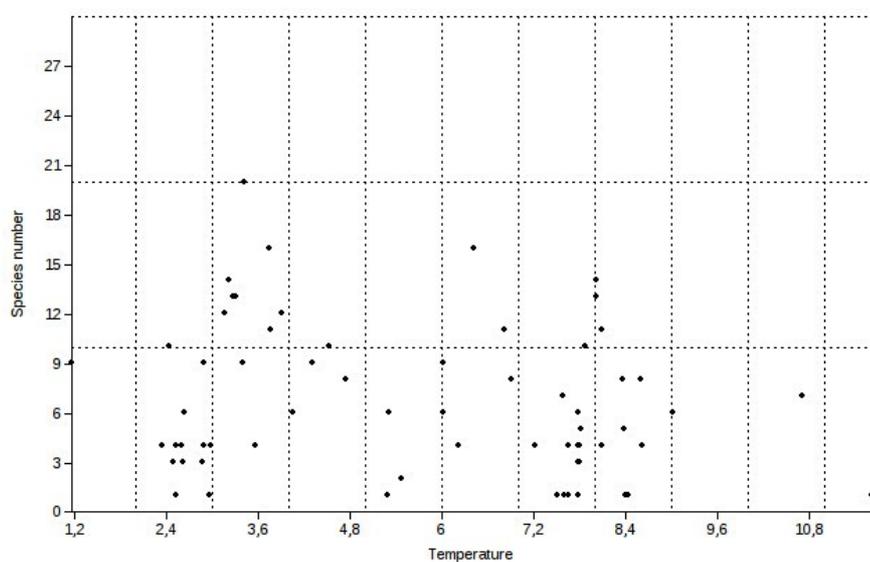


Рисунок 11. Диаграмма рассеяния альфа-разнообразия в зависимости от температуры.

широты и долготы местности, как это было показано для двустворчатых моллюсков (Филатова, 1957) отсутствует.

Среднее число видов на станцию в сублиторали составило $5 \pm 0,3$, максимальное – 17 было отмечено в губе Ярнышная. Частотное распределение

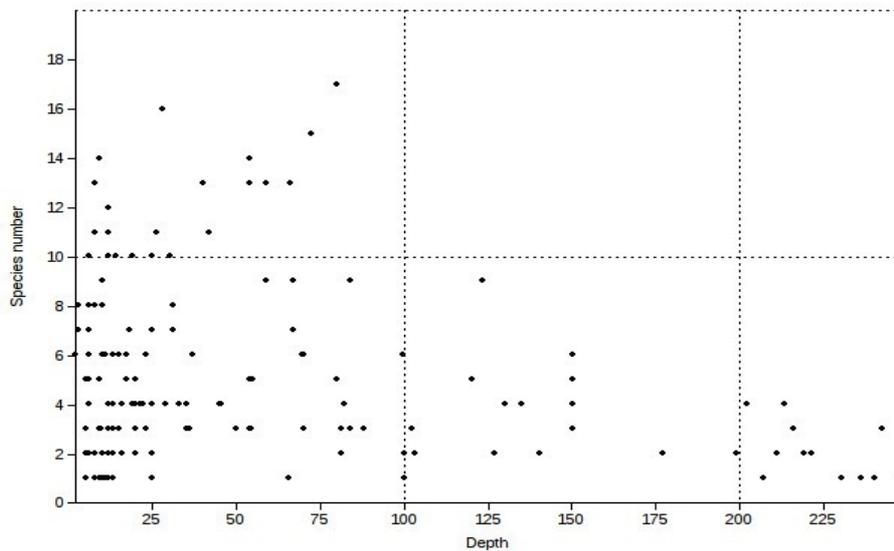


Рисунок 12. Диаграмма рассеяния альфа-разнообразия в зависимости от глубины.

сублиторальных станций по количеству обнаруженных видов приведено на Рисунке 7. В разных районах, включающих сборы из внутренних частей губ среднее число видов на станцию варьирует от $2,9 \pm 0,35$ (Кольский залив) до $10,9 \pm 1,1$ (губа Зеленецкая), самое низкое среднее число видов на станцию отмечено в открытой Юго-Западной части Баренцева моря, где оно составило $2,7 \pm 0,35$ (Рисунок 8).

Кластерный анализ фаун рассматриваемых районов выявил высокую степень фаунистической обособленности южной части Кольского залива и района открытой части Баренцева моря (Рисунок 9). Указанные районы характеризовались наименьшим видовым богатством. Выделение в отдельную ветку Варангер-фьорда может быть объяснено наибольшим диапазоном исследованных глубин среди всех остальных районов, а кроме того, открытостью данной акватории. Высокой степенью сходства объединены фауны сходных по геоморфологии губы Териберская и Зеленецкая, а также Долгая, Ярнышная и Ивановская.

По имеющимся данным выявить влияние на альфа-разнообразие¹ солёности и температуры не удалось (Рисунки 10 и 11). Обнаружена достоверная

¹ Под альфа-разнообразием здесь и далее принимается число видов, отмеченных на одной станции

отрицательная корреляция между глубиной и числом видов на станцию ($r=-0,2$, $P>0,95$, $n=155$) (Рисунок 12).

При расчетах числа видов, заселяющих определённый диапазон глубин считалось, что вид распространён во всём диапазоне между максимальной и минимальной глубинами его находки. Общее число видов увеличивается начиная от минимальных до глубин 10-15, до глубины 70 метров практически не меняется и колеблется в районе 50, после чего начинает быстро уменьшаться (Рисунок 13) и от глубин 90 м до максимальных исследованных не превышает 20 видов.

Во всех диапазонах глубин преобладают виды с бореально-арктической широтной составляющей ареала, однако их доля повышается с глубиной (Таблица 7). На глубинах более 100 метров исчезают виды с бореальным типом ареала, которые на мелководье составляют более 18% от фауны раковинных *Gastropoda*. Наибольшим своеобразием по ареалогическому составу характеризуется фауна литорали, где доминируют субтропическо-бореальные и бореальные виды.

Кластерный анализ данных по фауне различных диапазонов глубин и литорали выявил высокую степень различия как между литоральной и сублиторальной фауной, так и между сравнительно мелководными (до 80 м) и глубоководными станциями (Рисунок 14). При этом, глубина, по которой разделены «мелководный» и «глубоководный» кластеры примерно соответствует центру диапазона глубин,

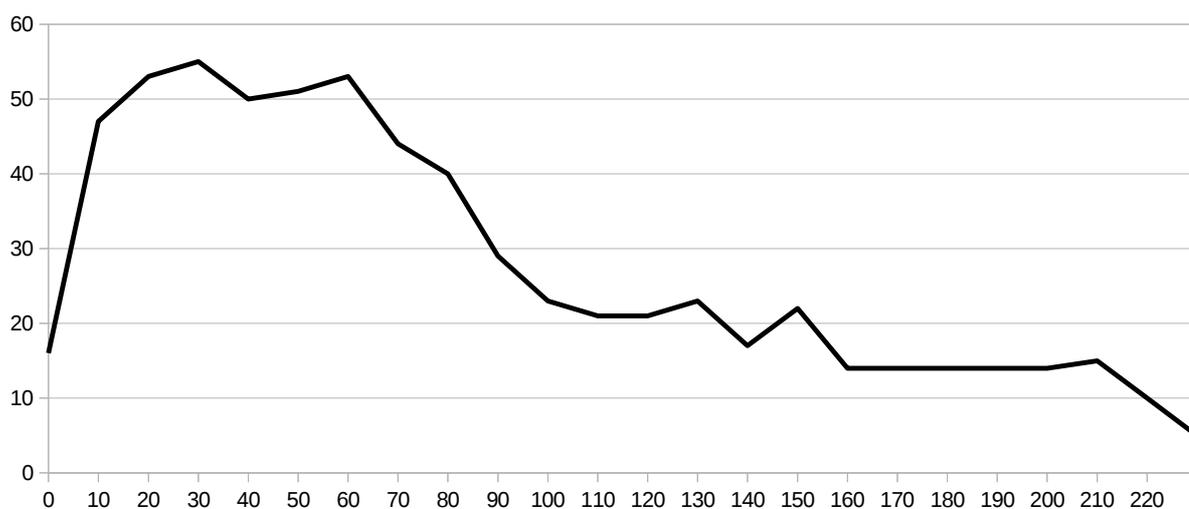


Рисунок 13. Изменение числа видов раковинных *Gastropoda* в зависимости от глубины.

на котором происходит сокращение видового богатства (Рисунок 13).

В фауну мелководной группы видов входит 64 вида раковинных Gastropoda, тогда как в состав глубоководной только 37, общими для обеих групп является 26 видов. Десять видов отмечены только на глубоководных станциях – *Aclis sarsi*, *Buccinum nivale*, *Cerithiella metula*, *Haliella stenostoma*, *Nepotilla amoeana*, *Pseudosetia turgida*, *Frigidoalvania janmayeni*, *Skenea trochoides*, *Thesbia nana*, *Turritelopsis stimpsoni*.

Таблица 7. Распределение числа видов с разными типами ареалов по глубинам.

Глубина, м	N	СТ-Б		Б		ВБ		Б-А		ВБ-А	
		п	п/N, %	п	п/N, %	п	п/N, %	п	п/N, %	п	п/N, %
0	15	7	46,7	6	40	1	6,7	1	6,7	-	-
0-20	44	7	15,9	8	18,2	1	2,3	22	50,0	6	13,6
20-40	46	7	15,2	6	13,0	1	2,2	24	52,2	8	17,4
40-60	44	7	15,9	5	11,4	-	-	22	50,0	10	22,7
60-80	40	7	17,5	5	12,5	-	-	22	55,0	6	15,0
80-100	23	3	13,0	2	8,7	-	-	15	65,2	3	13,0
100-120	18	3	16,7	-	-	-	-	13	72,2	2	11,1
120-140	20	3	15,0	-	-	1	5,0	13	65,0	3	15,0
140-160	20	6	30,0	-	-	1	5,0	11	55,0	2	10,0
160-180	13	3	23,1	-	-	-	-	9	69,2	1	7,7
180-200	13	3	23,1	-	-	-	-	9	69,2	1	7,7
200-220	15	4	26,7	-	-	1	6,7	8	53,3	2	13,3
220-240	4	1	25,0	-	-	-	-	3	75,0	-	-

N – общее число видов, п – число видов с рассматриваемым типом ареала, остальные обозначения см. Таблицу 6.

Видов, которые были бы отмечены только на литорали в просмотренном материале отсутствуют. На глубинах до 15 метров были встречены только *Gibbula cineraria*, *Littorina littorea* и *Skeneopsis planorbis*. Видов, распространённых от литорали до глубин более 80 метров выявлено не было. Виды *Amauropsis islandicus*, *Cryptonatica affinis*, *Cylichna alba*, *Lunatia pallida*, *Moelleria costulata*, *O. semicostata*, *Pseudopolynices nanus*, *Retusa pellucida* были отмечены в собственном материале на глубинах 5 м и менее. При этом, *Amauropsis islandicus* и *Cryptonatica affinis* и *Onoba semicostata* были обнаружены на литорали Мурманского и Белого моря

в ходе предыдущих исследований, однако подчёркивалась их сравнительно более редкая встречаемость на литорали по сравнению с sublitorалью (Матвеева, 1974; Голиков, Кусакин, 1978).

Для ареалогического анализа видовых комплексов, специфичных для выделенных на дендрограмме диапазонов глубин, все виды были поделены на три группы – виды отмеченные на глубинах, меньших 90 метров, виды отмеченные на глубинах, больших 70 м, и виды обнаруженные в обоих глубинных диапазонах. Перекрывание указанных диапазонов, было допущено умышленно чтобы глубины в которых происходит сокращение (и, предположительно, изменение) видового

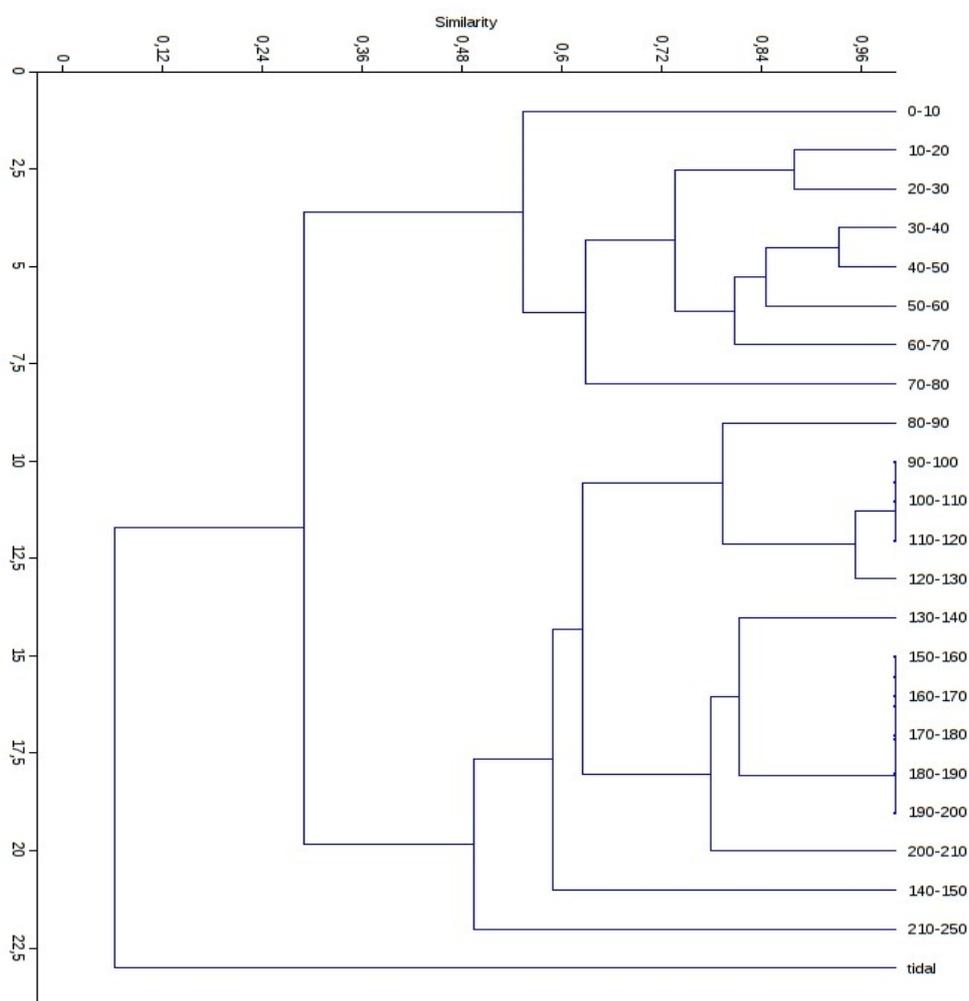


Рисунок 14. Дендрограмма сходства различных диапазонов глубин по фауне раковинных *Gastropoda*.

разнообразия попали в оба диапазона, в качестве переходной зоны. Кроме того,

перекрывание глубинных рангов может уменьшить разницу между рассматриваемыми группами, которая могла бы быть вызвана недостаточной изученностью разных батиметрических зон.

Соотношения видов с различными типами широтной составляющей ареала различны в выделенных группах видов (Таблица 8). Среди видов, отмеченных в обоих диапазонах глубин резко преобладают бореально-арктические и высокобореально-арктические виды. Наибольшая доля субтропическо-бореальных при отсутствии бореальных видов отмечена на глубинах более 70 м. Напротив, виды с бореальным типом ареала вносят существенный вклад в фауну мелководий. В целом можно говорить, что виды, заселяющие все диапазоны глубин широкоареальны, тогда как, виды приуроченные к определённому глубинному диапазону как правило, имеют узкий тип распространения. Говорить о примечательных различиях структуры между типичными «мелководной» и «глубоководной» фаунами ввиду как небольшого числа видов, так и условности определения границ ареалов возможным не представляется. Примечательно, что из восьми субтропическо-бореальных видов, обнаруженных только на глубинах до 90 м, семь отмечены на литорали, а из семи бореальных верхнесублиторальных, на литорали было отмечено пять.

Таблица 8. Соотношение числа видов с разным типом широтного распространения, приуроченных к разным диапазонам глубин.

	N		СТ-Б	Б	ВБ	Б-А	ВБ-А
Только выше 90 м	31	n	8	7	3	6	7
		n/N, %	25,8	22,6	9,7	19,3	22,6
Оба диапазона	36	n	6	3	-	22	5
		n/N, %	16,6	8,3	-	61,1	13,9
Только глубже 70 м	13	n	5	-	2	2	4
		n/N, %	38,4	-	15,4	15,4	30,8

Сокращения те же что и в таблицах 6 и 7.

В целом распределение видового богатства раковинных *Gastropoda* вдоль Мурманского берега совпадает с таковым для других групп донных

беспозвоночных (Любина и др., 2012а; 2014). Наибольшее видовое богатство в районах губ Ярнышной и Зеленецкой по сравнению с другими акваториями было отмечено и ранее. Однако, анализ фауны раковинных брюхоногих моллюсков не показал максимального сходства указанных акваторий, как это было показано для всей донной фауны. Кроме того, малакоценоз Ура-губы в целом близок к таковым Восточного Мурмана, тогда как анализ встречаемости всех групп донных беспозвоночных позволил говорить об относительной самобытности фауны указанного района (Любина и др., 2014). Невысокое видовое богатство Кольского залива может быть интерпретировано и как следствие антропогенного воздействия и как следствие особенностей конкретного исследованного района. В любом случае выявленная в указанном районе фауна весьма оригинальна, хоть и не включает в себя виды, не отмеченные в других районах.

Заметных различий в фауне раковинных *Gastropoda* между рассматриваемыми районами западного и восточного Мурмана не выявлено, что говорит в пользу того, что граница между бореальной и арктической областями не разделяет побережье Мурмана на две части, как это предполагал ряд авторов (Гурьянова, 1939; Зацепин, 1962; Зенкевич, 1963). Напротив, по крайней мере узкая прибрежная зона Мурмана представляется фаунистически однообразной.

Резкое отличие по ареалогическому составу, литоральной фауны Мурмана от сублиторальной было отмечено и ранее, что позволило рассматривать её в качестве биогеографического региона (Филатова, 1957). Согласно другой точки зрения, выделение литорали умеренных и высоких широт северного полушария в качестве самостоятельного биогеографического выдела не оправдано отсутствием видов, ограниченных в своём распространении только литоралью (Жирков, 2010). Последнее, однако не учитывает наличие небольшого числа верхнесублиторальных видов, граница которых совпадает с нижней границей литорали. Выявление видов, граница ареалов которых проходила бы по границе литорали и сублиторали существенно осложняется также сравнительно небольшими физическими размерами литоральной зоны. Указанное

обстоятельство делает невозможным выделение отдельной переходной зоны, в которой происходит смешение фаун — фактически вся литораль и является такой переходной зоной.

С другой стороны, неоднократно указывалось, на то, что различия в распространении видов, касающиеся экологических зон и, в частности литорали и сублиторали, могут быть ложно интерпретированы как различия между биогеографическими районами (Кафанов, 2005; Жирков, 2010). В рассматриваемом случае точка зрения об экологической природе различий между литоралью и верхней сублиторалью представляется более предпочтительной. В свою очередь разделение на «мелководный» и «глубоководный» комплексы не ассоциировано непосредственно с резким изменением условий обитания.

Наблюдаемая батиметрическая граница в распространении раковинных брюхоногих моллюсков соответствует таковой между верхней и нижней сублиторалью (Жирков, 2010). Смена фауны беспозвоночных с глубиной в районе Мурманского берега была известна и ранее. В частности, было указано на смену фаунистических комплексов двустворчатых моллюсков в районе Восточного Мурмана по мере удаления от берега (Милославская, 1958). Была, также, выявлена приуроченность видовых комплексов ракообразных к различным глубинным диапазонам (Любина и др., 2012а). Для прилегающего Белого моря известна смена ареалогической структуры видовых комплексов моллюсков, происходящая в разных акваториях на глубинах 30-100 м (Федяков, 1986; Наумов, 2006). Однако, во всех цитированных работах первоочерёдное внимание уделено анализу ареалогических характеристик (которые, как правило, рассматривали в качестве характеристики термофильности организмов, а не их реального распространения) обнаруженных видов, а не точные видовые списки, которые зачастую не приведены отдельно для разных выделенных батиметрических поясов.

Наблюдаемые различия в населении брюхоногих моллюсков разных глубинных поясов связаны преимущественно с видовым составом, тогда как

изменения ареалогической структуры с глубиной выражены не так резко. Фаунистические различия между узкой прибрежной зоной Скандинавии, и более отдалёнными от берега районами уже были показаны, при этом, обеим зонам был дан статус биогеографических районов (Филатова, 1957) или провинций (Жирков, 2010; Jirkov, 2013) в составе бореальной области.

Как уже было сказано, подавляющее большинство обнаруженных видов известно также и из прибрежной части Норвегии. При этом сопоставление фауны нижней сублиторали с фауной нижней части норвежского шельфа и верхней части континентального склона (Høisæter, 2010b) выявило наличие шестнадцати общих между сравниваемыми районами видов, при том что отмеченных в собственном материале только на «глубоководных» станциях было лишь два – *Cerithiella metula* и *Thesbia nana*. Таким образом, рассматриваемый фаунистический комплекс в Скандинавии не распространяется на большие глубины, нежели исследованные и также приурочен к прибрежным районам, что не позволяет рассматривать виды, не отмеченные, на глубинах, меньших 80 м, как типично глубоководный элемент в фауне Баренцева моря.

5.2. Количественное распределение в сублиторали

Самые высокие плотности поселения раковинных Gastropoda составили 4896 экз/м² (губа Зеленецкая, глубина 8 м, скала, доминирующие виды – *Onoba semicostata* и *Rissoa parva*), 3979 экз/м² (губа Ивановская, глубина 3 м, слабозаиленный песок с камнями, доминирующий вид – *Onoba aculeus*), 3152 экз/м² (губа Ура, глубина 8 м, скала, доминирующий вид – *Lacuna vincta*), 2459 экз/м² (губа Зеленецкая, глубина 10 метров, песчаный субстрат, доминирующий вид – *Margarites helycinus*) и 1280 экз/м² (губа Зеленецкая, глубина 6 м, доминирующие виды – *Odostomia turrita* и *Onoba semicostata*). Во всех остальных случаях численность была менее 900 экз/м². Среднее значение плотности поселения раковинных брюхоногих моллюсков на всех станциях составило

205±49 экз/м². Частотное распределение станций биотопов с различной плотностью поселения приведено на Рисунке 15.

Максимальные зафиксированные за период исследования значения биомассы раковинных Gastropoda в сублиторали составила 26,039 г/м² (губа Ура, глубина 8 м, скала, доминирующий вид – *Lacuna vincta*), 12,877 г/м² (губа Ярнышная, глубина 26 м, субстрат представлен камнями, покрытыми литотамнием, доминирующий вид – *Testudinalia tessulata*). Кроме того, высокая биомасса раковинных Gastropoda – 59,876 г/м² была зафиксирована в губе Ура на глубине 6 м на илисто-песчаном грунте, что может являться атефактом, вызванным крупными размерами доминировавшего вида – *Apporhais pespelicani* и недостаточной для точного учёта крупных моллюсков площадью отбора проб (0,0625 м²). Средняя биомасса раковинных брюхоногих моллюсков по всем анализированным количественным станциям составило 2±0,45 г/м². Биомасса Gastropoda на большинстве станций (106) не превышала 1,5 г/м², а на 28 станциях биомасса не превышала 0,1 г/м² (Рисунок 16).

Изменения общей биомассы раковинных Gastropoda при возрастании глубины достоверно не выявлено ($r=-0,136$, $P=0,91$, $n=156$). Достоверного влияния температуры и солёности как на видовой состав, так и на биомассу выявить не удалось.

Максимальная биомасса макрозообентоса на исследованной акватории,

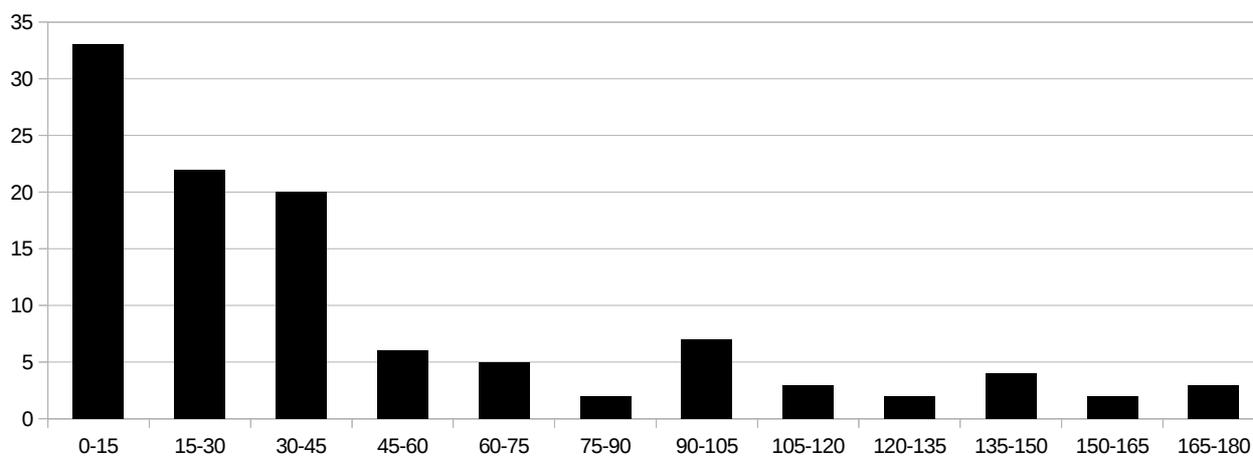


Рисунок 15. Частотное распределение сублиторальных станций с различным значением численности раковинных Gastropoda, экз/м²

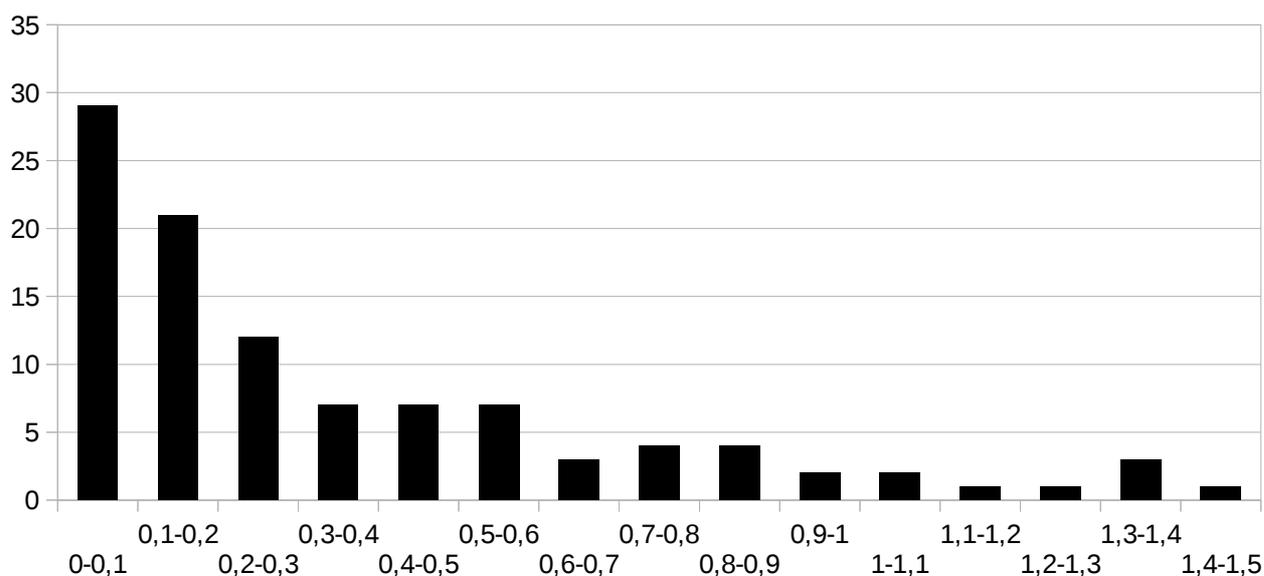
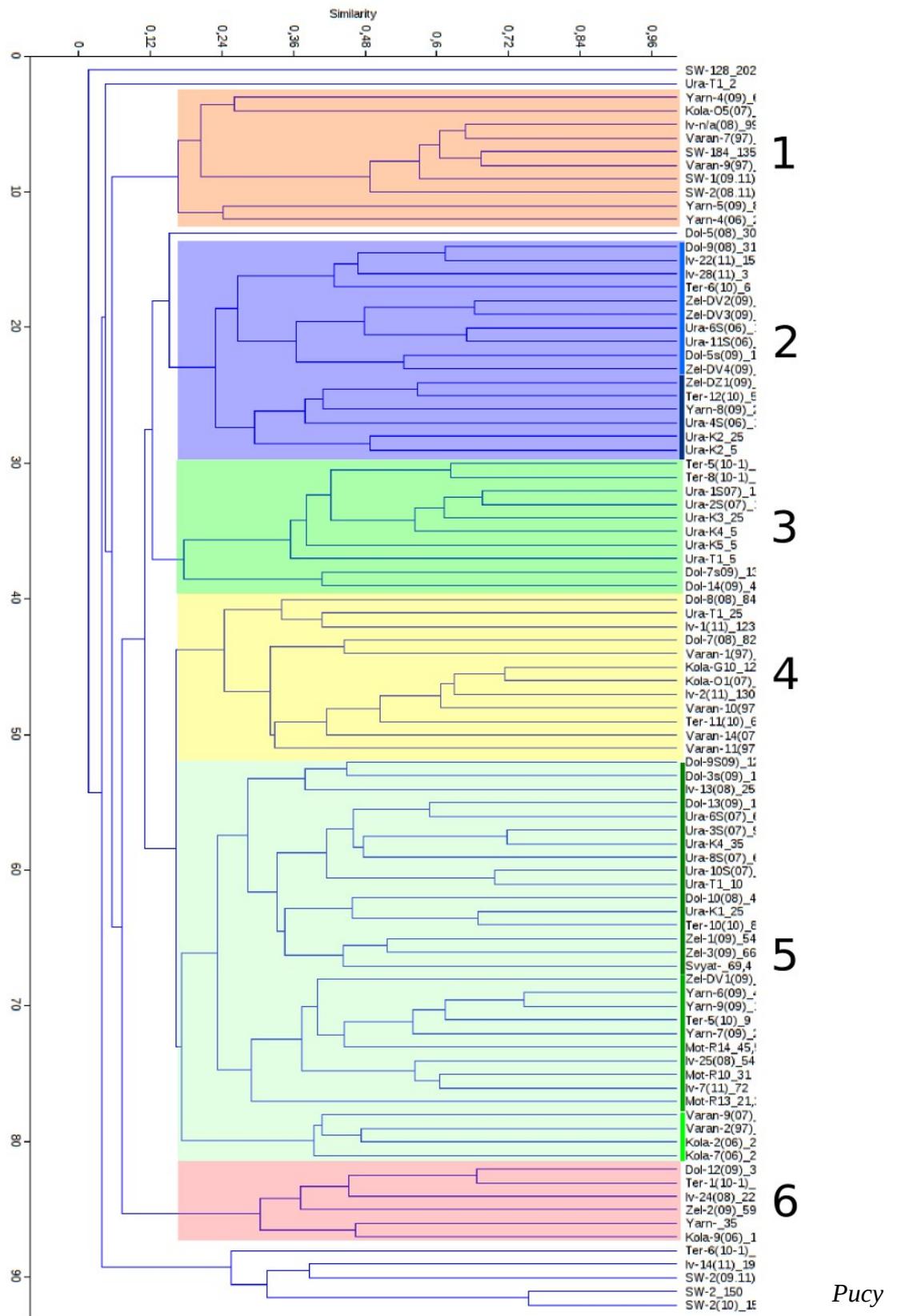


Рисунок 16. Частотное распределение сублитторальных станций с различным значением биомассы раковинных *Gastropoda*, г/м².

рассчитанная на основании тех же сборов, что и использованные в настоящей работе составила 4000 г/м², а средняя – 200 ± 60 г/м² (Любина и др., 2014) т. е. в сто раз больше средней биомассы раковинных *Gastropoda*. За период исследования брюхоногие моллюски доминировали по биомассе среди других групп зообентоса лишь единожды (Любина и др., 2012б; Nekhaev et al., 2014) в сравнительно бедном сообществе с биомассой 21 г/м², из которых 9,36 приходилось на *Onoba aculeus*. Невысокий вклад раковинных брюхоногих моллюсков в количественные характеристики донных сообществ Мурмана также был показан и в ходе предыдущих исследований (Филатова, 1938; Зацепин, 1962).

Были построены дендрограммы по матрицам сходства, рассчитанных по индексу Брея-Кёртиса с использованием четырёх групп данных: 1) неизменённых значений биомассы всех видов на всех станциях; 2) трансформированных при помощи извлечения четвертичного корня значений биомассы с исключением из анализа видов, встретившихся менее 3 раз и станций, на которых было отмечено менее трёх видов; 3) трансформированных при помощи извлечения четвертичного корня значений биомассы при исключении ряда таксонов, представители которых характеризуются крупными размерами и могут быть неполно представлены в

сборах с небольших учётных площадок (семейства Naticidae, Velutinidae,



нок 17. Дендрограмма сходства станций по биомассе раковинных *Gastropoda*.

Buccinidae, Mangeliidae и др.), с учётом станций на которых было отмечено не менее трёх видов; 4) доли биомассы каждого в общей биомассе раковинных Gastropoda на станции, с учётом станций на которых было отмечено не менее трёх видов. Все полученные дендрограммы показывают высокую степень различия между исследованными станциями и отсутствие хорошо выраженной группировки станций.

Наиболее строго группы станций обособлены на дендрограмме 3 (Рисунок 17), где на уровне сходства 15% выделяется шесть групп, включающих более пяти станций. Группы станций крайне неоднородны по объёму, в группе 2 можно выделить две подгруппы, включающие соответственно 10 и 6 станций, а в группе 5 – три подгруппы, включающие 15, 10 и 4 станции. В дальнейшем обсуждении подгруппы будут нумероваться литерами латинского алфавита.

Географической обособленности групп станций не выявлено. Не обнаруживается также преимущественное обособление в разные группы станций, находящихся во внутренних и внешних частях различных губ, как это было отмечено для ракообразных (Любина и др., 2012а). Группа станций 1 — включает в себя преимущественно глубоководные станции (все, за исключением одной, станции группы располагались глубже 67 м) Группы станций 2, 3 и 6 приурочены к сравнительно небольшим глубинам (до 60 м). Для каждой группы станций была рассчитана частота встречаемости различных типов субстратов, как отношение станций на которой определённый субстрат был отмечен (отдельно или в смеси с другими) к общему числу станций в группе (Таблица 9). На большинстве станций группы 3 наиболее часто был встречен илистый песок. В подгруппах 2А и 5В преобладают каменистые субстраты (соответственно были встречены на 78% и 90% станций).

Самыми богатыми по числу видов оказались группы станций 2 и 5, а самой бедной – группа 3 (Таблица 9). Средний показатели биомассы на станцию максимальны в группе станций 2, где он превышает 5 г/м² (в подгруппе 5А среднее значение биомассы составило 8,4 г/м²). Минимальные значения

указанного параметра характерны для групп станций 1, 3 и 5С (в последнем случае – 0,41 г/м²), во всех остальных группах указанный параметр составил от 1,2 до 2,8 г/м².

Таблица 9. Характеристика групп станций сублиторали.

		Группа станций					
		1	2	3	4	5	6
Глубина, м	Мин.	20	3	5	12	6	18
	Макс.	135	54	45	130	213	59
Температура, °С	Мин.	3,38	2,62	2,34	1,15	2,42	2,52
	Макс.	4,04	10,7	7,78	7,56	8,58	8,07
Соотношение разных типов субстратов							
Глина		16,7	5,9	12,5	0,0	11,1	0,0
Ил		16,7	11,8	12,5	33,3	0,0	0,0
Илистый песок		33,3	35,3	75,0	55,6	33,3	50,0
Песок		33,3	35,3	12,5	33,3	55,6	50,0
Ракуша		33,3	35,3	50,0	55,6	66,7	75,0
Камни		33,3	64,7	50,0	44,4	66,7	25,0
Показатели обилия							
Общее число видов		35	45	19	36	60	25
Число видов на станцию	Макс.	17	14	8	9	14	13
	Средн.	7,1±2,1	7,9±1	4,4±0,5	5,9±0,7	8,1±0,7	6,3±1,4
Биомасса, г/м ²	Мин.	0,101	0,143	0,090	0,030	0,138	0,143
	Макс.	2,393	26,039	2,066	4,293	12,877	6,721
	Средн.	0,891± 0,315	5,236± 1,626	0,577± 0,172	1,219± 0,381	3,086± 0,554	2,427± 1,063

Группы станций различаются как по частоте встречаемости некоторых видов, так и по их биомассе. Первая группа станций довольно разнородна и характеризуется лишь двумя видами, встречаемость которых превысила 25%, при том, что ни один из них на всех станциях отмечен не был (Таблица 10). Сравнительно часто здесь были отмечены также *Cylichnoides scalpta*, *Diaphana hiemalis*, *Scaphander punctostriatus*, *Onoba aculeus* и *Boreotrophon clathratus*. Для группы станций 2 характерны виды, к макрофитам – *Margarites helacinus* и *Lacuna*

vincta, причём на всех станциях подгруппы 2А был отмечен *Rissoa parva* и на большинстве – *Onoba semicostata*. Последний из указанных видов преобладает на станциях группы 3. Для подгруппы 5А характерно наличие *Gibbula tumida*, 5В – *Tectura virginea*, *Iothia fulva*, *Testudinalia tessulata* 5С – *Puncturella noachina*.

Таблица 10. Частота встречаемости некоторых видов на разных группах станций, %.

	Группа станций					
	1	2	3	4	5	6
<i>Boreocingula castanea</i>	-	-	-	-	-	50
<i>Boreothrophon clathratus</i>	-	-	-	-	26	-
<i>Boreothrophon truncatus</i>	-	29	-	-	-	-
<i>Cryptonatica affinis</i>	-	-	-	-	29	-
<i>Cylichna alba</i>	75	-	-	-	-	-
<i>Cylichna corticata</i>	-	-	-	55	-	-
<i>Lacuna vincta</i>	-	71	-	-	-	-
<i>Gibbula tumida</i>	-	-	-	-	65	50
<i>Lepeta caeca</i>	-	-	-	100	58	-
<i>Margarites striatus</i>	-	-	-	-	45	50
<i>Margarites helycinus</i>	-	71	-	-	-	-
<i>Moelleria costulata</i>	-	-	45	27	55	-
<i>Rissoa parva</i>	-	65	-	-	-	-
<i>Obtusella tumidula</i>	-	-	-	-	-	33
<i>Onoba aculeus</i>	-	41	-	-	-	-
<i>Onoba semicostata</i>	-	47	81	-	39	-
<i>Ossiania quadrata</i>	88	-	-	-	-	-
<i>Puncturella noachina</i>	-	-	-	-	55	-
<i>Retusa pellucida</i>	-	-	54	-	-	-
<i>Margarites costalis</i>	-	-	-	27	-	-
<i>Tectura virginea</i>	-	-	-	-	35	-
<i>Testudinalia tessulata</i>	-	47	36	-	32	-
<i>Solariella obscura</i>	-	-	-	-	-	100

Критерием для включения в таблицу послужило превышение видом встречаемости в 25% хотя бы на одной из групп станций. Выделены наиболее часто встреченные в каждой из групп станций виды.

В каждой из групп и подгрупп станций по биомассе доминируют те же виды,

что и по встречаемости, однако субдоминанты по биомассе по указанным критериям не всегда совпадают (Таблица 11). Примечательно, что доминирующие на разных группах станций виды в ряде случаев родственны. Так в группе станций 1 преобладают экологически близкие виды Cephalaspidea, в группе 2 – Trochidae и Rissoidae, в группе 6 – Trochidae, подгруппа 5А включает в себя большое число станций на которых были отмечены представители Patellogastropoda.

Таким образом, выделенные группы станций несмотря на наличие характерных видовых группировок нельзя однозначно ассоциировать с известными факторами среды. Указанное может являться следствием как недостатка информации о среде обитания на точках отбора проб, так и того, что распределение моллюсков не определяется только рассматриваемыми факторами среды, и может также зависеть от ценоотических взаимоотношений. Существенным недостатком имеющейся станционной информации является отсутствие данных о макрофитах в изученных биотопах, что является следствием особенностей сбора материала при помощи дночерпателей. Кроме того, во многих случаях отсутствие твёрдых субстратов в биотопе может компенсировано наличием крупных эпифаунных двустворчатых моллюсков, которые могут служить субстратом для поселения литофильных видов.

По литературным данным виды, упомянутые в таблицах 10 и 11 были относятся к четырём основным трофическим группам (Freter, Graham, 1976; 1977; Цихон-Луканина, 1987). Фитофагами являются *Tectura virginea*, *Testudinalia tessulata*, *Eurginus rubellus*, *Lacuna vincta*, *Gibbula tumida*. Детрит преобладает в питании *Solariella obscura*, *Moelleria costulata*, а также видов родов *Margarites* и *Onoba*. Виды *Cryptonatica affinis*, *Puncturella noachina* и оба вида рода *Boreothrophon* – хищники, питающиеся крупными беспозвоночными. Представители клады Cephalaspidea – *Ossiania quadrata*, *Cylichna alba*, *C. corticata* и *R. truncatula* являются специализированными фораминиферофагами. При этом, граница между первыми двумя трофическими группами условна, так как в питании детритофагов преобладает растительный детрит, на питание которым

может переходить и большая часть фитофагов.

Таким образом, сообщества с максимальной биомассой и видовым богатством раковинных Gastropoda (2, 5А, 5В, 6) характеризуются преобладанием фитофагов, тогда как минимальные значения средней биомассы моллюсков приурочены к сообществам, в которых преобладают хищные виды (1, 5С), сообщества с доминированием детритофагов занимают промежуточное положение. Группа станций 2 вероятнее всего ассоциирована с макрофитами и преимущественно зарослями ламинарии. Для популяций *Lacuna vincta* и *Margarites helacinus* обитающих на Мурмане отмечена приуроченность к зарослям ламинариевых водорослей (Матвеева, 1974). *Rissoa parva*, отмеченный на всех станциях подгруппы 2А, также является типично фитофильной формой, заселяющей преимущественно глубины до 10 м (Warén, 1996a). Для *Onoba aculeus* и *O. semicostata* несмотря на отсутствие выраженных субстратных предпочтений показано образование массовых скоплений на пластинах ламинарии (Матвеева, 1974; Christie et al., 2003). Схожие видовые комплексы моллюсков были указаны также и для зарослей ламинарии в Норвежских водах (Christie et al., 2003).

Виды, преобладающие на станциях группы 5 являются характерными для биоценоза литотамния в водах Мурмана (Пропп, 1966). Также было указано на преимущественную ассоциированность с корковыми водорослями морских блюдечек (Steneck, Walting, 1982). Приуроченность к сообществам корковых водорослей также отдельно была указана для *Gibbula tumida* (Галкин, 1955) и молоди *Testudinalia tessulata* (Матвеева, 1974), взрослые особи которого в дночерпательных сборах не представлены. Таким образом, наиболее вероятно, что группа станций 5 ассоциирована с сообществами корковых водорослей.

Помимо водной растительности, которая на небольших глубинах является ценозообразующей, вероятно на распределение брюхоногих моллюсков оказывают влияние и другие организмы, связь с которыми не так очевидна. Логичным представляется, что распределение брюхоногих моллюсков, как второстепенной группы в сообществах скорее связано с распределением самих

сообществ и стадии их развития в конкретный период времени, нежели непосредственно обусловлено влиянием абиотических факторов. Более того, правдоподобным является и наличие у брюхоногих моллюсков трудно предсказуемой или вовсе непредсказуемой динамики, что неоднократно было показано для организмов, не играющих ключевой роли в биоценозах (Hanski, 1982a; 1982b; Collins, Glenn, 1991).

Таблица 11. Средние значения биомассы некоторых видов на разных группах станций, г/м².

	Группа станций					
	1	2	3	4	5	6
<i>Boreothrophon truncatus</i>	-	0,163±0,07	-	-	-	-
<i>Cryptonatica affinis</i>	-	-	-	0,181±0,18	0,236±0,08	-
<i>Lacuna vincta</i>	-	2,377±1,53	-	-	-	-
<i>Eurginus rubellus</i>	-	0,128±0,13	-	-	-	-
<i>Gibbula tumida</i>	-	-	-	-	0,847±0,28	0,112±0,11
<i>Lepeta caeca</i>	-	-	-	0,501±0,19	0,200±0,12	-
<i>Margarites striatus</i>	-	0,198±0,18	-	-	0,154±0,06	-
<i>Margarites helycinus</i>	-	0,596±0,32	-	-	-	-
<i>Rissoa parva</i>	-	0,166±0,17	-	-	-	-
<i>Onoba aculeus</i>	-	0,594±0,55	-	-	-	-
<i>Onoba semicostata</i>	-	0,360±0,22	0,235±0,08	-	-	-
<i>Ossiania quadrata</i>	0,123±0,04	-	-	-	-	-
<i>Margarites costalis</i>	-	-	-	0,165±0,10	-	-
<i>Tectura virginea</i>	-	-	-	-	0,471±0,25	-
<i>Testudinalia tessulata</i>	-	-	0,217±0,12	-	0,187±0,12	-
<i>Solariella obscura</i>	0,117±0,12	-	-	-	-	2,149±1,11

Критерием для включения в таблицу послужило превышение средней биомассы вида 0,1 г/м² на какой-либо из групп станций. Выделены виды, доминирующие по биомассе в каждой из групп.

5.3. Количественное распределение на каменистой литорали

Количественные сборы с литорали были обработаны только с острова Большой Айнов (Баренцево море), губы Ура и Кольского залива (район Абрамыса). При этом, среди анализируемых сборов не присутствуют, пробы, собранные на илистых или илисто-песчаных грунтах, что существенно снижает разнообразие анализируемых биотопов.

Плотность поселения и биомасса раковинных брюхоногих моллюсков на литорали значительно выше таковой в сублиторали. Максимальные зарегистрированные значения указанных параметров составили 3652,344 г/м² при 5162 экз/м² (доминирующий вид – *Nucella lapillus*), 467,339 г/м² при 20103 экз/м² (доминирующий вид – *Skeneopsis planorbis*), 294,867 г/м² при 15812 экз/м² (доминирующий вид – *Littorina littorea*). Несмотря на указанные максимальные значения, биомасса на большинстве станций (30 из 49) не превышала 20 г/м², а биомасса менее 0,5 г/м² была отмечена на 10 станциях. Средняя численность брюхоногих моллюсков на литорали составила 2320±628 экз/м², а биомасса 123,1±74,5 г/м².

Кластерный анализ литоральных станций, сделанный на основе трансформированных данных по биомассе показал сравнительно высокий процент сходства изученных биотопов. На дендрограмме (Рисунок 18) на уровне сходства 40% обособляются четыре кластера, включающих более трёх станций.

Группы станций разделены по горизонтам литорали и районам отбора проб. В первую группу вошли пробы из Кольского залива, собранные во всех горизонтах, и две наиболее бедные станции из губы Ура. Во вторую – собранные преимущественно в верхнем и среднем горизонтах литорали как в губе Ура, так и на острове Большой Айнов. Все, за исключением двух, биотопы, вошедшие в группу 3 располагаются на нижнем и среднем горизонтах литорали острова Большой Айнов. Группа 4 включает в себя биотопы нижнего и среднего

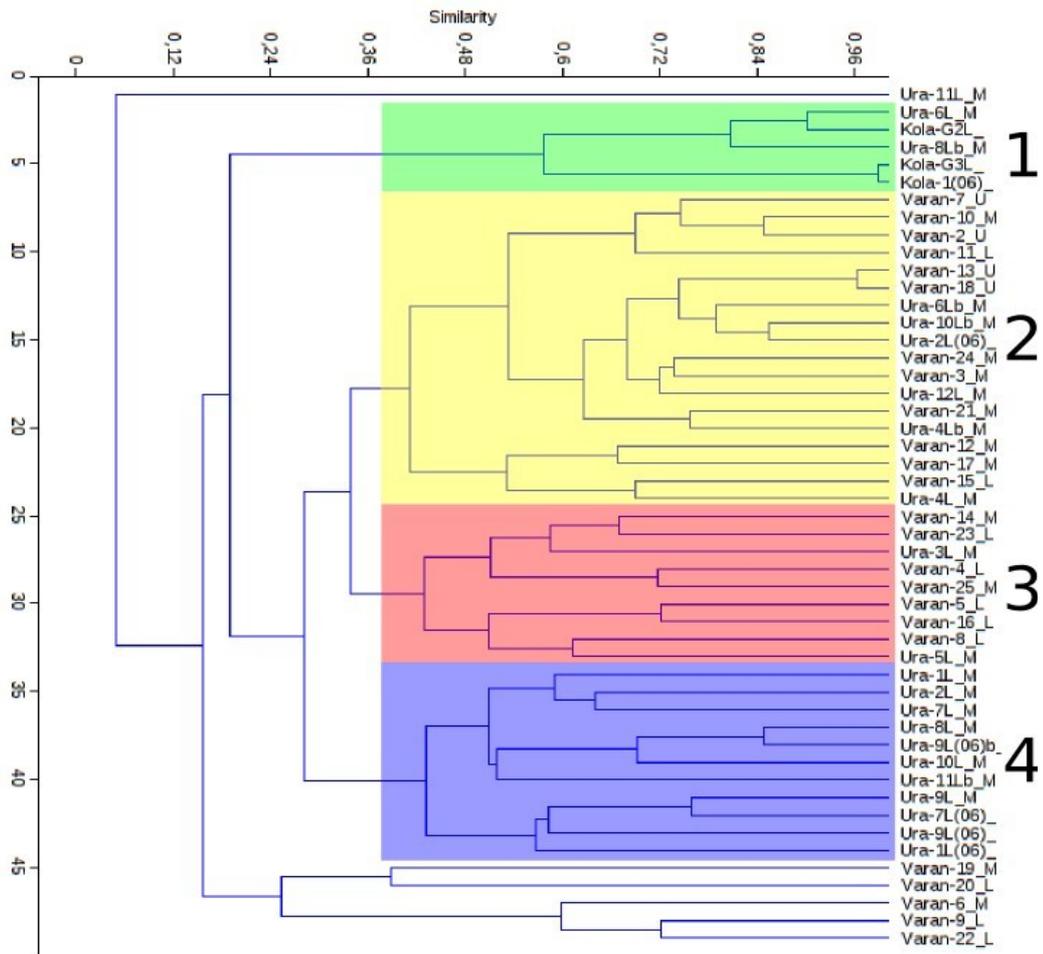


Рисунок 18. Дендрограмма сходства станций литорали по биомассе раковинных *Gastropoda*.

горизонтов литорали губы Ура. На станциях первой группы субстратом для поселения моллюсков выступал песок, на котором встречались валуны, заросшие бурыми водорослями рода *Fucus*. На большинстве остальных станций субстрат был представлен скалой, реже валунами, полностью покрывавшими песчаный грунт. Развитие растительных сообществ варьировало в зависимости от прибойности участка и горизонта литорали.

На станциях группы 1 отмечен всего один вид раковинных *Gastropoda* — *Littorina saxatilis*. Число видов в других группах колеблется незначительно — от 9 до 11. Среднее число видов на станцию в группе 2 составляет $3,2 \pm 1,4$, а в группах 3 и 4 — $5,3 \pm 0,5$ и $5,8 \pm 0,8$ соответственно. Максимальное среднее значение

биомассы на станцию наблюдалось в группе 4 и составило $474,7 \pm 353,9$ г/м², а минимальное — в группе станций 1 и составило $3,54 \pm 2,05$ г/м². Для групп 2 и 3 значение указанного показателя составляло $33,68 \pm 9,82$ г/м² и $69,23 \pm 50,66$ г/м² соответственно.

На всех группах станций, за исключением группы 2, по частоте встречаемости и по средней биомассе на станцию преобладают одни и те же виды (Таблица 12).

Таблица 12. Частота встречаемости и средняя биомасса раковинных *Gastropoda* в разных группах литоральных станций.

	1		2		3		4	
	R, %	Средняя биомасса, г/м ²						
<i>Lacuna vincta</i>	-	-	10	$0,009 \pm 0,008$	55	$0,446 \pm 0,366$	70	$1,527 \pm 1,201$
<i>Hydrobia ulvae</i>	-	-	-	-	-	-	30	$0,027 \pm 0,015$
<i>Lacuna neritoidea</i>	-	-	5	$0,004 \pm 0,020$	-	-	20	$0,568 \pm 0,564$
<i>Littorina saxatilis</i>	100	$3,538 \pm 2,047$	84	$18,02 \pm 13,35$	44	$0,129 \pm 0,100$	40	$0,821 \pm 0,664$
<i>Littorina obtusata</i>	-	-	100	$11,64 \pm 24,20$	100	$13,95 \pm 9,849$	70	$15,48 \pm 10,05$
<i>Margarites helycinus</i>	-	-	-	-	22	$0,081 \pm 0,064$	50	$0,277 \pm 0,186$
<i>Rissoa parva</i>	-	-	5	$0,000 \pm 0,003$	44	$0,138 \pm 0,086$	-	-
<i>Onoba aculeus</i>	-	-	26	$0,007 \pm 0,014$	88	$1,133 \pm 0,638$	40	$0,105 \pm 0,056$
<i>Skeneopsis planorbis</i>	-	-	52	$0,094 \pm 0,246$	100	$52,67 \pm 51,50$	90	$0,444 \pm 0,222$
<i>Testudinalia tessulata</i>	-	-	5	$0,100 \pm 0,437$	22	$0,539 \pm 0,360$	40	$1,483 \pm 1,039$
<i>Littorina littorea</i>	-	-	5	$2,776 \pm 12,10$	-	-	30	$51,99 \pm 30,61$
<i>Nucella lapillus</i>	-	-	26	$1,026 \pm 2,952$	55	$0,132 \pm 0,070$	100	$402,0 \pm 335,5$

R – частота встречаемости

Наиболее вероятно, что бедность литорального сообщества исследованного участка Кольского залива обусловлена сильным распреснением, поверхностного слоя воды в его южном колене. Распространение хищного моллюска *Nucella lapillus* на литорали острова Большой Айнов может быть лимитировано сильной прибойной активностью, которая ограничивает как расселение самого моллюска так и беспозвоночных, служащих пищей представителям указанного вида. В

частности в местах обитания *N. lapillus* на литорали острова Большой Айнов не было обнаружено крупных особей двустворчатого моллюска *Mytilus edulis* (L., 1758), являющегося одним из основных кормовых объектов для обсуждаемого вида (Матвеева, 1974).

5.4. Экологические группы раковинных брюхоногих моллюсков на литорали острова Большой Айнов.

Для литорального сообщества брюхоногих моллюсков острова Большой Айнов были выделены основные экологические группы. Данные по встречаемости пятнадцати отмеченных за период исследования видов на разных горизонтах литорали, приуроченности к различным субстратам и трофическая характеристика приведены в Таблице 13.

Наименьшее число видов было отмечено в верхнем горизонте литорали, тогда как для среднего и нижнего горизонтов оно практически одинаково. *Litorina littorea*, который в ряде случаев обитает в нижних горизонтах на исследованной территории был отмечен лишь в литоральной ванне. Наибольшее число видов было отмечено под камнями и на макрофитах. По типу питания преобладают фито- и детритофаги. Три вида являются облигатными фитофагами, а два — облигатными хищниками. Употребление в пищу мелких литоральных беспозвоночных было указано для двух видов рода *Littorina*, характеризующихся широким спектром питания (Цихон-Луканина, 1987).

Кластерный анализ проведенный с использованием евклидова расстояния показал наличие двух чётко обособленных групп видов (Рисунок 19). Первая подгруппа первой группы представлена двумя видами, отмечавшимися за период исследования редко и приуроченных преимущественно к литоральным ваннам.

Во вторую подгруппу вошли виды, приуроченные к нижнему горизонту литорали, из которых *Lacuna vincta* и *Rissoa parva* – моллюски, характерные для

биоценоза растительности в верхней сублиторали. При этом *Rissoa parva* на литорали в районе Британских островов образует значительные скопления (Wigham, 1975b), чего не наблюдается в районе Мурмана ни по собственным и по опубликованным ранее (Матвеева, 1974) данным, тогда как в сублиторали *R. parva* в ряде случаев является обычным видом. *Buccinum undatum* и *Nucella lapillus* – единственные, отмеченные за время исследования на литорали острова Большой Айнов хищные моллюски.

Таблица 13. Экологическая характеристика видов раковинных *Gastropoda* отмеченных на литорали острова Большой Айнов.

	<i>Testudinalia tessulata</i>	<i>Anastes pellucidus</i>	<i>Gibbula cineraria</i>	<i>Margarites helicinus</i>	<i>Lacuna vincta</i>	<i>Lacuna pallidula</i>	<i>Littorina littorea</i>	<i>Littorina obtusata</i>	<i>Littorina saxatilis</i>	<i>Rissoa parva</i>	<i>Onoba aculeus</i>	<i>Hydrobia ulvae</i>	<i>Skeneopsis planorbis</i>	<i>Buccinum undatum</i>	<i>Nucella lapillus</i>
Горизонт литорали															
Верхний горизонт литорали	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	+	-	-	-	+
Средний горизонт литорали	+	+	-	+	-	+	-	+	+	-	+	+	+	+	-
Нижний горизонт литорали	+	-	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	-	+
Литоральные ванны	+	+	+	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-
Субстрат															
Песок	-	-	-	-	+	-	-	+	+	+	-	+	-	-	-
Скалы	-	+	-	-	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-
Водоросли	+	-	-	+	+	+	-	+	+	-	+	+	+	-	-
На камнях	+	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-
Под камнями	+	-	+	+	-	+	-	+	+	-	+	-	-	+	+
Пищевые объекты															
Детрит	+	-	+	+	-	-	+	-	+	-	+	+	+	-	-
Одноклеточные водоросли	+	+	+	+	-	-	+	-	-	-	-	+	+	-	-
Макрофиты	+	+	-	-	+	+	+	+	+	+	-	+	+	-	-
Животные	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-	+	+

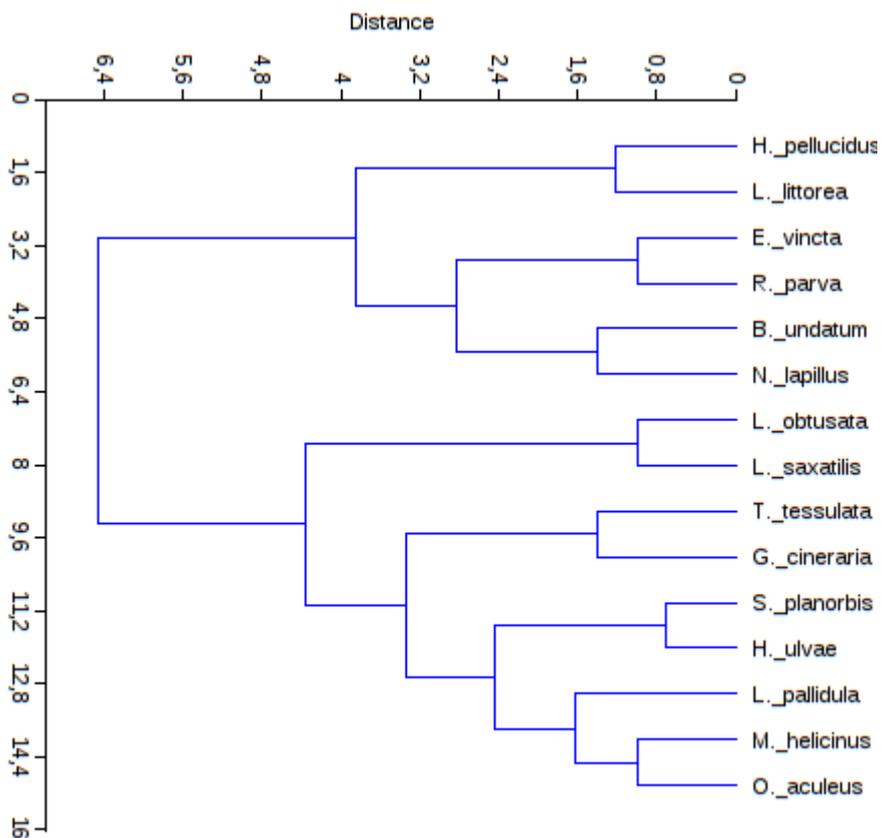


Рисунок 19. Экологические группы раковинных *Gastropoda* на литорали острова Большой Айнов

Два вошедшие во вторую группу вида рода *Littorina* были отмечены практически во всех горизонтах литорали и на большинстве субстратов. Оба вида, как правило, являются доминирующими формами раковинных *Gastropoda* в литоральных сообществах. *Skeneopsis planorbis* в некоторых участках литорали также образует крупные скопления. *Lacuna pallidula*, и *Hydrobia ulvae* приурочены также преимущественно на литорали (Кузнецов, 1960; Матвеева, 1974), однако на литорали острова Большой Айнов заметных скоплений обоих видов не обнаружено. Оставшиеся виды успешно существуют как на литорали так и в сублиторали. При этом, для *Testudinalia tessulata* характерно обитание на литорали только взрослых особей, тогда как молодь обитает в верхней сублиторали

(Матвеева, 1974). Максимальная плотность поселения *Onoba aculeus* была также отмечена на литорали (Матвеева, 1974).

Таким образом, все моллюски, вошедшие в первую из рассматриваемых групп за исключением *Nucella lapillus*, приурочены к сублиторали, и в целом не играют существенной роли в литоральных сообществах. Во вторую группу вошли как моллюски, приуроченные преимущественно к литорали, так и виды одинаково распространённые на литорали и верхней сублиторали, но являющиеся типичными для литоральных биоценозов.

6. Возможные изменения фауны раковинных Gastropoda

Мурмана

Находки новых видов беспозвоночных в разных районах северной Атлантики обычны, а их причины являются предметом дискуссий. Как правило, находки новых для какой-либо акватории видов рассматриваются либо как результат расширения видовых ареалов в связи с происходящими климатическими изменениями либо как следствие недостаточной изученности фауны региона. В частности, в связи с потеплением обсуждается недавнее обнаружение у побережья Кольского полуострова трёх видов голожаберных моллюсков – *Polycera quadrilineata* (Müller, 1776), *Doto fragilis* (Forbes, 1838) и *Eubranchus tricolor* Forbes, 1838 (Martynov et al., 2006), а также раковинного брюхоногого моллюска *Aporrhais pespelicani* (Linnaeus, 1758) (Kantor et al., 2008), ранее из морей России неизвестных. С климатическими изменениями связывают находки брюхоногого моллюска *Xandarovula patula* (Pennant, 1777) в северной части Северного моря и на юге Скандинавии (Høisæter et al., 2011) тогда как находки других видов брюхоногих моллюсков у побережья Норвегии связывают с неполнотой изученности фауны (Høisæter, 2009a; Evertsen, Bakken, 2013). Кроме того, методическими причинами и плохой изученностью фауны по-видимому обусловлено обнаружение вне известного ранее ареала двух видов афмипод (Любина, 2011).

Находки головоногих моллюсков *Teuthowenia megalops* (Prosch, 1849) и *Todaropsis eblanae* (Ball, 1841) севернее их известного ареала предложено рассматривать как следствие климатических изменений, тогда как сделанные в тот же период и теми же исследователями находки двух других видов цефалопод – *Todarodes sagittatus* (Lamarck, 1798) и *Gonatus fabricii* (Lichtenstein, 1818) южнее известного ранее ареала – недостаточной изученностью их распространения (Golikov et al., 2012). Находки ранее не отмечавшихся в районе Мурманского берега двустворчатых моллюсков *Arba prismatica* (Montagu, 1808) и *Gari fervensis*

(Gmelin, 1791), также рассматривают как последствия потепления (Деарт и др., 2013).

Применительно к Мурману, идея о влиянии потепления на фауну региона была высказана в начале XX века, когда в прибрежных водах Кольского полуострова было отмечено несколько ранее неизвестных из этого региона видов тепловодных рыб (Дерюгин, 1915). Немного позднее, изменения ареалов были предложены для моллюсков *Gibbula tumida* (Montagu, 1803), *Akera bullata* Müller, 1776, *Eubranthus farrani* (Alder et Hancock, 1844) и *Okenia pulchella* (Alder et Hancock, 1844). С тех пор гипотеза о расширении ареала в связи с потеплением рассматривалась в качестве основной почти всегда для объяснения причин обнаружения новых для региона тепловодных видов (Матвеева, 1974; Galkin, 1998; Martynov et al., 2006; Kantor et al., 2008; Nekhaev, 2011).

Если возможные методические причины, которые могли бы повлиять на недоучёт видов во время предыдущих исследований, как правило, указываются исследователями с краткими комментариями или без них, то гипотеза о смещении границ видовых ареалов предлагается и принимается без каких-либо попыток анализа для всех видов с южным распространением. При этом, все предположения о миграции видов в связи с потеплением негласно базируются на трёх допущениях: 1) фауна изучена настолько хорошо, что смещение видовых границ более вероятно, чем недоучёт вида во время предшествующих исследований; 2) находки «южных» (т. е. распространённых преимущественно южнее нового местонахождения) видов более обычны чем «северных»; 3) климат – единственный фактор, обуславливающий распространение донных организмов. Ни одно из указанных допущений ни разу не проверялось по отношению к сколь-либо существенному массиву данных о находках неизвестных ранее из какого-либо региона видов беспозвоночных.

Доля видов, впервые отмеченных для российской части Баренцева моря из прибрежных вод Кольского полуострова с 2008 года (до этого периода сообщения о находках отдельных видов моллюсков в морях российской Арктики практически

не публиковались) составляет около 17% от всей фауны раковинных *Gastropoda* региона. При этом, за указанный период не было подобных находок из других районов Баренцева моря, за исключением *Onoba improcera*, который помимо вод Мурмана был также обнаружен в районе острова Медвежий и у берегов Земли Франца Иосифа (Nekhaev et al., 2014). В связи с этим представляется интересным проанализировать применимость предположения о влиянии климата на видовой состав раковинных *Gastropoda* Мурмана.

Предполагается также, что колебания климата, помимо влияния на качественный состав, вызывают циклические изменения частоты встречаемости или обилия определённых видов в зависимости от сравнительно непродолжительных (от одного до нескольких десятков лет) периодов потепления или похолодания. В настоящее время подобные изменения известны для некоторых видов полихет, ракообразных и моллюсков Баренцева моря (Несис, 1960; Galkin, 1998; Фролова и др., 2007; Любина и др., 2012в). Некоторые виды моллюсков были выбраны в качестве индикаторных для периодов похолодания и потепления (Galkin, 1998). Предположения об изменениях подобного рода требуют ещё более подробных данных для сравнения, нежели используемые для фаунистического сравнения.

В данном разделе будет дан обзор современного распространения видов моллюсков, предложенных предыдущими авторами в качестве индикаторных для периодов похолодания и потепления, также обобщены сведения о распространении видов, отмеченных впервые для российской части Баренцева моря и рассмотрена возможная связь этих находок с климатическими изменениями. Кроме того, применительно к данным о распространении моллюсков вдоль Мурманского берега будут критически рассмотрены допущения сформулированные выше.

6.1. Изменения в распространении некоторых видов раковинных Gastropoda в прибрежной зоне Мурмана

Ранее для многих видов брюхоногих моллюсков Баренцева моря были зафиксированы изменения их распространения в зависимости от периодов потепления или похолодания (Галкин, 1984; 1986; Galkin, 1998). В частности было показано расширение на восток вдоль Мурманского побережья ареалов некоторых субтропическо-бореальных видов и уменьшение частоты встречаемости некоторых бореально-арктических видов в тёплые периоды. Данные о распространении видов в разные периоды вдоль побережья Мурмана сравнимые с современными приведены для *Lepeta caeca*, *Margarites olivaceus*, *Moelleria costulata*, *Solariella obscura*, *Solariella varicosa* для которых показано увеличение встречаемости в холодные периоды, и редкость или полное отсутствие в периоды потеплений и для *Tectura virginea*, *Iothia fulva* и *Gibbula tumida*, которые предположительно расширяют область своего распространения в более тёплые периоды. К большому сожалению в указанной работе не для всех видов приведены сведения о встречаемости в районе Мурмана во все климатические фазы.

Для морского блюдечка *Lepeta caeca* указана максимальная частота встречаемости в период похолодания 1870-1915 годов – 11% и её снижение до 2% во время потепления с середины 1940-х по 1962 года. В собственном материале встречаемость указанного вида вдоль всего Мурманского побережья достигала 24%, а в губе Зеленецкой – 38% (Таблица 6). Вероятно, что столь высокая разница в приведённых ранее и выявленных в ходе современных исследований значениях частоты встречаемости вызвана различием в методах сбора, однако в любом случае в современный период *L. caeca* является один из самых часто встречаемых видов раковинных Gastropoda в районе Мурмана.

Для другого морского блюдечка *Tectura virginea* было показано существенное расширение ареала на восток в течении периода потепления 1945-1962 годов до долготы губы Сидоровки (38°06'E). В современном материале указанный вид был

обнаружен в губе Ивановская (38°30'Е).

Для *Iothia fulva* было показано, что все находки данного вида в прибрежных водах Мурмана приурочены к периодам положительных температурных аномалий. Однако, даже в тёплые периоды находки *I. fulva* у берегов Мурмана были единичны. В собственном материале указанный вид также редок и отмечен в губах Териберская, Ивановская т. е. доходил до самой восточной части исследованного района.

Было отмечено, что *Moelleria costulata* и *Margarites olivaceus* во время похолодания 1870-1915 годов в районе Мурманского побережья встречались сравнительно часто, тогда как во время потеплений 1920-х и 1945-1962 годов указанные виды отмечены не были (Galkin, 1998). В современном материале оба вида присутствуют, при том что *Moelleria costulata* один из самых массовых видов и встречен в 23% проб. Частота встречаемости *Margarites olivaceus* существенно ниже и составляет всего 4%.

Для *Margarites costalis* было отмечено сокращение его встречаемости от 20% до 8% в период потепления 1919-1929 годов (Галкин, 1986). При этом было указано, что в период потепления 1870-1890 этот вид доходил в своём вертикальном распространении до литорали. На настоящий момент *M. costalis* был отмечен на 7% станций и только глубже 25 метров.

Gibbula tumida в период похолодания 1870-1915 по данным Ю.И. Галкина (1986; Galkin, 1998) не обитал восточнее Вайда-губы (32°00'Е). В период потепления 20-х годов прошлого века этот же вид был отмечен в Кольском заливе (33°30'Е) что рассматривалось как изменение ареала в связи с потеплением. В современном материале указанный вид также является одним из наиболее часто встречаемых и отмечен на 20% станций. При этом он был отмечен практически во всех исследованных районах от губы Ура до района губы Ивановская.

Встречаемость *Solariella obscura* и во время холодного периода 1884-1901 годов составила 25%, а в период 1925-1928 годов – 13% (Галкин, 1986) и опустилась в 1945-1962 ниже 3% (Galkin, 1998). У *S. varicosa* частота

встречаемости снизилась от 23% в 1884-1901 до 3% и менее к 1962 г. В просмотренном материале *S. obscura* и *S. varicosa* были обнаружены в 4 и 3% проб соответственно. В период потепления 50-х годов *S. obscura* в районе побережья Мурмана не был отмечен западнее 36°E а *S. varicosa* западнее 34°30'E (Галкин, 1986), а в 1960-х западной границей распространения обоих видов являлась 38°E (Galkin, 1998). По собственным данным *Solariella varicosa* доходит до побережья Западного Мурмана и был отмечен в Варангер-фьорде (до 31°20'E), а *S. obscura* отмечен во всех исследованных губах Восточного Мурмана (самая западная находка в губе Долгая на 35°E), но в просмотренном материале из Западного Мурмана отсутствует. Минимальная глубина на которой *S. obscura* был обнаружен в 1920-е годы составила 11 м, а *S. varicosa* – 14 м, тогда как в 1950-е оба вида не были отмечены на глубинах менее 35 м и 22 м соответственно, что также предположительно связано с происходившим на тот момент потеплением (Галкин, 1986). В настоящее время оба вида встречены на 12 и 18 м соответственно.

С потепление также было связано отсутствие видов рода *Skenea* (по номенклатуре, используемой Ю.И. Галкиным (1986) — *Ganesa*) в 1930-1939 годах, которые на настоящий момент сравнительно обычны в водах Мурмана. В настоящее время не было обнаружено *Calliostoma occidentale*, который также рассматривается как вероятный индикатор потепления (Галкин, 1986; Galkin, 1998).

Таким образом, в ходе настоящих исследований в прибрежных водах Мурмана были обнаружены все виды раковинных *Gastropoda*, указанных как индикаторные для холодных так и для тёплых периодов, представители обеих групп видов на настоящий момент являются массовыми в регионе.

6.2. Обзор находок новых для российской части Баренцева моря видов раковинных *Gastropoda*

С 2008 года в водах российской части Баренцева моря было обнаружено 25

видов раковинных Gastropoda, новых для региона (Kantor et al., 2008; Nekhaev, 2014). В настоящем подразделе из обсуждения будут исключены *Omalogyra* cf. *atomus*, *Chrysallida* sp., которые безусловно являются новыми для региона, но их таксономический статус не ясен, а также виды, отмеченные только по находкам пустых раковин: *Admete clivicola*, *Ondina divisa* и *Raphitoma leufroyi*. Сведения об остальных видах приведены в Таблице 14.

Таблица 14. Распространение раковинных Gastropoda отмеченных впервые для российской части Баренцева моря

Вид	Новое местонахождение	Ближайшее известное ранее местонахождение	Общее распространение
<i>Alvania punctura</i>	Губа Долгая, губа Ярнышная	Севернее Лофотенских островов (Høisæter, 2009)	Восточная Атлантика: от Средиземного моря и юга Испании до Мурмана
<i>Aclis sarsi</i>	Открытое море (70°00' N, 33°30' E)	Западный Финмаркен (Høisæter, 2009)	Восточная Атлантика: от побережья Марокко до Мурмана
<i>Aporrhais pespelecani</i>	Губа Ура, Мотовский залив, губа Дальне-Зеленецкая	Западный Финмаркен (Høisæter, 2009)	Восточная Атлантика: от Чёрного моря до Мурмана
<i>Bogasonia volutoides</i>	Открытое море (69°27' N, 35°57' E)	Север Исландии (Warén, 1989)	Известен только с севера Исландии, Мурмана и Чукотского моря
<i>Chrysallida eximia</i>	Кольский залив	Восточный Финмаркен (Høisæter, 2009; 2014)	Север Ирландии, Гренландия, Исландия, Скандинавия, Мурман
<i>Eulima bilineata</i>	Кольский залив, губа Дальне-Зеленецкая, губа Ярнышная	Варангенфьорд, в районе Вадсё (Høisæter, 2009)	Восточная Атлантика: от Средиземного моря до Мурмана
<i>Gibbula cineraria</i>	Восток Варангерфьорда, губа Ярнышная	Северная Норвегия, за исключением Финмаркена (Høisæter, 2009)	Восточная Атлантика: от Средиземного моря и Марокко до Мурмана
<i>Haliella stenostoma</i>	Открытое море (70°00' N, 33°30' E)	Район Тромсё (69°41' N) (Høisæter, 2009)	Восточная Атлантика: от Средиземного моря до Мурмана
<i>Menestho albula</i>	Открытое море (69°13' N, 34°51' E)	Северное побережье Исландии, Шпицберген (Warén, 1991)	Американское побережье Атлантики (до Массчусетса на юге) Гренландия, Исландия, Шпицберген

<i>Nassarius incrassatus</i>	Кольский залив, губа Дальне-Зеленецкая	Западный Финмаркен (Høisæter, 2009)	Восточная Атлантика: от Средиземного моря до Мурмана
<i>Skenea rugulosa</i>	Восток Варангерфьорда, Кольский залив, губа Долгая, губа Дальне-Зеленецкая, открытое море (70°00' N, 33°30' E)	Западный Финмаркен (Sars, 1878)	Исландия, Скандинавия
<i>Skenea ossiansarsi</i>	Кольский залив, губа Ярнышная, губа Дальне-Зеленецкая	Западный Финмаркен (Sars, 1878)	От Исландии до Восточной части Карского моря
<i>Obtusella intersecta</i>	Губа Териберская, Губа Ярнышная	Нордлэнд (Høisæter, 2009)	Восточная Атлантика: от побережья Марокко и Средиземного моря до Исландии и Мурмана
<i>Odostomia turrita</i>	Восток Варангерфьорда, Кольский залив, губа Долгая, губа Ярнышная, губа Дальне-Зеленецкая	Западный Финмаркен (66°49' N) (Høisæter, 2009)	Восточная Атлантика: от Средиземного моря и Канарских островов до Мурмана
<i>Onoba improcera</i>	Губа Долгая, Западный Нокуевский залив, Открытое море (68°33' N, 38°03' E)	Запад Варангерфьорда (Wagén, 1996), Белое море (Nekhaev et al., 2014)	Исландия, Шпицберген, северная Норвегия, вероятно Земля Франца Иосифа
<i>Onoba leptalea</i>	Восток Варангерфьорда	Ян-Маен, Исландия, Земля Франца Иосифа (Waren, 1996; Nekhaev et al., 2014)	От Массачусетса до Карского моря
<i>Pseudosetia turgida</i>	Открытое море; 142-145 м (70°00' N, 33°30' E)	Район Гратангена (68°44' N) (Høisæter, 2009)	Восточная Атлантика: от Бискайского залива до Мурмана
<i>Retusa pellucida</i>	Губа Ура, Кольский залив, губа Долгая, губа Териберская, губа Ярнышная, губа Дальне-Зеленецкая	Район Лофотенских островов (Sars, 1878)	Восточная Атлантика: от Средиземного моря до Мурмана
<i>Taranis moerchi</i>	Восток Варангерфьорда, открытое море (69°30' N, 33°23' E)	Район Вадсё (Høisæter, 2009)	Восточная Атлантика: от Средиземного моря до Мурмана
<i>Thesbia nana</i>	Открытое море (70°00' N, 33°30' E), Кольский залив	Восточный Финмаркен (Høisæter, 2009)	Исландия, Шетландские острова, Скандинавия, Мурман

Моллюски *Alvania punctura*, *Obtusella intersecta*, *Onoba improcera*, *Onoba leptalea* и *Pseudosetia turgida* относятся к Rissoidae; *Chrysallida eximia*, *Odostomia*

turrita и *Menestho albula* – к Pyramidellidae; *Eulima bilineata* и *Haliella stenostoma* – к Eulimidae; *Taranis moerchi* и *Thesbia nana* – к Raphitomidae, *Skenea rugulosa* и *Skenea ossiansarsi* – к Skeneidae. Остальные виды, недавно отмеченные для Баренцева моря, уникальны для своего семейства.

Среди внутренних акваторий наибольшее число фаунистических находок было сделано в Кольском заливе (8 видов), а также губах Ярнышная (7 видов) и Зеленецкая (7 видов). Кроме того, шесть находок было сделано на второй станции разреза «Кольский Меридиан» (70°00'N 33°30'E). Виды, неизвестные ранее из российской части Баренцева моря, также были обнаружены в губе Долгая (5 видов), восточной части Варангерфьорда (5 видов), губах Ура (2 вида) и Териберская (2 вида), заливах Мотовский (1 вид) и Западный Нокуевский (1 вид). Закономерностей в приуроченности новых находок к какому-либо батиметрическому горизонту не выявлено.

Из рассматриваемых, только четыре вида – *Bogasonia volutoides*, *Skenea ossiansarsi*, *Onoba improcera* и *Onoba leptalea* были обнаружены ранее как в бассейне северной Атлантики так и в азиатских арктических морях или в Белом море, но до сих пор не были достоверно известны из российских вод Баренцева моря. Остальные виды до недавнего времени были известны только из районов лежащих к западу от Кольского полуострова.

Двенадцать видов (*Alvania punctura*, *Aclis sarsi*, *Aporrhais pespelicani*, *Eulima bilineata*, *Gibbula cineraria*, *Haliella stenostoma*, *Nassarius incrassatus*, *Obtusella intersecta*, *Odostomia turrita*, *Pseudosetia turgida*, *Retusa pellucida*, *Taranis moerchi*) распространены в восточной части Атлантического океана от южного побережья Европы (в ряде случаев от побережья Марокко и/или Средиземного моря) до Мурмана, т. е. характеризуются субтропическо-бореальным типом распространения.

Только три вида (*Bogasonia volutoides*, *Menestho albula* и *Onoba leptalea*) не известны из вод северной Норвегии, при том, что большинство видов было отмечено в норвежской части Варангерфьорда и/или у Финмаркена, т. е. в районах

непосредственно граничащих с Мурманским берегом.

Четырнадцать видов (*Alvania punctura*, *Aclis sarsi*, *Bogasonia volutoides*, *Chrisallida eximia*, *Menestho albula*, *Skenea rugulosa*, *Obtusella intersecta*, *Odostomia turrita*, *Onoba improcera*, *Onoba leptalea*, *Pseudosetia turgida*, *Retusa pellucida*, *Taranis moerchi*, *Thesbia nana*) имеют максимальный промер раковины менее 5 мм.

6.3. Пригодность предшествующих данных по фауне Мурмана для сравнения

Можно выделить четыре основные группы методических причин, по которым сведения о фауне моллюсков Баренцева моря могли оказаться неполными и рассмотренные виды могли быть не учтены ранее: 1) неполный охват территории экспедиционными исследованиями; 2) использование методов сбора, не позволяющих полностью выявить видовой состав; 3) неверные предыдущие определения; и 4) неполнота опубликования фаунистических данных. Ниже каждая группа причин будет рассмотрена подробнее.

Охват экспедиционными исследованиями. Гидробиологические исследования на Мурмане регулярно проводились с конца XIX века. При этом Кольский залив (Дерюгин, 1915; Алексеев, Галкин, 1981; Фролова и др., 1997) и окрестности посёлка Дальние Зеленцы (в особенности губы Дальне-Зеленецкая и Ярнышная) изучались наиболее подробно и в течении наиболее продолжительного времени (Герценштейн, 1885; Ушаков, 1948; Алексеев, Галкин, 1981; Голиков и др., 1993). Менее детальному исследованию подверглись Варангерфьорд, Мотовский залив, губа Ура и прилегающие акватории, губа Долгая, губа Териберская (Герценштейн, 1885; Thiele, 1928; Зацепин, 1962; Алексеев, Галкин, 1981; Анисимова, Фролова, 1994; Фролова и др., 2003). На разрезе «Кольский Меридиан» мониторинговые исследования ведутся с 1900 года по настоящее время (Дерюгин, 1924; Несис, 1960). Таким образом, предыдущие исследования донной фауны охватывали те же районы что и современные. Оценить, однако, степень охваченности различных

типов донных сообществ, и полноту выявления локальных фаун указанных акваторий в большинстве случаев возможным не представляется.

Различия в методах сбора материала. Первоначально сбор материала в прибрежных водах Мурмана производился только донным тралением, преимущественно с использованием трала Сигсби с борта судна или лодки (Дерюгин, 1915; 1924; Ушаков, 1948; Милославская, 1958). Позднее сборы донной фауны стали проводиться при помощи дночерпателей различного типа с площадью охвата 0,1 м², 0,25 м², реже – 0,0625 м² (Зенкевич, 1927; Филатова, 1938; Зацепин, 1962), а с 1960-х распространение получил водолазный метод сбора (Пропп, 1966; Голиков и др., 1993). При этом отбор проб тралением, дночерпателем и водолазами не применялись одновременно: как правило в определённый период или в определённой экспедиции применялся только один, реже два различных метода сбора. Каждая из использованных методик имеет свои ограничения. В частности, использование примитивных донных тралов может приводить к существенному недоучёту фауны, и в особенности, мелких форм (Зенкевич, 1927; Anderson, Rice, 2006; Eleftheriou, Moore, 2013). Напротив, использование учётных площадок небольшого размера является вероятной причиной отсутствия многих видов крупных моллюсков в современных сборах (Nekhaev, 2014).

Немаловажным представляется, что вплоть до конца 1980-х годов промывка материала получаемого при помощи тралов и дночерпателей осуществлялась через сито с крупной ячейей, а разборка проб производилась непосредственно на борту судна (реже – в лаборатории) без использования стереомикроскопа, что могло являться причиной недоучёта многих видов с небольшими размерами и/или невысокой плотностью поселения видов (Любина, 2011; Анисимова, неопубл.). Применяемая ныне схема количественных сборов, при которой грунт после промывки через сито с ячейей 0,5-1 мм фиксируют формалином и, в дальнейшем разбирают в лаборатории с использованием стереомикроскопа окончательно вошла сравнительно недавно (Анисимова, неопубл.).

В большинстве публикаций методы сбора и первичной обработки материала

описаны лишь в самых общих чертах. Сведения о количестве отобранных проб, а также информация о местах сбора приводится не всегда. Данные о числе повторностей, собранных на одной станции стали приводиться лишь в недавних работах, при том, что попыток сравнить видовой состав разных повторностей, и, соответственно оценить полноту его выявления не предпринималось.

Возможность неверной идентификации. Чаще всего возможность предыдущей неверной видовой идентификации допускается лишь при наличии в регионе родственных видов, схожих по морфологии. На практике ошибочные определения не всегда относятся к морфологически близким видам, или близким таксонам, а корректность идентификации зависит в большей степени от опыта специалиста, осуществляющего таксономическую обработку материала и от использованной таксономической литературы. Тогда как систематик может различить даже очень схожие морфологически виды, несистематик на основе наиболее лёгких для анализа признаков выделяет морфологические группы, которые могут быть охарактеризованы как «распознаваемые единицы» [«Recognizable Taxonomic Units»], либо ограничиться определением организма до родового или более высокого уровня (Cranston, 1990; Beattle, Oliver, 1994; New, 1996). В то же время, опубликованные ошибки в определениях моллюсков даже на уровне семейства, в том числе для видов, уже известных с исследуемой территории, сделанные специалистами-малакологами неоднократно демонстрировались (Сиренко, 1993; Chaban, Nekhaev, 2013; Nekhaev et al., 2014).

Показательно также, что автором настоящей работы при первоначальном определении *Odostomia turrita* была принята за *Peringia ulvae*, *Nassarius incrassatus* за *Buccinum undatum*, *Gibbula cineraria* за *G. tumida*, *Bogasonia volutoides* и *Taranis moerchi* за *Nepotilla amoena*, *Retusa pellucida* за *Cylichna alba* и т. д., ошибки были выявлены лишь в ходе неоднократного пересмотра материала.

На ранних этапах исследования даже в обзорных работах, а также исследованиях общегидробиологической направленности в идентификации моллюсков были задействованы специалисты-систематики (Дерюгин, 1915; 1924;

Филатова, 1938; Ушаков, 1948). Однако многие определения производились непосредственно во время экспедиций или в лабораториях без использования специальной оптики. Кроме того, несмотря на то, что формально состав признаваемых, на то время валидными видов, обитавших в прибрежных водах Скандинавии и смежных районах северной Атлантики был примерно сопоставим с современным (Sars, 1878; Friele, Grieg, 1901), подход к их идентификации отличался. В частности, ранее больший вес придавался форме взрослой раковины и наиболее развитым элементам её скульптуры, тогда как признаки радулы, эмбриональной раковины, и половой системы признаваемые в настоящее время необходимыми для идентификации многих видов, недооценивались или не учитывались вовсе (Bouchet, Strong, 2010). Закономерно, что многие ранние сведения о видовом составе моллюсков устарели.

В дальнейшем идентификация материала осуществлялась непосредственно гидробиологами, а подробные сведения о методике определения в публикациях не приводились.

Основным определительным пособием долгое время служил «Определитель фауны и флоры северных морей СССР» под редакцией Н.С. Гаевской, где раздел по брюхоногим и двустворчатым моллюскам был написан З.А. Филатовой и В.И. Зацепиным (1948) и включал определительные таблицы и/или иллюстрации для 101 вида *Gastropoda*. Несмотря на то, что определитель был ориентирован в большей степени на студентов биологических специальностей и содержал преимущественно информацию о наиболее характерных видах, он нашёл широкое применение среди гидробиологов в качестве основного пособия для определения моллюсков Баренцева моря. Позднее при идентификации моллюсков стали использовать определитель моллюсков Белого моря (Голиков, 1987), содержащий сведения о 111 видах брюхоногих. Специальные ревизии и определители, как правило, не привлекались, что повлекло к недоучёту видов, отсутствовавших в указанных пособиях, или многократному повторению ошибок в них допущенных.

Оценить реальную достоверность определений в каждом конкретном случае

при отсутствии музейных коллекций и опубликованных описаний обнаруженных экземпляров возможным не представляется. В любом случае, неверные определения могут являться одной из основных причин недоучёта видового богатства моллюсков в регионе.

Неполнота опубликования данных. В работах, затрагивающих причины обнаружения ранее не известных из вод Мурмана видов, неполнота опубликования информации как причина недостатка фаунистических сведений не рассматривается. В то же время, вывод о том, является ли вид новым для фауны региона или нет, делается на основании сравнения с ранее опубликованными данными.

Общий обзор работ, содержащих сведения о фауне раковинных *Gastropoda* Мурмана приведён в Главе 1. Так как большинство исследований были направлены на общую гидробиологическую характеристику акваторий, в публикациях, как правило, уделялось внимание лишь массовым, вносящим существенный вклад в экосистему. При этом фаунистические списки не были опубликованы даже по результатам таких время- и ресурсозатратных исследований как количественная оценка донных сообществ открытой юго-западной части Баренцева моря (Зацепин, 1962), двухлетний мониторинг экосистемы губы Ярнышная (Голиков и др., 1993). Более того, не были опубликованы видовые списки моллюсков, собранных в ходе тотальных съёмов Баренцева моря 1924-1932 и 1968-1970 годов, в ходе которых был собран и обработан материал соответственно с 477 и 543 станций (Броцкая, Зенкевич, 1939; Антипова, 1975). Постапционные видовые списки беспозвоночных, отмеченных на стандартном разрезе «Кольский Меридиан» за более чем столетний период исследований были опубликованы лишь единожды и обобщают материалы самых ранних изысканий (Дерюгин, 1924).

Таким образом, из четырёх разобранных пунктов удовлетворительным можно признать лишь общий охват территории экспедиционными исследованиями. Тогда как ни чередование в разные периоды исследования техник сбора и первичной

обработки материала, ни качество его определения, ни полноту публикации результатов фаунистических исследований нельзя признать достаточными для уверенной интерпретации новых находок моллюсков как результата изменения их ареалов, а не скудности доступной информации. Перечисленные обстоятельства могут являться причиной недоучёта, представителей всех таксономических и размерных групп моллюсков.

6.4. Соотношение находок «северных» и «южных» видов

При интерпретации новых находок тепловодных видов не учитывается как своеобразие фауны региона, так и специфика её изученности. Виды с бореальными и субтропическо-бореальными типами ареалов, равно как и типично арктические виды за редким исключением не вносят существенного вклада как в фауну так и в население прибрежных вод Мурмана (Любина и др., 2012а), однако многие из них являются обычными или даже массовыми в смежных акваториях. Редкие у берегов Мурмана виды моллюсков с арктическими ареалами встречаются значительно чаще и достигают высокой плотности поселения в восточной и северной частях Баренцева моря. Тоже справедливо и для «южных» видов, с той лишь разницей, что они распространены вдоль побережья Скандинавии и северной Европы.

При этом, актуальные претендующие на полноту фаунистические списки моллюсков до недавнего времени имелись лишь для российской части Баренцева моря в целом, но не для отдельных её частей (Брызгин и др., 1981; Golikov, 1995; Golikov et al., 2001). По указанной причине находки арктических видов в юго-западной части Баренцева моря остаются без должного внимания, так как формально эти виды уже включены в фауну более крупной акватории и российских морей в целом. Кроме того, такие виды, как правило, присутствуют в популярных определителях и соответственно более просты в идентификации для неспециалистов.

На основе анализа как собственных, так и литературных данных, помимо видов, новых для фауны России, было выявлено пять видов раковинных брюхоногих моллюсков, ранее известных из российской части Баренцева моря но не указанных в работах, посвящённых фауне Мурманского берега (Nekhaev, 2014): *Skenea basistriata*, *Alvania moerchi*, *Liostomia eburnea*, *Menestho truncatula*, *Hemiaclis ventrosa*. Все перечисленные виды распространены в прилежащих водах Баренцева моря к востоку от Мурмана а также соседних Карском и/или Белом морях характеризующихся преимущественно арктической фауной. Таким образом, с учётом пяти видов (*Bogasonia volutoides*, *Menestho albula*, *Skenea ossiansarsi*, *Onoba improcera*, *Onoba leptalea*) отмеченных впервые для Баренцева моря в недавнее время и распространённых в арктическом бассейне число находок видов раковинных брюхоногих моллюсков с арктическим ареалом сопоставимо с таковым для видов с ареалами субтропическо-бореальными, что в целом соответствует пропорциям видов с указанными типами распространения в фауне северо-западной части Баренцева моря в целом (Голиков, 1986; Любина и др, 2012а; Nekhaev, 2014). Таким образом, находки арктических видов раковинных Gastropoda, не отмеченных ранее в юго-западной части Баренцева моря происходят примерно с той же частотой, что и находки видов с субтропическо-бореальным типом распространения.

6.5. Другие возможные причины изменений в распространении раковинных Gastropoda Мурмана

Примечательно, что при анализе новых находок практически всегда исключается из виду возможность изменений ареалов в связи с естественными процессами или с деятельностью человека. При этом, нативные, не связанные с климатом изменения в распространении беспозвоночных хорошо известны и должны рассматриваться первоочерёдно в случае реально доказанных изменений видовых границ (Parmesan, Yohe, 2003).

Указанные обстоятельства позволяют рассмотреть обнаруженные изменения в

связи с общими закономерностями популяционной динамики у различных организмов. Крупные устойчивые популяции так или иначе имеют прерывистую структуру, в крайних случаях состоящую из: 1) основной популяции и отстающих в пространстве относительно малочисленных популяций («популяционных островов»), 2) из сети сравнительно близко расположенных друг к другу «популяционных островов» (Harrison, 1991). При этом, постоянно существует только основная популяция (или большая часть «островов» во втором случае), тогда как отдельные небольшие популяции даже при стабильных для основной популяции условиях имеют сравнительно небольшое время существования, и их вымирание не всегда удаётся связать с изменениями условий обитания (Schoener, Spiller, 1987; Harrison et al., 1988; Harrison, 1991). Для популяций морских организмов также характерно наличие отдельных «островов», скорость повторного возобновления которых зависит как от особенностей расселения каждого конкретного вида, так и особенностей занимаемого им биотопа (Keough, 1984; Grimm et al., 2003).

Другая модель подразумевает наличие в сообществе «основных» и «сателлитных» видов (Hanski, 1982a; 1982b; Collins, Glenn, 1991). Первые в пределах определённой территории характеризуются высокими показателями обилия, и частой встречаемостью (90% или более), тогда как вторые – низким обилием и относительной редкостью. При этом, для «сателлитных» популяций характерно образование «островов» и их локальное вымирание а также трудно предсказуемая динамика. Даже самые часто встречаемые виды брюхоногих моллюсков в прибрежной зоне Мурмана не были отмечены более чем на четвёртой части всех станций, тогда как вклад в общую биомассу сообществ раковинных *Gastropoda* в рассматриваемом районе за редким исключением очень низкий (Филатова, 1938; Зацепин, 1962; Любина и др., 2012б; 2014). Таким образом, популяции брюхоногих моллюсков в прибрежной зоне Мурмана являются «сателлитными» для которых локальные вымирания с последующим образованием новых популяций и трудно прогнозируемая динамика могут

являться нормой, а не реакцией на изменения окружающей среды.

Для большинства обитающих в районе исследования видов с бореальным и субтропическо-бореальным типами распространения побережье Мурмана является северо-восточной границей их ареала. Численность популяций у таких видов может быть существенно ниже чем в более южных частях ареала, а успешное пополнение популяций случаются нерегулярно, как это показано для двустворчатого моллюска *Cerastoderma edule* (L., 1758) распространённого от севера Африки до Мурманского побережья (Генельт-Яновский, 2007). Таким образом, в случае гибели локальной популяции её восстановление на удалении от основной и относительно низкой плотности соседних может происходить крайне медленно, а появление нового поселения не обязательно может совпадать с местом старого. Если такое локальное вымирание (или понижение численности популяции) совпадёт с периодом во время которого наблюдаются аномальные средние температуры, то оно будет рассматриваться как влияние климатических флуктуаций на популяцию.

Кроме того, долговременная, не связанная очевидно с изменениями среды, популяционная динамика была прослежена для некоторых видов массовых брюхоногих и двустворчатых моллюсков обитающих в водах Мурмана и соседнего Белого моря (Матвеева, 1974; Gerasimova, Maхomovich, 2012), и соответственно её можно предположить и для сравнительно редких видов, изменения в популяциях которых как правило ещё менее предсказуемы (Hanski, 1982). Более того, как кратковременная так и долговременная динамика известна для многих вновь обнаруженных у берегов Мурмана видов моллюсков (Høisæter, 1989; Simkanin et al., 2005).

Соответственно, зафиксированные ранее изменения могли являться следствием неверной интерпретации случайных (или вызванных иными причинами) популяционных процессов. Можно предложить и более сложный сценарий: единожды вызванное климатическими причинами изменение в распространении нескольких видов привело к нарушению их динамики и

последующие аналогичные флуктуации климата пришлось на период, когда указанные популяции не вернулись к своему исходному состоянию. Подобная хаотическая динамика, при которой одинаковое воздействие на сообщество на разных этапах, даже близких по времени приводит к совершенно различному отклику экосистемы достоверно показана для литоральных сообществ (Beninca et al., 2015). В этом случае можно также предполагать, что ответ на одинаковые изменения будет различаться в зависимости от фазы во время которой происходило воздействие на популяцию, и соответственно будет отличаться от прогнозируемого. Для однозначной интерпретации поведения системы необходимо либо сопоставление её поведения в изменяющихся условиях с таковым при стабильных условиях, либо обнаружение существенных отклонений от прогнозируемого состояния. В случае с изменениями видовых ареалов брюхоногих моллюсков в прибрежных водах Мурмана первое из вышеперечисленного невозможно, а второго не наблюдается.

6.6. Заключительные замечания

Таким образом ни один из разобранных пунктов не позволяет с уверенностью говорить об изменении фауны раковинных *Gastropoda* в связи с потеплением. Более того, как анализ соотношения числа разных по типу распространения видов, так и попытка выявить естественную динамику малакофауны региона, в значительной степени ограничены недостаточностью существующих сведений. Данные для выявления связи между распространением видов и изменением условий среды должны включать не только полные видовые списки, но также и сведения об экологических предпочтениях, жизненных циклах и многолетней популяционной динамике исследуемых видов. В этом случае сравнительно редкие организмы, не образующие сколь-либо значительных поселений, к коим относятся все вновь обнаруженные виды моллюсков не могут служить хорошими индикаторами климатических изменений. Более того при оценке влияния климата

на биоту, оптимальным представляется не учитывать вовсе несистематические сообщения о случайных находках единичных видов ввиду их предвзятости (Thomas, 2010).

Сама по себе невозможность достоверно доказать гипотезу не является её опровержением, однако должна послужить причиной воздержаться от необоснованных спекуляций. Климат является одним из ведущих факторов, обуславливающих распределение живых организмов на планете, и, вероятно оказывает влияние и на изменения фауны моллюсков Мурмана, которое на настоящем этапе нельзя достоверно выявить. Важно также, что моллюски – не единственные представители донной фауны, для которых была предложена возможность изменений распространения в связи с потеплением, однако они являются одним из наиболее хорошо изученных крупных таксонов беспозвоночных Баренцева моря, поэтому приведённые в настоящем исследовании рассуждения во многом применимы и к другим представителям фауны беспозвоночных Мурмана.

Выводы

- 1) В прибрежных водах Мурмана известно 148 видов раковинных Gastropoda, которые относятся к 87 родам, 39 семействам и 26 надсемействам. Двадцать один вид впервые отмечен для фауны России, ещё три – для российской части Баренцева моря. Три вида ранее были указаны для фауны России ошибочно.
- 2) Фауна раковинных Gastropoda исследуемого района беднее таковой прилегающей северной Норвегии, что может быть обусловлено как недостаточной изученностью фауны Мурмана, так и большим разнообразием условий обитания у побережья северной Норвегии. Видовой состав раковинных Gastropoda Белого моря беднее такового Мурмана, но включает ряд видов достоверно из вод Мурмана неизвестных.
- 3) Горизонтальное распределение раковинных Gastropoda вдоль Мурманского побережья сравнительно однороднообразно. Значительные фаунистические различия отмечены между верхней сублиторалью и нижней сублиторалью, граница между которыми проходит примерно на глубине 80 м.
- 4) Наибольшее видовое богатство и биомасса раковинных Gastropoda в сублиторали приурочены к сообществам твёрдых субстратов и зарослям макрофитов на сравнительно небольших глубинах. На каменистой литорали распределение моллюсков обусловлено расположением рассматриваемого участка.
- 5) Высказанное ранее предположение о колебаниях границ ареалов отдельных видов в связи с климатическими флуктуациями по современным данным поддержки не находит. Находки новых для фауны России видов в районе Мурманского берега не могут быть однозначно интерпретированы как результат расширения их ареалов в связи с изменениями климата.

Литература

1. Алексеев А.П., Галкин Ю.И. 1981. Отечественные исследования бентоса в морях Северного Ледовитого океана. *Труды Всесоюзного гидробиологического общества*, 21: 41-59.
2. Алексеев Д.О., Горничных А.В. 2009. Новый вид брюхоногого моллюска *Buccinum fraussenii* sp. nov. (Gastropoda, Buccinidae) с замечаниями о внутривидовой структуре *Buccinum scalariforme* Beck in Møller, 1842. *Ruthenica*, 19(1): 1- 18.
3. Анисимова Н.А. 2000а. Биогеографический анализ фауны. *Современный бентос Баренцева и Карского морей*. Апатиты: изд-во КНЦ РАН. С. 237-255.
4. Анисимова Н.А. 2000б. Распространение иглокожих в губах и заливах моря на примере губы Ярнышная. *Современный бентос Баренцева и Карского морей*. Апатиты: изд-во КНЦ РАН. С. 275-299.
5. Анисимова Н.А., Фролова Е.А. 1994. Бентос губы Долгой восточного Мурмана. Состав. Количественное распределение. *Гидробиологические исследования в заливах и бухтах северных морей России*. Апатиты: изд-во КНЦ РАН, с. 61-92.
6. Анистратенко В.В., Стадниченко А.П. 1994. *Литторинообразные, риссоидобразные. Фауна Украины. Выпуск 1. Книга 2*. Киев: Наукова думка. 175 с.
7. Антипова Т.В. 1975. Распределение биомассы бентоса в Баренцевом море. *Труды ПИНРО*, 35: 121-124.
8. Беляев Г.М., Бирштейн Я.А., Богоров В.Г., Виноградова Н.Г., Виноградов М.Е., Зенкевич Л.А. 1959. О схеме вертикальной биологической зональности океана. *Доклады АН СССР*, 129(3): 658-661.
9. *Биологический энциклопедический словарь* (ред. М.С. Гиляров). 1986. М.: Советская энциклопедия, 831 с.

10. Бритаев Т.А., Удалов А.А., Ржавский А.В. 2010. Структура и многолетняя динамика сообществ мягких грунтов заливов Баренцева моря. *Успехи современной биологии*, 130 (1): 50-62.
11. Броцкая В.А., Зенкевич Л.А. 1939. Количественный учёт донной фауны Баренцева моря. *Труды ПИНРО*, 4: 5-98.
12. Брызгин В.Ф., Денисенко Н.В., Денисенко С.Г., Калужный Э.Е., Рыжов В.М. 1981 *Животные и растения Баренцева моря*. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН. 188 с.
13. Богданов И.П. 1990. *Моллюски подсемейства Oenopotinae (Gastropoda, Pectinibranchia, Turridae) морей СССР*. Л.: Наука. 1990. 223 с.
14. Галкин Ю.И. 1955. *Брюхоногие моллюски трохиды дальневосточных и северных морей СССР*. Л.: изд-во ЗАН АН СССР., 131 с.
15. Галкин Ю.И. 1976. Распределение моллюсков семейства Trochidae в Баренцевом море в связи с современными изменениями климата. *Донная фауна краевых морей СССР*. М.: Наука. С. 61-77.
16. Галкин Ю.И. 1984. О путях расширения ареалов бореальных видов в процессе «потепления Арктики» (на примере моллюска *Iothia fulva* – Gastropoda: Lepetidae). *Бентос Баренцева моря: распределение, экология и структура популяций*. Апатиты: изд-во КФ АН СССР. с. 11-32.
17. Галкин Ю.И. 1986. Многолетние изменения донной фауны. *Жизнь и условия её существования в бентали Баренцева моря*. Апатиты: изд-во Кольского филиала АН СССР, с. 43-52.
18. Генельт-Яновский Е.А. 2007. Сердцевидка съедобная *Cerastoderma edule* на северо-восточной границе ареала (Мурманское побережье, Баренцево море). *Бюллетень Дальневосточного малакологического общества*, 11: 107-115.
19. Герценштейн С.М. 1885. Материалы к фауне Мурманского берега и Белого моря. I. Моллюски. *Труды Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей*, 16 (2): 635-814.
20. Голиков А.Н. 1963. *Брюхоногие моллюски рода Neptunea Volten*. Фауна

- СССР, Том 5, Вып. 1. М.-Л.: Изд-во Академии наук СССР. 217 с.
21. Голиков А.Н. 1980. *Моллюски Vissiniinae Мирового океана*. Фауна СССР, Том 5, Вып. 2. 466 с.
22. Голиков А.Н. 1982. О принципах районирования и унификации терминов в морской биогеографии. *Морская биогеография: предмет, методы, принципы районирования*. М.: Наука, с. 94-99.
23. Голиков А.Н. 1986а. Структура фауны и распределение раковинных брюхоногих моллюсков. *Жизнь и условия её существования в бентали Баренцева моря*. Апатиты: Изд-во КФ АН СССР. С. 126-131.
24. Голиков А.Н. 1986б. Брюхоногие моллюски семейства Trichotropidae в умеренных и холодных водах Северного полушария. *Труды Зоологического института Академии наук СССР*, 152: 11-29.
25. Голиков А.Н. 1987. Класс Gastropoda. В сб. *Моллюски Белого моря*. Л.: Наука, с. 41-148.
26. Голиков А.Н. 1988. Брюхоногие моллюски отряда Cerithiiformes в северном ледовитом океане и умеренных водах северо-западной части Тихого океана. *Зоологический журнал*, 67(4): 495-505.
27. Голиков А.Н. 1990. Раковинные брюхоногие моллюски моря Лаптевых. *Исследования фауны морей*, 37: 365-384.
28. Голиков А.Н., Анисимова Н.А., Голиков А.А., Денисенко Н.В., Каптилина Т.В., Меншуткин В.В., Меншуткина Т.В., Новиков О.К., Пантелеева Н.Н., Фролова Е.А. 1993. *Донные сообщества и биоценозы губы Ярнышной Баренцева моря и их сезонная динамика*. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН. 54 с.
29. Голиков А.Н., Кусакин О.Г. 1978. Раковинные брюхоногие моллюски литорали морей СССР. Л.: Изд-во ЗИН АН СССР, 292 с.
30. Голиков А.Н., Скарлато О.А. 1977. Состав, распределение и экология брюхоногих и двустворчатых моллюсков у архипелага Земля Франца Иосифа. *Исследования фауны морей*, 14: 313-390.
31. Голиков А.Н. Сиренко Б.И. 1983. Состав и распределение брюхоногих

- моллюсков отряда Naticiformes морей СССР. *Зоологический Журнал*, 62(9): 1334-1342.
32. Голиков А.Н., Старобогатов Я.И. 1988. Вопросы филогении и системы переднежаберных брюхоногих моллюсков. *Труды Зоологического института АН СССР*, 178: 4-77.
33. Городков К.Б. 1984. Типы ареалов насекомых тундры и лесных зон европейской части СССР. *Ареалы насекомых Европейской части СССР*. Л.: Наука. С. 2-21.
34. Гранович А.И., Михайлова Н.А., Знаменская О., Петрова Ю.А. 2004. Видовой состав моллюсков рода *Littorina* (Gastropoda: Prosobranchia) Восточного Мурмана. *Зоологический журнал*, 83(11): 1305-1316.
35. Гранович А.И., Лоскутова З.И., Грачева Ю.А., Михайлова Н.А. 2008. Морфометрический анализ моллюсков видového комплекса *saxatilis* (Coenogastropoda, Littorinidae): проблемы идентификации и статус видов. *Зоологический Журнал*, 87(12): 1425-1436.
36. Гурьянова Е.Ф. 1939. К вопросу о происхождении и развитии фауны Полярного бассейна. *Известия АН СССР*, (5): 679-704.
37. Деарт Ю.В., Фролов А.А., Манушин И.Е. 2013. Двустворчатые моллюски *Arba prismatica* (Montagu, 1808) и *Gari fervensis* (Gmelin, 1791) – новые виды для фауны российского сектора Баренцева моря. *Российский журнал биологических инвазий* (1): 27-40.
38. Дерюгин К.М. 1915. Фауна Кольского залива и условия её существования. *Записки Академии наук. Физико-математическое отделение, серия 8*, 34(1): 1-929.
39. Дерюгин К.М. 1924. Баренцево море по Кольскому меридиану. *Труды Северной научно-промысловой экспедиции*, 19: 1-108.
40. Добровольский А.Д., Залогин Б.С. 1982. *Моря СССР*. Москва: изд-во Московского университета, 192 с.
41. Дуров И.М. 1929. Опыт терминологического словаря рыбного промысла

- поморья. *Материалы Соловецкого общества краеведения*, 19: 3-180.
42. Жирков И.А. 2001. *Полихеты Северного ледовитого океана*. М.: Янус. 632 с.
43. Жирков И.А. 2010. *Жизнь на дне. Био-география и био-экология бентоса*. М.: КМК, 245 с.
44. Зацепин В.И. 1962. Сообщества фауны донных беспозвоночных Мурманского побережья Баренцева моря и их связь с сообществами северной Атлантики. *Труды Всесоюзного гидробиологического общества*, 12: 246-344.
45. Зезина О.Н. 2005. О вертикальной, циркумконтинентальной и широтной зональности донной фауны в батии океана. *Океанология*, 45(3): 425-430.
46. Зенкевич Л.А. 1927. Количественный учёт донной фауны Печерского района Баренцова и Белого моря. *Труды Пловучего Морского Научного Института*. 2(4): 3-64.
47. Зенкевич Л.А. 1963. *Биология морей СССР*. М.: Изд-во АН СССР. 740 с.
48. Ивантер Э.В., Коросов А.В. 2003. *Введение в количественную биологию*. Петрозаводск: изд-во ПетрГУ, 304 с.
49. Кантор Ю.И. 1981. Видовой состав и распределение брюхоногих моллюсков семейства Vucsinidae Восточного Мурмана. *Зоологический журнал*, 60 (8): 1145-1150.
50. Кантор Ю.И. 1990. *Брюхоногие моллюски Мирового океана: подсемейство Volutopsinae*. М.: Наука, 178 с.
51. Кантор Ю.И. Сысоев А.В. 2006. Морские и солоноватоводные брюхоногие моллюски России и сопредельных стран: Иллюстрированный каталог. М.: КМК, 371 с.
52. Кафанов А.И. 2005. *Историко-методологические аспекты общей и морской биогеографии*. Владивосток: изд-во Дальневосточного университета, 208 с.
53. Кленова М.В. 1940. Осадки Баренцева моря. *Доклады академии наук СССР*, 26(8): 803-807.

54. Константинова Н.А. 2000. Анализ ареалов печеночников севера Голарктики. *Arctoa*, 9: 29-94.
55. Крылов В.В., Семёнов В.Н. 1984. Комбинаторные модели хорологической структуры в биогеографии морского бентоса. *Бентос Баренцева моря: распределение, экология и структура популяций*. Апатиты: изд-во КНЦ РАН
56. Кузнецов В.В. 1948а. Биоэкологическая характеристика массовых видов морских беспозвоночных. Биологический цикл *Lacuna vincta* (Montagu) [= *Lacuna divaricata* Fabricius] на Восточном Мурмане. *Труды Мурманской биологической станции*, 1: 192-214.
57. Кузнецов В.В. 1948б. Биоэкологическая характеристика массовых видов морских беспозвоночных. Часть II. Биологический цикл *Margarita helicina* (Phipp.) восточного Мурмана и Белого моря. *Известия академии наук. Серия Биологическая* (5): 538-564.
58. Кузнецов В.В. 1960. *Белое море и биологические особенности его флоры и фауны*. М.: изд-во АН СССР. 322 с.
59. Лейбсон Р.Г. Количественный учёт донной фауны Мотовского залива. *Труды ПИНРО*, 4: 127-198.
60. Лепехин И.И. 2009. Дневные записки путешествия академика Ивана Лепехина по разным провинциям Российского государства. *Северные ворота России: сообщения путешественников XVI-XVIII веков об Архангельске и Архангельской губернии*. Москва: ОГИ, с. 115-221.
61. Литке Ф.П. 1948. *Четырёхкратное путешествие в Северный ледовитый океан на военном бриге «Новая Земля»*. М.: Географгиз, 334 с.
62. Любин П.А. 2003. Фауна и экология раковинных брюхоногих моллюсков Карского моря. *Фауна беспозвоночных Карского, Баренцева и Белого морей (информатика, экология, биогеография)*. Апатиты: изд-во КНЦ РАН. С. 130-195.
63. Любина О.С., Зимина О.Л., Фролова Е.А., Фролов А.А., Нехаев И.О., Гарбуль Е.А. 2012а. Особенности распределения зообентоса в прибрежной

- зоне Кольского полуострова. *Вестник Мурманского государственного технического университета*, 15(4): 776-785.
64. Любина О.С., Зимина О.Л., Фролова Е.А., Фролов А.А., Дикаева Д.Р., Пантелеева Н.Н., Нехаев И.О., Гарбуль Е.А. 2012б. Распределение зообентоса на мягких грунтах в губах Ивановская и Дроздовка Восточного Мурмана (Баренцево море). *Доклады академии наук*, 447(2): 230-234.
65. Любина О.С. 2000. Амфиподы (Amphipoda, Gammaridea) Варангер-фьорда и Мотовского залива. *Современный бентос Баренцева и Карского морей*. Апатиты: изд-во КНЦ РАН. С. 156-167.
66. Любина О.С. 2011. Морфология и распространение амфипод *Ericthonius stephenseni* и *Guernea nordenskjoeldi* (Crustacea) в Баренцевом и Карском морях. *Зоологический журнал*, 90 (3): 285-292.
67. Любина О.С., Ахметчина О.Ю., Фролова Е.А., Фролов А.А., Дикаева Д.Р. 2009. Зообентос литорали и сублиторали. Количественное распределение, пространственно-временная изменчивость. *Кольский залив: освоение и рациональное природопользование*. М.: Наука. С. 161-182.
68. Любина О.С., Зимина О.Л., Анисимова Н.А. 2012в. Распределение и изменчивость фауны амфипод (Crustacea, Amphipoda) на Кольском разрезе (Баренцево море). *Доклады академии наук*, 442 (3): 426-429.
69. Любина О.С., Зимина О.Л., Фролова Е.А., Фролов А.А., Ахметчина О.Ю., Нехаев И.О., Дикаева Д.Р., Гарбуль Е.А. 2014. Зообентос сублиторали губ Кольского полуострова. *Морские экосистемы и сообщества в условиях современных климатических изменений*. Спб.: Реноме. С. 131-148.
70. Матвеева Т.А. 1955а. Биология *Purpura lapillus* в районе Восточного Мурмана. *Труды Мурманской биологической станции*, 2: 48-61.
71. Матвеева Т.А. 1955б. Биология и биологический цикл *Astaea testudinalis* в районе Восточного Мурмана. *Труды Мурманской биологической станции*, 2: 32-47.
72. Матвеева Т.А. 1966. Биология некоторых видов рода *Vissium* на Восточном

- Мурмане. *Труды Мурманского морского биологического института*, 11 (15): 122-139.
73. Матвеева Т.А. 1974. Экология и жизненные циклы массовых видов брюхоногих моллюсков Баренцева и Белого морей. *Исследования фауны морей*, 13(21): 65-190.
74. Милославская Н.М. 1958. Температурный фактор в распределении двустворчатых моллюсков восточного Мурмана. *Труды Мурманской биологической станции*, 4: 140-150.
75. Мурманская область. Атлас., 2007. СПб: изд-во ФГУП «Аэрогеодезия», 76 с.
76. Наумов А.Д. 2006. Двустворчатые моллюски Белого моря. Опыт эколого-фаунистического анализа. *Исследования фауны морей*, 59(67): 367 с.
77. Несис К.Н. 1960. Изменения донной фауны Баренцева моря под влиянием колебаний гидрологического режима (на разрезе по Кольскому меридиану). *Советские рыбохозяйственные исследования в морях европейского севера*. М: изд-во ВНИРО. 1960. С. 129-137.
78. Несис К.Н. 1982. Зоогеография мирового океана: сравнение зональности пелагиали и регионального членения шельфа (по головоногим моллюскам). *Морская биогеография: предмет, методы, принципы районирования*. М.: Наука, с. 114-134.
79. Нехаев И.О. 2008. Видовой состав и структура фауны брюхоногих моллюсков акватории Зели Франца-Иосифа. *Природа шельфа и архипелагов европейской Арктики*, 8: 263-269.
80. Павлова Л.В., Бритаев Т.А., Ржавский А.В. 2007. Выедание бентоса молодью камчатского краба, *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815), в прибрежье Баренцева моря по данным экспериментальных исследований. *Доклады академии наук*, 414(4): 566-569.
81. Песенко Ю.А. 1982. *Приципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях*. М.: Наука, 287 с.
82. Пропп М.В. 1966. Донные сообщества ламинарии и литотамния. *Труды*

- Мурманской биологической станции*, 2: 17-31.
- 83.Разумовский С.М. 2011. *Труды по экологии и биогеографии (полное собрание сочинений)*. Москва: КМК. 722 с.
- 84.Сиренко Б.И. 1993. Раковина моллюсков в онтогенезе: её значение для таксономии и ошибки в классификации. *Ruthenica*, 3(2): 137-139.
- 85.Семёнов В.Н. 1986. Краткий очерк зоогеографии бентоса Баренцева моря и система биогеографических характеристик для северных морей. *Жизнь и условия её существования в бентали Баренцева моря*. Апатиты: Изд-во КФ АН СССР. С. 71-78.
- 86.Семёнов В.Н. 1990. Типология краевых морских бассейнов умеренной субарктической и арктической зон гумидного климатического пояса. *Биологические ресурсы шельфовых и окраинных морей Советского Союза*. М.: Наука, с. 7-20.
- 87.Славошевская Л.В. 1984а. Анализ организации Rissoacea (Mollusca, Gastropoda). 1. Нога, нервный и пищеварительный аппараты. *Зоологический Журнал*, 63(2): 176-184.
- 88.Славошевская, 1984б. Анализ организации Rissoacea (Mollusca, Gastropoda). 2. Половой аппарат. *Зоологический Журнал*, 63(3): 361-371.
- 89.Старобогатов Я.И., Ситникова Т.Я. 1985. Новый простой метод приготовления препаратов радулы моллюсков. *Труды Зоологического института АН СССР*, 135: 20-21.
- 90.Ушаков П.В. 1948. Мурманская биологическая станция академии наук СССР в губе Дальне-Зеленецкой и её первые научные работы. *Труды Мурманской биологической станции*, 1: 10-32.
- 91.Федяков В.В. 1986. Закономерности распределения моллюсков Белого моря. Ленинград: изд-во ЗИН АН СССР, 126 с.
- 92.Филатова З.А. 1938. Количественный учёт донной фауны юго-западной Баренцева моря. *Труды ПИНРО*, 2: 3-58.
- 93.Филатова З.А. 1957. Зоогеографическое районирование северных морей по

- распространению двустворчатых моллюсков. *Труды Института океанологии АН СССР*, 23: 195-215.
94. Филатова З.А., Зацепин В.И. 1948. Класс Gastropoda – брюхоногие моллюски. *Определитель фауны и флоры северных морей СССР*. М.: Советская наука, с. 358-401.
95. Фролов А.А. 2009а. Видовой состав и особенности распределения моллюсков надсемейства Pisidioidea (Mollusca, Bivalvia) в прибрежье Нижнетуломского водохранилища и эстуария р. Тулома (Кольский полуостров, Россия). *Биология внутренних вод* (4): 73-80.
96. Фролов А.А. 2009б. Двустворчатые моллюски верхней сублиторали среднего и южного колен залива. *Кольский залив: освоение и рациональное природопользование*. М.: Наука. С. 182-202.
97. Фролова Е.А., Митина Е.Г., Гудимов А.В., Сикорский А.В. 1997. Донная фауна сублиторали. *Кольский залив*. Апатиты: изд-во КНЦ РАН. С. 101-123.
98. Фролова Е.А., Анисимова Н.А., Фролов А.А., Любина О.С., Гарбуль Е.А., Гудимов А.В. 2003. Донная фауна Мотовского залива. *Фауна беспозвоночных Карского Баренцева моря и Белого морей*. Апатиты: изд-во КНЦ РАН. 2003. С. 218-239.
99. Фролова Е.А., Любина О.С., Дикаева Д.Р., Ахметчина О.Ю., Фролов А.А. 2007. Влияние климатических факторов на зообентос Баренцева моря (на примере нескольких массовых видов). *Доклады академии наук*, 416 (1): 139-141.
100. Цихон-Луканина Е.А. 1987. Трофология водных моллюсков. М.: Наука, 176 с.
101. Чабан Е.М. 1996. Заднежаберные моллюски семейства Diaphanidae (Gastropoda: Opisthobranchia) морей СССР. *Ruthenica*, 6(2): 127-148.
102. Чабан Е.М. 2004. Заднежаберные моллюски отряда Cephalaspidea Fischer, 1883 (Mollusca, Opisthobranchia) моря Лаптевых. *Исследования фауны морей*, 54: 71-87.

103. Чабан Е.М. 2008 Заднежаберные моллюски отрядов Cephalaspidea, Thecosomata, Gymnosomata (Mollusca, Opisthobranchia) Чукотского моря и Берингова пролива // Фауна и зоогеография бентоса Чукотского моря. *Исследования фауны морей*, 61 (69): 149-162.
104. Чабан Е.М., Мартынов А.В. 2006. Clade Cephalaspidea. *Морские и солоноватоводные брюхоногие моллюски России и сопредельных стран: иллюстрированный каталог*. М.: КМК. с. 250-261.
105. Шванвич Б.Н. 1917 Наблюдения над самкой и рудиментарным самцом *Entocolax ludwigi* Voight. *Зоологический вестник*, 2(1-2): 1-147.
106. Adey W.H. 1971. The sublittoral distribution of crustate corallines on the Norwegian coast. *Sarsia*, 46(1): 41-58.
107. Aktipis S., Giribet G. 2012. Testing relationships among the Vetigastropoda taxa: A molecular approach. *Journal of Molluscan Studies*, 78: 12-27.
108. Anderson T.R., Rice T. 2006. Deserts on the sea floor: Edward Forbes and his azoic hypothesis for a lifeless deep ocean. *Endeavour*, 30(4): 131-137.
109. Baeumler N., Haszprunar G., Ruthensteiner B. 2008. 3D interactive microanatomy of *Omalogyra atomus* (Philippi, 1841) (Gastropoda, Heterobranchia, Omalogyridae). *Zoosymposia*, 1: 101-118.
110. Beattie A.J., Oliver I. 1994. Taxonomic minimalism. *Trends in ecology and evolution*, 9: 488-490.
111. Beninca E., Ballantine B., Ellner S.P., Huisman J. 2015. Species fluctuation sustained by a cyclic succession at the edge of chaos. *PNAS*, 112(20): 6389-6394.
112. Boitsov V.D., Karsakov A.L., Trofimov A.G. Atlantic water temperature and climate in the Barents Sea, 2000-2009. *ICES journal of Marine Science*, 69(5): 833-840.
113. Bouchet P., Lozouet P., Maestrati P., Heros V. 2002. Assessing the magnitude of species richness in tropical marine environments: exceptionally high numbers of molluscs at a New Caledonia. *Biological Journal of the Linnean Society*, 75: 421-436.

114. Bouchet P., Strong S. 2010. Historical name-bearing types in marine molluscs: an impediment to biodiversity studies?. *Systema Naturae 250 – The Linnaean Ark*. London: CRC Press: 63-74.
115. Bouchet P., Kantor Yu. I., Sysoev A., Puillandre N. 2011. New operational classification of the Conoidea (Gastropoda). *Journal of Molluscan Studies*, 77(3): 273-308.
116. Bouchet P., Rocroi J.-P. 2005. Classification and nomenclator of Gastropod families. *Malacologia*, 47(1-2): 1-397.
117. Bouchet P., Warén A. 1980. Revision of the north-east atlantic bathyal and abyssal Turridae (Mollusca: Gastropoda). *Journal of Molluscan Studies*, suppl. 8: 1-119.
118. Bouchet P., Warén A. 1985. Revision of the north-east atlantic bathyal and abyssal Mesogastropoda. *Bulletino Malacologico*, suppl. 3: 579-840.
119. Bouchet P., Warén A. 1986. Revision of the northeast Atlantic bathyal and abyssal Aclididae, Eulimidae, Epitoniidae, (Mollusca, Gastropoda). *Bulletino Malacologico*, suppl. 3: 299-576.
120. Bouchet P. and Warén A. 1993. Revision of the Northeast Atlantic bathyal and abyssal Mesogastropoda. *Bulletino Malacologico*, suppl. 3: 579-840.
121. Brattegard T. 1966. The natural history of the Hardangerfjord 7. Horizontal distribution of the fauna of rocky shores. *Sarsia*, 22(1): 1-54.
122. Buhl-Jensen L. 1986. The benthic amphipod fauna of the West-Norwegian continental shelf compared with the fauna of five fjords. *Sarsia*, 71(3-4): 193-208.
123. Buhl-Mortensen L. 1996. Amphipod fauna along an offshore-fjord gradient. *Journal of natural history*, 30: 23-49.
124. Chaban E.M. 2000. Some materials for revision of opisthobranchs of the family Retusidae (Mollusca: Cephalaspidea). Annual Reports of the Zoological Institute, Russian Academy of Sciences. [www.zin.ru/annrep/2000/04.html]
125. Chaban E.M. 2001. Order Cephalaspidea.. *List of species of free-living invertebrates of Eurasian and Arctic seas and adjacent deep waters. Explorations*

- of the fauna of the Seas, 51: 108-109.
126. Chaban E.M., Nekhaev I.O. 2010. *Retusa pellucida* (Brown, 1827) (Gastropoda: Opisthobranchia: Cephalaspidea) – a new species for the fauna of Russian Arctic seas. *Zoosystematica Rossica*, Vol. 19, p. 196-204.
 127. Chaban E.M. Nekhaev I.O. 2013. Age variability in the shell of *Scaphander punctostriatus* (Mighels et C.B. Adams, 1842) (Gastropoda: Heterobranchia: Cephalaspidea). *Zoosystematica Rossica*, 22(2): 165-171.
 128. Chaban E.M., Soldatenko E.V. 2009. Description of a new genus *Praephiline* gen. nov. (Gastropoda: Opisthobranchia: Philinidae). *Zoosystematica Rossica*, 18(2): 205-211.
 129. Christie H., Jorgensen N.M., Norderhaug K.M., Waage-Nielsen E. 2003. Species distribution and habitat exploration of fauna associated with kelp (*Laminaria hyperborea*) along the Norwegian coast. *Journal of Marine Biological Association of UK*, 83: 687-699.
 130. Cole H.A., Hancock D.A. 1955. *Odostomia* as a pest of Oysters and mussels. *Journal of Marine Biological Association UK*, 34: 25-31.
 131. Collins S.L., Glenn S.M. 1991. Importance of spatial and temporal dynamics in species regional abundance and distribution. *Ecology*, 72 (2): 654-664.
 132. Corner G.D., Kolka V.V., Yevzerov V.Y., Møller J.J. 2001. Postglacial relative sea-level change and stratigraphy of raised coastal basins on Kola Peninsula, northwest Russia. *Global and Planetary Change*, 31: 155-177.
 133. Cranston P.S. 1990. Biomonitoring and invertebrate taxonomy. *Environmental Monitoring and Assessment*, 14: 265-273.
 134. Criscione F., Ponder W.F. 2013. A phylogenetic analysis of rissoidean and cingulopsoidean families (Gastropoda: Caenogastropoda). *Molecular phylogenetics and evolution*, 66: 1075-1082.
 135. Dgebuadze P.Yu., Fedosov A.E. Kantor Yu.I. 2012. Host specificity of parasitic gastropods of the genus *Annulobalcis* Habe, 1965 (Mollusca, Gastropoda, Eulimidae) from crinoids in Vietnam with descriptions of four new species.

- Zoosystema*, 34(1): 139-155.
136. Dinapoli A., Klussmann-Kolb A. 2010. The long way to diversity – phylogeny and evolution of the Heterobranchia (Mollusca: Gastropoda). *Molecular Phylogenetic and Evolution*, 55: 60-76.
137. Eleftheriou A., Moore D.C. 2013. Macrofauna techniques. *Methods for the study of marine benthos. Fourth edition*. Chichester: Wiley-Blackwell. P. 175-251.
138. Eilertsen M.H., Malaquias M.A. 2013. Systematic revision of the genus *Scaphander* (Gastropoda: Cephalaspidea) in the Atlantic Ocean, with a molecular phylogenetic hypothesis. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 167: 389-429.
139. Ellingsen K., Gray J. 2002. Spatial gradient of benthic diversity: is there a latitudinal gradient along the Norwegian continental shelf?. *Journal of animal ecology*, 71: 373-389.
140. Evertsen J., Bakken T. 2013. Diversity of Norwegian sea slugs (Nudibranchia): new species to Norwegian coastal waters and new data on distribution of rare species. *Fauna Norvegica*, 32: 45-52.
141. Field J.G., Clarke K.R., Warwick R.M. 1982. A practical strategy for analysing multispecies distributional patterns. *Marine Ecology Progress Series*, 8: 37-52.
142. Fortin M.-J., Keitt T.H., Maurer B.A., Taper M.L., Kaufman D.M., Blackburn T.M. 2005. Species geographic ranges and distributional limits: pattern analysis and statistical issues. *Oikos*, 108(7): 7-17.
143. Fretter V., Graham A. 1978. The prosobranch molluscs of Britain and Denmark. Part 4 – Marine Rissoacea. *Journal of Molluscan Studies*, suppl. 6: 153-241
144. Fretter. V., Graham A. 1976. The prosobranch molluscs of Britain and Denmark. Part 1 – Pleurotomariacea, Fissurellacea and Patellacea. *Journal of Molluscan Studies*, suppl., 1: 1-37.
145. Fretter V., Graham A. 1977. The prosobranch molluscs of Britain and Denmark. Part 2 – Trochacea. *Journal of Molluscan Studies*, suppl., 3: 39-100.

146. Friele H., Grieg J.A. 1901. Mollusca III. *The Norwegian North-Atlantic expedition 1876-1878*, 28: 1-124.
147. Gerasimova A.V., Maximovich N.V. 2012. Age-size structure of common bivalve mollusc populations in the White Sea: the causes of instability. *Hydrobiologia*, 706: 119-137.
148. Galkin Yu.I. 1998. Long-term changes in the distribution of molluscs in the Barents Sea related to the climate. *Berichte zur Polarforschung*, 287: 100-143.
149. Geiger D.L., Marshall B.A., Ponder W.F., Sasaki T., Warén A. 2008. Techniques for collecting, handling, preparing, storing and examining small molluscan specimens. *Molluscan Research*, 27(1): 1-50.
150. Golikov A.N. 1989. Arctic ocean Gastropod Prosobranchs. In Herman Y. (ed.) *The Arctic Seas: Climatology, Oceanography, Geology and Biology*. Springer-US: 325-340.
151. Golikov A.N. 1995. *Shell-bearing gastropods of the Arctic*. 1995. Moscow: Colus, 108 p.
152. Golikov A.N., Sirenko B.I., Chaban E.M. 2001. Class Gastropoda. Subclass Pectinibranchia. *List of species of free-living invertebrates of Eurasian and Arctic seas and adjacent deep waters*, 51(59): 104-108.
153. Golikov A.N., Sirenko B.I. 1988. The naticid gastropods in the boreal waters of the western Pacific and Arctic oceans. *Malacological Review*, 21: 1-41.
154. Golikov A.N., Starobogatov Ya.I. 1975. Systematics of prosobranch gastropods. *Malacologia*, 15(1): 185-232.
155. Golikov A.V., Sabirov R.M., Lubin P.A., Jørgensen L.L. 2012. Changes in distribution and range structure of Arctic cephalopods due to climatic changes of the last decades. *Biodiversity*: 1-8.
156. Granovitch A.I., Sokolova I.M. 2001. *Littorina arcana* Hannaford Ellis, 1978 – a new record from the eastern Barents Sea. *Sarsia*, 86(3): 241-243.
157. Grimm V., Reise K., Strasser M. 2003. Marine metapopulations: a useful concept?. *Helgoland Marine Research*, 56: 222-228.

158. Gulbin V.V., Golikov A.N. 1997. A review of the prosobranch family Velutinidae in cold and temperate waters of the northern hemisphere. I. Capulacmainae. *Ophelia*, 47(1): 43-54.
159. Gulbin V.V., Golikov A.N. 1998. A review of the prosobranch family Velutinidae in cold and temperate waters of the northern hemisphere. II. Velutininae: Genus *Limneria*. *Ophelia*, 49(3): 211-220.
160. Gulbin V.V., Golikov A.N. 1999. A review of the prosobranch family Velutinidae in cold and temperate waters of the northern hemisphere. III. Velutininae: Genera *Ciliatovelutina* and *Velutina*. *Ophelia*, 51(3): 223-238.
161. Gulbin V.V., Golikov A.N. 2000. A review of the prosobranch family Velutinidae in cold and temperate waters of the northern hemisphere. IV. Velutininae: Genera *Velutella*, *Cartilacovelutina* and *Marsenina*. *Ophelia*, 53(2): 141-149.
162. Gulbin V.V., Golikov A.N. 2001. A review of the prosobranch family Velutinidae in cold and temperate waters of the northern hemisphere. I. Onchidiopsinae. *Ophelia*, 47(1): 43-54.
163. Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4(1): 1-9.
164. Hanski I. 1982a. Dynamics of regional distribution: the core and satellite species hypothesis. *Oikos*, 38: 210-221.
165. Hanski I. 1982b. Communities of bumblebees: testing the core-satellite hypothesis. *Annales Zoologici Fennici*, 19: 65-73.
166. Harrison S. 1991. Local extinction in a metapopulation context: an empirical evaluation. *Biological journal of Linnean society*, 42: 73-88.
167. Harrison S., Murphy D.D., Ehrlich P. 1988. Distribution of the bay checkerspot butterfly, *Euphydryas editha bayensis*: evidence for a metapopulation model. *The American Naturalist*, 132 (3): 360-382.
168. Haszprunar G. 1985. The Heterobranchia – a new concept of the phylogeny of

- the higher Gastropoda. *Journal of zoological systematics and evolutionary research*, 23(1): 15-37.
169. Heding S.G., Mandahl-Barth G. 1938 Investigation on the Anatomy and Systematic Position of the Parasitic Snail *Entocolax* Voigt. *Meddelelser om Grønland*, 108 (5): 1–40.
170. Høisæter T. 1986. An annotated check-list of Marine Molluscs of the Norwegian coast and adjacent waters. *Sarsia*, 71: 73-145.
171. Høisæter T. 2009a. Distribution of marine, benthic, shell-bearing gastropods along the Norwegian coast. *Fauna norvegica*, 28: 5-106.
172. Høisæter T. 2009b. Reappraisal of *Cerithiella danielseni* (Gastropoda: Caenogastropoda: Cerithiopsidae): a taxon confined to negative temperatures in the Norwegian Sea. *Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom*, 90(4): 819-826.
173. Høisæter T. 2010a. Revision of the Cancellariidae (Gastropoda: Caenogastropoda) in the deep water of the Norwegian Sea, with the description of a new species of *Admete*. *Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom*, 91: 493-504.
174. Høisæter T. 2010b. The shell-bearing, benthic gastropods on the southern part of the continental slope off Norway. *Journal of Molluscan Studies*, 76: 234-244.
175. Høisæter T. 2014. The Pyramidellidae (Gastropoda: Heterobranchia) of Norway and adjacent waters. A taxonomic review. *Fauna Norvegica*, 34: 7-78.
176. Høisæter T., Sneli J.-A., Schander C., Rapp H.T., Bergren M. 2011. *Xandrovula patula* (Gastropoda: Ovulidae) new to Scandinavia. *Marine biodiversity records*, 4: 1-4.
177. Holte B., Houg E., Cochrane S. 2004. Depth-related benthic macrofaunal diversity patterns in three undisturbed north Norwegian fjords. *Sarsia*, 89(2): 91-101.
178. Jirkov I.A. 2013. Biogeography of the Barents Sea benthos. *Invertebrate Zoology*, 10(1): 69-88.

179. Kantor Yu.I., Rusyaev S.M., Antokhina T.I. 2008. Going eastward – climate changes evident from gastropod distribution in the Barents Sea. *Ruthenica* Vol. 18, p. 51-54.
180. Kantor Yu.I., Sysoev A.V. 2005. A preliminary analysis of biodiversity of molluscs of Russia and adjacent territories. *Ruthenica*, 14(2): 107-118.
181. Keough M.J. Effects of patch size on the abundance of sessile marine invertebrates. *Ecology*, 65 (2): 423-437.
182. Knipowitsch N. 1900. *Zur Kenntniss der geologischen Geschichte der Fauna des Weissen und Murman-Meeres. (Postpliocene Mollusken und Brachiopoden)*. St.Petersburg. C.Birkenfeld W, 169 S.
183. Lemche H. 1948. Northern and arctic tectibranch gastropods. I. Larval shells. II. A revision of the cephalaspid species. *Biologiske Skrifter*, 5(3): 1-136.
184. Lovén S. 1846. *Index Molluscorum litora Scandinaviae occidentalia habitatium*. – Öfversigt öfver Kongliga Svenska Vetenskapsakademiens Förhandlingar , 3:134-160, 182-204.
185. Martynov A.V., Korshunova T.A., Savinkin O.V. 2006. Shallow-water opisthobranch molluscs of the Murman coast of the Barents Sea, with new distributional data and remarks on biology. *Ruthenica*, 16(1-2): 59-72.
186. Mayer A.G. 1918. Biographical memoir of William Stimpson (1832-1872). *Biographical Memoirs Vol. VIII*. Washington: National Academy of Sciences publ.. P. 419-433.
187. Middendorff A. Th. 1849. Beiträge zu einer Malacozoologia Rossica. II. Aufzählung und Beschreibung der zur Meeresfauna Russlands gehörigen einschaler. *Mémoires de l'Académie Impériale des Sciences de Saint-Pétersbourg. Serie 6. Sciences Mathématique, Physique et Naturelles*, 8(5-6): 329-516.
188. Nekhaev I.O. 2011. Two species of parasitic molluscs new for Russian Seas. *Ruthenica*, 21(1): 69-72.
189. Nekhaev I.O. 2013a. The first record of *Alvania punctura* from Russia waters

- (Gastropoda: Rissoidae). *Marine Biodiversity Records*, 6: 1-3.
190. Nekhaev I.O. 2013b. Distributional notes on *Gibbula cineraria* (Linnaeus, 1758), *Pseudosetia turgida* (Jeffreys, 1870) and *Haliella stenostoma* (Jeffreys, 1858) in Russian part of the Barents Sea. *Ruthenica*, 23(1): 35-39.
191. Nekhaev I.O. Kantor Yu.I. 2012. First record of *Thesbia nana* (Lovén, 1846) (Gastropoda: Conoidea) in Russian waters. *Ruthenica*, 22(2): 51-54.
192. Nekhaev I.O. 2014. Marine shell-bearing Gastropoda of Murman (Barents Sea): an annotated check-list. *Ruthenica*, 24(2): 75-121.
193. Nekhaev I.O. 2015 Occurrence of *Obtusella intersecta* in the Barents Sea (Mollusca: Gastropoda: Rissoidae). *Zoosystematica Rossica*, 24(1): 3-8.
194. New T.R. 1996. Taxonomic focus and quality control in insect surveys for biodiversity conservation. *Australian Journal of Entomology*, 35: 97-106.
195. Ohnheiser L.T. Malaquias M. 2013. Systematic revision of the gastropod family Philinidae (Mollusca: Cephalaspidea) in the north-east Atlantic Ocean with emphasis on the Scandinavian Peninsula. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 167: 273-326.
196. Oskars, T.R., Bouchet Ph., Malaquias M.A. 2015. A new phylogeny of the Cephalaspidea (Gastropoda: Heterobranchia) based on expanded taxon sampling and gene markers. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 89: 130-150.
197. Palazzi S. 1988. Note sugli Omalogyridae mediterranei e maderensi. *Bollettino Malacologico*, 24: 101-111.
198. Palerud R., Gulliksen B., Brattegard T., Sneli J.-A., Vader W. 2004. The marine macro-organisms in Svalbard waters. A catalogue of the terrestrial and marine animals of Svalbard. Norwegian Polar Institute. Skrifter. p. 5-55
199. Parmesan C., Yohe G. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421: 37-42.
200. Petchey O.L., Gaston K.J. 2002. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters*, 5: 402-411.
201. Pianka E.R. 1966. Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts.

- The American Naturalist, 100: 33-46.
202. Ponder W. 1984. A review of the genera of the Rissoidae (Mollusca: Mesogastropoda: Rissoacea). *Records of the Australian Museum*, suppl. 4: 1-221.
203. Rehder H.A. 1990. Clarification of the identity of the snail *Margarites groenlandicus* (Gmelin, 1791) (Gastropoda: Trochidae). *Nautilus*, 103(4): 117-123.
204. Reid D.G. 1996. Systematics and evolution of *Littorina*. London: The Ray Society, 463 p.
205. Rex M.A., Stuart C.T., Coyne G. 1998. Latitudinal gradients of the species richness in the deep-sea benthos of the North Atlantic. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97(8): 4082-4085.
206. Roy K., Jablonski D., Valentine J.W., Rosenberg G. 1998. Marine latitudinal diversity gradients: test of causal hypotheses. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 95: 3699-3702.
207. Sasaki T. 2008. Micromolluscs in Japan: taxonomic composition, habitats and future topics. *Zoosymposia*, 1: 147-232.
208. Sars, G.O. 1878. *Mollusca Regionis Arcticae Norwegiae*. A.W. Brøgger, Christiania. XVI+466 pp.
209. Simkanin C., Power A.M., Myers A., McGrath D., Southward A., Mieszkowska N., Leaper R., O'Riordan R. 2005. Using historical data to detect temporal changes in the abundances of intertidal species on Irish shores. *Journal of the Marine Biological Association of United Kingdom*, 85: 1329-1340.
210. Schander C. 1995. Pyramidellidae (Mollusca, Gastropoda, Heterobranchia) of the Faroe Islands. *Sarsia*, 80: 55-65.
211. Scheiner S.M., Cox S.B., Willig M., Mittelbach G.G., Osenberg C., Kaspari M., 2000. Species richness, species-area curves and Simpson's paradox. *Evolutionary ecology research*, (2): 791-802.
212. Schiøtte T., Warén A. 1992. An annotated and illustrated list of the types of Mollusca described by H.P.C. Møller from West Greenland. *Meddelelser om*

- Gronland. Bioscience*, 35: 1-33.
213. Schoener T.W., Spiller D.A. 1987. High population persistence in a system with high turnover. *Nature*, 330 (3): 474-477.
214. Sneli J.-A. 1970. Arghaeogastropoda from Hardangerfjorden, Western Norway. *Sarsia*, 42: 63-72.
215. Sneli J.-A. 1972. *Odostomia turrita* found on *Homarus gammarus*. *Nautilus*, 86: 23-24.
216. Sneli J.-A., Schiøtte T., Jensen K.R., Wikander P.B., Stokland Ø, Sørensen J. 2005. Marine mollusca of the Faroes. *Annales Societatis Scientiarum Faeroensis*, suppl., 32: 1-190.
217. Sneli J.-A., Stokland Ø. 1986. On the taxonomical status of *Tritonium viridulum* Fabricius, 1780 (Gastropoda: Cancellaridae). *Nautilus*, 100 (4): 121-124.
218. Steneck R.S., Watling L. 1982. Feeding capabilities and limitation of herbivorous molluscs: a functional group approach. *Marine Biology*, 68: 299-319.
219. Stimpson W. 1851. On several new species of shells from the northern coast of New England. *Proceedings of the Boston Society of Natural History*, 4: 113-114.
220. Strong E.E., Gargominy O., Ponder W.F., Bouchet P. 2008. Global diversity of gastropods (Mollusca: Gastropoda) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595: 149-166.
221. Thiele J. 1928. Arktische Loricaten, Gastropoden, Scaphopoden und Bivalven. *Fauna Arctica*, 5: 561-632.
222. Thomas C.D. 2010. Climate, climate change and range boundaries. *Diversity and Distribution*, 16: 488-495.
223. Triantis K.A., Mylonas M., Lika K., Vardynoyannis K. 2003. A model for the species–area–habitat relationship. *Journal of biogeography*, 30: 19-27.
224. Warén A. 1989. New and little known Mollusca from Iceland. *Sarsia*, 74(1): 1-28.
225. Warén A. 1972. *Cingula globuloides* sp.n. (Gastropoda, Prosobranchia) from Northern Atlantic. *Zoologica Scripta*, 1: 191-192.
226. Warén A. 1974. Revision of the Arctic-Atlantic Rissoidae (Gastropoda,

- Prosobranchia). *Zoologica Scripta*, 3: 121-135.
227. Warén A. 1991. New and little-known Mollusca from Iceland and Scandinavia. *Sarsia*, 76: 53-124.
228. Warén A. 1992. New and little known «Skeneimorph» gastropods from Mideterranean Sea and adjacent Atlantic Ocean. *Bolletino Malacologico*, 27(10-12): 149-247.
229. Warén A. 1993. New and little-known Mollusca from Iceland and Scandinavia. Part 2. *Sarsia*, 78: 159-201.
230. Warén A. 1996a. Ecology and systematics of the european species of *Rissoa* and *Pusilina* (Prosobranchia: Rissoidae). *Journal of Marine Biological Association UK*, 76: 1013-1059.
231. Warén A. 1996b. New and little-known Mollusca from Iceland and Scandinavia. Part 3. *Sarsia*, 81: 197-245.
232. Wigham G.D. 1975a. Environmental influences upon the expression of shell form in *Rissoa parva* (da Costa) (Gastropoda, Prosobranchia). *Journal of marine biological association UK*, 55: 425-438.
233. Wigham G.D. 1975b. The biology and ecology of *Rissoa parva* (da Costa) (Gastropoda, Prosobranchia). *Journal of marine biological association UK*, 55: 45-67.
234. Williams S. T. 2012. Advances in molecular systematics of the vetigastropod superfamily Trochoidea. *Zoologica Scripta*, 37(5): 483-506.
235. Williams S.T., Ozawa T. 2006. Molecular phylogeny suggests polyphyly of both the turban shells (family Turbinidae) and the superfamily Trochoidea (Mollusca: Vetigastropoda). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 39: 33-51.
236. Wilke T., Davis G.M. 2000. Intraspecific mitochondrial sequence diversity in *Hydrobia ulvae* and *Hydrobia ventrosa* (Hydrobiidae: Rissoidea: Gastropoda): Do their differer life histories affect biogeographic patterns and gene flow. *Biological Journal of Linnaean Society*, 70: 89-105.