



Раковинные заднежаберные моллюски отряда Cephalaspidea (Gastropoda: Heterobranchia) Карского моря: фауна и экология

Е.М. Чабан

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

Представлена 28 февраля 2021; после доработки 16 апреля 2021; принята 7 мая 2021.

РЕЗЮМЕ

На основе материалов, собранных в Карском море во время рейсов НИС «Профессор Мультиановский» в августе – сентябре 2019 г. и НИС «Дальние Зеленцы» в августе 2012 г., а также материалов коллекции, хранящихся в Зоологическом институте РАН (Санкт-Петербург), и литературных данных, обобщены сведения о фауне и экологии заднежаберных моллюсков отряда Cephalaspidea в Карском море. Фауна цефаласпид Карского моря представлена 19 видами из 10 родов и 6 семейств, из которых один вид еще не описан. Уточнено, что типовое местонахождение *Retusa semen* Reeve, 1855 (Port Refuge), находится не в Карском море, как было указано в ряде публикаций и послужило основой указания этого вида в фауне Карского моря, а на севере Канадского арктического архипелага, на юге о. Девон. В связи с отсутствием типового материала, очень кратким описанием и разноречивыми изображениями этого вида считаем его *species inquirenda*. Нахождение ранее указанных для Карского моря *Diaphana minuta* Brown, 1827, *Laona quadrata* (Wood, 1839), *Philine sinuata* Stimpson, 1851 и *Retusa semen* требует подтверждения. Количество видов заднежаберных моллюсков отряда Cephalaspidea уменьшается от Баренцева (21) к Карскому (19) и морю Лаптевых (15) за счет уменьшения доли атлантических бореально-арктических видов. Среди массовых видов отряда средняя плотность поселений в Карском море максимальна у *Cylichnoides densistriatus* (Leche, 1878), а средняя биомасса максимальна у *Cylichna corticata* (Møller, 1842). В конце августа – начале сентября доля живых особей в популяциях не превышает 18%. Анализ видового состава цефаласпид Карского моря осуществлен на базе исключительно морфологических признаков. Необходим дополнительный сбор материала с первичной фиксацией в 96° спирте для молекулярно-генетического анализа, что позволит уточнить список видов представителей отряда Cephalaspidea изучаемого региона.

Ключевые слова: Карское море, таксономия, фауна, экология, Cephalaspidea

Shell-bearing mollusks of the order Cephalaspidea (Gastropoda: Heterobranchia) of the Kara Sea: fauna and ecology

Е.М. Чабан

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

Submitted February 28, 2021; revised April 16, 2021; accepted 7 May, 2021.

ABSTRACT

The survey of shell-bearing heterobranchs of the order Cephalaspidea of the Kara Sea has been done based on unpublished and literature data. The studied material includes that collected during expeditions aboard R/V *Professor Multanovskiy* in August–September 2019 and R/V *Dalnie Zelentsy* in August 2012. Additionally, the

material of collections of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences (Saint Petersburg) has been studied. The fauna of heterobranch molluscs of the order Cephalaspidea in the Kara Sea includes 18 described and 1 undescribed species that belong to 10 genera and 6 families. It has been specified that the type locality of *Retusa semen* Reeve, 1855 (Port Refuge) is located at Port Refuge National Historic Site of Canada, Devon Island, Nunavut, not in the Kara Sea. *Retusa semen* is considered here as *species inquirenda* because of the brief original description, significant differences in drawings of the shell of this species made by different authors, and the absence of type specimens. The presence of *Diaphana minuta* Brown, 1827, *Laona quadrata* (Wood, 1839), *Philine sinuata* Stimpson, 1851 and *Retusa semen* in the Kara Sea needs confirmation. Species numbers of heterobranch molluscs of the order Cephalaspidea decrease from the Barents Sea (21) through the Kara Sea (19) to the Laptev Sea (15) because of the decreasing proportion of boreal-arctic species. Among cephalaspids of the Kara Sea, the highest average abundance (individuals/m²) was observed for *Cylichnoides densistriatus* (Leche, 1878), and the highest average biomass for *Cylichna corticata* (Møller, 1842). The proportion of live individuals in the populations does not exceed 18% in late August – early September. The taxonomic structure of the cephalaspid fauna of the Kara Sea has been studied based exclusively on morphological characters. Further study of the fauna is needed based on molecular analyses of the material fixed in 96° alcohol.

Keywords: Kara Sea, taxonomy, fauna, ecology, Cephalaspidea

ВВЕДЕНИЕ

Первые данные о фауне заднежаберных моллюсков Карского моря связаны с работами шведской экспедиции на Новую Землю в 1875–1876 гг. под руководством А. Норденшельда. По материалам экспедиции были описаны *Cylichnoides densistriatus* (Leche, 1878) и некоторые варианты (Leche 1878). Позже сведения о раковинных заднежаберных моллюсках этого региона были указаны главным образом в определителях беспозвоночных Арктики (Филатова и Зацепин [Filatova and Zatsepin] 1948; Golikov 1995), или в фаунистических списках исследований, посвященных изучению зообентоса Карского моря (Пергамент [Pergament] 1945; Денисенко и др. [Denisenko et al.] 1993). История изучения зообентоса Карского моря подробно изложена Пергамент [Pergament] (1945), дополнена Тимофеевым [Timofeev] (2003) и Любиным [Lubin] (2003). В первые годы 21 века П. Любиным опубликованы работы, посвященные экологии и биологии брюхоногих моллюсков Карского моря, в которых впервые рассмотрены особенности экологии и биологии и массовых видов заднежаберных моллюсков отряда Cephalaspidea (Любин [Lubin] 2000, 2003) в этом регионе. К сожалению, сведения об экологии нечасто встречающихся видов раковинных заднежаберных моллюсков сложно вычленивать в работе, посвященной целому классу моллюсков. В последней работе (Любин [Lubin] 2003)

большое внимание уделено вопросу продолжительности жизни арктических цефаласпид, рассмотренному на основе анализа размерно-возрастной структуры популяции *Cylichnoides occultus* (Mighels et Adams, 1842) района островов Шараповы Кошки (южная часть Карского моря), и определению продукционных характеристик популяций наиболее массовых видов в Карском море. Ранее такие данные были опубликованы для *Cylichna alba* (Brown, 1827) и *Cylichnoides occultus* из Восточно-Сибирского моря (Голиков [Golikov] 1994).

Заднежаберные моллюски отряда Cephalaspidea, несмотря на небольшие размеры (высота раковин обычно не превышает 5–12 мм), как правило, присутствуют в биоценозах илистых и песчано-илистых грунтов, иногда доминируя среди брюхоногих моллюсков не только по численности, но и по биомассе (Голиков [Golikov] 1994; Любин [Lubin] 2003; Nekhaev and Krol 2017). Однако последние фаунистические списки по цефаласпидам Карского моря были опубликованы 20 лет назад (Chaban 2001; Любин [Lubin] 2003), краткий справочник по брюхоногим моллюскам Арктики с рисунками и фотографиями раковин некоторых видов – 25 лет назад (Golikov 1995), а определитель моллюсков Арктики после Филатовой и Зацепина [Filatova and Zatsepin] (1948) опубликован только по Белому морю (Старобогатов и Наумов [Starobogatov and Naumov] 1987), поэтому как видовой состав и систематика отдельных

таксонов, так и экологические данные заднежаберных брюхоногих моллюсков Карского моря требуют рассмотрения и уточнения.

Экспедициями на НИС «Профессор Мультиановский» в 2019 г. и на НИС «Дальние Зеленцы» в 2012 г. собран новый количественный материал, который, вместе с изучением коллекции ЗИН РАН, позволил получить новые данные о фауне и экологии заднежаберных моллюсков отряда Cephalaspidea в Карском море.

Целью работы было уточнение видового состава и особенностей биологии заднежаберных моллюсков отряда Cephalaspidea в Карском море на основе анализа нового материала и опубликованных ранее данных.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом послужили следующие сборы в Карском море: 1) Сборы экспедиции Транс-Арктика 2019 (ТА2019) на НИС «Профессор Мультиановский» (Табл. 1). Материалы частично были фиксированы 70° спиртом, но большая часть проб – 4% формалином с последующей фиксацией 70° спиртом. Материал 13 станций был собран с помощью дночерпателя Ван Вина площадью сбора 0.1 м² с трехкратной повторностью. 2) Сборы сотрудников кафедры гидробиологии и ихтиологии СПбГУ на НИС «Дальние Зеленцы» в 2012 г. Материалы были фиксированы 70° спиртом. Материал 27 станций был собран с помощью дночерпателя Ван Вина площадью сбора 0.1 м² с трехкратной повторностью (Табл. 1). Дополнительно были изучены сборы советских экспедиций первой трети прошлого века, хранящиеся в коллекциях Зоологического института РАН (ЗИН РАН, Санкт-Петербург). Они были собраны в 1901–1937 гг. российскими и советскими экспедициями на судах «Персей» (1921, 1924 гг.), «Георгий Седов» (1930, 1934, 1935 гг.), «Владимир Русанов» (1932 г.), «Арктик» (1934 г.) и некоторых других. Материалы были собраны преимущественно с применением траля Сигсби и фиксированы 70° спиртом.

Морфология раковин была изучена с применением светового микроскопа Leica DM LS2. Фотографии сделаны с применением цифровой камеры DCM-130 и лицензионной программы Score Photo 3.0. Определение плотности поселения и биомассы производили без учета

наполняемости дночерпателей ввиду крайне малых количеств и веса особей. Для изучения размерной структуры популяций особи наиболее массовых видов отряда были измерены с точностью 0.1 мм с использованием биноккулярного микроскопа Leica DM LS2.

Изученные материалы хранятся в коллекции Лаборатории морских исследований ЗИН РАН.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В результате определения материала, собранного в экспедициях на НИС «Профессор Мультиановский» (2019 г.) и НИС «Дальние Зеленцы» (2012 г.), были выявлены 10 видов цефаласпид (Табл. 1), относящихся к 3 семействам: *Cylichna alba*, *Cylichna corticata* (Møller, 1842), *Cylichnoides occultus*, *C. scalptus* (Reeve, 1855), *C. validus* (Leche, 1878), *C. densistriatus* (семейство Cylichnidae H. Adams et A. Adams, 1854), *Retusa pertenuis* (Mighels, 1843), *Retusa* sp., (*Retusidae* Thiele, 1925), *Diaphana hiemalis* (Couthouy, 1839), *Prodiaphana makarovi* (Gorbunov, 1946) (*Diaphanidae* Odhner, 1914). Для перечисленных выше видов есть количественные данные сборов, анализ которых приведен ниже. В коллекции ЗИН РАН хранится также материал сборов еще 5 видов: *Diaphana glacialis* Odhner, 1907 (*Diaphanidae*), *Retusa turrita* (Møller, 1842) (*Retusidae*), *Retusophilina lima* (Brown, 1827), *R. polaris* (Aurivillius, 1887) (*Laonidae* Pruvot-Fol, 1954), *Praeophilina finmarchica* (M. Sars, 1858) (*Philinidae* Gray, 1850) (Табл. 2). Эти сборы использованы для уточнения анализа видового состава, а также данных распространения по глубинам и грунтам.

Особенностью морфологии заднежаберных моллюсков отряда Cephalaspidea является приспособленность к обитанию в верхнем слое мягких грунтов (наличие головного щита, цилиндрическая инволютная наружная раковина без каких-либо выростов или частично редуцированная внутренняя раковина, а также смещение мантийной полости в латеральное положение), и лишь некоторые цефаласпиды являются представителями эпифауны. В Карском море обитают представители обеих групп, они собраны на илистых и илисто-песчаных грунтах, и все являются хищниками.

Таблица 1. Постанционные сборы заднежаберных моллюсков отряда Cephalaspidea, собранных во время экспедиции на НИС «Профессор Мультиановский (2019 г.) и НИС «Дальние Зеленцы» (2012 г.). Обозначения: S – единица площади для подсчета численности и биомассы особей видов моллюсков в Карском море; sh – пустая раковина.

Table 1. Data on samples of Cephalaspidea collected during the expeditions aboard the R/V *Professor Multanovskiy* (2019) and the R/V *Dalmie Zelentsy* (2012). Abbreviations: S – surface unit to calculate abundance and biomass of specimens of the mollusk species in the Kara Sea; sh – empty shell.

Дата Date	Станция Station	Место сбора Locality	Глубина Depth (m)	Вид Species	Кол-во экз. Number of specimens (N)	Вес (W) Weight (g)	N/S (per 1 m ²)	W/S (per 1 m ²)
27.08.2019	23	77°0'13"N, 79°24'9"E	73	<i>Diaphana hiemalis</i>	1	0.001	3.33	0.003
				<i>Cylichnoides densistriatus</i>	8, 1 sh	0.078	26.67	0.260
				<i>Cylichna alba</i>	2	0.186	6.67	0.620
28.08.2019	25	77°0'15"N, 75°29'16"E	135	<i>Cylichnoides scalptus</i>	5, 2 sh	0,068	16.67	0.227
28.08.2019	27	77°0'21"N, 72°21'55"E	204	<i>Cylichnoides scalptus</i>	1, 5 sh	0.033	3.33	0.110
29.08.2019	38	74°35'55"N, 65°19'52"E	215	<i>Cylichna corticata</i>	1	0.052	3.33	0.173
30.08.2019	40	74°35'37"N, 74°5'39"E	35	<i>Cylichna corticata</i>	2 sh	–	–	–
				<i>Cylichnoides scalptus</i>	1	0.026	3.33	0.087
				<i>Retusa pertenuis</i>	1, 2 sh	0.001	3.33	0.003
				<i>Retusa</i> sp.	1, 2 sh	0.001	3.33	0.003
30.08.2019	42	74°35'38"N, 77°11'21"E	32	<i>Cylichna corticata</i>	2 sh	–	–	–
				<i>Cylichnoides validus</i>	3, 2 sh	0.076	10.00	0.253
				<i>Retusa pertenuis</i>	1 sh	–	–	–
30.08.2019	44	74°35'49"N, 82°33'54"E	48	<i>Cylichnoides scalptus</i>	1 sh	–	–	–
				<i>Retusa pertenuis</i>	2 sh	–	–	–
31.08.2019	46	74°35'55"N, 85°22'40"E	38	<i>Cylichnoides scalptus</i>	15 sh	–	–	–
				<i>Cylichnoides densistriatus</i>	1, 49 sh	0.008	3.33	0.027
				<i>Retusa pertenuis</i>	22 sh	–	–	–
01.09.2019	49	71°35'53"N, 65°21'7"E	151	<i>Cylichna alba</i>	2	0.085	6.67	0.283
				02.09.2019	51	71°35'39"N, 62°14'42"E	125	<i>Cylichnoides scalptus</i>
02.09.2019	51	71°35'39"N, 62°14'42"E	125	<i>Cylichnoides densistriatus</i>	5, 11 sh	0.049	16.67	0.163
				<i>Retusa</i> sp.	1 sh	–	–	–
				<i>Diaphana hiemalis</i>	1	0.003	3.33	0.010
02.09.2019	53	71°35'47"N, 61°5'41"E	158	<i>Cylichna alba</i>	4	0.302	13.33	1.007
				<i>Cylichnoides densistriatus</i>	1	0.023	3.33	0.077
02.09.2019	55	72°0'18"N, 59°7'33"E	136	<i>Cylichnoides scalptus</i>	2, 11 sh	0.084	6.67	0.280
				<i>Cylichnoides densistriatus</i>	1, 40 sh	0.006	3.33	0.020
				<i>Cylichna corticata</i>	1 sh	–	–	–
				<i>Diaphana hiemalis</i>	1 sh	–	–	–
				<i>Retusa pertenuis</i>	19 sh	–	–	–
02.09.2019	57	71°35'30"N, 57°21'19"E	315	<i>Cylichna corticata</i>	1 sh	–	–	–
18.08.2012	1vp 12-2	74°57'23"N, 66°12'19"E	191	<i>Cylichna alba</i>	1	0.011	3.33	0.037
16.08.2012	1vp 18-3	75°2'31"N, 64°25'59"E	270	<i>Cylichna alba</i>	1	0.099	3.33	0.330
14.08.2012	1vp 22-2	73°37'31"N, 62°45'27"E	208	<i>Cylichnoides scalptus</i>	1	0.029	3.33	0.097
10.08.2012	1vp 33-2	72°19'58"N, 59°11'33"E	137	<i>Cylichnoides scalptus</i>	1	0.023	3.33	0.077
10.08.2012	1vp 34-1	72°4'40"N, 59°13'18"E	121	<i>Cylichna alba</i>	1	0.022	3.33	0.073

Дата Date	Станция Station	Место сбора Locality	Глубина Depth (m)	Вид Species	Кол-во экз. Number of specimens (N)	Вес (W) Weight (g)	N/S (per 1 m ²)	W/S (per 1 m ²)
12.08.2012	1вр 38-1	72°51'19"N, 60°50'26"E	139	<i>Cylichna alba</i>	1	0.062	3.33	0.207
				<i>Cylichnoides scalptus</i>	1	0.050	3.33	0.167
11.08.2012	1вр 40-2	73°44'53"N, 60°50'26"E	154	<i>Cylichna alba</i>	1	0.051	3.33	0.170
24.08.2012	2вр 17-3	75°7'27"N, 73°52'45"E	38	<i>Cylichnoides scalptus</i>	1	0.080	3.33	0.267
21.08.2012	2вр 21-3	74°48'16"N, 69°18'15"E	33.5	<i>Cylichna corticata</i>	1	0.197	3.33	0.657
16.09.2012	2вр 28-1	74°48'36"N, 74°30'58"E	31	<i>Cylichnoides validus</i>	1	0.016	3.33	0.053
16.09.2012	2вр 28-2	74°48'36"N, 74°30'58"E	31	<i>Cylichnoides validus</i>	1	0.073	3.33	0.243
15.09.2012	2вр 34-1	74°6'36"N, 76°54'10"E	32	<i>Cylichna corticata</i>	1	0.492	3.33	1.640
15.09.2012	2вр 37-1	74°6'36"N, 75°35'18"E	21	<i>Cylichnoides validus</i>	1	0.030	3.33	0.100
21.08.2012	3вр 02-1	74°27'15"N, 69°18'15"E	30	<i>Retusa</i> sp.	1	0.043	3.33	0.143
21.08.2012	3вр 02-3	74°27'15"N, 69°18'15"E	30	<i>Cylichna corticata</i>	1	0.140	3.33	0.467
22.08.2012	3вр 03-1	74°16'49"N, 70°32'28"E	19	<i>Retusa</i> sp.	1	0.010	3.33	0.033
27.08.2012	3вр 13-3	71°52'2"N, 62°48'54"E	122	<i>Cylichnoides scalptus</i>	1	0.065	3.33	0.217
26.08.2012	3вр 19-2	72°43'34"N, 63°38'9"E	47.5	<i>Cylichna corticata</i>	1	0.020	3.33	0.067
26.08.2012	3вр 20-2	73°12'34"N, 64°7'0"E	86	<i>Cylichnoides scalptus</i>	1	0.236	3.33	0.787
20.08.2012	3вр 28	73°44'54"N, 67°39'33"E	42	<i>Cylichnoides occultus</i>	1	0.032	3.33	0.107
23.08.2012	3вр 31-3	73°44'53"N, 71°50'55"E	21	<i>Cylichnoides validus</i>	1	0.023	3.33	0.077
25.08.2012	3вр 33-2	73°33'28"N, 71°50'50"E	14.5	<i>Cylichnoides occultus</i>	1	0.073	3.33	0.243
22.08.2012	3вр 36-3	74°3'25"N, 70°32'28"E	17,3	<i>Cylichnoides validus</i>	1	0.117	3.33	0.390
03.08.2012	ABC-2, 6-1	74°47'15"N, 65°57'37"E	128	<i>Cylichna alba</i>	1	0.011	3.33	0.037
01.08.2012	ABC-3, 6-2	74°32'53"N, 63°0'38"E	223	<i>Cylichna corticata</i>	1	0.003	3.33	0.010
				<i>Prodiaphana makarovi</i>	1	0.003	3.33	0.010
24.08.2012	ABC-3, 10-2	74°33'41"N, 62°55'34"E	183	<i>Cylichnoides scalptus</i>	1	0.006	3.33	0.020
24.08.2012	ABC-3, 10-3	74°33'41"N, 62°55'34"E	183	<i>Cylichna corticata</i>	1	0.237	3.33	0.790
08.08.2012	ABC-5, 2-2	73°33'10"N, 60°39'12"E	253	<i>Cylichnoides scalptus</i>	1	0.013	3.33	0.043
				<i>Cylichna alba</i>	1	0.009	3.33	0.030
11.08.2012	ABC-5, 4-1	73°32'55"N, 60°31'24"E	268	<i>Cylichnoides scalptus</i>	1	0.033	3.33	0.110
10.08.2012	ABC-5, 5-3	73°31'48"N, 60°35'18"E	243	<i>Cylichnoides scalptus</i>	1	0.015	3.33	0.050
11.08.2012	ABC-5, 8-2	73°30'45"N, 60°32'15"E	248	<i>Cylichnoides scalptus</i>	2	0.092	6.67	0.307

Цефаласпиды инфауны Карского моря. *Cylichnidae*. По способу питания цилихниды – протистофаги, питаются фораминиферами. Они являются представителями инфауны мягких грунтов, обитая в верхнем слое грунта толщиной 1–3 см (Thompson 1976: p. 122). Наиболее массовыми видами отряда в Карском море являются представители семейства *Cylichnidae* (Табл. 1): *Cylichnoides densistriatus* (Рис. 1П) (средняя плотность поселений 9 ± 4 экз./м², максимально до 27 экз./м²), *C. scalptus* (Рис. 1F) (5 ± 1 экз./м², максимально – до 17 экз./м²), *Cylichna alba* (5 ± 1 экз./м², максимально – до 13 экз./м²) и *Cylichna corticata* (3 ± 1 экз./м²). Эти же виды, обладающие относительно крупными (*Cylichnoides scalptus*, *Cylichna alba* и *Cylichna corticata* – до 10–14 мм высоты) или толстыми раковинами (*Cylichnoides densistriatus*), дают наибольшую среди цефаласпид биомассу (*Cylichna corticata* – 0.605 ± 0.247 г/м², максимально – 1.640 г/м²; *Cylichnoides scalptus* – 0.189 ± 0.047 г/м², максимально – 0.280 г/м²; *Cylichna alba* – 0.279 ± 0.088 г/м², максимально – 1.007 г/м²; *Cylichnoides densistriatus* – 0.109 ± 0.049 г/м², максимально – 0.260 г/м²).

По материалам из Карского моря (Рис. 2А) Лехе (Leche 1878) описал вариант *Cylichna insculpta* Totten var. *valida* Leche, 1878. Позднее таксон был рассмотрен в ранге вида рода *Cylichnoides* Minichev, 1977 (Chaban 2016). Подробное описание и изображение этого вида опубликовано (Chaban 2016). Экспедициями 2012 и 2019 гг. этот вид (Рис. 1С) был собран (Табл. 1) на глубинах 17.5–32 м. Это – также довольно крупные особи, и при средней плотности поселений 4 ± 2 экз./м² (максимально – до 10 экз./м²) они дают биомассу 0.186 ± 0.076 г/м², максимально – 0.390 г/м². Этот вид входит в группу видов “*Cylichna occulta*” (Chaban 2016) и определение его ранее как *Cylichna occulta* могло привести к завышению показателей плотности поселений и биомассы последнего вида.

Широкобореально-арктический циркумполярный вид *Cylichna corticata* широко распространен в Арктике и северной Атлантике (Odhner 1907; Lemche 1941; Чабан [Chaban] 2004), от Берингова до северной части Японского моря. Особи этого вида (Рис. 1А, Е) имеют крупную раковину до 14 мм высотой, хорошо выраженную спиральную скульптуру,

и часто их периостракум имеет желтый или даже ржаво-коричневый цвет – они ранее часто определялись как *Cylichna alba corticata* (Beck in Møller, 1842) (Sars 1878; Горбунов [Gorbunov] 1946; Дерюгин [Derjugin] 1915; Ушаков [Ushakov] 1953), позже таксон считался младшим синонимом *Cylichna alba* (Lemche 1948; Chaban and Martynov 2006). Однако такую точку зрения не всегда поддерживали (Чабан [Chaban] 2004), и сейчас валидность таксона *Cylichna corticata* восстановлена (Nekhaev 2014; Valdés 2019; MolluscaBase eds. 2021). В фауне Карского моря *Cylichna corticata* была указана Пергамент [Pergament] (1945). В экспедициях 2012 и 2019 гг. этот вид собран на глубине 30–223 м (Табл. 1).

Cylichna alba s. str. (Рис. 1В, D) была указана ранее для Карского моря Пергамент [Pergament] (1945), для моря Лаптевых – Чабан [Chaban] (2001), для Баренцева моря – Нехаевым (Nekhaev 2014). В Карском море *Cylichna alba* встречена на больших глубинах (73–270 м, Табл. 1), чем *Cylichna corticata*.

Retusidae. Виды рода *Retusa* Brown, 1827 также являются представителями инфауны (Thompson 1976) и питаются фораминиферами, как и цилихниды (*Cylichna* и *Cylichnoides*), однако ретузы значительно мельче (высота раковины, как правило, 2–3 мм, редко – до 5 мм), не образуют плотных скоплений (не более 3–4 живых экземпляров каждого вида на 1 м²), и их вклад в биомассу биоценозов невелик – не более 0.01 г/м² суммарно для обоих видов (*Retusa pertenuis* и *Retusa* sp.) (Табл. 1). Предполагаем, что это связано с особенностями их пищеварительной системы: в отличие от *Cylichnidae*, обладающих хорошо развитой радулой с мощными крючковидными латеральными зубами, позволяющими захватывать объекты питания, представители семейства *Retusidae* не имеют радулы вообще. В материалах ТА2019 нами выявлены *Retusa pertenuis* (широко распространенный бореально-арктический вид) (Рис. 1G) и не описанный ранее вид (*Retusa* sp. – Табл. 1, описание готовится к публикации). Еще один арктический вид, *Retusa turrita*, был собран экспедициями на судах «Персей» (1921 г.) и «Георгий Седов» (1934 г.) (Чабан [Chaban] 1999) в южной и центральной частях Карского моря на глубинах от 15 до 27 м (Рис. 2В).

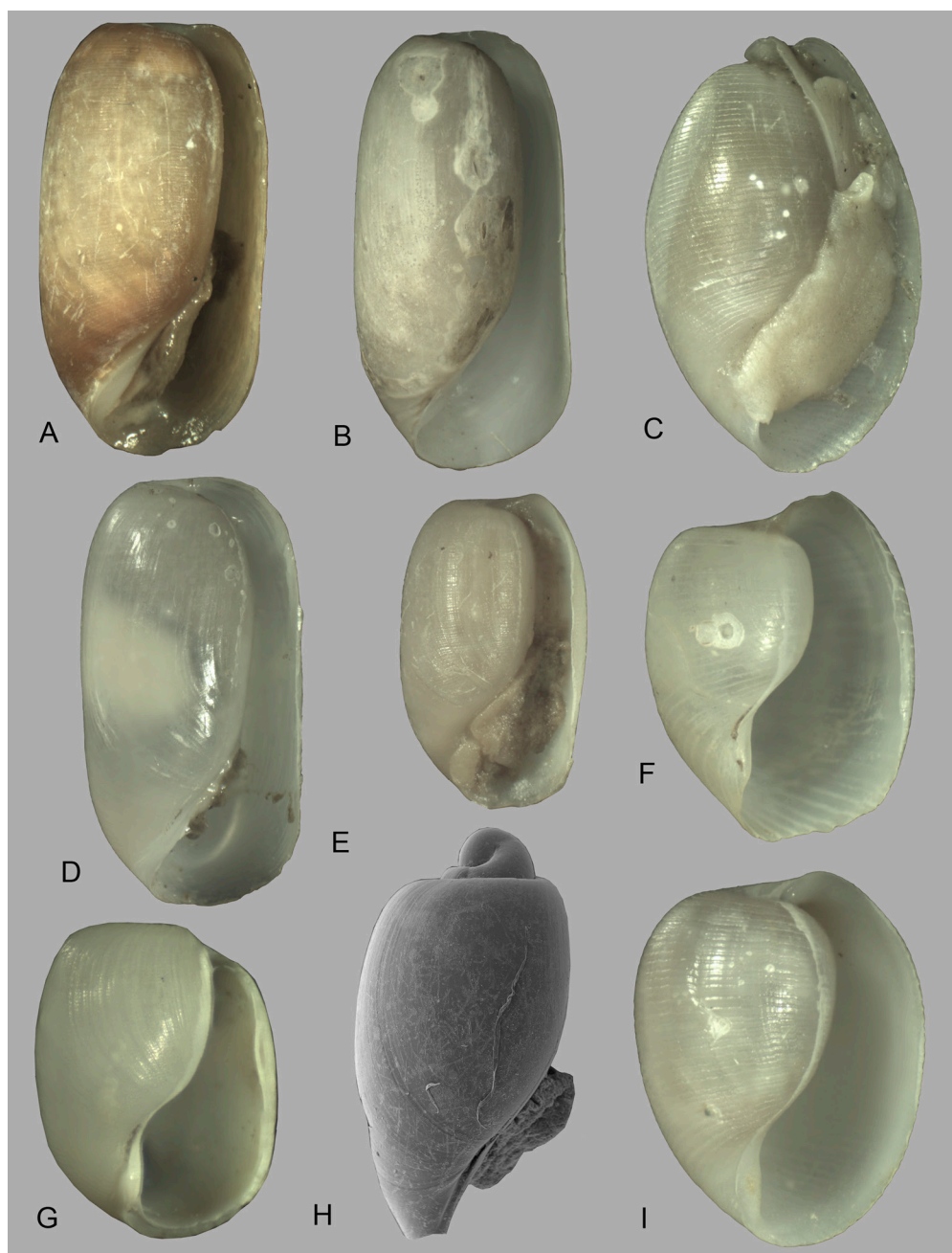


Рис. 1. Раковины Cephalaspidea Карского моря, вид со стороны устья: А – *Cylichna corticata*, ледокол «Владимир Русанов», 1931 г., станция 36, высота раковины (h) 10 мм; В – *Cylichna alba*, ледокол «Георгий Седов», 1930 г., станция 51, h = 10 мм; С – *Cylichnoides validus*, ТА2019, станция 42, h = 6 мм; D – *Cylichna alba*, ТА2019, станция 53, h = 10 мм; E – *Cylichna corticata*, ледокол «Владимир Русанов», 1931 г., станция 36, h = 10 мм; F – *Cylichnoides scalptus*, ТА2019, станция 55, h = 3 мм; G – *Retusa pertenuis*, ТА2019, станция 55, h = 1.5 мм; H – *Prodiaphana makarovi*, 2012 г., станция ABC3 6-2; I – *Cylichnoides densistriatus*, ТА2019, станция 55, h = 3.2 мм. Шкала: 0.5 мм (H).

Fig. 1. Specimens of Cephalaspidea of the Kara Sea, ventral view: A – *Cylichna corticata*, ice-breaker *Vladimir Rusanov*, 1931, station 36, shell length (h) = 10 mm; B – *Cylichna alba*, ice-breaker *Georgy Sedov*, 1930, station 51, h = 10 mm; C – *Cylichnoides validus*, TA2019, station 42, h = 6 mm; D – *Cylichna alba*, TA2019, station 53, h = 10 mm; E – *Cylichna corticata*, ice-breaker *Vladimir Rusanov*, 1931, station 36, h = 10 mm; F – *Cylichnoides scalptus*, TA2019, station 55, h = 3 mm; G – *Retusa pertenuis*, TA2019, station 55, h = 1.5 mm; H – *Prodiaphana makarovi*, 2012, station ABC3 6-2; I – *Cylichnoides densistriatus*, TA2019, station 55, h = 3.2 mm. Scale bar: 0.5 mm (H).

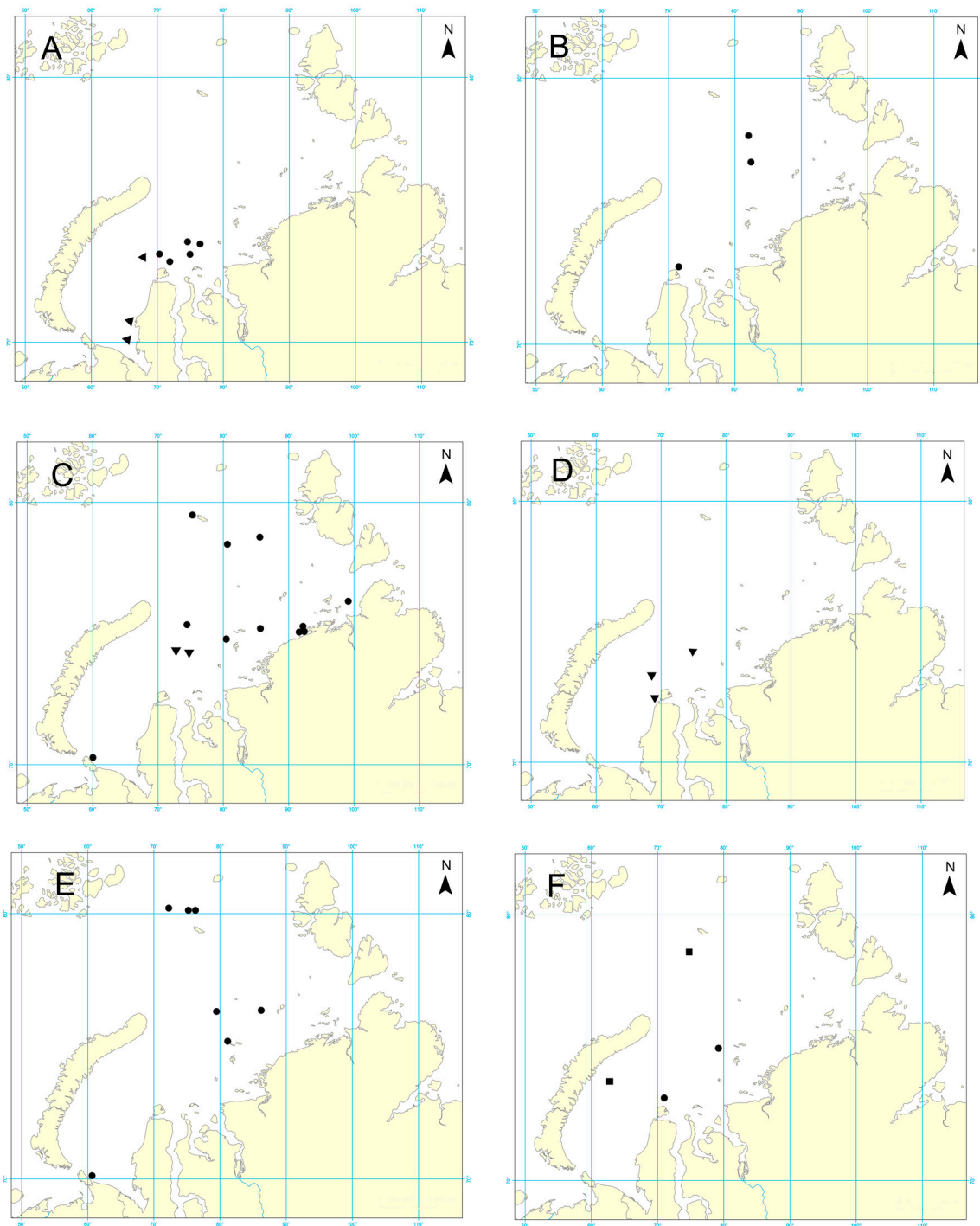


Рис. 2. Распространение в Карском море *Cylichnoides validus* (А, по коллекциям ЗИН РАН – круги, по Leche 1878 – треугольники), *Retusa turrita* (В), *Retusophilina lima* (С, по коллекциям ЗИН РАН – круги, по Leche 1878 – треугольники), *R. polaris* (D, по Leche 1878), *Diaphana hiemalis* (E), *D. glacialis* (F, круги), *Prodiaphana makarovi* (F, квадраты).

Fig. 2. Distribution of *Cylichnoides validus* (A, ZIN collections – circles, data from Leche 1878 – triangles), *Retusa turrita* (B), *Retusophilina lima* (C, ZIN collections – circles, data from Leche 1878 – triangles), *R. polaris* (D, data from Leche 1878), *Diaphana hiemalis* (E), *D. glacialis* (F, circles), *Prodiaphana makarovi* (F, squares) in the Kara Sea.

Philinidae и Laonidae. В сборах экспедиций на НИС «Профессор Мультановский» (2019 г.) и НИС «Дальние Зеленцы» (2012 г.) представители этих семейств встречены не были, и в коллекции ЗИН филиниды и лаониды представлены в сборах российских экспедиций 30-х годов 20-го века. Атлантический высокобореально-арктический вид *Praeophilina finmarchica* (Philinidae) собран во всех районах Карского моря: от мелководья у северного побережья п-ва Ямал (73°17' 30 с. ш., 72°00' в. д., 18 м) до северного побережья архипелага Северная Земля («Георгий Седов», 1930, ст. 49, 148 м); от Новоземельского желоба на западе моря («Владимир Русанов», 1931, ст. 41, 345 м) до пролива Вилькицкого на востоке («Владимир Русанов», 1931, ст. 20, 189 м) в интервале глубин от 18 до 345 м, при отрицательных придонных температурах от -1.23 до -1.72° С и солености от 33.78 до 34.92‰ (Чабан [Chaban] 1999). *Praeophilina finmarchica* обладает сходной морфологией с видами рода *Philine* Ascanius, 1772 (Philinidae) (Price et al. 2011), которые указаны как зарывающиеся в грунт в поисках живущих там малоподвижных двустворчатых моллюсков (Thompson 1976).

Retusophilina lima (Laonidae) встречается редко. Этот атлантический широкобореально-арктический вид обнаружен на многих станциях от о. Вайгач («Владимир Русанов», 1931 г, ст. 16, 195 м – максимальная глубина для этого вида в Карском море), до пролива Вилькицкого (сб. А.П. Андрияшев, 1937 г., ст. 13, 48 м) (Чабан [Chaban] 1999) (Рис. 2С) в интервале глубин 9–195 м при придонной температуре от -1.38 до -1.72° С и солености от 33.78 до 34.42‰ (Табл. 2).

Retusophilina polaris (Laonidae) – довольно редкий в Карском море арктический вид семейства Laonidae. По материалам коллекции ЗИН РАН (Чабан [Chaban] 1999) этот вид встречен на глубинах 17–22.5 м к северу от п-ва Ямал. Впервые для Карского моря, по мнению Однера (Odhner 1907), отмечен Лехе (Leche 1878) по сборам шведской экспедиции в 1875 г., когда собран на 3 станциях на глубинах от 5.5 до 36.6 м (Рис. 2D) и определен как '*Philine punctata?*' Clark.

Виды семейства Laonidae не имеют жевательных пластинок и неизвестно, чем они питаются. Однако общая морфология тела *Retusophilina lima* (Price et al. 2011; Ohnheiser and Malaquias 2013, как *Philine lima*) и, прежде всего, отсутствие

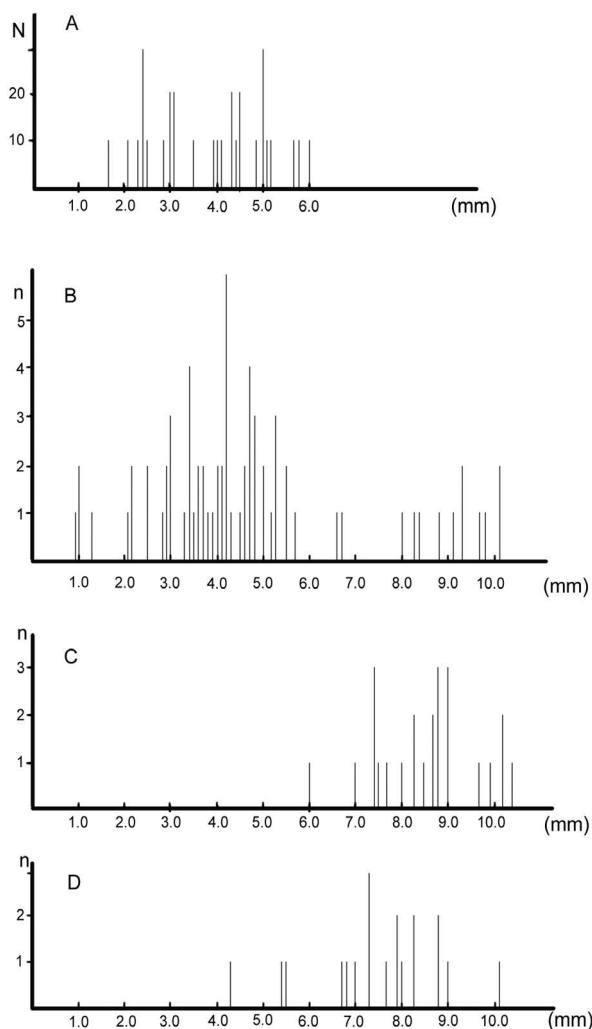


Рис. 3. Размерная структура популяций: А – *Cylichnoides occultus*, по сборам в Восточно-Сибирском море (27.08.1986, экспедиция Лаборатории морских исследований ЗИН, глубина 5 м); В – *Cylichnoides scalptus*, по сборам в Карском море, 15.08.1936, «Садко», станция 2/3, глубина 49 м; С – *Cylichnoides scalptus*, по сборам в Карском море, 02.08.1934, «Садко», станция 15, глубина 115 м; D – *Cylichnoides scalptus*, по сборам в Карском море, 31.08.1930, ледокольный пароход «Георгий Седов», станция 57, глубина 185 м. Ось абсцисс – высота раковин в миллиметрах; ось ординат – плотность поселений (N) или количество экземпляров (n).

Fig. 3. Body size structure of populations: A – *Cylichnoides occultus*, the East Siberian Sea, expedition of the Laboratory of Marine Research, August 27, 1986, 5 m in depth; B – *Cylichnoides scalptus*, the Kara Sea, August 15, 1936, the icebreaker *Sadko*, station 2/3, 49 m in depth; C – *Cylichnoides scalptus*, the Kara Sea, August 02, 1934, the icebreaker *Sadko*, station 15, 115 m in depth; D – *Cylichnoides scalptus*, the Kara Sea, August 31, 1930, the icebreaker *Georgy Sedov*, station 57, 185 m in depth. Abscissa: shell size; ordinate: number of specimens (n) or number of specimens per m² (N).

Таблица 2. Список видов заднежаберных моллюсков отряда Cephalaspidea Карского моря по собственным и литературным данным (1 – биогеографическая характеристика; 2 – интервал глубин в Карском море; 3 – температуры придонной воды в местах сборов; 4 – соленость в местах сборов). Обозначения: а – арктический вид; atl b – атлантический boreальный вид; atl hb-a – атлантический высокобореально-арктический; atl ws b-a – атлантический широкобореально-арктический вид; cp – циркумполярный вид; hb-a – высокобореально-арктический вид; ws b-a – широкобореально-арктический вид.

Table 2. List of Cephalaspidea of the Kara Sea based on references and this study (1 – biogeography of species; 2 – depth range in the Kara Sea; 3 – data on bottom temperature (°C); 4 – data on bottom salinity (‰)). Abbreviations: a – arctic species; atl b – Atlantic boreal species; atl hb-a – Atlantic high boreal-arctic species; atl ws b-a – Atlantic wide boreal-arctic species; cp – circumpolar species; hb-a – high boreal-arctic species; ws b-a – wide boreal-arctic species.

Вид / Species	1	2	3	4	Ссылка / References
Retusidae Thiele, 1925					
<i>Retusa pertenuis</i> (Mighels, 1843)	ws b-a	16–175	–	–	Пергамент [Pergament] 1945; Филатова и Зацепин [Filatova and Zatsepin] 1948; Чабан [Chaban] 1999; Chaban 2001; Любин [Lubin] 2003; this study
<i>Retusa turrita</i> (Møller, 1842)	a	15–27	(–1.47)	31.47	Leche 1878, as <i>Utriculus turritus</i> ; Чабан [Chaban] 1999; Chaban 2001; this study
<i>Retusa</i> sp.	a	19–35	–	–	?Leche 1878, as <i>Retusa semen</i> ; Chaban 2001 as <i>Retusa semen</i> ; this study
Diaphanidae Odhner, 1914 (1857)					
<i>Diaphana hiemalis</i> (Couthouy, 1839)	ws b-a	24.5–125	–	–	Пергамент [Pergament] 1945; Филатова и Зацепин [Filatova and Zatsepin] 1948; Чабан [Chaban] 1996; Chaban 2001; this study
<i>Diaphana glacialis</i> Odhner, 1907	a	19–58	(–0.78)	23.01	Чабан [Chaban] 1996; Chaban 2001; this study
<i>Diaphana globosa</i> (Lovén, 1846)	atl ws b-a	–	–	–	Пергамент [Pergament] 1945
<i>Prodiaphana makarovi</i> (Gorbunov, 1946)	hb-a	223–307	(–1.41)	34.92	Пергамент [Pergament] 1945; Чабан [Chaban] 1996; Chaban 2001; Любин [Lubin] 2003; this study
Cylichninae H. et A. Adams, 1854					
<i>Cylichna corticata</i> (Møller, 1842)	ws b-a, cp	30–223	–	–	Collin 1887; Пергамент [Pergament] 1945; this study
<i>Cylichna alba</i> (Brown, 1827)	a	73–270	–	–	Пергамент [Pergament] 1945; Chaban 2001 as <i>Cylichna lemchei</i> ; this study

передне-латеральных выростов головного щита и короткая нога позволяют относить их к роющим видам, как и вообще большинство представителей отряда Cephalaspidea (Thompson 1976).

Цефаласпиды эпифауны Карского моря. Diaphanidae. Представители этого семейства редки в дночерпательных и траловых сборах. Это – не совсем обычные цефаласпиды, так как они не имеют жевательных пластинок, а спектр питания их до сих пор неизвестен. Есть мнение, что виды рода *Diaphana* Brown, 1827 питаются бактериальными пленками (Б. Кунин, личное сообщение). Они обладают вздутой пентагональной или шаровидной очень тонкой раковинкой и длинной тонкой ногой, раздвоенной на конце, а латеральные зубы радулы широкие с тупыми концами и очень мелкими тупыми

зубчиками, заметными только под электронным микроскопом (Schjøtte 1989; Chaban and Chernyshev 2013). Морфология раковины и цефалоподиума позволяет отнести виды этого рода к представителям эпифауны. В материалах ТА2019 живые экземпляры широкобореально-арктического вида *Diaphana hiemalis* (высота раковины до 6.4 мм) встречены на двух станциях на глубине 73 и 125 м. Ранее этот вид был собран в различных участках Карского моря (Рис. 2Е) на глубинах 24–444 м и в арктическом бассейне на глубине 1628 м (Чабан [Chaban] 1996) при температурах от –1.18°C до –1.96°C. Плотность поселений этого вида – до 3 экз./м², вклад в биомассу их очень мал – не более 0.01 г/м² (Табл. 1).

В коллекции ЗИН РАН хранятся два экземпляра арктического вида *Diaphana glacialis*

Вид / Species	1	2	3	4	Ссылка / References
<i>Cylichnoides occultus</i> (Mighels et Adams, 1842)	hb-a	14,5–295	–	–	Пергамент [Pergament] 1945; Филатова и Зацепин [Filatova and Zatsepin] 1948; Денисенко и др. [Denisenko et al.] 1993; Golikov 1995; Chaban 2001; Любин [Lubin] 2003; this study
<i>Cylichnoides scalptus</i> (Reeve, 1855)	a	35–268	–	–	Aurivillius 1887; Пергамент [Pergament] 1945; Филатова и Зацепин [Filatova and Zatsepin] 1948; Chaban 2001; Любин [Lubin] 2003; this study
<i>Cylichnoides densistriatus</i> (Leche, 1878)	a	18–200	–	–	Leche 1878; Aurivillius 1887; Пергамент [Pergament] 1945; Филатова и Зацепин [Filatova and Zatsepin] 1948; Chaban 2001; Любин [Lubin] 2003; this study
<i>Cylichnoides validus</i> (Leche, 1878)	a	17.3–32	–	–	Leche 1878; this study
Toledoniinae Warén, 1989					
<i>Toledonia limnaeoides</i> (Odhner, 1913)	a	–	–	–	Пергамент [Pergament] 1945 as <i>Toledonia normani</i> ; Golikov 1994; Любин [Lubin] 2003
<i>Bogasonia volutoides</i> Warén, 1989	a	–	–	–	Любин [Lubin] 2003
Scaphandridae G.O. Sars, 1878					
<i>Scaphander punctostriatus</i> (Mighels et Adams, 1842)	atl b	менее 20 м/ less than 20 m	–	–	Денисенко и др. [Denisenko et al.] 1993 as <i>Scaphander lignarius</i>
Laonidae Pruvot-Fol, 1954					
<i>Retusophilina lima</i> (Brown, 1827)	atl ws b-a	9–195	(–1.38)– (–1.72)	33.78– 34.42	Leche 1878 as <i>P. lineolata</i> ; Пергамент [Pergament] 1945; Филатова и Зацепин [Filatova and Zatsepin] 1948; Golikov 1995; Chaban 2001; Любин [Lubin] 2003 (as <i>Philine lima</i>); this study
<i>R. polaris</i> (Aurivillius, 1887)	a	5.5– 53	–	–	Leche 1878 (as ? <i>Philine punctata</i> Clark); Пергамент [Pergament] 1945; Chaban 2001; Любин [Lubin] 2003; this study
Philinidae Gray, 1850 (1815)					
<i>Praephiline finnarchica</i> (M. Sars, 1858)	atl hb-a	18–345	(–1.23)– (–1.72)	33.78– 34.92	Collin 1887; Пергамент [Pergament] 1945; Golikov 1995; Chaban 2001; Любин [Lubin] 2003; this study

(высота раковины до 4 мм), собранных в центральной части Карского моря экспедицией «Георгий Седов» (1934 г., ст. 83) западнее о-вов ЦИК на илистом грунте на глубине 58 м, и экспедицией на НИС «Профессор Мультановский» (1994 г., ст. 3/09) на песчаном грунте на глубине 19 м севернее п-ва Ямал (Рис. 2F), при температуре -0.78°C и солености 23.01‰ (Чабан [Chaban] 1996).

Prodiaphana makarovi. Виды рода *Prodiaphana* Chaban, 1996 широко распространены в Антарктике (Schjømte 1998, как *Diaphana*), обладают *Retusa*-подобной раковиной высотой 2–3 мм, но она, в отличие от видов семейства Retusidae, довольно тонкая, и ее вздутая тонкая и относительно крупная ювенильная раковинка хорошо сохраняется даже у взрослых экземпляров.

В Карском море плотность его поселений – до 3 экз./м², биомасса – до 0.01 г/м², но встречается очень редко – собран всего 1 экз. (Рис. 1H) в одной из 59 проб, собранных двумя экспедициями (2012 и 2019 гг.). Представители этого вида были отмечены впервые в Карском море Пергамент [Pergament] (1945), позже были собраны Любиным [Lubin] (2003). По нашим данным этот высокобореально-арктический вид встречается в глубоководных районах Карского моря (Рис. 2F) на глубине 125–307 м при температуре придонной воды -1.41°C и солености 34.92‰ (Чабан [Chaban] 1996). У восточного побережья Гренландии этот вид нередок (Schjømte 1989, как *Diaphana vedelsbyae* Schjømte, 1989), как и в Баренцевом море (Nekhaev 2014). Довольно подробные данные о развитии этого вида

в водах восточной Гренландии привел Шотте (Schjøtte 1989), но ничего неизвестно о его питании и образе жизни. Условно считаем этот вид, как и другие виды семейства Diaphanidae, представителем эпифауны.

Размерно-возрастная структура популяций некоторых видов семейства Cylichnidae в Карском море. Для изучения размерно-возрастной структуры были выбраны три пробы *Cylichnoides scalptus* из Карского моря по коллекциям ЗИН, собранные тралами в 1930–1936 гг. на ледокольных пароходах «Георгий Седов» и «Садко». Пробы разбирали в рейсе, размер ячеек при промывании проб неизвестен. Так как *Cylichnoides occultus* из Карского моря слабо представлен в нашем материале, для сравнения с опубликованными ранее данными (Любин [Lubin] 2003) мы сделали промеры экземпляров этого вида, собранных экспедицией Лаборатории морских исследований ЗИН РАН в Чаунской губе Восточно-Сибирского моря в августе 1986 г. с глубины 5 м. Материал разбирали в стационарной лаборатории и промывали через сито с ячейкой 1 мм. Для возможности сравнения с опубликованными данными количество измеренных экземпляров было указано с учетом площади сбора пробы для *Cylichnoides occultus* (Рис. 3А, проба собрана дночерпателем площадью 0.1 м²) и без учета площади сбора для *C. scalptus* (Рис. 3В–D, пробы собраны тралом). Высоту раковины измеряли от вершины до нижнего края устья; для измерений использованы все экземпляры (с телом) в пробе с целым устьем.

Cylichnoides occultus – это некрупная для цилихрид форма: высота раковины не превышает 6–7 мм. На нашей гистограмме размерной структуры популяции из Восточно-Сибирского моря с глубины 5 м (изучена 1 проба, 30 экз.) (Рис. 3А) этот вид представлен четырьмя возрастными группами, которые соответствуют кривой роста для этого вида из Восточно-Сибирского моря, приведенной Голиковым [Golikov] (1994) для возраста 1–4 года. Максимальная высота раковины 6 мм.

Cylichnoides scalptus (Рис. 3В) по сборам Г.П. Горбунова на ледокольном пароходе «Садко» (15 августа 1936 г., ст. 2/3, 75°15′ с. ш., 82°59′ в. д, глубина 49 м) представлен двумя возрастными группами: 1.0–4.3 мм, 4.5–6 мм (измерены 70 экз.). Материал, собранный также

в августе, но несколькими годами ранее на ледокольном пароходе «Георгий Седов» и на более глубоких станциях (185 м – 19 экз. и 115 м – 24 экз.), представлен почти исключительно крупными формами [две возрастные группы – 7–9 мм и около 10 мм (Рис. 3С, D)] с максимальной высотой раковины 10.2 мм, а мелкие экземпляры, представленные массово в более мелководных пробах этого же сезона, на глубоководных станциях практически отсутствуют. Такую картину «неправильной» размерной структуры отмечал Галкин [Galkin] (1998) для офиур Карского моря, объяснявший ее следствием возрастной миграции, либо результатом «периодичного» размножения. Однако необходимо еще учитывать возможность разных условий для обработки проб в 30-е годы на разных судах («Георгий Седов» и «Садко»).

В соответствии с интерпретацией возрастных групп цилихрид, предложенной Голиковым [Golikov] (1994) и Любиным [Lubin] (2003), указываем возрастные группы на Рис. 3В–D годами жизни. Тогда предполагаемая максимальная продолжительность жизни *Cylichnoides scalptus* составляет 4 года при большей, по сравнению с *C. occultus*, скорости роста.

ОБСУЖДЕНИЕ

О продолжительности жизненного цикла арктических цилихрид. Продолжительность жизни заднежаберных моллюсков в целом и некоторых представителей отряда Cephalaspidea в частности [для мелких бореальных *Retusa obtusa* (Montagu, 1803)] в северной Атлантике указывается в 1 год с небольшим (Smith 1967a, 1967b; Thompson 1976). Для бореальной *Philine quadripartita* Ascanius, 1774, длина тела которой может достигать 70 мм, а длина раковины – до 28 мм (Thompson 1976), продолжительность жизни оценена в 3–4 года по возрастным изменениям на раковине (Brown 1934, как *Philine aperta*). Для популяций *Antarctophilina gibba* (Strebel, 1908) из Антарктики отмечен 4.75-летний жизненный цикл (Seager 1982, как *Philine gibba*). Изучение жизненного цикла в этих случаях вели с наблюдением и сбором особей в природе в различные сезоны года, при содержании в аквариумах и с применением гистологических методов изучения овогенеза. Сергер (Seager 1982)

отметил, что половая зрелость *A. gibba* наступает в возрасте 3 лет, откладка яиц – в возрасте около 3.75, и после второй откладки яиц в возрасте 4.75 лет особи погибают, т.е. взрослые особи размножаются в течение 1–1.5 лет два раза, после чего гибнут. *Retusa obtusa* размножается весной при температуре воды +12°C, ее эмбрионы развиваются в яйцевых капсулах до вылупления 28 дней (Smith 1967b). Эмбрионы *Philine quadripartita* развиваются в яйцевых капсулах до вылупления 3.5 дня при температуре +23°C и 8 дней – при температуре +13°C (Thompson 1976). *Antarctophilina gibba* размножается тоже весной, но при температуре воды от –2 до 0°C (Seager 1982), и временной интервал развития особей от момента откладки яиц до вылупления ювенилов для этого вида составляет 120 дней (Seager 1982), т.е. можно считать, что как задержка эмбрионального развития, так и увеличение продолжительности жизни обусловлены низкими температурами в районе обитания.

Для цефаласпид российских арктических морей максимальная продолжительность жизни указана в 4 года для *Cylichna alba* и *Cylichnoides occultus* из Восточно-Сибирского моря (Голиков [Golikov] 1994) и 8 лет для *C. occultus* из Карского (Любин [Lubin] 2003, как *Cylichna occulta*). Анализ продолжительности жизни в целях дальнейшего использования в изучении продукционных свойств популяций этих видов был осуществлен на основе анализа размерно-возрастной структуры популяций (Голиков [Golikov] 1970, 1994; Любин [Lubin] 2003). При сравнении данных размерной структуры мелководных арктических популяций *C. occultus*, приведенных Любиным [Lubin] (2003, рис. 65) для Карского моря, а также Голиковым [Golikov] (1994, рис. 29) и в данной работе (Рис. 3А) для Восточно-Сибирского моря, видно, что особи с высотой раковины от 1.7 до 6.0 мм (соответствует ширине особей от 0.6 до 3.2–3.5 мм (Любин [Lubin] 2003, рис. 64)), образуют компактную размерную группу, соответствующую возрасту 1–4 года (Голиков [Golikov] 1994). Максимальная продолжительность жизни *C. occultus* и указана Голиковым в 4 года (Голиков [Golikov] 1994, рис. 30). Из этой группы в сборах из района Шариповы Кошки, Карское море (Любин [Lubin] 2003, рис. 65), выбивается 1 экз. с шириной раковины 4.0 мм, что соответствует длине раковины

7 мм (Любин [Lubin] 2003, рис. 64). Этот экземпляр позволяет считать (Любин [Lubin] 2003), что максимальная продолжительность жизни *C. occultus* составляет 8 лет (т.е. за 4 года раковина этого вида вырастает на 1 мм). Не имея возможности уточнить определение этого экземпляра, мы делаем предположение, что он может относиться к другому виду, а именно, к *Cylichnoides validus*. Раковина этого вида довольно крупная, до 11.8 мм высотой (Chaban 2016), и он встречается на тех же глубинах (17.5–32 м – Табл. 1), что и вышеуказанные *C. occultus* из района Шариповы Кошки (21 м) (Любин [Lubin] 2003).

Размерные когорты для двух указанных видов заднежаберных моллюсков отряда Cephalaspidea (*Cylichnoides occultus* и *C. scalptus*), выделенные в опубликованных работах по экологии брюхоногих моллюсков арктических морей (Голиков [Golikov] 1994; Любин [Lubin] 2003) по формальным данным и интерпретируемые в них как годы жизни, не могут быть в настоящее время (по крайней мере для Cylichnidae) проверены по морфологическим признакам возрастных изменений, например, раковины, как это практикуется для двустворчатых моллюсков (Гагаев и др. [Gagaev et al.] 2004), поэтому вопрос продолжительности жизни арктических цилихрид остается открытым. Однако отрицательные или близкие к нулю значения придонной температуры воды, при которых были собраны цефаласпиды, позволяют считать возможным увеличение продолжительности жизни арктических видов, как это указано для антарктической *Antarctophilina gibba*.

Замечания к фауне заднежаберных моллюсков отряда Cephalaspidea Карского моря.

В опубликованных по Карскому морю материалах (Leche 1878; Пергамент [Pergament] 1945; Golikov 1995; Chaban 2001; Любин [Lubin] 2003) указаны виды, материалов по которым не было в сборах экспедиций на НИС «Дальние Зеленцы» (2012 г.), НИС «Профессор Мультановский» и в коллекции ЗИН, поэтому дальнейший анализ фауны Cephalaspidea Карского моря осуществлен по литературным данным, с учетом последних данных по систематике этих видов.

А. Виды, входящие в состав фауны заднежаберных моллюсков отряда Cephalaspidea Карского моря, но отсутствующие в наших материалах:

Diaphana globosa (Lovén, 1846) (Diaphanidae) – атлантический высокобореально-арктический вид, высота раковины до 3.7 мм. Морфология раковины этого вида (Schjøtte 1998) позволяет отнести его, как и остальные виды рода *Diaphana*, к представителям эпифауны. Была указана для Карского моря Пергамент [Pergament] (1945). С 1948 г. этот вид считался синонимом *Diaphana minuta* Brown, 1827 (Lemche 1948). Валидность вида была восстановлена Шотте (Schjøtte 1998). На основании данных Пергамент [Pergament] (1945) указываем этот вид в фауне Карского моря, однако данные о его месте сбора в Карском море отсутствуют. В северной Атлантике *D. globosa* встречается довольно часто на глубинах 25–2644 м, но по данным Шотте (Schjøtte 1998) это – преимущественно глубоководный вид.

Toledonia limnaeoides (Odhner, 1913) (Cylichnidae, Toledoniinae Warén, 1989) – арктический евразийский вид. Раковина турбоспиральная, высотой до 3.1 мм. Морфология раковины этого вида (Nekhaev 2014), и, прежде всего, тонкие стенки и вздутый последний оборот, позволяют предположить, что он является представителем эпифауны. Указан для Карского моря Пергамент [Pergament] (1945) как *Toledonia normani* (Friele, 1886) [об определении Г.П. Горбуновым “*Toledonia normani*” из российских арктических морей см. Чабан [Chaban] (1996)] и Любиным [Lubin] (2003) как *Toledonia limnaeoides*. Встречается у берегов Гренландии, Исландии (Warén 1989), в Баренцевом море (Odhner 1939; Martynov et al. 2006; Nekhaev 2014), в Белом море, море Лаптевых, Восточно-Сибирском и Чукотском морях (Голиков [Golikov] 1987; Чабан [Chaban] 1996, 2004, 2008) в интервале глубин 21–230 м. Данные о местах сбора в Карском море отсутствуют.

Bogasonia volutoides Warén, 1989 (Cylichnidae, Toledoniinae) – арктический евразийский вид. Раковина турбоспиральная, высотой до 3 мм, несет характерные пару килей периостракума на оборотах раковины. Морфология раковины этого вида (Warén 1989) позволяет отнести его к представителям эпифауны. Указан для Карского моря Любиным [Lubin] (2003). Вид описан из нижней сублиторали Исландии, отмечен в Баренцевом море (Nekhaev 2014) с глубины 200 м. Данные о местах сбора в Карском море отсутствуют.

Scaphander punctostriatus G.O. Sars, 1878 (Scaphandridae G.O. Sars, 1878) – атлантический широкобореально-арктический вид. Он часто встречается в Северной Атлантике (Bouchet 1975) на глубинах 1400–2730 м, в Белом и Баренцевом морях на глубине 16–300 м (Дерюгин [Derjugin] 1915; Голиков [Golikov] 1987). В Карском море отмечен по сборам в Байдарацкой губе, где глубина не превышает 20 м (Денисенко и др. [Denisenko et al.] 1993, как *Scaphander lignarius*). Виды рода *Scaphander* Montfort, 1810 ведут роющий образ жизни, питаются живущими в грунте двустворчатыми моллюсками (Thompson 1976).

Заднежаберные моллюски отряда Cephalaspidea эволюционировали в направлении приспособления к роющему образу жизни для питания обитающими в грунте малоподвижными двустворчатыми моллюсками, полихетами и фораминиферами (Thompson 1976). Этому способствуют смещение вправо органов мантийной полости, удлиненная инволютная раковина, узкое устье, мускулистый цефалоподиум, имеющий треугольный профиль, и уменьшение размеров тела и раковины. Это – хищники, и к ним в Карском море относятся представители семейств Philinidae, Scaphandridae, Retusidae и Cylichnidae. К этой же группе условно, по морфологическим характеристикам тела и раковины, относятся виды семейства Laonidae с неизвестным спектром питания.

Представители семейства Diaphanidae, также обитающие в Карском море, имеют слишком непохожие признаки внешней морфологии, чтобы считать их ведущими роющий образ жизни: тонкая хрупкая вздутая, часто шаровидная по форме раковина, тонкая широкая и длинная нога и наличие передне-латеральных выростов как на ноге, так и на головном щите. Сюда же относим представителей Toledoniinae с их тонкой хрупкой раковинной и развитым слоем периостракума, образующего спиральные кили у *Bogasonia volutoides*. Семейство Diaphanidae не только морфологически и экологически отличается от вышеперечисленных семейств, представители которых ведут роющий образ жизни, но и в таксономических исследованиях с использованием молекулярных методов занимают базальное положение на деревьях,

демонстрирующих филогенетические отношения в отряде Cephalaspeida (Oskars et al. 2015).

Б. Виды, нахождение которых в Карском море требует подтверждения:

Diaphana minuta (Diaphanidae) – высокобореально-арктический, широко распространенный вид в Северной Атлантике, Баренцевом и Белом морях, у Командорских о-вов и в Японском море на глубинах 2–350 м (Herzenstein 1893; Чабан [Chaban] 1996; Chaban and Martynov 2006, 2013). Этот вид не указан для Карского моря Пергамент [Pergament] (1945), а в проливе Маточкин Шар собран со стороны Баренцева моря [Leche 1878, как *Diaphana debilis* (Gould, 1840)]. Указание на нахождение этого вида в российских арктических морях восточнее Баренцева моря до моря Лаптевых включительно (Голиков [Golikov] 1990, 1994) основано на ранее принятом мнении (Lemche 1948) о синонимии *D. minuta*, *D. globosa* и *D. hiemalis*. В связи с тем, что сейчас все три таксона рассматриваются как валидные (Чабан [Chaban] 1996; Schiøtte 1998), указание *D. minuta* для Карского моря считаем неподтвержденным.

Philine sinuata Stimpson, 1851 (Philinidae) – широко распространенный бореально-арктический вид, был указан для Карского моря Любиным [Lubin] (2003, стр. 167). Описан с атлантического побережья Северной Америки, собран в арктической Канаде (Dall 1919) на глубинах 4–5 м, ранее считался синонимом европейского вида *Philine denticulata* (J. Adams, 1800) (Lemche 1948). Последний вид найден в Баренцевом море (Lubin in Chaban 2001; Nekhaev 2014). Однако, в связи с восстановлением валидности *Philine sinuata* (Franz and Clark 1969), нахождение его в Карском море считаем неподтвержденным.

Laona quadrata (Wood, 1839) (Laonidae) – атлантический бореальный вид, широко распространенный в Северной Атлантике (Ohnheiser and Malaquias 2013) и Баренцевом море (Herzenstein 1885; Дерюгин [Derjugin] 1915; Филатова и Зацепин [Filatova and Zatselin] 1948; Golikov 1995, как *Philine quadrata*; Martynov et al. 2006; Nekhaev 2014, как *Ossiania quadrata*) на глубинах 24–450 м (Golikov 1995). Указание на нахождение этого вида восточнее Баренцева моря до Восточно-Сибирского включительно (Golikov 1995) основаны, судя по материалам коллекции ЗИН РАН, на ошибочном опреде-

лении как *Laona quadrata* некоторых экземпляров *Praeaphiline finmarchica*. *Philine quadrata* Wood var. *grandis* Leche, 1878, описанная по материалам шведской экспедиции 1875 г., также, на наш взгляд, относится к *P. finmarchica*. Ошибки в определении *Laona quadrata* были неизбежны и связаны, на наш взгляд, с тремя факторами. Во-первых, рисунок раковины *Laona quadrata*, приведенный Сарсом (Sars 1878, tab. 18, fig. 9a, как *Philine quadrata*), очень похож на рисунок раковины *Philine fragilis* Sars, 1878 (Sars 1878, table 18, fig. 11a), хотя их фотографии демонстрируют существенные различия (см. Ohnheiser and Malaquias 2013, fig. 20E and fig. 8H) [*Philine fragilis* является младшим синонимом *Praeaphiline finmarchica* (Lemche 1948; Ohnheiser and Malaquias 2013)]. Во-вторых, Пилсбри (Pilsbry 1895), а за ним и Кобелт (Kobelt 1896) дают для *L. quadrata* описание раковин с катеноидной спиральной скульптурой, а рисунки, цитируя Сарса, приводят со спиральными бороздками (Pilsbry 1895: pl. 5, figs 17–19; Kobelt 1896: pl. 19, fig. 4, как *Philine quadrata*). В-третьих, определение материала было основано исключительно на морфологии раковин, в то время как эти виды существенно отличаются морфологией пищеварительной системы: у *P. finmarchica* (семейство Philinidae) есть крупные пластинки гизарда, а у *L. quadrata* (семейство Laonidae) таких пластинок нет. *Laona quadrata* была указана для Баренцева и Карского морей и Герценштейном (Herzenstein 1885, как *Philine quadrata*), однако, в связи с вышесказанным и отсутствием материала в коллекции, нахождение этого вида в Карском море требует подтверждения.

Retusa semen (Reeve, 1855) (Retusidae) – арктический вид, описан из арктической Канады (Port Refuge – Reeve 1885). В предыдущих публикациях типовым местонахождением этого вида ошибочно было указано Карское море (Oldroyd 1927; Чабан [Chaban] 1999; Chaban and Martynov 2006), и на этом основании и указании Лехе (Leche 1878) он был включен в фауну Карского моря (Chaban 2001). Однако Порт Рефьюдж находится на севере Канадского арктического архипелага (Parks Canada 2021). Это – небольшая бухта на юге о. Девон, одного из о-вов Королевы Елизаветы, в которую заходил Эдвард Бельчер “it was visited by Sir Edward Belcher in 1853 while he was searching for the

missing Franklin Expedition” (Parks Canada 2021). По материалам сборов этой экспедиции и была описана *Retusa semen*. Первописание вида очень краткое (Reeve 1885), типовой материал утерян (Lemche 1948), и этот вид разными авторами изображался по-разному (Thiele 1928; Lemche 1948; Чабан [Chaban] 2010). Более того, Лехе (Leche 1878, p. 72), определяя как *Utriculus semen* и *U. semen* var. *elongata* Leche, 1878 материал из Карского моря, собранный шведской экспедицией в 1875 г., рассматривал *Utriculus semen* (= *Retusa semen*) как, возможно, более крупную форму *Retusa turrita*. В связи с вышеизложенным рассматриваем *Retusa semen* как *species inquirenda*, и ее нахождение в Карском море считаем неподтвержденным.

Особенностью сборов экспедиций на НИС «Дальние Зеленцы» (2012 г.) и НИС «Профессор Мультановский» (2019 г.) является полное отсутствие в них широко распространенных в Арктике, в том числе и в Карском море, представителей инфауны с частично редуцированной раковиной: *Retusophilina lima*, *R. polaris* (Laonidae) и *Praephilina finmarchica* (Philinidae). Возможно, это связано со сбором материала исключительно дночерпательным методом с небольшой площадью сбора (0.1 м²). Как отмечал еще Галкин [Galkin] (1998), дночерпатель практически не облавливает крупные и неравномерно распределенные формы, однако представители надсемейства Philinoidea отмечены в фауне Карского моря Пергамент [Pergament] (1945) и Любиным [Lubin] (2003) и есть в коллекциях ЗИН РАН (Чабан [Chaban] 1999) (сборы 1900–1937 гг.). По данным Любина [Lubin] (2003, как *Philina finmarchica*) *Praephilina finmarchica* является одним из видов, доминирующих по биомассе среди брюхоногих моллюсков в районе Новоземельского желоба и о. Вайгач на глубинах, превышающих 122 м (наряду с цилихнидами и некоторыми видами переднежаберных брюхоногих моллюсков). *Retusophilina polaris*, редкий в наших материалах, указан в литературе как один из доминирующих видов в таксоценах брюхоногих моллюсков на северо-востоке Карского моря на глубинах 48–53 м (Любин [Lubin] 2003). Такие различия в наших и опубликованных данных могут быть следствием как неполноты сборов материала, так и наличия, возможно,

морфологически близких видов, подобных, например, *Philina malaquiasii* Valdés, Cadien et Gosliner, 2015, описанной из моря Бофорта с глубины 4–360 м (Valdés et al. 2016) и не известной пока из других регионов.

Всего в Карском море отмечаем 19 видов (Табл. 1), относящихся к 10 родам из 6 семейств; из них один вид еще не описан. Наиболее массовыми видами являются представители семейства Cylichnidae. К сожалению, если ревизия группы видов арктических *Cylichnoides occultus* s. l. была осуществлена с восстановлением валидности *Cylichnoides scalptus* и уточнением видового статуса *C. densistriatus* и *C. validus* (Chaban 2016), то ревизию группы видов *Cylichna alba* s. l. еще предстоит осуществить. При этом необходимо учесть, что именно у рода *Cylichna* Lovén, 1846 при минимально известном наборе морфологических признаков видовое разнообразие очень велико (Chaban et al. 2019). Все вышесказанное позволяет считать, что, несмотря на частую встречаемость цилихнид в сборах, показатели плотности поселений и биомассы отдельных видов могут быть сильно завышены.

Из 19 видов заднежаберных моллюсков отряда Cephalaspidea в Карском море (Табл. 2) больше половины видов – арктические, их доля составляет 53% (10 видов), и 47% составляют виды бореально-арктические (9 видов). Доля атлантических бореально-арктических видов составляет 44% (4 вида), широкобореально-арктических – 56%, из них 1 вид – широкобореально-арктический циркумполярный. По количеству видов Карское море (19 видов) занимает промежуточное положение между Баренцевым (21 вид) и морем Лаптевых (15 видов) (Табл. 3). Коэффициент видового сходства фаун между Баренцевым и Карским морями по Жаккару составляет 83%. Уменьшение видового разнообразия в Карском море по сравнению с Баренцевым происходит за счет выпадения бореальных видов (*D. minuta*, *Laona quadrata* и др.). Коэффициент видового сходства фаун между Карским морем и морем Лаптевых по Жаккару составляет 88%. Уменьшение видового разнообразия в море Лаптевых по сравнению с Карским происходит, по нашему мнению, не только за счет уменьшения количества бореальных видов, но и за счет недоизученности фауны обеих морей. Необходимо учитывать,

Таблица 3. Список видов Cephalaspidea Баренцева, Карского морей и моря Лаптевых по собственным неопубликованным и литературным данным.**Table 3.** List of species of Cephalaspidea of the Barents Sea, Kara Sea, Laptev Sea based on the references and this study.

	Вид Species	Баренцево море Barents Sea	Карское море Kara Sea	Море Лаптевых Laptev Sea	Ссылка References
1	<i>Retusa pertenuis</i>	+	+	+	Chaban 2001
2	<i>R. turrita</i>	+	+		Chaban 2001
3	<i>R. pellucida</i> (Brown, 1827)	+			Chaban and Nekhaev 2010
4	<i>Retusa</i> sp.		+		this study
5	<i>Diaphana minuta</i>	+			Chaban 2001
6	<i>D. glacialis</i>	+	+	+	Chaban 2001
7	<i>D. hiemalis</i>	+	+	+	Chaban 2001
8	<i>D. globosa</i>		+		Пергамент [Pergament] 1945
9	<i>Prodiaphana makarovi</i>	+	+	+	Chaban 2001
10	<i>Cylichna alba</i>	+	+	+	Chaban 2001
11	<i>C. corticata</i>	+	+	+	Nekhaev 2014
12	<i>Cylichnoides occultus</i>	+	+	+	Chaban 2001
13	<i>C. scalptus</i>	+	+	+	Chaban 2001
14	<i>C. densistriatus</i>	+	+	+	Chaban 2001
15	<i>C. validus</i>	+	+	+	Chaban 2016
16	<i>Toledonia limnaeoides</i>	+	+	+	Chaban 2001
17	<i>Bogasonia volutoides</i>	+	+	+	Любин [Lubin] 2003
18	<i>Scaphander punctostriatus</i>	+	+		Chaban and Martynov 2006
19	<i>Retusophilina lima</i>	+	+	+	Chaban 2001
20	<i>R. polaris</i>	+	+	+	Chaban 2001
21	<i>Laona quadrata</i>	+			Chaban 2001
22	<i>Philina denticulata</i>	+			Nekhaev 2014
23	<i>Praephilina finmarchica</i>	+	+	+	Chaban 2001
Всего / Number of species		21	19	15	

что сбор материала в Карском море проводился в ограниченный период времени – август–сентябрь, а видовой состав и плотность поселений беспозвоночных в арктических биоценозах подвержены сезонным изменениям (Гагаев и др. [Gagaev et al.] 1997). Из собранных в конце августа – начале сентября 2019 г. 237 экз. заднежаберных моллюсков отряда Cephalaspidea живых особей было всего 44 (18%), остальные были представлены мертвыми раковинами (Табл. 1).

Анализ видового состава цефаласпид Карского моря осуществлен на базе исключительно морфологических признаков. Необходим дополнительный сбор материала с первичной фиксацией в 96° спирте для молекулярно-генетического анализа, что позволит уточнить спи-

сок видов представителей отряда Cephalaspidea изучаемого региона.

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаю благодарность сотрудникам кафедры гидробиологии Санкт-Петербургского федерального университета за предоставленный для работы материал сборов 2012 г., проф. А.В. Чернышеву (ННЦМБ ДВО РАН, Владивосток), двум анонимным рецензентам и редактору кбн А.А. Петрову за ценные советы и замечания к рукописи, а также сотрудникам Лаборатории морских исследований ЗИН РАН, разбиравшим материалы сборов экспедиций 2012 и 2019 гг. Работа выполнена в рамках бюджетной темы АААА-А19-119020690072-9

и поддержана грантом РФФИ 18-05-60157. В исследовании использованы материалы УФК ЗИН РАН № 2-2.20 (<http://www.ckr-rf.ru/usu/73561/>).

ЛИТЕРАТУРА

- Aurivillius C.W.S. 1887.** Öfversigt öfver de af Vega-Expeditionen insamlade Arktiska Hafsmollusker. II. Placophora och Gastropoda. *Vega-Expeditionens Vetenskapliga Jakffagelser, Stockholm*, 4: 311–384.
- Bouchet Ph. 1975.** Opisthobranches de profondeur de l’Ocean Atlantique. 1. Cephalaspidea. *Cahiers de Biologie Marine*, 16: 317–365.
- Brown H.H. 1934.** A study of a tectibranch gastropod mollusk, *Philine aperta* (L.). *Transactions of the Roy Society of Edinburgh*, 58: 197–210. <https://doi.org/10.1017/S0080456800023103>
- Chaban E.M. 1996.** Opisthobranch molluscs of the family Diaphanidae (Gastropoda, Opisthobranchia) of the Russian seas. *Ruthenica*, 6(2): 127–148. [In Russian].
- Chaban E.M. 1999.** Shelled opisthobranchiate mollusks of the orders Cephalaspidea and Anaspidea of northern and Far-East seas of Russia. Abstract of the PhD thesis. Zoological institute of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, 256 p. [In Russian].
- Chaban E.M. 2001.** Order Cephalaspidea. List of species of free-living invertebrates of Eurasian Arctic seas and adjacent deep waters. *Explorations of the Fauna of the Seas*, 51/59: 108–109.
- Chaban E.M. 2004.** Cephalaspidean mollusks (Mollusca, Opisthobranchia) of the Laptev Sea. *Explorations of the Fauna of the Seas*, 54/62: 71–87. [In Russian].
- Chaban E.M. 2008.** Opisthobranchiate molluscs of the orders Cephalaspidea, Thecosomata and Gymnosomata (Mollusca, Opisthobranchia) of the Chukchi Sea and the Bering Strait. *Explorations of the Fauna of the Seas*, 61/69: 149–162. [In Russian].
- Chaban E.M. 2010.** Cephalaspidean molluscs (Gastropoda: Opisthobranchia) of the East Siberian sea. *Explorations of Fauna of the Seas*, 66/74: 71–88. [In Russian].
- Chaban E.M. 2016.** Opisthobranch molluscs of “*Cylichna occulta* group” (Gastropoda: Opisthobranchia: Cylichnidae) from the Chukchi Sea and adjacent waters. *The Bulletin of the Russian Far East Malacological Society*, 20(1): 5–26.
- Chaban E.M. and Chernyshev A.V. 2013.** New and little-known shell-bearing heterobranch mollusks (Heterobranchia: Aplustridae and Cephalaspidea) from the bathyal zone of the northwestern part of the Sea of Japan. *Deep-Sea Research II*, 86–87: 156–163. <http://doi.org/10.1016/j.dsr2.2012.07.040>
- Chaban E.M., Ekimova I.A., Schepetov D.M., Kohnert P.C., Schrödl M.S. and Chernyshev A.V. 2019.** Euopisthobranch mollusks of the order Cephalaspidea (Gastropoda: Heterobranchia) of the Kuril Kamchatka Trench and the adjacent Pacific abyssal plain with descriptions of three new species of the genus *Spiraphiline* (Philinidae). *Progress in Oceanology*, 178: 102185. <http://doi.org/10.1016/j.pocean.2019.102185>
- Chaban E.M. and Martynov A.V. 2006.** Acteonoidea, Cephalaspidea. In: Yu.I. Kantor and A.V. Sysoev (Eds). Marine and brackish water Gastropoda of Russia and adjacent countries: an illustrated catalogue. KMK Scientific Press Ltd, Moscow: 249–261, pls. 124–129.
- Chaban E.M. and Martynov A.V. 2013.** Clade Cephalaspidea, Clade Sacoglossa. In: B.I. Sirenko (Ed.). Checklist of species of free-living invertebrates of the Russian Far Eastern seas. *Explorations of the fauna of the seas*, 75/83: 166–167.
- Chaban E.M. and Nekhaev I.O. 2010.** *Retusa pellucida* (Brown, 1827) (Gastropoda: Opisthobranchia: Cephalaspidea) from the Barents Sea – a new species for the fauna of Russian Arctic seas. *Zoosystematica Rossica*, 19(2): 196–204. <https://doi.org/10.31610/zsr/2010.19.2.196>
- Collin J. 1887.** Brachionopoder, Muslinger og Snegle fra Kara-Havet. In: C.F. Lütken (Ed.). *Dijmphna-Togtets zoologisk-botaniske Udbytte. I Kommission hos H. Hagerup, Kjøbenhavn*: 439–472.
- Dall W.H. 1919.** Descriptions of new species of Mollusca from the North Pacific Ocean in the collection of the United States National Museum. *Proceedings of the United States National Museum*, 56: 293–371. <https://doi.org/10.5479/si.00963801.56-2295.293>
- Denisenko S.G., Anisimova N.A., Denisenko N.V., Zhukov E.I., Polyanskyi V.A. and Semenov V.N. 1993.** Distribution, structural and functional organization of zoobenthos. In: A.D. Chinarina (Ed.). Hydrobiology research of the Baydaratskaya Bay (the Kara Sea) in 1991–1992. Preprint. Kolskij nauchnyj tsentr Rossijskoj akademii nauk, Apatity: 30–49. [In Russian].
- Derjugin K.M. 1915.** Fauna of the Kola Bay and conditions of its existence. *Mémoires de l’Académie Impériale des Sciences, Ser. 8*, 34(1): 1–929. [In Russian].
- Filatova Z.A. and Zatsepin V.I. 1948.** Class Gastropoda. In: N.S. Gaevskaya (Ed.). Key to identification of fauna and flora of northern seas of USSR. Sovetskaya Nauka, Moscow: 358–401. [In Russian].
- Franz D.R. and Clark K. 1969.** Occurrence of the cephalaspidean *Philine sinuata* (Stimpson) in Southern New England, with a discussion of the species. *The Veliger*, 12(1): 69–71.
- Gagaev S.Yu., Bestuzheva I.L. and Andronov P.Yu. 1997.** On the seasonal dynamics in bottom ecosystems of Amerasiatic Province in the Arctic by an example of the Chaun Bay of the East Siberian Sea. *Oceanology*, 37(5): 761–769. [In Russian].
- Galkin S.V. 1998.** Explorations of macrobenthos of the Kara Sea in 49th voyage of R/V “Dmitry Mendeleev”. In: A.P. Kuznetsova and O.N. Zezina (Eds). Benthos

- of high latitude areas. Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Moscow: 34–41. [In Russian].
- Golikov A.N. 1970.** The principle of determination of the production properties of a population by size structure and number. *Doklady Akademii Nauk SSSR*, **193**(3): 730–733. [In Russian].
- Golikov A.N. 1987.** Class Gastropoda. In: Ya.I. Starobogatov and A.D. Naumov (Eds). Mollusks of the White Sea. Keys to the fauna of the USSR published by the Academy of Sciences of the USSR. Vol. 151. Nauka, Leningrad: 41–148. [In Russian].
- Golikov A.N. 1990.** The shell-bearing gastropods of the Laptev Sea. *Explorations of the Fauna of the Seas*, **37/45**: 365–384. [In Russian].
- Golikov A.N. 1994.** Shell-bearing gastropods of the East Siberian Sea. *Explorations of the Fauna of the Seas*, **49/57**: 67–122. [In Russian].
- Golikov A.N. 1995.** Shell-bearing gastropods of the Arctic. Colus, Moscow, 185 p.
- Gorbunov G.P. 1946.** Bottom life of the New Siberian shallows and the central part of the Arctic Ocean. In: V.Kh. Buinitsky (Ed.). Transactions of the Drifting expedition of Glavsevmorput on Ice-Breaking Steamer “G. Sedov” in 1937–1940. Vol. 3. Biology. Izdatelstvo Glavsevmorputi, Moscow–Leningrad: 30–138. [In Russian].
- Herzenstein S. 1893.** Aperçu sur la faune malacologique de l’océan glacial russe. International congrès de Zoologie, 2. Deuxième session à Moscou (1893): 1–21.
- Kobelt T.W. 1896.** Die Familie Bullidae. In: H.C. Kuster and T.W. Kobelt (Eds). Systematisches Conchylien Cabinet von Martini und Chemnitz. Nurnberg. Verlag von Bauer & Raspe, Nurnberg, 188 p. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.123880>
- Leche W. 1878.** Ofversigt ofver de af Svenska expeditionerna till Novaja Semlja och Jenissej 1875 och 1876 insamlade hafs – mollusker. *Kongelige Svenska Vetenskaps Akademiens Handlingar*, **16**(2): 1–86.
- Lemche H. 1941.** Gastropoda Opisthobranchiata (excl. Pteropoda). The Godthaab expedition 1928. *Meddelelser om Gronland*, **80**(7): 1–65.
- Lemche H. 1948.** Northern and Arctic tectibranch gastropods. *Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskab Biologiske Skrifter*, **5**(3): 1–136.
- Lubin P.V. 2000.** Quantitative distribution of gastropods (Gastropoda) in the Kara Sea. In: G.G. Matishov (Ed.). Modern benthos of the Barents and Kara seas. Kolskij nauchnyj tsentr Rossijskoj akademii nauk, Apatity: 189–203. [In Russian].
- Lubin P.V. 2003.** Fauna and ecology of shell-bearing gastropod mollusks of the Kara Sea. In: G.G. Matishov (Ed.). Invertebrate fauna of the Kara, Barents and White seas (informatics, ecology, biodiversity). Kolskij nauchnyj tsentr Rossijskoj akademii nauk, Apatity: 130–195. [In Russian].
- Martynov A.V., Korshunova T.A. and 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.
- MolluscaBase eds. 2021.** MolluscaBase. *Cylichna corticata* (Møller, 1842). Accessed through: World Register of Marine Species at: <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=1333818> on 2021-02-15.
- Nekhaev I.O. 2014.** Marine shell-bearing Gastropoda of Murman (Barents Sea): an annotated check-list. *Ruthenica*, **24**(2): 75–121.
- Nekhaev I.O. and Krol E.N. 2017.** Diversity of shell-bearing gastropods along the western coast of the Arctic archipelago Novaya Zemlya: an evaluation of modern and historical data. *Polar Biology*, **40**: 2279–2289. <http://doi.org/10.1007/s00300-017-2140-1>
- Odhner N. 1907.** Northern and Arctic invertebrates in the collection of the Swedish State Museum (Riksmuseum). III. Opisthobranchia and Pteropoda. *Kungelige Svenska Vetenskaps Akademiens Handlingar*, **41**: 1–114.
- Odhner N. 1939.** Opisthobranchiate Mollusca from the Western and Northern coast of Norway. *Det Kongelige Norske Videnskabers Selskabs Skrifter*, **1**: 1–93.
- Ohnheiser L.T. and Malaquias M.A. 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. <https://doi.org/10.1111/zoj.12000>
- Oldroyd I.S. 1927.** The marine shells of the West coast of North America. *Stanford University publications. Geological Sciences*, **2**: 1–300.
- Oskars T.R., Bouchet Ph. and 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. <http://doi.org/10.1016/j.ympev.2015.04.011>
- Parks Canada. 2021.** Port Refuge National Historic Site of Canada. Port Refuge, Devon Island, Nunavut. World Wide Web electronic publication. Available from: https://www.pc.gc.ca/apps/dfhd/page_nhs_eng.aspx?id=333 (accessed 17 May 2021)
- Pergament T.S. 1945.** Benthos of the Kara Sea. *Problemy Arktiki*, **1**: 102–130. [In Russian].
- Pilsbry H.A. 1895.** Manual of Conchology; Structural and Systematic; with illustrations of the species. Vol. 15. Conchological Section, Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Philadelphia: 1–437.
- Price R.M., Gosliner T.M. and Valdés Á. 2011.** Systematics and phylogeny of *Philine* (Gastropoda: Opisthobranchia), with emphasis on the *Philine aperta* species complex. *The Veliger*, **51**(2): 1–58.

- Reeve L. 1885.** Account of the shells collected by Captain Sir Edward Belcher C.B., North of Beechey Island. In: J. Richardson et al. (Eds). The last of the Arctic voyages: being a narrative of the expedition in H.M.S. Assistance, under the command of Captain Sir Edward Belcher, C.B. Vol. 2. Printed by John Edward Taylor, London: 392–399.
- Sars G.O. 1878.** Bidrag til kundskaben om Norges Arktiske Fauna. Vol. 1. Mollusca regionis arcticae Norvegiae. Brøgger, Christiania, 426 p.
- Starobogatov Ya.I. and Naumov A.D. (Eds) 1987.** Molluscs of the White Sea. Keys to the fauna of the USSR published by the Academy of Sciences of the USSR. Vol. 151. Nauka, Leningrad, 277 p. [In Russian].
- Schiøtte T. 1989.** Marine Mollusca from Jørgen Brønlund Fjord, North Greenland, including the description of *Diaphana vedelsbyae* n. sp. *Meddelelser om Grønland. Bioscience*, **28**: 1–24.
- Schiøtte T. 1998.** A taxonomic revision of the genus *Diaphana* Brown, 1827, including a discussion of the phylogeny and zoogeography of the genus (Mollusca: Opisthobranchia). *Steenstrupia*, **24**(1): 77–140.
- Seager J.R. 1982.** Population dynamics of the antarctic opisthobranch *Philine gibba* Streb. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **60**: 163–179. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(82\)90156-3](https://doi.org/10.1016/0022-0981(82)90156-3)
- Smith S.T. 1967a.** The ecology and life history of *Retusa obtusa* (Montagu) (Gastropoda, Opisthobranchia). *Canadian Journal of Zoology*, **45**: 397–405. <https://doi.org/10.1139/z67-051>
- Smith S.T. 1967b.** The development of *Retusa obtusa* (Montagu) (Gastropoda, Opisthobranchia). *Canadian Journal of Zoology*, **45**: 737–764. <https://doi.org/10.1139/z67-086>
- Thiele J. 1928.** Arktische Loricaten, Gastropoden, Scaphopoden und Bivalven. *Fauna Arctica*, **5**: 561–632.
- Thompson T.E. 1976.** Biology of opisthobranch molluscs. Vol. 1. The Ray Society, London, 207 p.
- Timofeev S.V. 2003.** A brief outline of the history of hydrobiological research in the Kara Sea. In: G.G. Matishov (Ed.). Invertebrate fauna of the Kara, Barents and White seas (informatics, ecology, biodiversity). Kolskij nauchnyj tsentr Rossijskoj akademii nauk, Apatity: 43–49. [In Russian].
- Ushakov P.V. 1953.** Fauna of the Sea of Okhotsk and conditions of its existence. Nauka, Moscow, 459 p. [In Russian].
- Valdés Á. 2019.** Northeast Pacific benthic shelled sea slugs. *Zoosymposia*, **13**: 242–304. <https://doi.org/10.11646/zoosymposia.13.1.21>
- Valdés Á., Cadien D.B. and Gosliner T.M. 2016.** Philinidae, Laonidae and Philinorbididae (Gastropoda: Cephalaspidea: Philinoidea) from the northeastern Pacific Ocean and the Beaufort Sea (Arctic Ocean). *Zootaxa*, **4147**(5): 501–537. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4147.5.1>
- Warén A. 1989.** New and little known Mollusca from Iceland. *Sarsia*, **74**(1): 1–28. <https://doi.org/10.1080/00364827.1989.10413419>