



УДК 594.35

Новые данные о видах рода *Roxania* Leach, 1847 (Gastropoda: Heterobranchia) Мраморного моря по материалам российской экспедиции 1894 г.

Е.М. Чабан

Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб. 1, 199034 Санкт-Петербург, Россия; e-mail: echaban@zin.ru

Представлена 20 мая 2020; после доработки 11 сентября; принята 6 октября 2020.

РЕЗЮМЕ

В коллекции Зоологического института РАН (Санкт-Петербург) найдены сборы заднежаберных моллюсков рода *Roxania* российской экспедиции 1894 г. на турецком пароходе «Селяник» в Мраморном море. Одной из целей экспедиции было сравнительно-фаунистическое исследование планктона и бентоса Мраморного и Чёрного морей. С помощью драг и тралов был впервые собран планктон и бентос Мраморного моря, в том числе с его максимальных глубин. Отчет о сборах был опубликован А.А. Остроумовым в 1896 г. и до сих пор берется за основу в фаунистических работах по региону. Заднежаберные моллюски рода *Roxania* в нашем материале представлены двумя пробами из первого рейса экспедиции 1894 г. в район Принцевых островов. Они были определены К.О. Милашевичем как *Roxania utriculus* (Brocchi, 1814) и "*Cryptaxis imperforatus* n. sp.", однако описание последнего таксона так и не было опубликовано. Изучение экземпляров, этикетированных как "*Cryptaxis imperforatus*", позволило отнести их к *Roxania monterosatoi* Dautzenberg et H. Fischer, 1896. Для фауны Мраморного моря этот вид отмечен впервые. В статье впервые приводится описание и изображения *R. utriculus* и *R. monterosatoi* из Мраморного моря. Подавляющее большинство собранных во время экспедиции 1894 г. видов брюхоногих моллюсков, в том числе все образцы видов рода *Roxania*, были представлены пустыми раковинами. Обсуждается таксономическое значение морфологии колумеллярного края внутренней губы устья раковины в структуре рода *Roxania*. По этому признаку виды *Roxania* можно разделить на две группы: группа видов *R. utriculus*, имеющая канал в колумеллярной части устья, и группа видов *R. monterosatoi*, у которых такой канал отсутствует. Необходимы морфологические и молекулярно-филогенетические исследования рода для выяснения статуса этих двух групп.

Ключевые слова: Мраморное море, таксономия, Alacuppidae, Cephalaspidea, Gastropoda, *Roxania*

New data on *Roxania* Leach, 1847 (Gastropoda: Heterobranchia) from the Sea of Marmara based on materials of the Russian expedition in 1894

Е.М. Чабан

Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Universitetskaya nab. 1, 199034 Saint Petersburg, Russia; e-mail: echaban@zin.ru

Submitted May 20, 2020; revised September 11, 2020; accepted October 6, 2020.

ABSTRACT

Heterobranch specimens of the genus *Roxania* collected during the Russian expedition (1894) aboard the Turkish steamship *Selânik* to the Sea of Marmara are found in the collection of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences (Saint Petersburg). One of the aims of the expedition was investigation of the fauna of the Sea of Marmara including its deepest zone to compare with the Black Sea. In 1896 A.A. Ostroumoff published a report on the expedition. Heterobranch mollusks of the genus *Roxania* are represented in our material by two lots from the first voyage of the expedition to the archipelago of the Prince Islands. The specimens were identified by

K.O. Milaschewitsch as *Roxania utriculus* (Brocchi, 1814) and “*Cryptaxis imperforatus* n. sp.”, but a description of the last taxon has not been published. In this study, the specimens labeled by Milaschewitsch as “*Cryptaxis imperforatus*” n. sp. were identified as belonging to *Roxania monterosatoi* Dautzenberg et H. Fischer, 1896. The species is recorded for the Sea of Marmara for the first time; the description and illustrations of the species are presented. Most species of gastropod mollusks collected during the expedition including all samples of *Roxania* were represented by empty shells. Taxonomical value of the columella morphology in *Roxania* species is discussed. Based on this character the species of the genus can be divided into two groups: *R. utriculus* species group (mouth channeled) and *R. monterosatoi* species group (mouth without a channel). Morphological and molecular phylogenetic investigations are needed to clarify the status of these two groups.

Keywords: Sea of Marmara, taxonomy, Alacuppidae, Cephalaspidea, Gastropoda, *Roxania*

ВВЕДЕНИЕ

Roxania Leach, 1847 – наиболее крупный по количеству видов род в недавно установленном семействе Alacuppidae Oskars, Bouchet et Malaquias, 2015 (Oskars et al. 2015, 2019), включающий 11 рецентных видов (MolluscaBase eds. 2020a). Несмотря на то, что виды этого рода известны уже 200 лет, морфология мягкого тела изучена только у типового вида рода – *Roxania utriculus* (Brocchi, 1814) (Thompson 1976; Malaquias 2018) и у *R. simillima* Thiele, 1925 изучена радула (Thiele 1925); остальные виды известны только по раковине. На основании овальной раковины с погруженным завитком и спиральной скульптуры из относительно крупных ямочек, не соединенных между собой на большей части раковины, виды этого рода до недавнего времени относили к семействам Haminoeidae Pilsbry, 1895 (Bouchet 1975, как Atyidae Thiele, 1925), Scaphandridae G.O. Sars, 1878 (Thompson 1976) или Cylichnidae H. Adams et A. Adams, 1854 (Valdés 2008), и только молекулярно-филогенетический анализ цефаласпид (включая *Roxania utriculus*) позволил отнести этот род к семейству Alacuppidae (Oskars et al. 2019). Виды рода *Roxania* преимущественно глубоководные, описаны из Тихого океана (*R. argoblysis* (Rehder et Ladd, 1973), *R. morgana* (Dall, 1908), *R. smithae* Valdés, 2008), Красного моря (*R. lithensis* (Sturany, 1903)), Индийского океана (*R. simillima*, *R. aequatorialis* Thiele, 1925), а также из Атлантического океана и Средиземного моря (*R. utriculus*, *R. eburneola* (Dall, 1927), *R. monterosatoi* Dautzenberg et H. Fischer, 1896, *R. pinguicula* (Seguenza, 1880) и *R. semilaevis* (Seguenza, 1880)). В Средиземном море из вышеперечисленных видов в современной фауне известны *R. utriculus*, *R. monterosatoi* и

R. pinguicula (Geronimo and Panetta 1973; Barash and Danin 1988; Cattaneo-Vietti and Giovine 2008; Crosetta et al. 2015).

Океанографическому изучению пролива Дарданеллы, Мраморного моря и пролива Босфор был посвящен целый ряд российских экспедиций 90-х гг. XIX века (Ковалевский [Kovalevsky] 1873; Макаров [Makaroff] 1885; Остроумов [Ostroumoff] 1894; Зубов [Zubov] 1954; Игнатъев [Ignatyev] 2016). Одна из таких экспедиций была организована и снаряжена в 1894 г. Императорским Русским географическим обществом и Императорской Санкт-Петербургской академией наук в Мраморное море под руководством И.Б. Шпиндлера (Шпиндлер [Spindler] 1896; Зубов [Zubov] 1954). Наряду с изучением основных течений и общей циркуляции вод, особенно в проливах (для подтверждения теории о двойственном характере течений в Босфоре и Дарданеллах), предполагались сравнительно-фаунистические исследования планктона и бентоса Мраморного и Чёрного морей (Игнатъев [Ignatyev] 2016). Для этих целей по личному распоряжению Султана Абдул-Гамида II был выделен коммерческий пароход «Селяник» (название парохода “Selânik”, по-русски – «Солоники»). Этот пароход был куплен в России и ранее назывался «Севастополь» [примечание Остроумова [Ostroumoff] (1896)]. Большая драга и трал, оставшиеся на судне в наследство от черноморских глубоководных экспедиций, использовались в 1894 г. и для экспедиции в Мраморное море (Остроумов [Ostroumoff] 1896). Результаты биологических исследований были опубликованы А.А. Остроумовым [Ostroumoff] (1896). Моллюсков, собранных в этой экспедиции, разбирал и определял К.О. Милашевич, на что прямо указано в отчете

экспедиции: «Списки журнала составлены при содействии К.О. Милашевича. Им определены моллюски и брахиоподы. ...Описание новых видов моллюсков в списках К.О. Милашевича в скором времени будет готово к печати» (Остроумов [Ostroumoff] 1896: 59). Несмотря на то, что К.О. Милашевич не подписал этикетки с определением экземпляров моллюсков, его подчерк легко узнаваем на этих этикетках. В подробном перечислении результатов драгировок К.О. Милашевич указал на нескольких станциях два близких вида: *Roxania utriculus* (первое указание на нахождение вида в Мраморном море) и "*Cryptaxis imperforatus* n. sp." Последний таксон описан не был и впоследствии не был указан в списке видов морских моллюсков Турции (Demir 2003; Öztürk et al. 2014; Gönülal and Topaloğlu 2016).

В коллекции Зоологического института нами были найдены 2 пробы моллюсков из сборов вышеуказанной экспедиции в Мраморном море. Одна проба содержала 73 экз. *R. utriculus*, другая проба содержала 7 экз., определенных как "*Cryptaxis imperforatus* n. sp.". Целью работы было описание найденного материала и уточнение систематического положения материала, этикетированного как "*Cryptaxis imperforatus* n. sp."

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом послужили две пробы из Мраморного моря, собранные в 1894 г. русской экспедицией на судне «Селяник» под руководством И.Б. Шпиндлера. Это – часть большого материала, опубликованного в отчете А.А. Остроумова [Ostroumoff] (1896), сборы из которого по моллюскам рода *Roxania* приведены в табл. 1. Весь собранный материал был представлен пустыми раковинами. Для сравнения была изучена одна проба *Roxania utriculus* из Средиземного моря, собранная у Палермо и определенная Т.А. Монтерозато (Т.А. De Monterosato) как *Roxania cranchii* Leach.

Морфология и скульптура раковин изучена с применением бинокулярного микроскопа Leica DME и сканирующего электронного микроскопа Quanta-250. Изученный материал хранится в коллекции Зоологического института Российской академии наук.

СИСТЕМАТИКА

Класс Gastropoda Cuvier, 1795

Подкласс Heterobranchia Burmeister, 1837

Отряд Cephalaspidea P. Fischer, 1883

Семейство Alacuppidae Oskars, Bouchet et Malaquias, 2015

Род *Roxania* Leach, 1847

Типовой вид. *Bulla cranchii* Leach in Fleming, 1828 = *Bulla utriculus* Brocchi, 1814.

Диагноз (по Valdés 2008; Oskars et al. 2019). Раковина наружная, крепкая, овальная, завиток погруженный. Устье удлиненное, верхний край на уровне или чуть выше плеча последнего оборота, нижний край устья закруглен. Скульптура представлена спиральными рядами ямочек, более плотно расположенных в базальной части раковины. Задний край головного щита двулопастной. Радула 1.1.1; рахидальный зуб двулопастной, латеральные с загнутыми кончиками и широким ковшевидным основанием. Гиззарт со складками и хитиновыми структурами в виде пластинок; настоящие пластинки отсутствуют.

***Roxania utriculus* (Brocchi, 1814)**

(Рис. 1, 2A–D, K)

Bulla utriculus Brocchi, 1814: 633, pl. 1, fig. 6.

Atys (Roxania) utriculus: Pilsbry 1893: 279.

Bulla cranchii Leach in Fleming 1828: 292–293.

Roxania utriculus: Ostroumoff 1896: 62; Lemche 1948: 60, 98–90 (synonymy); Thompson 1976: 123–124, fig. 62; Demir 2003: 116; Öztürk et al. 2014: 18; Doğan et al. 2016: 681; Gönülal and Topaloğlu 2016: 689.

Типовое местонахождение. "Abita nell'Adriatico", Адриатическое море.

Материал. Экспедиция «Селяник», 1894 г., Мраморное море, "*Roxania cranchii* Leach, Принкипо", сб. А.А. Остроумов, опр. К.О. Милашевич – 73 экз. "*Roxania cranchii* Leach, Palermo", опр. Т.А. De Monterosato – 2 экз.

Описание. Раковина до 7 мм высотой, узкоовальная, белая, полупрозрачная. Отношение ширины раковины к высоте составляет 73–67%. Скульптура из спиральных рядов овальных ямок, более заметных к вершинам раковины, где

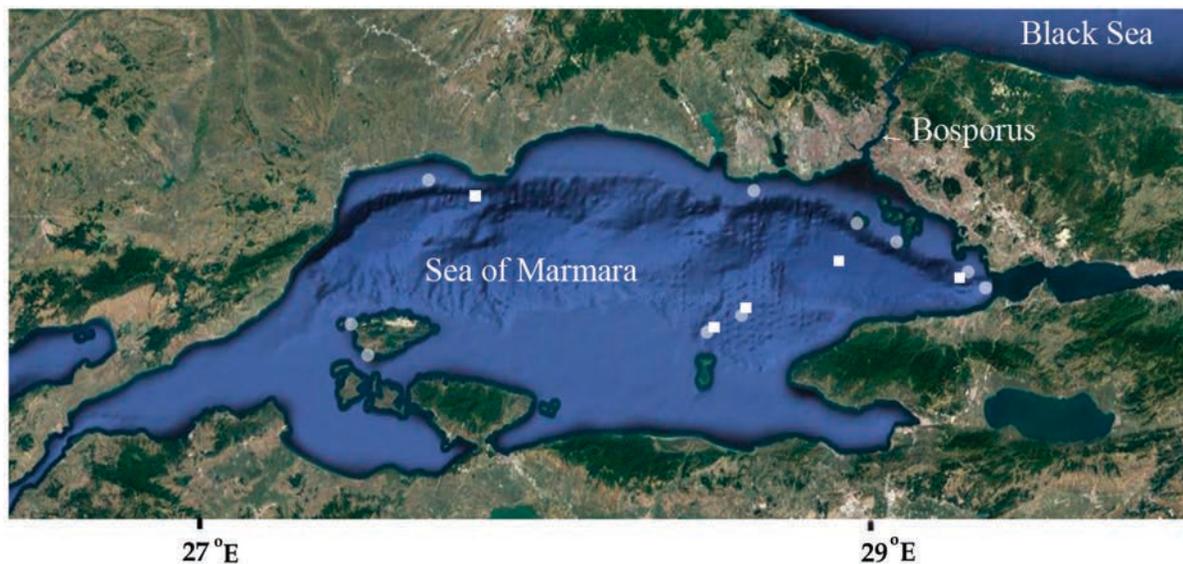


Рис. 1. Карта мест сборов *Roxania utriculus* (серые кружки) и *R. monterosatoi* (белые квадраты) российской экспедицией 1894 г. в Мраморном море.

Fig. 1. The map of the samples of *Roxania utriculus* (gray circles) and *R. monterosatoi* (white rectangles) during the Russian expedition (1894) to the Sea of Marmara.

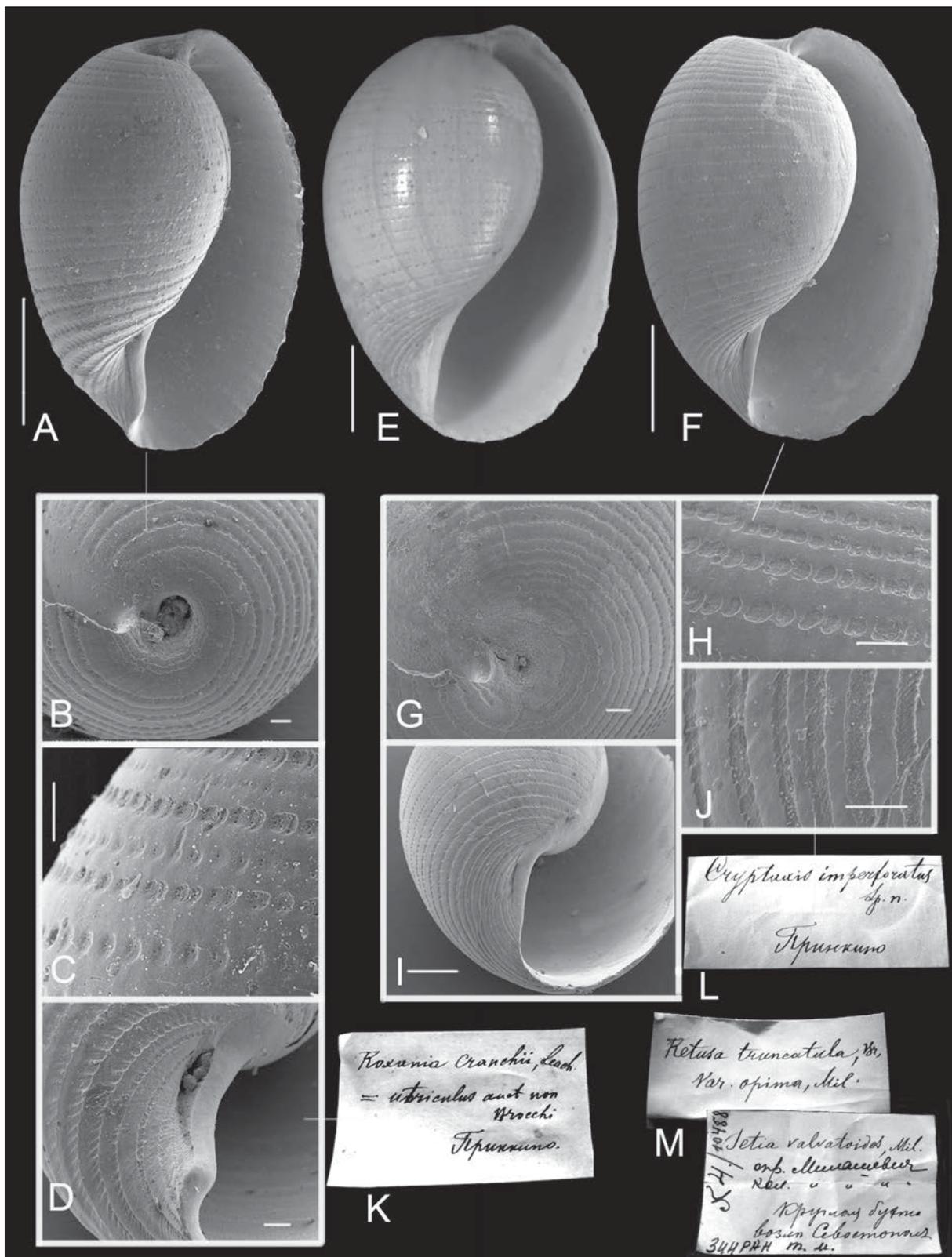
ямки объединяются в цепочки, и наблюдается чередование цепочек с более глубокими ямками и цепочек с мелкими ямками (Рис. 2А, С). Апекс с нешироким открытым каналом погружения завитка (Рис. 2В), где виден предыдущий оборот. Верхний край устья на уровне апекса или слегка поднимается над ним. Наружная губа устья правильно закруглена. Parietalный край устья с тонким каллусом у крупных экземпляров (около 7 мм) или без него у более мелких (Рис. 2А). Колумелла вертикальная, утолщенная, образует с нижним краем устья заметную складку (Рис. 2D), так что в нижнем левом углу устья образуется небольшое канальчатое углубление.

Распространение. Средиземное и Мраморное моря, Атлантика от Канарских до Гебридских о-вов, до 1500 м (Thompson 1976), побережье Норвегии до графства Тромс (Malaquias 2018). В Мраморном море найдены на глубинах 500, 1000 м (Doğan et al. 2016) и пустые раковины на глубинах 49–403 м (Остроумов [Ostroumoff] 1896).

Замечания. Место сбора обеих проб из Мраморного моря на этикетке указаны как «Принкипо». Принкипо – самый большой из Принцевых о-вов Мраморного моря, который носит турецкое название Бююкада (Büyükaða) (по-гречески – Πρίγκηπος или Πρίγκηπος, звучит по-

Рис. 2. Морфология раковины *Roxania* (сканирующий электронный микроскоп) (А–J). А–D – *R. utriculus* (А – общий вид со стороны устья; В – апекс; С – спиральная скульптура; D – колумеллярная часть внутренней губы устья). Е–J – *R. monterosatoi* (Е, F – общий вид со стороны устья; G – апекс; H – спиральная скульптура верхней половины раковины; J – спиральная скульптура базальной части раковины; I – колумеллярная часть внутренней губы устья). К, L – этикетки двух видов *Roxania* из Мраморного моря, написанные рукой К.О. Милашевича, М – примеры этикеток экземпляров заднежаберных моллюсков, определенных и описанных К.О. Милашевичем как *Retusa truncatula* var. *opima* Milaschewitsch, 1909 и лектотипа *Setia valvatooides* Milaschewitsch, 1909 (приведены для сравнения подчерка). Шкала: А, Е, F – 1 мм; I – 0.5 мм; В–D, G, H, J – 100 мкм.

Fig. 2. Shell morphology of *Roxania*, scanning electron microscope (A–J). A–D – *R. utriculus* (A – ventral view; B – apex; C – spiral sculpture; D – columellar part of inner lip). E–J – *R. monterosatoi* (E, F – ventral view; G – apex; H – spiral sculpture of posterior part of shell; J – spiral sculpture of basal part of shell; I – columellar part of inner lip). K, L – *Roxania* labels by K.O. Milaschewitsch. M – examples of the labels of gastropods described by K.O. Milaschewitsch as *Retusa truncatula* var. *opima* Milaschewitsch, 1909 and *Setia valvatooides* Milaschewitsch, 1909, the lectotype (presented to compare the author's handwriting). Scale bars: A, E, F – 1 mm; I – 0.5 mm; B–D, G, H, J – 100 µm.



английски как *Prinkipos* или *Prinkipo*). Принцессы острова расположены на относительно неглубоком плато (около 100 м глубины) морского дна в северной части Мраморного моря. Однако южнее островов расположен свал глубин, и глубины в 730 саженей, т.е. около 1336 м, зафиксированы в описании первого рейса (с 8/20.09 по 11/23.09 1894) в окрестности Принцевых о-вов (Шпиндлер [Spindler] 1896).

Типовое местонахождение *Bulla cranchii* – залив Плимут-Саунд (Plymouth Sound), Англия. Томпсон (Thompson 1976) считает *cranchii* отдельным подвигом *Roxania utriculus* и отмечает, что все указания на нахождение этого вида британскими авторами относятся к данному подвиду.

***Roxania monterosatoi* Dautzenberg et H. Fischer, 1896**
(Рис. 1, 2E–J, L)

Roxania monterosatoi Dautzenberg and H. Fischer, 1896: 404–405, pl. XV, fig. 3–4; Geronimo and Panetta 1973: 90–91, fig. 6; Bogi and Galil 2013: 4, fig. 1.2; Negri and Corselli 2016: 84–85, fig. 190–q.
Cryptaxis imperforatus: Ostroumoff 1896: 67, 69, 72, 74, 89; Öztürk et al. 2014: 35 – nom. nud.

Типовое местонахождение. Азорские о-ва, 1163–2102 м.

Материал. Экспедиция «Селяник», 1894 г., Мраморное море, этикетирован «*Cryptaxis imperforatus* n. sp. Принкипо», сбор А.А. Остроумова, опр. К.О. Милашевича – 7 экз.

Описание. Раковина от 1.8 до 4.9 мм высотой, широко-овальная, белая, полупрозрачная. Отношение ширины раковины к высоте составляет 74–72%. Скульптура из спиральных рядов овальных ямок (Рис. 2H), более заметных к вершинам раковины, где ямки объединяются в желобки (Рис. 2J). Апекс с закрытым каналом погружения завитка у крупных экземпляров (Рис. 2G), а у мелких (около 2 мм высотой) в канале погружения завитка видна верхушка протоконха с видимой гладкой поверхностью. Верхний край устья на уровне апекса или чуть выше. Наружная губа устья не утолщена, правильно закруглена. Parietalный край устья иногда с тонким каллусом или без него. Колумелла слегка утолщена, слабо изогнутая, пла-

но (без складки) переходящая в нижний край устья (Рис. 2I). Пупочная щель хорошо видна у мелких экземпляров высотой около 2 мм, а у более крупных отсутствует.

Распространение. Азорские о-ва, Средиземное море (Эгейское море, залив Таранто, котловина Левантийского моря, 210–2300 м – см. Bogi and Galil (2013)); северная и северо-восточная часть Мраморного моря (раковины найдены на глубинах от 242 до 1404 м – см. Остроумов [Ostroumoff] (1896)). Экземпляры с телом найдены в батиальной зоне залива Таранто в составе биоценоза двустворчатых моллюсков *Abra Lamarck*, 1818 и *Nucula Lamarck*, 1799 (Geronimo and Panetta 1973; Negri and Corselli 2016).

Замечания. Правильная широко-овальная раковина; устье равно высоте раковины или чуть выше; спиральная скульптура в виде цепочек овальных углублений, не соединенных между собой на большей части раковины; почти прямая или слегка вогнутая колумелла у мелких экземпляров и едва видимая пупочная щель соответствуют описанию и изображению некрупных экземпляров *Roxania monterosatoi* из батиали Левантийской котловины (Bogi and Galil 2013: 4, fig. 1.2). Более крупные экземпляры этого вида (голотип высотой 6.5 мм – см. Dautzenberg and H. Fischer (1896)) имеют “columelle très épaisse, largement arquée à la base” и полностью закрытую пупочную щель.

К.О. Милашевич не подписывал этикетки со своим определением, однако этот почерк легко узнаваем, в том числе на этикетках с определением многочисленного материала из Черного моря, с которым он работал (прежде всего, это сборы С.А. Зернова) и описывал как новые виды и вариететы. Для сравнения приведены фотографии двух этикеток определений Милашевичем брюхоногих моллюсков из Черного моря: *Retusa truncatula* var. *opima* Milaschewitsch, 1909 и лектотипа *Setia valvatoides* Milaschewitsch, 1909 (Рис. 2M).

Неописанный Милашевичем новый вид из Мраморного моря был отнесен им к роду *Cryptaxis* Jeffreys, 1883, но типовой вид этого рода, *Cylichna parvula* Jeffreys, 1883, теперь относится к роду *Retusa* T. Brown, 1827 (сем. Retusidae) (Crosetta et al. 2015). Выделяя новый род, Джефффриз (Jeffreys 1883) большое значение придавал степени погружения завитка – при-

Таблица 1. Данные сборов *Roxania* экспедицией «Селяник» в Мраморном море в 1894 г. по отчету Остроумова [Ostroumoff] (1896).**Table 1.** Data on samples with *Roxania* collected during the Russian expedition (1894) aboard the Turkish steamship *Selânik* to the Sea of Marmara based on Ostroumoff (1896).

Дата Date	Станция Station	Координаты * Locality	Глубина (м)* Depth (m)	Определение по отчету Остроумова (1896) Species name according to Ostroumoff, 1896	Современное название Current status	Кол-во раковин Number of shells
10.09.1894	5	40°48'45"N, 29°05'15"E	92	<i>Roxania utriculus</i>	<i>Roxania utriculus</i>	?
11.09.1894	10	40°51'45"N, 28°59'45"E	95	<i>R. utriculus</i>	<i>R. utriculus</i>	8
15.09.1894	17	40°39'45"N, 28°38'30"E	403	<i>R. utriculus</i> <i>Cryptaxis imperforatus</i> n. sp.	<i>R. utriculus</i> <i>R. monterosatoi</i>	3 5
16.09.1894	19	40°37'15"N, 28°32'30"E	242	<i>R. utriculus</i> <i>C. imperforatus</i> n. sp.	<i>R. utriculus</i> <i>R. monterosatoi</i>	1 7
19.09.1894	27	40°47'15"N, 28°55'45"E	1347–1404	<i>C. imperforatus</i> n. sp.	<i>R. monterosatoi</i>	2
23.09.1894	28	40°55'30"N, 28°41'00"E	70	<i>R. utriculus</i>	<i>R. utriculus</i>	6
24.09.1894	30	40°55'15"N, 27°53'30"E	659	<i>C. imperforatus</i> n. sp.	<i>R. monterosatoi</i>	8
24.09.1894	31	40°56'15"N, 27°43'15"E	73	<i>R. utriculus</i>	<i>R. utriculus</i>	2
25.09.1894	35	40°38'00"N, 27°31'00"E	62	<i>R. utriculus</i>	<i>R. utriculus</i>	5
26.09.1894	36	40°34'45"N, 27°33'45"E	49	<i>R. utriculus</i>	<i>R. utriculus</i>	1
06.10.1894	54	40°45'00"N, 29°17'15"E	307	<i>C. imperforatus</i> n. sp. <i>R. utriculus</i>	<i>R. monterosatoi</i> <i>R. utriculus</i>	2 2
06.10.1894	55	40°43'00"N, 29°21'00"E	220	<i>R. utriculus</i>	<i>R. utriculus</i>	2

* По Шпиндлер [Spindler] 1896.

знаку, который потерял свое значение в современной родовой диагностике семейств отряда Serphalaspidea (Chaban et al. 2019).

Roxania monterosatoi отмечена для различных районов Средиземного моря на довольно больших глубинах (210–2300 м – см. Bogi and Galil (2013)) и впервые указывается для Мраморного моря.

ОБСУЖДЕНИЕ

Roxania utriculus распространена в Атлантике, Средиземном и Мраморном морях, от 49 м в Мраморном море (Табл. 1) до 1500 м в Атлантике (Thompson 1976). В Мраморном море этот вид собран на глубинах 49–403 м в 1896 г. (Табл. 1) и на глубинах 500 и 1000 м в 2013 г. (Doğan et

Таблица 2. Соотношение количества собранных видов брюхоногих моллюсков, представленных живыми экземплярами и пустыми раковинами (рассмотрены только те станции в Мраморном море в 1894 г., на которых были собраны *Roxania*).

Table 2. The ratio of the collected in the Sea of Marmara in 1894 gastropod species represented by live specimens and empty shells. Only stations with *Roxania* presented.

Станция Station	5	10	17	19	27	28	30	31	35	36	54	55
Глубина (м) Depth (m)	92	95	403	242–99	1347–1404	70	659	73	62	49	307	220
Кол-во видов: Number of species:												
а) собранных на станции collected at station	11	26	7	9	10	29	5	14	70	14	4	8
б) представленных живыми экземплярами represented by live specimens	0	0	1	1	0	1	2	3	0	9	0	0

al. 2016). Можно предположить, что *R. utriculus* представляет собой комплекс видов, обитающих на разных глубинах, что показано, например, для Ringiculidae (Chaban et al. 2018).

Обращает на себя внимание то обстоятельство, что все собранные экземпляры видов *Roxania* в 1894 г. были представлены пустыми раковинами. Однако, если сравнить данные сборов всех брюхоногих моллюсков по станциям, то оказывается, что и остальные виды брюхоногих моллюсков были представлены в сборах 1894 г. живыми экземплярами лишь в половине станций и то в незначительном количестве (Табл. 2). В Табл. 2 указаны только те станции, на которых были собраны *Roxania* – 12 станций из 61 в этой экспедиции. Тем не менее и на остальных станциях было примерно та же картина. Так, Доган с соавторами (Doğan et al. 2016) подсчитали, что из 49 видов моллюсков, собранных Остроумовым в батимальной зоне, только 9 видов представлены живыми особями, и из них только 2 вида – брюхоногие моллюски. Такой большой процент мертвых раковин в сборах может быть сезонным явлением, может быть связан с произошедшим 10 июля 1894 г. землетрясением с эпицентром южнее Принцевых островов, охватившим берега Мраморного моря (Шпиндлер [Spindler] 1896), или с особенностями гидрологического режима прибосфорского участка Мраморного моря (Beşiktepe et al. 1993)). Однако именно на станциях, расположенных ближе к проливу Босфор, были только пустые раковины (станции 5, 10, 54, 55), в то время как

на максимально удаленных от пролива Босфор (станции 30, 31, 36) процент живых особей был выше (Табл. 2).

Так как для подавляющего большинства видов *Roxania* (исключение составляют *R. utriculus* и *R. simillima*) описана только раковина, да и то часто довольно скупо, то дифференциальная диагностика видов и основана только на ее морфологии. К сожалению, морфологических признаков такая раковина имеет очень немного: пропорции раковины, наличие/отсутствие пупка на апексе и пупочной щели на колумелле, наличие/отсутствие спиральных рядов ямочек на разных участках поверхности раковины, форма колумеллы. Таксономическое значение этих признаков неодинаковое. Ширина канала погружения завитка уменьшается по мере роста раковины, и у взрослой может оставаться только ямка (апикальный пупок). Спиральная скульптура более выражена на концах раковины – это теперь признак рода *Roxania* (см. Oskars et al. 2015). Пропорции раковины (отношение диаметра раковины к ее высоте – d/h) плавно изменяются внутри рода в интервале 0.52–0.82 (Табл. 3).

Наиболее значимой, на наш взгляд, является морфология колумеллы и нижнего края устья. У рассматриваемых здесь двух видов из Мраморного моря (*R. utriculus* и *R. monterosatoi*) передний край раковины существенно различается. Так, у *R. utriculus* (Рис. 2D) колумелла не образует широкого отворота, и пупочная щель глубокая, а при переходе колумеллы в нижний

Таблица 3. Данные по морфологии раковины и распространению видов *Roxania* (h – высота раковины, d – диаметр раковины).
 Table 3. Data on shell morphology and distribution of *Roxania* species (h – shell height, d – shell diameter).

Вид Species	Размер раковины типа h×d (мм) Type specimen measurement (mm)	Пупочная щель Umbilical gap	Колумелла Columella	Распространение Distribution	Глубина обитания (м) Depth (m)	Ссылки References
<i>R. utriculus</i> (Brocchi, 1814) = <i>cranchii</i> J. Fleming, 1828	0.6×0.4 inch (15.2×10.2 mm) (<i>cranchii</i>)	Глубокая deep	Со складкой with fold	Средиземное и Мраморное моря, Атлантика от Канарских о-вов до северо-западного побережья Норвегии Mediterranean and Marmara seas, Atlantic from Canary II to N-W Norway	49–1500	Thompson 1976; G.O. Sars 1878; J. Fleming 1828; Bouchet 1975; Doğan et al. 2016; Malaquias 2018; this study
<i>R. aequatorialis</i> Thiele, 1925	5.5×4.5	Закрыта closed	Вогнутая, утолщена concave, thickened	Индийский Океан, восточная Африка, Суматра Indian Ocean, E. Africa, Sumatra	693–1134	Thiele 1925
<i>R. alpha</i> (Mestayer, 1921)	(16.5×8.5)	Глубокая deep	Со складкой with fold	Новая Зеландия New Zealand	Ископаемый fossil	Mollusca Base eds. (2020b)
<i>R. argoblysis</i> (Rehder et Ladd, 1973)	6.35×5.0	?	Утолщена thickened	Центральная Пацифика Central Pacific, 19°32'N, 168°46'W	1662–1818	Rehder and Ladd 1973
<i>R. eburneola</i> (Dall, 1927)	6.0×3.5	Закрыта closed	Короткая, вогнутая short, concave	от о. Хатгерас (Северная Каролина) до Кубы from Hatteras II, North Carolina, to Cuba	107–339	Dall 1927 (as <i>Leucorphysema</i>), 1889 (as <i>Bulla eburnea</i>)
<i>R. lithensis</i> (Sturany, 1903)	3.5×2.5	Глубокая deep	Прямая, не утолщена, без складки straight, not thickened, not folded	Красное море Red Sea, 19°38'N, 37°55'E	535	Sturany 1903; Albano et al. 2017
<i>R. monterosatoi</i> Dautzenberg et H. Fischer, 1896	6.5×4.5	Закрыта closed	Вогнутая, утолщена concave, thickened	Азорские о-ва, Средиземное море, Мраморное море Azores, Mediterranean Sea, Sea of Marmara	210–2300	Dautzenberg and H. Fischer 1896; Bogi and Galil 2013; this study

Таблица 3. Продолжение.
Table 3. Continued.

Вид Species	Размер раковины типа h×d (мм) Type specimen measurement (mm)	d/h	Пупочная щель Umbilical gap	Колумелла Columella	Распространение Distribution	Глубина обитания (м) Depth (m)	Ссылки References
<i>R. morgana</i> (Dall, 1908)	5.5×4.0	0.73	?	вогнутая, утолщена conspave, thickened	Тихий океан, Панамский залив Pacific Ocean, Panama Bay	2324	Dall 1908
<i>R. pinguicula</i> (Seguenza, 1880) = <i>abyssicola</i> Dall, 1881; <i>guernei</i> Dautzenberg, 1889; <i>subrotundata</i> Monterosato, 1890	4.5×3.5	0.78	Широкая wide	Вогнутая, короткая, утолщена conspave, short, thickened	Азорские о-ва, Средиземное море Azores, Mediterranean Sea	460–1287	Seguenza 1880; Dall 1881; Dautzenberg 1889; Bouchet 1975; Monterosato 1890
<i>R. semilaevis</i> (Seguenza, 1880) = <i>Diaphana gemma</i> Verrill, 1880	5.6×3.4	0.61	Неширокая not wide	Вогнутая conspave	Атлантика (Новая Англия, Бискайский залив) Atlantic (New England, Bay of Biscay)	183–1200	Seguenza 1880; Verrill 1880a, b; Bouchet 1975
<i>R. simillima</i> Thiele, 1925	9.0×5.75	0.64	Глубокая deep	?	Южная Африка South Africa	101–117	Thiele 1925
<i>R. smithae</i> Valdes, 2008	7.0×5.0	0.71	Закрыта closed	Очень широкая, сильно вогнутая conspicuously wide and conspave	Коралловое море, Фиджи, Новая Каледония, Тонга Coral Sea, Fiji, New Caledonia, Tonga	350–975	Valdés 2008
<i>R. chipolana</i> (Dall, 1896)	4.5×3.0	0.67	Глубокая deep	Не утолщена, со складкой not thickened, with fold	Флорида Florida	Ископаемый fossil	Gardner 1947, as <i>Abderospira</i>

край устья хорошо заметен резкий изгиб, «which makes the lower part of the mouth appear channeled» (Pilsbry 1893). По мнению Thiele (1925), на этот вид очень похожи *R. simillima* и *R. chipolana* (Dall, 1896). У *R. monterosatoi* колумелла вогнутая, значительно утолщена (Dautzenberg and Fischer 1896, pl. XV, fig. 3), переходит в нижний край устья без складки, пупочная щель закрыта полностью (у молодых экземпляров колумелла еще очень слабо вогнута и слабо утолщена, а пупочная щель – в виде узкой щели – Рис. 21). Такой передний край имеется у подавляющего большинства видов рода *Roxania* (*R. aequatoria-lis*, *R. argoblysis* и др., Табл. 3).

Особняком стоит *R. lithensis* (Sturany, 1903) из Красного моря, которая и по размерам, и по форме раковины (Albano et al. 2017) напоминает северотихоокеанский вид *R. punctulata* A. Adams, 1862 (Valdés 2008, fig. 53A), который в настоящее время отнесен к роду *Mimatys* Habe, 1952 (Oskars et al. 2019). Очевидно, что род *Roxania* морфологически неоднороден и требует изучения с привлечением сборов, позволяющих использовать методы сравнительной анатомии и молекулярно-филогенетических исследований.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарен рецензентам и редактору за высказанные замечания к рукописи статьи. Исследования проведены с использованием оборудования Центра коллективного пользования «Таксон» Зоологического института РАН (http://www.ckr-rf.ru/ckr/3038/?sphrase_id=8879024). Работа выполнена в рамках бюджетной темы АААА-А19-119020690072-9.

ЛИТЕРАТУРА

- Albano P.G., Bakker P.A.J., Janssen R. and Eschner A. 2017. An illustrated catalogue of Rudolf Sturany's type specimens in the Naturhistorisches Museum Wien, Austria (NHMW): Red Sea gastropods. *Zoosystematics and Evolution*, **93**(1): 45–94. <https://doi.org/10.3897/zse.93.10039>
- Barash A.I. and Danin Z. 1988. Contribution to the knowledge of Opisthobranchia of Cyprus. *Bolletino Malacologico*, **24**: 243–260.
- Beşiktepe Ş., Özsoy E. and Ünlüata Ü. 1993. Filling of the Marmara Sea by the Dardanelles lower layer inflow. *Deep-Sea Research I*, **40**(9): 1815–1838. [https://doi.org/10.1016/0967-0637\(93\)90034-Z](https://doi.org/10.1016/0967-0637(93)90034-Z)
- Bogi C. and Galil C.S. 2013. New molluscan records from the eastern Mediterranean bathyal. *Marine Biodiversity Records*, **6**: E19. <https://doi.org/10.1017/S1755267212001285>
- Bouchet P. 1975. Opisthobranches de profondeur de l'Océan Atlantique. I. – Cephalaspidea. *Cahiers de Biologie Marine*, **16**: 317–365.
- Brocchi G.B. 1814. Conchiologia fossile subappennina con osservazioni geologiche sugli Appennini e sul suolo adiacente. Tomo secondo. Della Stamperia Reale, Milano, **2**: 241–712. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.11569>
- Cattaneo-Vietti R. and Giovine F. 2008. Opisthobranchia. In: Relini G. (Ed.) Checklist della flora e della fauna dei mari Italiani. I Parte. *Biologia Marina Mediterranea*, **15** (suppl.): 279–295.
- Chaban E.M., Kano Y., Fukumori H. and Chernyshev A.V. 2018. Deep-sea gastropods of the family Ringiculidae (Gastropoda, Heterobranchia) from the Sea of Okhotsk, Kuril–Kamchatka Trench, and adjacent waters with the description of three new species. *Deep-Sea Research Part II*, **154**: 197–213. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2017.11.008>
- Chaban E.V., Ekimova I.A., Schepetov D.M. and Chernyshev A.V. 2019. *Meloscaplander grandis* (Heterobranchia: Cephalaspidea), a deep-water species from the North Pacific: Redescription and taxonomic remarks. *Zootaxa*, **4646**(2): 385–400. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4646.2.12>
- Crosetta F., Pourstanidis D. and Tringali L.P. 2015. Biodiversity of sea slugs and shelled relatives (Mollusca: Gastropoda) of the Cretan Archipelago (Greece), with taxonomic remarks on selected species. *Quaternary International*, **390**: 56–68. <http://doi.org/10.1016/j.quaint.2015.02.061>
- Dall W.H. 1881. Reports on the results of dredging under the supervision of Alexander Agassiz, in the Gulf of Mexico and in the Caribbean Sea (1877–78), by the United States coast Survey Steamer “Blake”, Lieutenant-Commander C.D. Sigsbee, U.S.N., and Commander J.R. Bartlett, U.S.N., commanding. XV. Preliminary report on the Mollusca. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College*, **9**(2): 33–144.
- Dall W.H. 1889. A preliminary catalogue of the shell-bearing marine molluscs and brachiopods of the southeastern coast of the United States, with illustrations of many of the species. *Bulletin of the United States National Museum*, **37**: 1–221.
- Dall W.H. 1908. Report on the Mollusca and Brachiopoda. Reports on the scientific results of the expedition to the eastern tropical Pacific in charge of Alexander Agassiz, by the U.S. Fish Commission Steamer “Albatross”, from October, 1904, to March, 1905, Lieut. Commander L.M. Garrett, U.S.N., Commanding.

- XIV. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College*, **43**(6), 203–487.
- Dall W.H. 1927.** Small shells from dredgings off the southeast coast of the United States by the United States fisheries steamer “Albatross” in 1885 and 1886. *Proceedings of the United States National Museum*, **70**: 1–134. <https://doi.org/10.5479/si.00963801.70-2667.1>
- Dautzenberg Ph. 1889.** Contribution à la faune malacologique des Iles Açores. Résultats des Campagnes Scientifiques Accomplies sur son Yacht par Albert Ier Prince Souverain de Monaco. I. Imprimerie de Monaco, Monaco, 112 p.
- Dautzenberg Ph. and Fischer H. 1896.** Dragages effectués par l’Hirondelle et par la Princess Alice 1888–1895. 1. Mollusques Gastéropodes. *Mémoires de la Société Zoologique de France*, **9**: 395–498.
- Demir M. 2003.** Shells of Mollusca collected from the seas of Turkey. *Turkish Journal of Zoology*, **27**: 101–140.
- Doğan, A., Öztürk, B., Bitlis-Bakır, B. and Türkçü N. 2016.** Soft bottom molluscan assemblages of the bathyal zone of the Sea of Marmara. *Mediterranean Marine Science*, **17**(3): 678–691. <http://dx.doi.org/10.12681/mms.1748>
- Fleming J. 1828.** A history of British animals. Printed for Bell & Bradfute, Edinburg; and James Duncan, London, 602 p.
- Gardner J. 1947.** The molluscan fauna of the Alum Bluff group of Florida. United States Geological Survey Professional Paper, No 142. United States Printing Office, Washington, 709 p.
- Geronimo I. di and Panetta P. 1973.** La malacofauna bathyale del Golfo di Taranto. *La Conchiglie*, **9**: 69–122.
- Gönülal O. and Topaloğlu B. 2016.** Deep sea in the Sea of Marmara. In: Özsoy E., Çağatay M.N., Balkis Ne., Balkis Nu., Öztürk B. (Eds). The Sea of Marmara. Marine biodiversity, fisheries, conservation and governance. Publication No 42. Turkish marine research foundation, Istanbul: 684–696.
- Ignatyev S.M. 2016.** Black Sea Navy and the study of life of southern seas (end of the 19th – beginning of the 20th century). *Marine Biological Journal*, **3**: 54–67. [In Russian]. <https://doi.org/10.21072/mbj.2016.01.3.09>
- Jeffreys J.B. 1883.** Mediterranean Mollusca and other Invertebrata. No. 3. *The Annals and Magazine of Natural History*, Ser. 5, **11**: 393–401. <https://doi.org/10.1080/00222938309459174>
- Kovalevsky A.O. 1873.** Preliminary report to the Society of the Naturalists at the University of St. Vladimir on measurements in the Black Sea. *Zapiski Kievskogo obshchestva estestvoispytatelei*, **3**(1): 33–37. [In Russian].
- Lemche H. 1948.** Northern and Arctic tectibranch gastropods. *Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs Biologiske Skrifter*, **5**(3): 1–136.
- Makaroff S.O. 1885.** On exchange of water between Black Sea and Mediterranean. *Zapiski Imperatorskoi akademii nauk*, No 6 (Attachment to the volume 51): 1–146. [In Russian].
- Malaquias M.A.E. 2018.** *Roxania utriculus*. Available from: <https://www.biodiversity.no/Pages/149734> (accessed 20 April 2020)
- MolluscaBase eds. 2020a.** *Roxania* Leach, 1847. World Register of Marine Species. Available from: <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=137870> (accessed 20 April 2020)
- MolluscaBase eds. 2020b.** *Roxania alpha* (Mestayer, 1921)†. World Register of Marine Species. Available from: <https://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=832023> (accessed 27 April 2020).
- Monterosato T.A. De. 1890.** Conchiglie della profondità del mare di Palermo. *Naturalista Siciliano*, **9**(8): 181–191.
- Negri M.P. and Corselli C. 2016.** Bathyal Mollusca from the cold-water coral biotope of Santa Maria di Leuca (Apulian margin, southern Italy). *Zootaxa*, **4186**(1): 001–097. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4186.1.1>
- Oskars T.R., Bouchet P. and Malaquias M.A.E. 2015.** A new phylogeny of the Cephalaspidea (Gastropoda: Heterobranchia) based on expanded taxon sampling and gene markers. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **89**: 130–150. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2015.04.011>
- Oskars T.R., Too Ch.Ch., Rees D., Mikkelsen P.M., Willassen E. and Malaquias M.A.E. 2019.** A molecular phylogeny of the gastropod family Haminoeidae *sensu lato* (Heterobranchia: Cephalaspidea): a generic revision. *Invertebrate Systematics*, **33**: 426–472. <https://doi.org/10.1071/IS18051>
- Ostroumoff A.A. 1894.** Further materials to natural history of the Bosphorus. *Zapiski Imperatorskoi Akademii Nauk*, No 65 (Attachment to the volume 74), 48 p. [In Russian].
- Ostroumoff A.A. 1896.** Report on dredges and plankton catches during the expedition aboard “Selânik”. *Bulletin de l’Académie Impériale des Sciences de St.-Petersbourg*, **5**(1): 33–92. [In Russian].
- Öztürk B., Doğan A., Bitlis-Bakır B. and Salman A. 2014.** Marine molluscs of the Turkish coasts: an updated checklist. *Turkish Journal of Zoology*, **38**: 1–48. <https://doi.org/10.3906/zoo-1405-78>
- Pilsbry H.A. 1893.** Order Opisthobranchiata. In: G.W. Tryon (Ed.). Manual of Conchology; Structural and Systematic, with illustrations of the species. Vol. 15. Academy of Natural Sciences, Conchological Section, Philadelphia: 134–436.
- Rehder H. A. and Ladd H. S. 1973.** Deep and shallow-water mollusks from the Central Pacific. *Science Reports of the Tohoku University*, Sendai, ser. 2 (Geology), **6** (Hatai Memorial Volume): 37–49.
- Sars G.O. 1878.** Bidrag til kundskaben om Norges Arktiske Fauna. I. Mollusca Regions Arcticae Norvegiae. Oversigt over de i Norges Arktiske Region Forekom-

- mende Bløddyr. Brøgger, Christiania, 466 p. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.42224>
- Seguenza G. 1880.** Le formazioni terziarie nella provincia di Reggio (Calabria). *Memorie della Classe di Scienze Fisiche Matematiche e Naturali della Regia Accademia del Lincei*, serie 3, **6**: 1–445. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.40049>
- Spindler I. 1896.** Le mer de Marmara. Résumé des recherches hydrologiques. Académie Impériale des Sciences, Saint Petersburg, 152 p. [In Russian with French summary].
- Sturany R. 1903.** Gastropoden des Rothen Meeres. Expeditionen S.M. Schiff “Pola” in das Rothe Meer, nördliche und südliche Hälfte 1895/96 und 1897/98. Zoologische Ergebnisse XXIII. *Denkschriften der Mathematisch Naturwissenschaftlichen Classe der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften*, **74**: 209–283.
- Thiele J. 1925.** Gastropoda der Deutschen Tiefsee-Expedition. 2 Teil. *Wissenschaftliche Ergebnisse Deutschen Tiefsee-Expedition*, **17**: 36–382.
- Thompson T.E. 1976.** Biology of opisthobranch molluscs. Volume I. The Ray Society, London, 205 p.
- Valdés Á. 2008.** Deep-sea “cephalaspidean” heterobranchs (Gastropoda) from the tropical southwest Pacific. In: V. Héros, R.H. Cowie and P. Bouchet (Eds). Tropical Deep-Sea Benthos 25. *Mémoires du Muséum National d’Histoire Naturelle*, **196**: 587–792.
- Verrill A.E. 1880a.** Notice of the remarkable marine fauna occupying the outer banks off the southern coast of New England. *American Journal of Sciences*, **20**: 390–403. <https://doi.org/10.2475/ajs.s3-20.119.390>
- Verrill A.E. 1880b.** Notice of recent additions to the marine Invertebrata of the northeastern coast of America, with descriptions of new genera and species and critical remarks on others. Part 2. *Proceedings of the United States National Museum*, **3**: 356–405. <https://doi.org/10.5479/si.00963801.168.356>
- Zubov N.N. 1954.** Domestic sailors – explorers of the seas and oceans. Geographgiz, Moscow, 476 p. [In Russian].