

**ФЕДЕРАЛЬНОЕ АГЕНТСТВО НАУЧНЫХ ОРГАНИЗАЦИЙ
ДАЛЬНЕВОСТОЧНОЕ МАЛАКОЛОГИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО**

**РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
Дальневосточное отделение
Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского**

**FEDERAL AGENCY OF RESEARCH ORGANIZATIONS
RUSSIAN FAR EAST MALACOLOGICAL SOCIETY**

**RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
Far East Branch
A.V. Zhirmunsky Institute of Marine Biology**

**БЮЛЛЕТЕНЬ
Дальневосточного
малакологического общества**

Вып. 18

**THE BULLETIN
of the Russian Far East
Malacological Society**

Vol. 18

**Владивосток • Vladivostok
Дальпресс
2014**

Редколлегия *Editorial Board*

Главный редактор Editor

Лутаенко Константин Анатольевич
Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского
ДВО РАН, Владивосток 690041, Россия

Konstantin A. Lutaenko
A. V. Zhirmunsky Institute of Marine Biology, Far East Branch,
Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690041, Russia

Члены Members

Аmano, Кадзутака
Образовательный университет Дзозцу, Дзозцу, преф.
Ниигата 943, Япония

Kazutaka Amano
Joetsu University of Education, Joetsu, Niigata Pref. 943,
Japan

Богатов Виктор Всеволодович
Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток
690022, Россия

Viktor V. Bogatov
Institute of Biology and Soil Science, Far East Branch,
Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690022, Russia

Винарский Максим Викторович
Омский государственный педагогический универси-
тет, Омск 644010, Россия

Maxim V. Vinarski
Museum of Siberian Aquatic Molluscs, Omsk State Pedago-
gical University, Omsk 644010, Russia

Гулбин Владимир Васильевич
Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского
ДВО РАН, Владивосток 690041, Россия

Vladimir V. Gulbin
A. V. Zhirmunsky Institute of Marine Biology, Far East Branch,
Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690041, Russia

Кантор Юрий Израилевич
Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Се-
верцова РАН, Москва 119071, Россия

Yuri I. Kantor
A.N. Severtzov Institute of Ecology and Evolution of
the Russian Academy of Sciences, Moscow 119071, Russia

Коуэн, Юджин
Музей естественной истории Санта-Барбары, Санта-
Барбара 93105-2935, Калифорния, США

Eugene V. Coan
Santa Barbara Museum of Natural History, Santa Barbara
93105-2935, California, USA

Прозорова Лариса Аркадьевна
Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток
690022, Россия

Larisa A. Prozorova
Institute of Biology and Soil Science, Far East Branch,
Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690022, Russia

Сюй Феньшань
Институт океанологии АН КНР, Циндао 266071,
КНР

Xu Fengshan
Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences,
Qingdao 266071, People's Republic of China

Че, Бьон Ле
Отдел биологических наук, Университет Сун Кьон
Кван, Суwon 440-746, Республика Корея

Byung Lae Choe
Department of Biological Science, Sung Kyun Kwan
University, Suwon 440-746, Republic of Korea

Вебсайт ДВМО на русском и английском языках – <http://rfems.dvo.ru/>

Утверждено к печати Ученым советом ИБМ ДВО РАН

© ДВМО, 2014 г.

© ИБМ ДВО РАН, 2014 г.

Содержание

Научные сообщения

<i>С.С. Крамаренко, О.Н. Кунах, А.В. Жуков, Е.В. Андрусевич</i> Анализ паттернов пространственной организации популяций наземных моллюсков: подход с использованием методов геостатистики	5
<i>Е.М. Чабан, А.В. Чернышев</i> Заднежаберные моллюски отряда Cephalaspidea (Gastropoda: Opisthobranchia) залива Восток Японского моря. Часть 1	41
<i>К.А. Лутаенко, И.П. Преципник</i> К фауне двустворчатых моллюсков провинции Северный Хамгён (Северная Корея)	63
<i>Е.М. Саенко</i> Морфология глохидиев беззубок рода <i>Colletopterum</i> (Bivalvia: Unionidae: Anodontinae) из водоемов Хакасии и Читинской области.....	79
<i>А.В. Чернышев</i> Заднежаберные моллюски (Gastropoda: Opisthobranchia) системы охлаждения Владивостокской ТЭЦ-2	89
<i>К.А. Лутаенко</i> Замечания о типовом материале <i>Maetra sulcataria</i> Deshayes in Reeve, 1854 (Bivalvia: Mactridae) и таксономической истории вида	97

История малакологии

<i>Чжан Цзюньлун, Чжан Шуцянь, Сюй Феньшань, Чжан Сунпин</i> Введение в историю малакологии Китая	107
<i>М.В. Винарский</i> Вклад Ж. Кювье и Ж.-Б. Ламарка в разработку системы типа Mollusca	120

Потери науки

<i>Жорж Алексеевич Евсеев</i>	138
<i>Е.В. Краснов</i> От Берингии до Фантома (из жизни морского малаколога)	139
<i>Ида Ивановна Овсянникова</i>	142
<i>К.А. Лутаенко</i> Памяти Ричарда (Дика) Килбурна	146

Правила для авторов «Бюллетеня Дальневосточного малакологического общества»	155
--	------------

Contents

Original articles

<i>S.S. Kramarenko, O.N. Kunakh, A.V. Zhukov, E.V. Andrusevich</i> Analysis of the spatial distribution patterns of the land snail populations: a geostatistic method approach	5
<i>E.M. Chaban, A.V. Chernyshev</i> Opisthobranch cephalaspidean mollusks (Gastropoda: Opisthobranchia) of Vostok Bay, Sea of Japan. Part 1	41
<i>K.A. Lutaenko, I.P. Pretsiniek</i> On the bivalve molluscan fauna of North Hamgyong Province (North Korea)	63
<i>E.M. Sayenko</i> Morphology of glochidia of the anodontine bivalves of the genus <i>Colletopterum</i> (Unionidae) inhabiting water basins of Khakasia Republic and Chitinskaya Territory	79
<i>A.V. Chernyshev</i> Opisthobranch mollusks (Gastropoda: Opisthobranchia) of cooling system of the Vladivostok Thermal Power Station 2	89
<i>K.A. Lutaenko</i> Notes on type material of <i>Macra sulcataria</i> Deshayes in Reeve, 1854 (Bivalvia: Mactridae) and taxonomic history of the species	97

History of malacology

<i>Zhang Junlong, Zhang Shuqian, Xu Fengshan, Zhang Suping</i> Introduction to the history of malacology in China	107
<i>M.V. Vinarski</i> Contribution of Georges Cuvier and Jean-Baptiste de Lamarck to development of the system of Mollusca	120

Obituaries

George A. Evseev	138
<i>E.V. Krasnov</i> From Beringia to Fantom (a story of the life of a marine malacologist)	139
Ida I. Ovsyannikova	142
<i>K.A. Lutaenko</i> Richard N. (Dick) Kilburn: In memoriam	146

Instructions to authors of the <i>Bulletin of the Russian Far East Malacological Society</i>	155
---	-----

Анализ паттернов пространственной организации популяций наземных моллюсков: подход с использованием методов геостатистики

С.С. Крамаренко¹, О.Н. Кунах², А.В. Жуков³, Е.В. Андруевич³

¹*Николаевский национальный аграрный университет, Николаев 54020, Украина
e-mail: kss0108@mail.ru*

²*Днепропетровский национальный университет им. Олеса Гончара,
Днепропетровск 49000, Украина
e-mail: olga-kunakh@rambler.ru*

³*Днепропетровский государственный аграрный университет,
Днепропетровск 49600, Украина
e-mail: zhukov-dnepr@yandex.ua*

У видов наземных моллюсков с различными экологическими предпочтениями тип размещения особей в пространстве может существенно отличаться – у ксерофильных видов особи формируют агрегации, размещенные в пространстве неслучайным образом, у мезофильных видов особи чаще все распределены поодиночке, но неслучайным образом, тогда как для слизней особи распределены поодиночке и в более-менее выраженном случайном порядке на территории, занимаемой популяцией. Более адекватную оценку характера пространственной гетерогенности и агрегированности можно получить с использованием методов геостатистики, учитывающих взаимное расположение пробных площадок и количество особей в пределах каждой из них (метод SADIE и локальный индекс Морана). Такие эдафические показатели, как твердость и агрегатная структура почвы, оказывают значительное влияние на вероятность встречи моллюсков в пределах изучаемых участков. Установлено, что лимитирующие экологические факторы оказываются сходными для разных видов наземных моллюсков, что свидетельствует о том, что эти характеристики местообитаний оказывают влияние на эколого-физиологические адаптации моллюсков. Кроме того, физические условия почвы оказывают влияние на растительный покров – его обилие, флористический и экологический облик. Опосредованное влияние через растительность, с которой тесно связаны моллюски, также может быть механизмом влияния физических свойств почвы на пространственную организацию популяций моллюсков.

Ключевые слова: наземные моллюски, пространственное распределение, Украина, геостатистика.

Analysis of the spatial distribution patterns of the land snail populations: a geostatistic method approach

S.S. Kramarenko¹, O.N. Kunakh², A.V. Zhukov³, E.V. Andrushevich³

¹*Nikolayev National Agrarian University, Nikolayev 54020, Ukraine
e-mail: kss0108@mail.ru*

²*Dnepropetrovsk Oles Gonchar National University, Dnepropetrovsk 49000, Ukraine
e-mail: olga-kunakh@rambler.ru*

³*Dnepropetrovsk State Agrarian University, Dnepropetrovsk 49600, Ukraine
e-mail: zhukov-dnepr@yandex.ua*

The spatial distribution type of land snails with different ecological preferences can be essentially different. The xerophilous species have been shown to form non-random aggregations distributed in the habitat area; mesophilic species are more often distributed by a single way, but non-accidentally, whereas slug individuals are distributed by a single way and in a more or less expressed accidental order. More careful estimation of spatial heterogeneity and aggregation character can be done by the geostatistic methods taking into consideration sample sites mutual distribution and individuals number in each site (SADIE method and Moran's local index). Such edaphic characteristics as soil penetration resistance and aggregate structure considerably influence probability of snails finding within studied areas. The limiting ecological factors have been determined to be similar for different species of land snails which means that these habitat characteristics influence the snails ecological and physiological adaptations. Besides, soil physical characteristics impact plant cover – its abundance, floristic and ecological appearance. Indirect impact through the vegetation, with which snails are closely associated, can also be regarded as a mechanism of soil physical characteristics influence on spatial distribution of snail's population.

Key words: land snails, spatial distribution, Ukraine, geostatistics.

Характер размещения особей в пространстве является одной из важнейших характеристик отдельных популяций и вида в целом, которая определяется взаимодействием многих механизмов – дисперсией, репродуктивным поведением, пространственной гетерогенностью мест обитания, внутри- и межвидовой конкуренцией, антропогенным прессом [Boycott, 1934; Cameron, 1970; Baur, 1986, 1993; Kralka, 1986; Kleewein, 1999; Giokas et al., 2005; Szybiak et al., 2009; Nunes, Santos, 2012].

Паттерн пространственной организации популяции можно рассматривать в аспекте пространственной гетерогенности и пространственной структурированности [Pielou, 1977]. Оценка *пространственной гетерогенности* основывается на выборочных характеристиках данных о численности особей в пределах исследованных пробных площадок. Чаще всего для измерения меры пространственной гетерогенности используются методы аппроксимации выборочного распределения численности особей распределением Пуассона, а в основе расчета большинства индексов пространственной гетерогенности лежит отношение выборочной дисперсии к средней арифметической (S^2/D). В случае, если отношение S^2/D близко к 1, распределение особей в популяции близко к случайному, при $S^2/D < 1$, особи в популяции имеют равномерное распределение, а при $S^2/D > 1$ – групповое (агрегированное). На основе этого отношения построены ряд индексов, используемых для оценки меры гетерогенности размещения особей в пространстве, такие как индекс Грина, индекс «средней скученности» Ллойда, индекс Ивеса, индекс Морисита и др. [Southwood, 1978]. При этом расположение самих пробных площадок относительно друг друга никак не учитывается (важно только, чтобы оно было случайным в пределах территории, занимаемой популяцией).

Оценка *пространственной структурированности* может быть получена только в том случае, если для каждой пробной площадки отмечены их точные координаты. При этом пробные площадки могут быть расположены случайным образом или в виде регулярной сетки. Пространственная внутривидовая

структурированность отражается в наличии отдельных агрегаций или их скоплений, во взаимном расположении таких агрегаций, в их размере, расстоянии между их центроидами, наличии автокорреляции численности особей в пределах исследованной популяции [Cressie, 1993; Fortin et al., 2002].

Для анализа пространственной внутривидовой структурированности в последние годы активно используются методы геостатистики для разных групп моллюсков [Kostylev, Erlandsson, 2001; Kristansen et al., 2001; Zhang et al., 2005; Johnson et al., 2008], в том числе и наземных моллюсков [Bohan et al., 2000a, b].

Таким образом, основной целью нашей работы стало: 1) сравнение результатов, полученных с использованием как «классических» методов, так и методов геостатистики при анализе паттернов пространственной организации в популяциях модельных видов наземных моллюсков; 2) анализ возможных механизмов (эндогенной и экзогенной природы), оказывающих влияние на данные паттерны.

Материал и методы

Анализ пространственной структурированности популяций наземных моллюсков был проведен с использованием пробных площадок, расположенных в виде регулярной сетки. Исследованные участки были расположены в пределах стационара Днепропетровского государственного аграрного университета (Украина, Днепропетровская область, окрестности г. Орджоникидзе) и Присамарского стационара им. проф. А.Л. Бельгарда Днепропетровского национального университета.

Сбор материала проводился в пределах пяти разных участков в 2010–2012 гг. В 2010 и 2011 гг. каждый пробный участок состоял из 8 линий по 20 пробных площадок с расстоянием между центрами площадок в 1.5 м. В 2012 г. участки были представлены 7 линиями по 15 пробных площадок с расстоянием между центрами площадок в 3.0 м. Во всех случаях отбор моллюсков производился путем ручного сбора с растений, подстилки и верхнего почвенного слоя 0–5 см в пределах пробной площадки 0.5×0.5 м. Улитки были сгруппированы в две размерно-возрастные группы – взрослые и ювенильные.

Участок № 1 – дерново-литогенные почвы на лессовидных суглинках. В растительном покрове доминируют костер растопыренный (*Bromus squarrosus*), скерда кровельная (*Crepis tectorum*), сурепка обыкновенная (*Barbarea vulgaris*) и пырей ползучий (*Elytrigia repens*). Участки 2 и 5 – дерново-литогенные почвы на красно-бурых глинах. В растительном покрове доминируют костер растопыренный (*Bromus squarrosus*), донник желтый (*Melilotus officinalis*), эспарцет виколистный (*Onobrychis vicifolia*), латук компасный (*Lactuca serriola*). Участок 3 – склон правого берега р. Самара (Днепропетровская область). Почва – чернозем лесной. Тип леса – паклено-ясеневая дубрава со снытью. Участок 4 – педоземы.

В растительном покрове доминируют костер растопыренный (*Bromus squarrosus*), пырей средний (*Elytrigia intermedia*), люцерна посевная (*Medicago sativa*), эспарцет виколистный (*Onobrychis vicifolia*).

Всего за 2010–2012 гг. нами были собраны материалы из 635 пробных площадок, в пределах которых зарегистрировано шесть видов наземных моллюсков: *Brephulopsis cylindrica* (Menke, 1828) (1727 экз.), *Monacha cartusiana* (Muller, 1774) (1129 экз.), *Helix (Helix) lucorum* Linnaeus, 1758 (63 экз.), *Chondrula tridens* (Muller, 1774) (201 экз.), *Euomphalia strigella* (Draparnaud, 1801) (192 экз.) и *Cochlodina (Cochlodina) laminata* (Montagu, 1803) (26 экз.).

Для проверки нуль-гипотезы о случайном распределении особей в пространстве, занятом популяцией, нами был использован индекс Морисита [Morisita, 1959, 1962]:

$$I_{\delta} = n \left[\frac{\sum_{i=1}^n N_i(N_i - 1)}{N(N - 1)} \right], \quad (1)$$

где n – общее количество использованных пробных площадок; N_i – количество особей в пределах i -той пробной площадки; N – общее количество особей на всех площадках (то есть, $N = \sum N_i$).

Индекс Морисита $I_{\delta}=1$ при случайном типе распределения, $I_{\delta}<1$ при равномерном и $I_{\delta}>1$ при групповом. Н. Хэйрстон с соавт. [Hairstone et al., 1971] предложили формулы для расчета доверительного интервала для индекса Морисита:

$$Mc = \frac{\chi_{0,025}^2 - n + N}{N - 1}; \quad (2)$$

$$Mu = \frac{\chi_{0,975}^2 - n + N}{N - 1}. \quad (3)$$

В этом случае вывод о типе пространственного распределения делается следующим образом:

- если $I_{\delta} \leq Mu$ – распределение равномерное;
- если $Mu < I_{\delta} < Mc$ – распределение случайное;
- если $I_{\delta} \geq Mc$ – распределение групповое.

Кроме того, характер пространственной структуры был оценен с использованием модели Л. Тейлора [Taylor, 1961], которая построена на основании многократных сборов, или в разных местах обитания, или в разные моменты времени. Данная модель аппроксимирует зависимость дисперсии оценок плотности популяции от оценки средней плотности:

$$S^2 = a \cdot D^b, \quad (4)$$

или в логарифмическом масштабе:

$$\ln S^2 = \ln a + b \cdot \ln D. \quad (5)$$

В том случае, если $b \leq 1$, особи в популяции размещены случайным образом; если же $b > 1$, распределение особей носит агрегированный характер.

При анализе пространственной структурированности в пределах популяций наземных моллюсков исследованных видов нами были использованы локальный индекс Морана [Anselin, 1995] и метод JCA (Joint-count analysis) [Cliff, Ord, 1981]. В первом случае оценка производилась на основе оценок количества отмеченных особей в соседних пробных площадках, а во втором – на основе только присутствия/отсутствия особей в соседних пробных площадках.

Кроме того, учитывая особенности размещения особей (и их количество) в пределах всех пробных площадок, нами был использован SADIE-метод (Spatial Analysis by Distribution IndicEs) [Perry, 1995].

Для оценки размеров агрегаций, составленных особями наземных моллюсков одного вида, в пределах исследованных участков были использованы коррелограммы и вариограммы. Коррелограммы отражают оценки глобального индекса Морана в зависимости от расстояния между пробными площадками [Cressie, 1993; Fortin et al., 2002]. Их форма может говорить как о наличии неслучайной компоненты в формировании паттернов пространственного распределения особей в пределах исследованной популяции, так и о наличии трендов и/или автокорреляции. Кроме того, коррелограммы позволяют получить числовое выражение степени агрегированности в виде среднего размера формируемых особями агрегаций [Legendre, Fortin, 1989].

Оценку глобального индекса Морана можно получить по формуле:

$$I = \left(\frac{n}{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n w_{ij}} \right) \cdot \left(\frac{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n w_{ij} \cdot (x_i - \bar{x}) \cdot (x_j - \bar{x})}{\sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})^2} \right), \quad (6)$$

где n – число использованных пробных площадок; x_i – число особей в пределах i -той пробной площадки; x_j – число особей в пределах j -той пробной площадки; $\bar{x}$ – среднее значение численности по всей выборке; w_{ij} – «вес», который отражает отношения соседства между пробными площадками i и j в пространстве. В наиболее простом варианте в качестве весовой переменной может быть использовано расстояние между каждой парой пробных площадок в прямоугольной системе координат.

Вариограмма является распространенным геостатистическим методом, который основывается на понятии лага [Fortin et al., 2002]. Лаг – это мера приращения дистанции между парой (или несколькими) точками в пространстве, между которыми рассчитывается оценка вариансы. По традиции используют оценку не вариансы, а ее половины – семи-вариансы [Matheron, 1971]:

$$\gamma(h) = \frac{1}{2N_h} \sum [z(x) - z(x+h)]^2, \quad (7)$$

где $z(x)$ – значение признака в точке x ; $z(x+h)$ – значение признака в точке $x+h$; h – лаг; N_h – число значений, расположенных в интервале от x до $x+h$.

При анализе пространственной структуры популяций в качестве показателя z используется количество особей, собранных в пределах пробной площадки.

Для описания эмпирической вариограммы использовалась модель сферической функции:

$$\gamma(h) = C_0 + C \left[\frac{3}{2} \left[\frac{h}{A_0} \right] - \frac{1}{2} \left[\frac{h}{A_0} \right]^3 \right], \text{ если } h \leq A_0; \quad (8)$$

$$\gamma(h) = C_0 + C, \text{ если } h > A_0.$$

Оценивание параметров C , C_0 и A_0 производилось с использованием алгоритма минимизации суммы квадратов отклонений теоретических оценок семи-вариансы от эмпирических.

Кроме отбора моллюсков, в 2010 г. и 2011 г. также проводился отбор почвенных проб в пределах площадок, а также оценивались фитоценоотические характеристики: общая фитомасса [Родин и др., 1968] и общее проективное покрытие травостоя по визуальной шкале с градациями 0, 10, ..., 90, 100% [Воронов, 1973].

Твердость почв измеряли в полевых условиях с помощью ручного пенетromетра Eijkelkamp на глубину до 50 см с интервалом 5 см. Средняя погрешность результатов измерений прибора составляет $\pm 8\%$. Для измерения использовали конус с размером поперечного сечения 1 см^2 . В пределах каждой ячейки измерения твердости почвы производили в однократной повторности.

Для измерения электропроводности почвы *in situ* был использован сенсор HI 76305 (Hanna Instruments, Woodsocket, R.I.), работающий совместно с портативным прибором HI 993310. Тестер оценивает общую электропроводность почвы, т.е. объединенную проводимость почвенного воздуха, воды и частиц. Результаты измерений прибора представлены в единицах насыщенности почвенного раствора солями (г/л).

Солевой состав почв определяли методом водной вытяжки с расчетом количества солей (в %) согласно ГОСТ 26423, ГОСТ 26424, ГОСТ 26425, ГОСТ 26426, ГОСТ 26427, ГОСТ 26428, ДСТУ ISO 10390, ДСТУ ISO 11265.

Для того чтобы выяснить насколько характер распределения исследованных видов наземных моллюсков определяется характеристиками условий мест обитания, нами были использованы две модели.

В первой модели (логистическая регрессия) оценивалась связь между каждым показателем в отдельности и наличием/отсутствием улиток в пределах пробных площадок.

Во второй модели (множественной линейной регрессии) оценивалась связь между всеми показателями одновременно и лог-трансформированными оценками обилия улиток в пределах пробных площадок. В итоговую модель были включены только те показатели, оценки коэффициентов которых (и, соответственно, оценки коэффициентов частной корреляции) были достоверными. Для итоговой модели также проводилась оценка коэффициента детерминации (R^2), которая измеряла меру адекватности полученной модели.

Все расчеты геостатистических показателей были проведены с использованием программ PAST 2.14 [Hummer et al., 2001], SAM (Spatial Analysis in Macroecology) v.4 [Rangel et al., 2006], RookCase [Sawada, 1999] и SADIEShell v. 1.22 [Conrad, 2001].

Результаты

Пространственная гетерогенность популяций наземных моллюсков

Оценки индекса Морисита для разных исследованных видов наземных моллюсков в пределах различных участков приведены в таблице 1.

Как видим, экологические особенности мест обитания оказывают влияние на формирование специфического паттерна пространственной структуры популяции улиток. Так, в пределах участков №№ 1, 2 и 4 моллюски *B. cylindrica* были распределены агрегировано, тогда как особи на участке № 5 характеризовались равномерным распределением в пространстве. Аналогичные закономерности можно отметить также для моллюсков *M. cartusiana* и *Ch. tridens* (табл. 1). Кроме того, виды с низкой плотностью популяций (единичные особи в пределах пробной площадки) чаще всего имели равномерное распределение особей в пространстве, а с высокой плотностью – агрегированное.

Как правило, характер распределения половозрелых и неполовозрелых особей в пространстве совпадают. В подавляющем большинстве случаев отмечается высоко достоверная корреляция между числом адультиных и ювенильных особей в пределах пробных площадок (коэффициент ранговой корреляции Спирмена: $R_s=0.15-0.36$). Исключение составляют только улитки *M. cartusiana* на участке № 4 и все виды улиток, исследованные на участке № 5. Для адультиных особей *M. cartusiana* на участке № 4 имело место агрегированное распределение, тогда как ювенильные особи этого вида были распределены в пространстве случайным образом. R_s

Таблица 1

Оценки индекса Морисита (I_δ) для популяций разных видов наземных моллюсков на различных исследованных участках в 2010–2012 гг.

Table 1

Morisita index values for different land snail populations within studied areas during 2010–2012

Участок/год	Вид/группа	$n \times m^1$	Показатели			
			Mu	I_δ	Mc	TSS ²
Участок № 1, 2010	<i>B. cylindrica</i> , juv.	8 x 20	0.911	2.077	1.099	A
	<i>B. cylindrica</i> , ad.	8 x 20	0.866	1.424	1.127	A
	<i>B. cylindrica</i> , в целом	8 x 20	0.950	1.675	1.056	A
	<i>M. cartusiana</i> , juv.	8 x 20	0.698	2.432	1.337	A
	<i>M. cartusiana</i> , ad.	8 x 20	0.881	2.515	1.132	A
	<i>M. cartusiana</i> , в целом	8 x 20	0.915	2.103	1.095	A
	<i>H. lucorum</i> , juv.	8 x 20	0.057	2.032	2.052	R
	<i>H. lucorum</i> , ad.	8 x 20	0.000	0.456	2.416	R
	<i>H. lucorum</i> , в целом	8 x 20	0.467	1.639	1.594	A
Участок № 2, 2011	<i>B. cylindrica</i> , juv.	8 x 20	0.629	2.277	1.414	A
	<i>B. cylindrica</i> , ad.	8 x 20	0.873	1.769	1.141	A
	<i>B. cylindrica</i> , в целом	8 x 20	0.906	1.766	1.105	A
	<i>M. cartusiana</i> , juv.	8 x 20	0.900	1.432	1.111	A
	<i>M. cartusiana</i> , ad.	8 x 20	0.882	1.293	1.131	A
	<i>M. cartusiana</i> , в целом	8 x 20	0.946	1.316	1.060	A
	<i>Ch. tridens</i> , juv.	8 x 20	0.297	1.135	1.783	R
	<i>Ch. tridens</i> , ad.	8 x 20	0.000	0.456	2.416	R
	<i>Ch. tridens</i> , в целом	8 x 20	0.554	1.326	1.497	R
Участок № 3, 2012	<i>C. laminata</i> , juv.	7 x 15	–	–	–	–
	<i>C. laminata</i> , ad.	7 x 15	–0.097	5.600	2.255	A
	<i>C. laminata</i> , в целом	7 x 15	–0.053	5.169	2.204	A
	<i>E. strigella</i> , juv.	7 x 15	0.737	1.767	1.301	A
	<i>E. strigella</i> , ad.	7 x 15	0.707	1.436	1.355	A
	<i>E. strigella</i> , в целом	7 x 15	0.862	1.689	1.158	A

Таблица 1 (окончание)

Участок/год	Вид/группа	$n \times m^1$	Показатели			
			Mu	I_δ	Mc	TSS ²
Участок № 4, 2012	<i>B. cylindrica</i> , juv.	7 x 15	0.939	1.903	1.070	A
	<i>B. cylindrica</i> , ad.	7 x 15	0.880	1.300	1.137	A
	<i>B. cylindrica</i> , в целом	7 x 15	0.960	1.609	1.046	A
	<i>M. cartusiana</i> , juv.	7 x 15	0.060	1.293	2.075	R
	<i>M. cartusiana</i> , ad.	7 x 15	-1.194	8.077	3.509	A
	<i>M. cartusiana</i> , в целом	7 x 15	0.358	2.073	1.734	A
	<i>Ch. tridens</i> , juv.	7 x 15	-1.393	4.773	3.737	A
	<i>Ch. tridens</i> , ad.	7 x 15	0.494	2.210	1.579	A
	<i>Ch. tridens</i> , в целом	7 x 15	0.589	2.373	1.470	A
Участок № 5, 2012	<i>B. cylindrica</i> , juv.	7 x 15	-0.645	0.000	2.882	R
	<i>B. cylindrica</i> , ad.	7 x 15	0.388	1.221	1.700	R
	<i>B. cylindrica</i> , в целом	7 x 15	0.561	1.090	1.502	R
	<i>M. cartusiana</i> , juv.	7 x 15	0.226	1.059	1.886	R
	<i>M. cartusiana</i> , ad.	7 x 15	0.473	1.071	1.602	R
	<i>M. cartusiana</i> , в целом	7 x 15	0.690	1.034	1.354	R
	<i>Ch. tridens</i> , juv.	7 x 15	-0.755	0.000	3.007	R
	<i>Ch. tridens</i> , ad.	7 x 15	0.402	4.985	1.684	A
	<i>Ch. tridens</i> , в целом	7 x 15	0.561	3.328	1.502	A

Примечание. ¹Число линий (n) и пробных площадок (m); ²TSS – тип пространственной структуры: A – агрегированный; R – случайный (здесь и в табл. 2 и 3).

Note. ¹Number of transects (n) and number of sampling quadrats (m); ²TSS – types of spatial structure: A – aggregated; R – random (also in Tables 2 and 3).

Отмеченное нами наличие корреляции между числом взрослых и ювенильных особей позволяет предположить, что агрегации наземных моллюсков в пределах популяций состоят преимущественно из «материнских» особей и их потомков. Такая «крупнодисперсная» структурированность популяций наземных моллюсков может ускорять фиксацию различных аллельных вариантов и, соответственно, повышать внутривидовое генотипическое и фенотипическое разнообразие даже на самом крупном (или детальном) пространственном масштабе исследования [Яблоков, 1987].

Следовательно, для уточнения роли пространственной организации вида в микроэволюционных процессах необходимо детальное оценивание размеров внутривидовых агрегаций и факторов, влияющих на их изменчивость и характер пространственного размещения.

Пространственная структурированность популяций наземных моллюсков

Как уже было отмечено выше, пространственная внутривидовая структурированность отражается в наличии отдельных агрегаций и их скоплений, взаимного расположения таких агрегаций, размера, расстояния между их центрами, наличии автокорреляции численности особей в пределах исследованной территории.

В таблице 2 приведены оценки локального индекса Морана, а также оценки *G*-теста для проверки гипотезы о случайном размещении пробных площадок, на которых присутствуют/отсутствуют особи наземных моллюсков (метод JCA), а в таблице 3 приведены результаты метода SADIE.

Как видим, в отличие от индекса Морисита три используемые метода геоэкологии оказываются более осторожными в оценивании характера пространственной структуры исследованных популяций наземных моллюсков.

Таблица 2

Оценки локального индекса Морана и результаты метода JCA для популяций разных видов наземных моллюсков на различных исследованных участках в 2010–2012 гг.

Table 2

Moran local index and JCA values for the different land snail populations within studied areas during 2010–2012

Участок/год	Вид/группа	<i>n</i> × <i>m</i>	Локальный индекс Морана		Метод JCA	
			<i>I_M</i>	TSS	<i>G</i> -test	TSS
Участок № 1, 2010	<i>B. cylindrica</i> , juv.	8 × 20	0.181	A	2.113	R
	<i>B. cylindrica</i> , ad.	8 × 20	0.049	R	0.205	R
	<i>B. cylindrica</i> , в целом	8 × 20	0.107	A	2.557	R
	<i>M. cartusiana</i> , juv.	8 × 20	0.235	A	2.892	R
	<i>M. cartusiana</i> , ad.	8 × 20	0.059	R	2.273	R
	<i>M. cartusiana</i> , в целом	8 × 20	0.206	A	0.009	R
	<i>H. lucorum</i> , juv.	8 × 20	0.073	R	3.577	R
	<i>H. lucorum</i> , ad.	8 × 20	0.088	A	6.159	A
	<i>H. lucorum</i> , в целом	8 × 20	0.111	A	1.406	R

Таблица 2 (продолжение)

Участок/год	Вид/группа	$n \times m$	Локальный индекс Морана		Метод JCA	
			I_M	TSS	G-test	TSS
Участок № 2, 2011	<i>B. cylindrica</i> , juv.	8 x 20	0.343	A	31.555	A
	<i>B. cylindrica</i> , ad.	8 x 20	0.229	A	32.782	A
	<i>B. cylindrica</i> , в целом	8 x 20	0.409	A	37.638	A
	<i>M. cartusiana</i> , juv.	8 x 20	0.015	R	1.361	R
	<i>M. cartusiana</i> , ad.	8 x 20	0.172	A	5.349	A
	<i>M. cartusiana</i> , в целом	8 x 20	0.119	A	3.083	R
	<i>Ch. tridens</i> , juv.	8 x 20	-0.053	R	1.870	R
	<i>Ch. tridens</i> , ad.	8 x 20	0.008	R	0.449	R
	<i>Ch. tridens</i> , в целом	8 x 20	-0.050	R	1.051	R
Участок № 3, 2012	<i>C. laminata</i> , juv.	7 x 15	—	—	—	—
	<i>C. laminata</i> , ad.	7 x 15	0.089	R	6.035	A
	<i>C. laminata</i> , в целом	7 x 15	0.099	R	9.809	A
	<i>E. strigella</i> , juv.	7 x 15	0.085	R	2.574	R
	<i>E. strigella</i> , ad.	7 x 15	0.027	R	1.636	R
	<i>E. strigella</i> , в целом	7 x 15	0.100	A	0.516	R
Участок № 4, 2012	<i>B. cylindrica</i> , juv.	7 x 15	0.373	A	0.503	R
	<i>B. cylindrica</i> , ad.	7 x 15	0.210	A	3.313	R
	<i>B. cylindrica</i> , в целом	7 x 15	0.395	A	0.116	R
	<i>M. cartusiana</i> , juv.	7 x 15	0.109	A	0.775	R
	<i>M. cartusiana</i> , ad.	7 x 15	0.023	R	0.404	R
	<i>M. cartusiana</i> , в целом	7 x 15	0.115	A	1.768	R
	<i>Ch. tridens</i> , juv.	7 x 15	0.007	R	1.596	R
	<i>Ch. tridens</i> , ad.	7 x 15	0.023	R	0.295	R
	<i>Ch. tridens</i> , в целом	7 x 15	0.044	R	0.407	R

Таблица 2 (окончание)

Участок/год	Вид/группа	$n \times m$	Локальный индекс Морана		Метод JCA	
			I_M	TSS	G-test	TSS
Участок № 5, 2012	<i>B. cylindrica</i> , juv.	7 x 15	0.046	R	1.124	R
	<i>B. cylindrica</i> , ad.	7 x 15	0.155	A	10.258	A
	<i>B. cylindrica</i> , в целом	7 x 15	0.154	A	6.535	A
	<i>M. cartusiana</i> , juv.	7 x 15	0.002	R	0.854	R
	<i>M. cartusiana</i> , ad.	7 x 15	0.039	R	0.791	R
	<i>M. cartusiana</i> , в целом	7 x 15	-0.052	R	1.443	R
	<i>Ch. tridens</i> , juv.	7 x 15	0.008	R	0.177	R
	<i>Ch. tridens</i> , ad.	7 x 15	0.164	A	15.513	A
	<i>Ch. tridens</i> , в целом	7 x 15	0.169	A	10.076	A

Таблица 3

Результаты метода SADIE для популяций разных видов наземных моллюсков на различных исследованных участках в 2010–2012 гг.

Table 3

SADIE method values for different land snail populations within studied areas during 2010–2012

Участок/год	Вид/группа	$n \times m$	Показатели			
			I_a	$\bar{v}_j$	$\bar{v}_i$	TSS
Участок № 1, 2010	<i>B. cylindrica</i> , juv.	8 x 20	1.103	-1.056	1.082	R
	<i>B. cylindrica</i> , ad.	8 x 20	1.439	-1.418	1.171	R
	<i>B. cylindrica</i> , в целом	8 x 20	1.322	-1.267	1.356	R
	<i>M. cartusiana</i> , juv.	8 x 20	1.086	-1.086	1.032	R
	<i>M. cartusiana</i> , ad.	8 x 20	2.075	-2.079	1.781	A
	<i>M. cartusiana</i> , в целом	8 x 20	1.587	-1.715	1.492	A
	<i>H. lucorum</i> , juv.	8 x 20	1.216	-1.240	1.286	R
	<i>H. lucorum</i> , ad.	8 x 20	1.340	-1.333	1.307	A
	<i>H. lucorum</i> , в целом	8 x 20	1.466	-1.480	1.420	A

Таблица 3 (продолжение)

Участок/год	Вид/группа	$n \times m$	Показатели			
			I_a	$\bar{V}_j$	$\bar{V}_i$	TSS
Участок № 2, 2011	<i>B. cylindrica</i> , juv.	8 x 20	2.898	-2.888	2.532	A
	<i>B. cylindrica</i> , ad.	8 x 20	2.802	-2.560	2.661	A
	<i>B. cylindrica</i> , в целом	8 x 20	3.253	-2.900	3.279	A
	<i>M. cartusiana</i> , juv.	8 x 20	2.787	-2.679	2.985	A
	<i>M. cartusiana</i> , ad.	8 x 20	0.941	-0.931	0.889	R
	<i>M. cartusiana</i> , в целом	8 x 20	2.036	-1.945	2.032	A
	<i>Ch. tridens</i> , juv.	8 x 20	1.429	-1.416	1.548	A
	<i>Ch. tridens</i> , ad.	8 x 20	0.826	-0.830	0.833	R
	<i>Ch. tridens</i> , в целом	8 x 20	0.985	-0.985	0.969	R
Участок № 3, 2012	<i>C. laminata</i> , juv.	7 x 15	—	—	—	—
	<i>C. laminata</i> , ad.	7 x 15	1.503	-1.491	1.435	A
	<i>C. laminata</i> , в целом	7 x 15	1.493	-1.471	1.503	A
	<i>E. strigella</i> , juv.	7 x 15	1.900	-1.876	1.813	A
	<i>E. strigella</i> , ad.	7 x 15	1.959	-1.950	1.929	A
	<i>E. strigella</i> , в целом	7 x 15	2.320	-2.237	1.970	A
Участок №4, 2012	<i>B. cylindrica</i> , juv.	7 x 15	3.560	-3.432	3.878	A
	<i>B. cylindrica</i> , ad.	7 x 15	3.137	-2.672	3.213	A
	<i>B. cylindrica</i> , в целом	7 x 15	3.957	-3.674	3.389	A
	<i>M. cartusiana</i> , juv.	7 x 15	1.388	-1.379	1.442	A
	<i>M. cartusiana</i> , ad.	7 x 15	1.381	-1.411	1.389	R
	<i>M. cartusiana</i> , в целом	7 x 15	1.301	-1.301	1.325	R
	<i>Ch. tridens</i> , juv.	7 x 15	1.025	-1.049	1.044	R
	<i>Ch. tridens</i> , ad.	7 x 15	0.942	-0.968	0.902	R
	<i>Ch. tridens</i> , в целом	7 x 15	0.940	-0.929	0.899	R

Таблица 3 (окончание)

Участок/год	Вид/группа	$n \times m$	Показатели			
			I_a	$\bar{v}_j$	$\bar{v}_i$	TSS
Участок № 5, 2012	<i>B. cylindrica</i> , juv.	7 x 15	1.095	-1.107	1.108	R
	<i>B. cylindrica</i> , ad.	7 x 15	1.575	-1.566	1.503	A
	<i>B. cylindrica</i> , в целом	7 x 15	1.647	-1.626	1.530	A
	<i>M. cartusiana</i> , juv.	7 x 15	1.220	-1.220	1.274	R
	<i>M. cartusiana</i> , ad.	7 x 15	1.228	-1.226	1.289	R
	<i>M. cartusiana</i> , в целом	7 x 15	0.999	-0.989	1.010	R
	<i>Ch. tridens</i> , juv.	7 x 15	0.986	-1.006	0.971	R
	<i>Ch. tridens</i> , ad.	7 x 15	1.625	-1.629	1.528	A
	<i>Ch. tridens</i> , в целом	7 x 15	1.550	-1.558	1.562	A

Если индекс Морисита в 28 случаях из 41 оценил тип пространственной структуры как агрегированный (табл. 1), то метод SADIE дает только 23 достоверные оценки для агрегированного типа пространственной структуры, локальный индекс Морана – 21, а метод JCA – лишь 11 оценок.

Характерно, что результаты, отражающие тип пространственной структуры популяции моллюсков, полученные на основе индекса Морисита, редко совпадают с результатами, полученными с помощью трех других методов. С другой стороны, согласованность между собой оценок, полученных с помощью локального индекса Морана, метода JCA и метода SADIE, напротив, очень высока. Особенно она высока между оценками типа пространственной структуры, полученными с помощью локального индекса Морана и метода SADIE – в 29 случаях из 41 тип пространственной структуры, оцененный с помощью этих двух методов, полностью совпадал ($\chi^2=7.28$; $df=1$; $p<0.05$).

Таким образом, более адекватную оценку характера пространственной гетерогенности и агрегированности можно получить с использованием методов, учитывающих взаимное расположение пробных площадок и количество особей в пределах каждой из них (метод SADIE и локальный индекс Морана).

Приведены двумерные диаграммы распределения особей наземных моллюсков двух наиболее массовых видов в пределах исследованных популяций – *B. cylindrica* и *M. cartusiana* (рис. 1, 2). Как и следовало ожидать на основе результатов использованных моделей, отчетливо видны агрегации особей разного размера с различным расположением относительно друг друга, которые окружены участками, численность особей на которых низка или они отсутствуют вовсе.

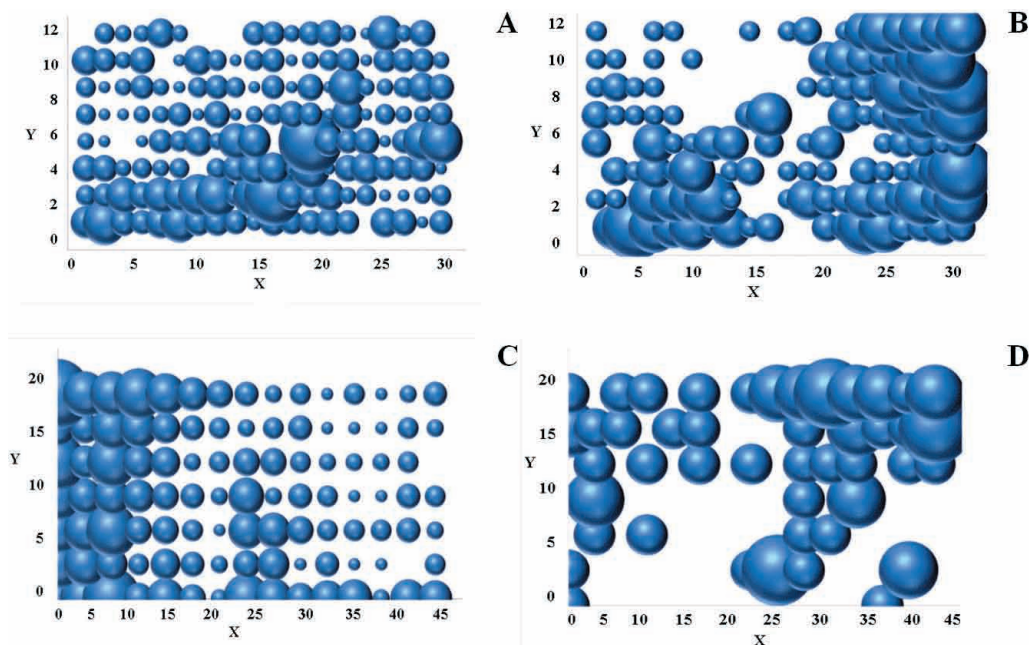


Рис. 1. Диаграммы распределения обилия наземного моллюска *B. cylindrica*: **A** – участок № 1, 2010 г.; **B** – участок № 2, 2011 г.; **C** – участок № 4, 2012 г.; **D** – участок № 5, 2012 г. (единицы измерения осей X и Y даны в метрах; численность особей пропорциональна размерам шариков).

Fig. 1. Diagram of the abundance distribution of the land snail *B. cylindrica*: **A** – site 1, 2010; **B** – site 2, 2011; **C** – site 4, 2012; **D** – site 5, 2012 (X and Y axes presented in meters; abundance proportional to sphere sizes).

С другой стороны, такие агрегации, формируемые разными видами, не совпадают пространственно.

Корреляция между численностью особей *B. cylindrica* и *M. cartusiana* в пределах одних и тех же пробных площадках или отсутствует (участок № 1, 2010 г.: $R_s=0.039$, $p>0.05$; участок № 4, 2012 г.: $R_s=0.124$, $p>0.05$), или же оказывается отрицательной (участок № 2, 2011 г.: $R_s=-0.182$, $p=0.021$; участок № 5, 2012 г.: $R_s=-0.197$, $p=0.044$).

Тип коррелограмм, отмеченных для моллюска *B. cylindrica* на участке № 4 (рис. 3), свидетельствует о наличии ярко выраженного тренда в пространственном размещении особей, а коррелограммы, полученные для моллюска *M. cartusiana* и *Ch. tridens* (рис. 4, 5), напротив, свидетельствуют о превалировании случайной компоненты в формировании паттерна пространственной структуры популяций этих видов в рамках масштаба опробования, принятого в настоящем исследовании.

При этом достоверное позитивное значение глобального индекса Морана для наименьшего интервала дистанции свидетельствует о наличии позитивной автокорреляции. Значение лага, для которого получено первая достоверная

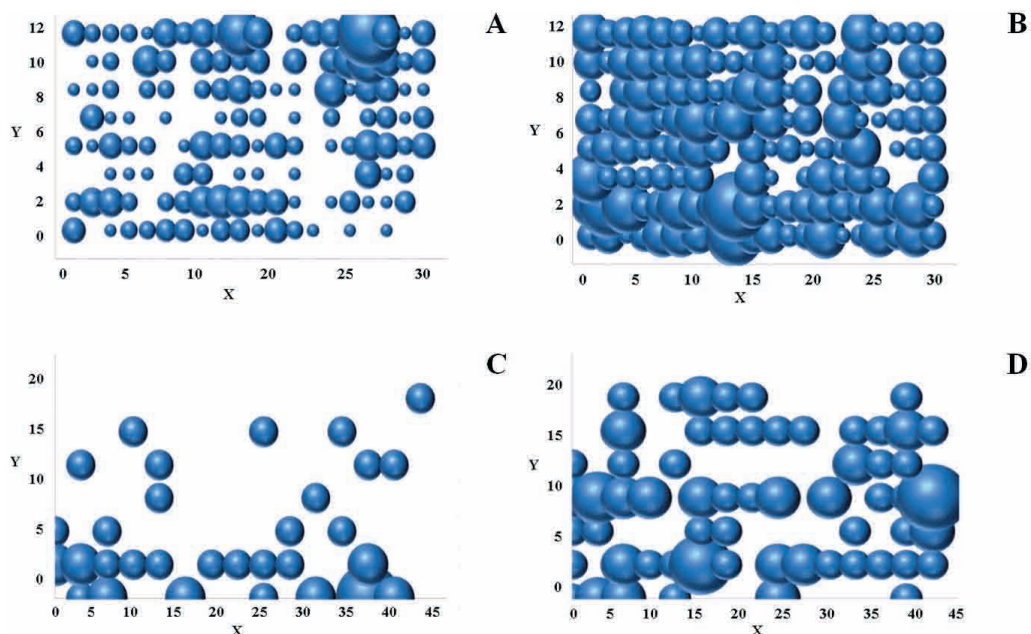


Рис. 2. Диаграммы распределения обилия наземного моллюска *M. cartusiana*: **A** – участок № 1, 2010 г.; **B** – участок № 2, 2011 г.; **C** – участок № 4, 2012 г.; **D** – участок № 5, 2012 г. (единицы измерения осей X и Y даны в метрах; численность особей пропорциональна размерам шариков).

Fig. 2. Diagram of the abundance distribution of the land snail *M. cartusiana*: **A** – site 1, 2010; **B** – site 2, 2011; **C** – site 4, 2012; **D** – site 5, 2012 (X and Y axes presented in meters; abundance proportional to sphere sizes).

отрицательная оценка глобального индекса Морана, дает нам величину расстояния между пробными площадками, наиболее отличающимися в отношении обилия улиток в них. Точка пересечения оси абсцисс линией коррелограммы, соединяющей первое наивысшее позитивное значение индекса Морана и первое наивысшее негативное значение дает оценку пространственной протяженности агрегации [Legendre, Fortin, 1989].

Средний диаметр формируемых агрегаций для исследованных видов улиток составляет примерно 10 м (с размахом от 6 до 17 м).

В таблице 4 приведены оценки показателей сферической модели для вариограмм наземных моллюсков *B. cylindrica* и *M. cartusiana*. Как видим, адекватность модели (и, соответственно, степени агрегированности особей в пределах исследованных популяций) варьирует как в пределах разных участков, так и для разных видов наземных моллюсков. Важной величиной модели вариограмм, отражающей средний размер формируемых улитками агрегаций, является оценка радиуса влияния (A_0). В тех случаях, когда модель характеризовалась высокими значениями коэффициента детерминации (R^2), т.е. близкими к 1, размер агрегаций

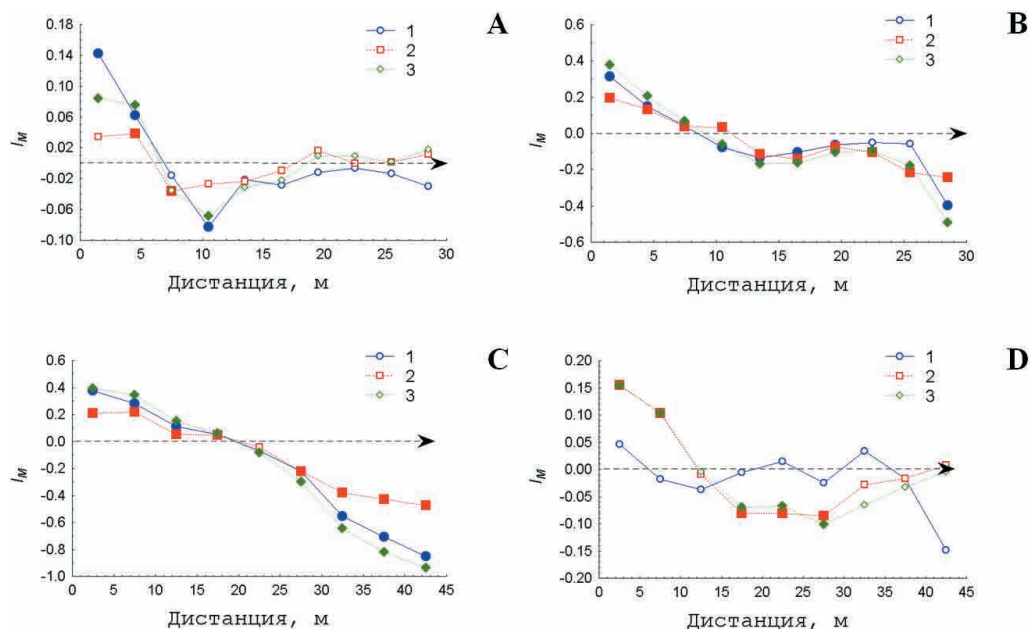


Рис. 3. Коррелограммы показателей обилия наземного моллюска *B. cylindrica* разных возрастных групп (1 – ювенильные; 2 – взрослые; 3 – все вместе): **А** – участок № 1, 2010 г.; **В** – участок № 2, 2011 г.; **С** – участок № 4, 2012 г.; **Д** – участок № 5, 2012 г. (достоверные оценки индекса Морана отмечены залитыми значками).

Fig. 3. Spatial correlogram of the land snail *B. cylindrica* age groups abundance (1 – juvenile; 2 – adult; 3 – total): **A** – site 1, 2010; **B** – site 2, 2011; **C** – site 4, 2012; **D** – site 5, 2012 (Moran index confidence value presented by filled signs).

варьировал от 4 до 17 м (табл. 4). Эти оценки оказываются близкими к величинам, полученным нами выше при использовании коррелограмм.

С другой стороны, рассматривая проблему оценивания типа пространственной структуры на примере исследованных видов наземных моллюсков, нельзя упускать из виду тот факт, что до сих пор все оценки были построены на основе выборок, собранных разово (или в одном месте, или в один момент времени). Тогда как, для получения реального паттерна пространственной организации необходим весь возможный спектр поведения организмов в разных условиях среды обитания и, прежде всего, при разных условиях плотности популяции. Для этих случаев Л. Тейлором [Taylor, 1961] была предложена модель, которая построена на основании многократных сборов (или в разных местах обитания, или в разные моменты времени).

В таблице 5 приведены оценки коэффициентов модели Тейлора для улиток *B. cylindrica* и *M. cartusiana*, собранных на разных участках в 2010–2012 гг. Оценки средней плотности и ее варианты рассчитывались для каждой линии

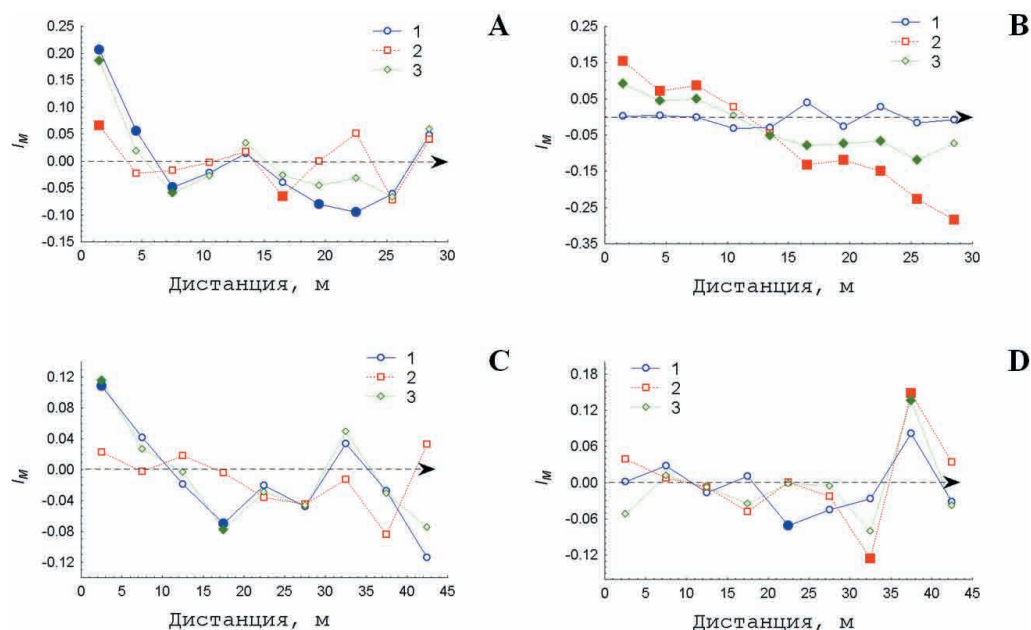


Рис. 4. Коррелограммы показателей обилия наземного моллюска *M. cartusiana* разных возрастных групп (1 – ювенильные; 2 – взрослые; 3 – все вместе): **А** – участок № 1, 2010 г.; **В** – участок № 2, 2011 г.; **С** – участок № 4, 2012 г.; **Д** – участок № 5, 2012 г. (достоверные оценки индекса Морана отмечены залитыми значками).

Fig. 4. Spatial correlogram of land snail *M. cartusiana* age groups abundance (1 – juvenile; 2 – adult; 3 – total): **A** – site 1, 2010; **B** – site 2, 2011; **C** – site 4, 2012; **D** – site 5, 2012 (Moran index confidence value presented by filled sings).

пробных площадок в отдельности (в 2010–2011 гг. их было по восемь, а в 2012 г. – по семь на участок).

Как видно, на разных участках тип пространственной организации улиток может варьировать, при этом, он имеет тесную связь с величиной плотности – в условиях низких оценок плотности тип пространственной структуры и *B. cylindrica* и *M. cartusiana* оказывается случайным, а в условиях высоких оценок – становится агрегированным (табл. 5).

При обобщении данных по всем четырем участкам отчетливо просматривается наличие агрегированного типа пространственной структуры исследованных популяций. Графики для модели Тейлора по обобщенным данным позволяют подтвердить наличие агрегаций (рис. 6). Как видно, нелинейность зависимости оценок варiances от плотности в модели Тейлора наблюдается только при использовании всего диапазона значений плотности популяции. На отдельных отрезках этого интервала криволинейная зависимость может маскироваться набором отдельных линейных зависимостей, что будет давать ошибочное представление о случайном типе распределения особей.

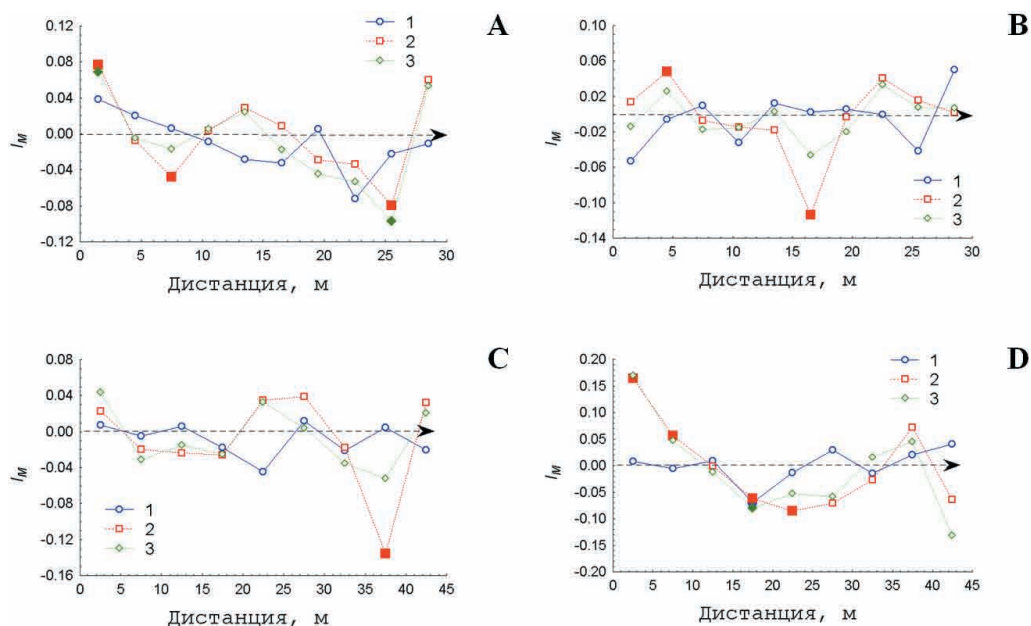


Рис. 5. Коррелограммы показателей обилия наземных моллюсков разных возрастных групп (1 – ювенильные; 2 – взрослые; 3 – все вместе): **А** – *H. lucorum*, участок № 1, 2010 г.; **Б** – *Ch. tridens*, участок № 2, 2011 г.; **В** – *Ch. tridens*, участок № 4, 2012 г.; **Г** – *Ch. tridens*, участок № 5, 2012 г. (достоверные оценки индекса Морана отмечены залитыми значками).

Fig. 5. Spatial correlogram of the land snail different age groups abundance (1 – juvenile; 2 – adult; 3 – total): **A** – *H. lucorum*, site 1, 2010; **B** – *Ch. tridens*, site 2, 2011; **C** – *Ch. tridens*, site 4, 2012; **D** – *Ch. tridens*, site 5, 2012 (Moran index confidence value presented by filled signs).

Возможные механизмы формирования пространственных паттернов популяций наземных моллюсков

Одним из наиболее возможных факторов, определяющих формирование агрегированного типа распределения особей в пространстве исследованных популяций, может быть пространственная неоднородность экологических свойств участков исследования – физико-химических характеристик почвы и фитоценологических характеристик растительного покрова. В таблице 6 приведены оценки локального индекса Морана для разных параметров участков обитания наземных моллюсков, исследованных в 2010 г. и 2011 г.

Как видим, большая часть физико-химических характеристик почвы в пределах пробных площадок, на которых обитали наземные моллюски, а также фитомасса и проективное покрытие растений, характеризуются очень высоким уровнем пространственной автокорреляции. Соседние участки были подобны по своим характеристикам в большей степени, чем более удаленные. В наибольшей степени это относится к фитомассе, проективному покрытию, pH водной вытяжки почвы, содержанию в водной вытяжке различных анионов и катионов.

Таблица 4

Оценки показателей сферической модели для вариограмм наземных моллюсков

Table 4

Spherical variogram geostatistics for different land snails

Участок/год	Возрастная группа	Показатели				
		C_0	C	A_0	$\frac{C}{C+C_0}$	R^2
<i>B. cylindrica</i>						
Участок № 1, 2010 г.	ювенильные	2.0	1.1	3.9	0.35	0.686
	взрослые	6.9	1.8	3.7	0.20	0.387
	в целом	11.8	3.9	5.9	0.25	0.537
Участок № 2, 2011 г.	ювенильные	2.0	1.6	15.0	0.44	0.934
	взрослые	0.6	0.3	15.0	0.29	0.704
	в целом	2.9	2.4	16.0	0.45	0.962
Участок № 4, 2012 г.	ювенильные	5.8	8.5	17.0	0.59	0.810
	взрослые	2.5	0.4	15.0	0.14	0.553
	в целом	11.0	8.5	17.0	0.44	0.792
Участок № 5, 2012 г.	ювенильные	0.12	0.03	10.0	0.18	0.230
	взрослые	0.3	0.2	16.0	0.33	0.622
	в целом	0.4	0.2	17.0	0.33	0.638
<i>M. cartusiana</i>						
Участок № 1, 2010 г.	ювенильные	4.0	1.9	13.5	0.32	0.863
	взрослые	0.7	0.3	12.0	0.27	0.755
	в целом	5.4	3.1	11.0	0.36	0.910
Участок № 2, 2011 г.	ювенильные	2.3	0.5	3.0	0.16	0.082
	взрослые	2.9	0.4	3.1	0.11	0.106
	в целом	7.1	0.8	3.4	0.10	0.203
Участок № 4, 2012 г.	ювенильные	0.2	0.1	25.0	0.33	0.202
	взрослые	0.1	0.1	25.0	0.42	0.030
	в целом	0.4	0.2	25.0	0.27	0.295
Участок № 5, 2012 г.	ювенильные	0.2	0.1	2.0	0.27	0.000
	взрослые	0.4	0.1	3.0	0.23	0.000
	в целом	0.7	0.1	3.0	0.15	0.077

Таблица 5

Оценки коэффициентов модели Тейлора для улиток *B. cylindrica* и *M. cartusiana*, собранных на разных участках в 2010–2012 гг.

Table 5

The estimation of the Taylor coefficients for land snails *B. cylindrica* and *M. cartusiana* within different areas during 2010–2012

Участок/год	<i>B. cylindrica</i>				<i>M. cartusiana</i>			
	$\ln a$	b	TSS ¹	D^2	$\ln a$	b	TSS	D
Участок № 1, 2010 г.	-1.38	2.600	A	4.13	-0.03	1.897	A	2.44
Участок № 2, 2011 г.	0.78	1.177	R	2.20	-0.24	1.600	A	3.83
Участок № 4, 2012 г.	0.21	1.667	A	6.22	0.05	1.087	R	0.40
Участок № 5, 2012 г.	-0.28	0.805	R	0.58	-0.18	0.995	R	0.82
Для вида в целом	0.37	1.482	A	3.26	0.21	1.301	A	2.13

Примечание. ¹TSS – тип пространственной структуры: R – случайное распределение, A – агрегированное; ² D – средняя плотность (в особей/0.25м²).

Note. ¹TSS – types of spatial structure: A – aggregated; R – random; ² D – average population density (ind./0.25m²).

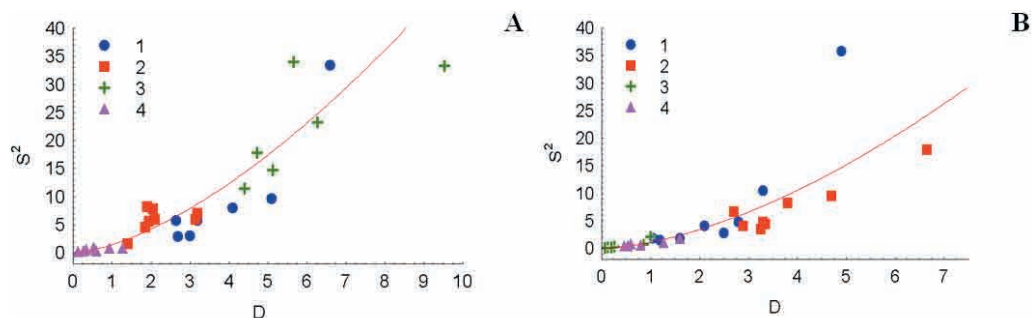


Рис. 6. Графики зависимости оценок дисперсий (S^2) от средней плотности (D) популяций наземных моллюсков *B. cylindrica* (А) и *M. cartusiana* (Б): 1 – участок № 1, 2010 г.; 2 – участок № 2, 2011 г.; 3 – участок № 4, 2012 г.; 4 – участок № 5, 2012 г.

Fig. 6. Variance estimation (S^2) and average density (D) of the land snail *B. cylindrica* (A) and *M. cartusiana* (B) population scatter plots: 1 – site 1, 2010; 2 – site 2, 2011; 3 – site 4, 2012; 4 – site 5, 2012.

Таблица 6

Оценки локального индекса Морана и его уровня значимости
для разных экологических параметров участков исследования в 2010 и 2011 гг.

Table 6

Moran local index estimation and its significance
for different ecological parameters during 2010 and 2011

Параметр	Участок № 1, 2010 г.		Участок № 2, 2011 г.	
Фитомасса	0.246	<0.05	0.285	<0.05
Проективное покрытие	0.304	<0.05	0.146	<0.05
Электропроводность	0.127	<0.05	0.138	<0.05
Твердость на глубине: 0–5 см	–0.005	ns	0.064	ns
5–10 см	0.107	<0.05	0.044	ns
10–15 см	0.086	<0.05	–0.003	ns
15–20 см	0.033	ns	0.002	ns
20–25 см	–0.012	ns	–0.020	ns
25–30 см	–0.003	ns	0.002	ns
30–35 см	0.005	ns	–0.016	ns
35–40 см	0.029	ns	–0.008	ns
40–45 см	0.069	ns	–0.007	ns
45–50 см	0.091	<0.05	–0.029	ns
Доля агрегатных фракций: >10 мм	0.033	ns	0.099	<0.05
7–10 мм	–0.007	ns	0.137	<0.05
5–7 мм	0.031	ns	0.159	<0.05
3–5 мм	0.076	<0.05	0.109	<0.05
2–3 мм	0.028	ns	0.159	<0.05
1–2 мм	0.191	<0.05	0.098	<0.05
0.5–1 мм	0.098	<0.05	0.311	<0.05
0.25–0.5 мм	0.310	<0.05	0.160	<0.05
<0.25 мм	0.068	ns	0.235	<0.05

Таблица 6 (окончание)

Параметр	Участок № 1, 2010 г.		Участок № 2, 2011 г.	
Гумус	0.168	<0.05	0.159	<0.05
pH	0.302	<0.05	0.196	<0.05
Хлориды	0.128	<0.05	0.470	<0.05
Сульфаты	0.384	<0.05	0.224	<0.05
Кальций	0.456	<0.05	0.651	<0.05
Магний	0.346	<0.05	0.338	<0.05
Гидрокарбонаты	0.264	<0.05	0.396	<0.05
Калий + натрий	0.473	<0.05	0.407	<0.05
Сумма ионов	0.422	<0.05	0.376	<0.05
Сухой остаток	0.322	<0.05	0.371	<0.05

Примечание. ns – оценка индекса Морана не достоверна.

Note. ns – Moran local index estimates are not significantly different from zero ($p > 0.05$).

В таблице 7 приведены оценки коэффициента Хи-квадрат Пирсона для модели логистической регрессии зависимости присутствия/отсутствия особей четырех разных видов наземных моллюсков (*B. cylindrica*, *M. cartusiana*, *Ch. tridens* и *H. lucorum*) от характеристик участков их обитания в 2010 г. и 2011 г.

Как видим, такие эдафические показатели, как твердость почвы и её агрегатная структура, оказывают значительное влияние на вероятность встречи моллюсков в пределах изучаемых участков (табл. 7). Причем лимитирующие экологические факторы оказываются сходными для разных видов наземных моллюсков, что свидетельствует о том, что эти характеристики местообитаний оказывают влияние на эколого-физиологические процессы моллюсков. Как известно, наземные моллюски зарываются в грунт в периоды, когда погодные условия оказываются для них наименее пригодными, впадая в зимнюю (гибернация) или летнюю (эстивация) спячку [Baur, 1986, 1993]. Таким образом, неблагоприятные физические характеристики почвы могут привести к невозможности зарывания и последующей гибели особей. Поэтому в пределах участков с непригодными условиями наземные улитки отсутствуют (рис. 7, 8). Кроме того, физические условия почвы оказывают влияние на растительный покров – его обилие, флористический и экологический облик. Опосредованное влияние через растения, с которыми тесно связаны моллюски, также может быть механизмом влияния физических свойств почвы на пространственную организацию популяций моллюсков.

Таблица 7

Оценки коэффициента Хи-квадрат Пирсона (при $df=1$) для модели логистической регрессии зависимости присутствия/отсутствия особей разных видов наземных моллюсков от характеристик участков их обитания в 2010 и 2011 гг.

Table 7

Logistic regression Chi-square estimation ($df=1$) of the dependence, presence/absence of the individuals of land snail species from the site ecological parameters in 2010 and 2011

Параметр	Участок № 1, 2010 г.			Участок № 2, 2011 г.		
	<i>B.c.</i> ¹	<i>M.c.</i>	<i>H.l.</i>	<i>B.c.</i>	<i>M.c.</i>	<i>Ch.t.</i>
Фитомасса	ns ²	ns	ns	ns	ns	ns
Проективное покрытие	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Электропроводность	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Твердость на глубине: 0–5 см	ns	ns	ns	ns	ns	ns
5–10 см	4.336	ns	ns	4.218	4.145	3.723
10–15 см	ns	5.352	5.167	ns	ns	ns
15–20 см	ns	ns	5.394	ns	ns	ns
20–25 см	ns	ns	3.951	7.983	ns	ns
25–30 см	ns	ns	ns	8.259	ns	ns
30–35 см	ns	ns	ns	5.753	ns	ns
35–40 см	ns	ns	ns	7.900	ns	ns
40–45 см	ns	ns	ns	15.379	ns	ns
45–50 см	ns	ns	ns	13.738	ns	ns
Доля агрегатных фракций: >10 мм	ns	ns	ns	ns	5.288	ns
7–10 мм	ns	ns	ns	ns	4.477	ns
5–7 мм	ns	ns	ns	ns	5.961	ns
3–5 мм	ns	ns	ns	ns	6.176	ns
2–3 мм	ns	ns	ns	ns	4.200	ns
1–2 мм	ns	ns	ns	ns	ns	ns
0.5–1 мм	ns	ns	ns	3.758	ns	ns

Таблица 7 (окончание)

Параметр	Участок № 1, 2010 г.			Участок № 2, 2011 г.		
	<i>B.c.</i> ¹	<i>M.c.</i>	<i>H.l.</i>	<i>B.c.</i>	<i>M.c.</i>	<i>Ch.t.</i>
0.25–0.5 мм	ns	ns	ns	ns	ns	ns
<0.25 мм	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Гумус	ns	ns	ns	ns	4.350	ns
pH	ns	ns	ns	ns	ns	5.566
Хлориды	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Сульфаты	ns	ns	ns	6.441	ns	4.716
Кальций	ns	ns	ns	13.880	ns	ns
Магний	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Гидрокарбонаты	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Калий + натрий	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Сумма ионов	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Сухой остаток	ns	ns	ns	ns	ns	ns

Примечание. ¹ *B.c.* – *B. cylindrica*; *M.c.* – *M. cartusiana*; *H.l.* – *H. lucorum*; *Ch.t.* – *Ch. tridens*; ²ns – оценки коэффициента Пирсона достоверно не отличается от нуля.

Note. ¹ *B.c.* – *B. cylindrica*; *M.c.* – *M. cartusiana*; *H.l.* – *H. lucorum*; *Ch.t.* – *Ch. tridens*; ²ns – Chi-square estimates are not significantly different from zero ($p > 0.05$).

Как видим, для участка № 2 концентрация некоторых анионов и катионов в водной вытяжке также оказалась существенной характеристикой, определяющей вероятность встречи улиток на конкретных пробных площадках. Тогда как для участка № 1 существенным фактором, влияющим на обилие улиток, оказывается только твердость почвы (рис. 7, 8).

Итоговые оценки адекватности полученных моделей множественной линейной регрессии оказываются относительно невысокими. Модели для улиток *B. cylindrica* в целом описывают только около 21% общей изменчивости обилия особей данного вида в пределах исследованных пробных площадок (табл. 8). Для улиток *M. cartusiana* уровень адекватности полученных нами моделей оказываются еще ниже (5.73–8.21%).

Таким образом, разные виды наземных моллюсков характеризуются различными экологическими предпочтениями в отношении экологических свойств мест их обитания, что сказывается на их обилии и формировании паттернов пространственной организации популяций этих видов.

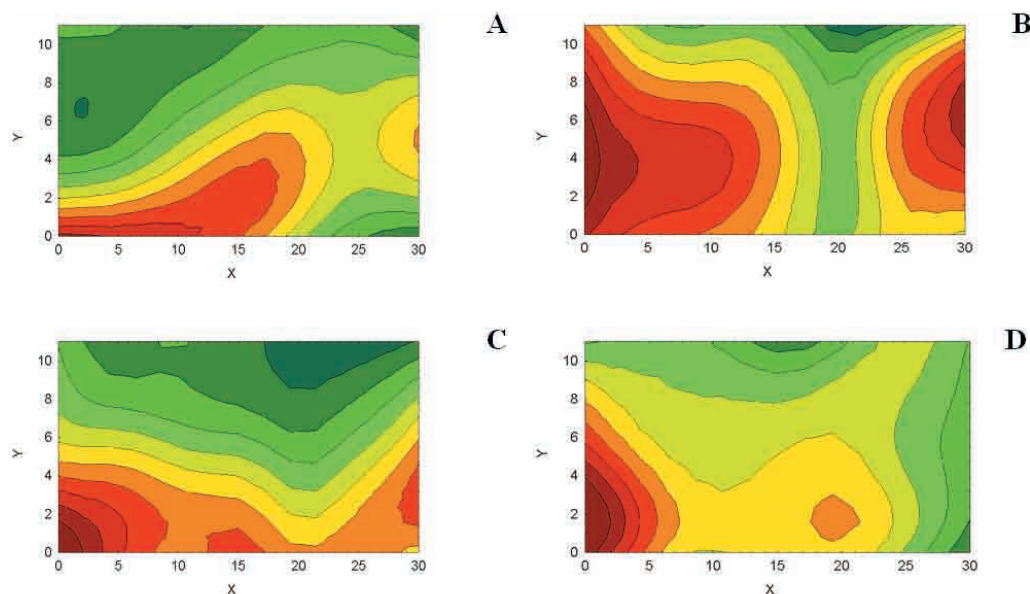


Рис. 7. 3D-диаграммы пространственного распределения обилия моллюска *B. cylindrica* (А), фитомассы (В), проективного покрытия (С), твердости грунта на глубине 5–10 см (D) на участке № 1 в 2010 г. (единицы измерения осей X и Y даны в метрах).

Fig. 7. 3D-diagrams of the abundance spatial distribution of the snail *B. cylindrica* (A), phytomass (B), plants projective cover (C), 0–10 cm layer soil penetration resistance (D) at the site 1 in 2010. (axes X and Y presented in meters).

Обсуждение

Характер распределения группы организмов зависит от масштаба исследования, а проблемы оценки и интерпретации пространственного распределения особей детально обсуждены в работах [Southwood, 1978; Greig-Smith, 1983].

Распределение особей наземных моллюсков в популяции определяется целым рядом абиотических факторов, таких как обилие кальция в почве, температура, экспозиция, влажность и количество осадков [Boycott, 1934; Cameron, 1970; Parkin, 1972].

Изученные виды наземных моллюсков демонстрировали различные паттерны пространственной структуры популяций, с превалированием агрегированности, т.е. формирование «пятен» с более высокой плотностью, чем в соседних участках. Стремление к агрегированности в пространственном распределении особей была уже ранее отмечена для разных видов наземных моллюсков [Pomeroy, 1969; Baker, 1988; Baur, 1993; Szybiak et al., 2009]. Это может явиться результатом двух процессов: выбора предпочтительных участков в пределах места обитания и/или некоторых форм взаимодействия между особями [Chase et al., 1980]. Второй из них может играть существенную роль для крупномасштабного распределения особей.

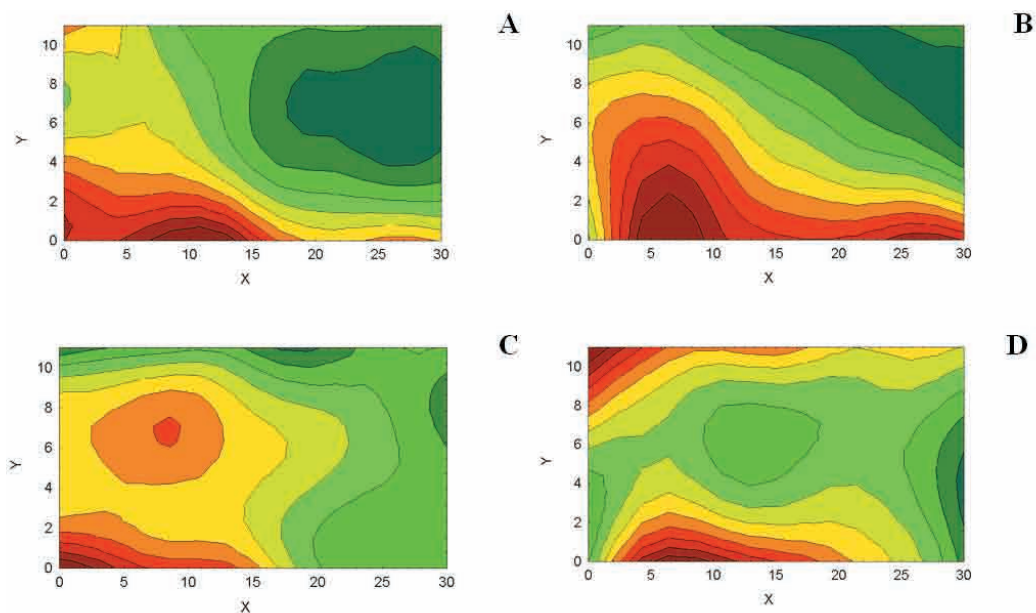


Рис. 8. 3D-диаграммы пространственного распределения обилия моллюска *M. catrusiana* (A), фитомассы (B), твердости грунта на глубине 5–10 см (C) и доли агрегатных фракций 3–5 мм (D) на участке № 2 в 2011 г. (единицы измерения осей X и Y даны в метрах).

Fig. 8. 3D-diagrams of the abundance spatial distribution of the land snail *M. catrusiana* (A), phytomass (B), 0–10 cm layer soil penetration resistance (C), aggregate particle size 3–5 mm (D) at the site 1 in 2011 (axes X and Y presented in meters).

Наземные моллюски очень часто формируют группы особей на стеблях растений, используя их как места отдыха, возможно, извлекая пользу от тени, формирующей другими особями [McQuaid et al., 1979; Cowie, 1982]. Более того, предпочтение улитками отдельных видов растений (как пищевого объекта или мест отдыха) может также привести к формированию агрегаций. Многие виды улиток питаются крапивой (*Urtica dioica*) или чертополохом (*Cirsium arvense*), а как места отдыха на альпийских лугах, например, предпочитали аконит (*Aconitum compactum*) [Fromming, 1954; Baur, 1986]. В этом случае, улитки избегали теплой поверхности почвы, с одной стороны, а, с другой, оберегались от вытаптывания или поедания рогатым скотом, поскольку листья аконита не поедаются коровами из-за содержания в них алкалоидов [Baur, 1986].

С другой стороны, улитки могут формировать скопления, вследствие комбинации разбросанных мест-убежищ и проявлений микроклиматических условий. Величина таких скоплений может быть связана с гетерогенностью места обитания, тогда как интенсивность формирования скоплений, возможно, зависит от погоды, сезона года и поведенческих реакций в течении периода половой активности [Baur, 1986, 1993]. Так, особи *Cepaea nemoralis* (L., 1758) могли

Таблица 8

Оценки коэффициентов множественной линейной регрессии зависимости обилия разных видов наземных моллюсков от характеристик участков их обитания в 2010 и 2011 гг.

Table 8

Multiple regression coefficients estimation of dependence of land snail species abundance from the site ecological parameters in 2010 and 2011

Параметр	Участок № 1, 2010 г.		Участок № 2, 2011 г.	
	<i>B. cylindrica</i>	<i>M. cartusiana</i>	<i>B. cylindrica</i>	<i>M. cartusiana</i>
<i>b</i>	5.2147	3.6423	3.5821	0.7522
Фитомасса	-0.0074	ns	ns	0.0015
Проективное покрытие	0.0087	ns	ns	ns
Электропроводность	ns	ns	ns	ns
Твердость на глубине 0–5 см	ns	ns	ns	ns
5–10 см	ns	ns	ns	ns
10–15 см	ns	-0.0844	ns	ns
15–20 см	ns	ns	ns	ns
20–25 см	ns	ns	ns	ns
25–30 см	ns	ns	ns	0.0550
30–35 см	ns	ns	ns	ns
35–40 см	-0.1221	ns	ns	ns
40–45 см	ns	ns	-0.0769	ns
45–50 см	0.1343	ns	ns	ns
Доля агрегатных фракций >10 мм	0.0075	ns	ns	ns
7–10 мм	ns	ns	ns	ns
5–7 мм	ns	ns	ns	ns
3–5 мм	ns	ns	ns	ns
2–3 мм	ns	ns	ns	ns
1–2 мм	ns	ns	ns	ns

Таблица 8 (окончание)

Параметр	Участок № 1, 2010 г.		Участок № 2, 2011 г.	
	<i>B. cylindrica</i>	<i>M. cartusiana</i>	<i>B. cylindrica</i>	<i>M. cartusiana</i>
0.5–1 мм	ns	0.0200	ns	ns
0.25–0.5 мм	ns	ns	0.1739	ns
<0.25 мм	ns	ns	ns	ns
Гумус	ns	ns	ns	ns
pH	ns	ns	ns	ns
Хлориды	–122.9908	ns	–130.3853	ns
Сульфаты	ns	ns	–33.6340	ns
Кальций	–176.7974	ns	ns	ns
Магний	ns	ns	–104.5948	ns
Гидрокарбонаты	ns	ns	ns	ns
Калий + натрий	–66.7116	ns	ns	ns
Сумма ионов	ns	–35.9526	ns	ns
Сухой остаток	ns	ns	ns	ns
Коэффициент детерминации (R^2)	0.2063	0.0573	0.2155	0.0821

Примечание. ns – оценка коэффициента частной корреляции не достоверна.

Note. ns – regression coefficient estimates are not significantly different from zero ($p > 0.05$).

обнаруживать подходящие убежища с более высокой влажностью на расстоянии более 1 м [Rollo, Wellington, 1981].

С использованием методов геостатистики нами было установлено, что размер агрегаций изученных видов наземных моллюсков варьирует от 4 до 17 м (в среднем составляет около 10 м). Для моллюска *Arianta arbustorum* (L., 1758) размер агрегаций также существенно варьировал и соответствовал пятну травянистого покрова на альпийском лугу [Baur, 1986]. При этом интенсивность формирования агрегации варьировала в различные сезоны и чаще всего оказывалась самой высокой в сухой жаркий летний период. В целом, тенденция формировать скопления наиболее выражена в гетерогенных местах обитания или при ярко выраженных колебаниях условий внешней среды (например, при наличии засушливого периода) [Baur, 1993].

Важной методической проблемой при анализе типа пространственной структуры популяций наземных моллюсков является выбор адекватного и статистически обоснованного критерия, позволяющего однозначно отнести ту или иную эмпирическую популяцию к трем основным классам – с равномерным типом распределения особей, случайным или агрегированным. Использование разовых сборов также могут давать неоднозначные результаты, поскольку, в разные сезоны годы тип пространственной структуры популяций наземных моллюсков может изменяться [Cameron, 1982; Baur, 1986; Baker, 1988; Baker, Vogelzang, 1988; Kleewein, 1999]. Более приемлемыми в этом случае могут быть методы оценки пространственной структуры популяций, основанные на многократных учетах, разделенных как хронологически, так и пространственно [Винарский и др., 2012].

В таблице 9 приведены оценки коэффициентов модели Тейлора и Ивао для различных видов наземных моллюсков, полученные нами как при анализе собственных данных, так и при анализе литературных данных. Всего был исследован тип пространственной структуры популяций для 37 видов наземных моллюсков на основе многократных учетов. В целом можно отметить, что для изученных видов наземных моллюсков отмечается ярко выраженный агрегированный тип пространственной структуры популяций – коэффициент b модели Тейлора достоверно превышал единицу ($b=1.359\pm 0.082$; $n=44$; 95% доверительный интервал – от 1.194 до 1.525).

Таблица 9

Коэффициенты моделей Тейлора и Ивао для разных видов наземных моллюсков

Table 9

Taylor's and Ivao's model coefficients for different species of land snails

Вид	Модель Тейлора			Модель Ивао			Источник
	$\ln a$	b	R^2	α	β	R^2	
<i>Aegopinella nitidula</i> (Draparnaud, 1805)	-0.161	1.633	0.68	-0.981	1.629	0.856	Cameron [1982]
<i>Albinaria caerulea</i> (Deshayes, 1835)	-0.692	2.4	na	na	na	na	Giokas et al. [2005]
<i>Arion fasciatus</i> (Nilsson, 1823)	0.136	0.983	0.705	0.218	0.989	0.988	Jennings, Barkham [1975]
<i>Arion hortensis</i> Férussac, 1819	0.218	0.933	0.573	0.323	0.977	0.987	Jennings, Barkham [1975]
<i>A. hortensis</i>	4.217	1.037	0.701	81.812	0.886	0.2	Phillipson [1983]
<i>Arion intermedius</i> Normand, 1852	0.842	0.613	0.316	0.24	0.979	0.998	Jennings, Barkham [1975]
<i>Brephulopsis bidens</i> (Krynicky, 1833)	na	na	na	45.1	1.006	na	Livshits [1983]

Таблица 9 (продолжение)

Вид	Модель Тейлора			Модель Ивао			Источник
	$\ln a$	b	R^2	α	β	R^2	
<i>Brephulopsis cylindrica</i> (Menke, 1828)	0.836	1.765	0.89	10.01	1.654	0.837	Крамаренко [1997]
<i>B. cylindrica</i>	2.209	1.426	0.852	16.845	1.73	0.845	Вичалковська [2009]
<i>B. cylindrica</i>	0.365	1.482	0.982	0.161	1.579	0.865	Собственные данные
<i>Cepaea vindobonensis</i> (Férussac, 1821)	3.26	0.563	0.115	24.443	-1.577	0.015	Staikou [1998]
<i>Ceruellia virgata</i> (da Costa, 1778)	0.633	1.876	0.825	-7.36	7.66	0.823	Baker [1988]
<i>Chondrula tridens</i> (Müller, 1774)	0.411	1.219	0.877	-0.136	1.875	0.761	Собственные данные
<i>Cochlicopa lubrica</i> (Müller, 1774)	3.1	0.88	0.595	na	na	na	Kralka [1986]
<i>Cochlodina laminata</i> (Montagu, 1803)	0.34	1.073	0.255	0.477	1.018	0.043	Cameron [1982]
<i>C. laminata</i>	0.621	1.25	0.885	-0.126	2.772	0.722	Собственные данные
<i>Columella edentula</i> (Draparnaud, 1805)	2.99	0.97	0.741	na	na	na	Kralka [1986]
<i>Discus cronkhitei</i> (Newcomb, 1860)	1.772	1.37	0.742	na	na	na	Kralka [1986]
<i>Discus rotundatus</i> (Müller, 1774)	0.275	2.194	0.925	-1.479	2.789	0.939	Cameron [1982]
<i>Eobania vermiculata</i> (Müller, 1774)	2.035	-0.604	0.235	0.769	0.763	0.953	Lazaridou-Dimitriadou, Kattoulas [1991]
<i>Euconulus fulvus</i> (Müller, 1774)	2.721	1.06	0.767	na	na	na	Kralka [1986]
<i>Euomphalia strigella</i> (Draparnaud, 1801)	0.304	1.533	0.698	-0.586	1.855	0.821	Собственные данные
<i>Fruticicola fruticum</i> (Müller, 1774)	1.833	1.34	0.72	6.42	1.955	0.439	Staikou et al. [1990]
<i>Helicella caperata</i> (Montagu, 1803)	0.303	1.482	0.799	-0.253	1.63	0.744	Baker [1988]
<i>Helicella pappi</i> Schütt, 1962	0.105	2.043	na	na	na	na	Lazaridou-Dimitriadou [1995]
<i>Helicella virgata</i> (da Costa, 1778)	1.596	1.302	0.878	5.429	1.432	0.647	Pomeroy [1969]
<i>Helix lucorum</i> L., 1758	2.206	0.912	0.502	8.542	0.763	0.182	Staikou et al. [1988]

Таблица 9 (окончание)

Вид	Модель Тейлора			Модель Ивао			Источник
	$\ln a$	b	R^2	α	β	R^2	
<i>H. lucorum</i>	0.329	1.249	0.866	-0.227	1.864	0.631	Собственные данные
<i>Helix pomatia</i> L., 1758	-2.886	2.93	0.757	-1.042	1.447	0.864	Собственные данные
<i>Marmorana serpentina</i> (Férussac, 1821)	0.837	1.334	0.955	0.362	1.845	0.889	Fiorentino et al. [2009]
<i>Monacha cartusiana</i> (Müller, 1774)	1.777	1.374	0.855	7.12	1.622	0.679	Staikou, Lazaridou-Dimitriadou [1990]
<i>Monacha cartusiana</i>	0.213	1.301	0.928	-0.37	1.476	0.863	Собственные данные
<i>Nesovitrea electrina</i> (Gould, 1841)	2.418	1.22	0.807	na	na	na	Kralka [1986]
<i>Oxychilus helveticus</i> (Blum, 1881)	0.508	1.372	0.714	-0.176	2.146	0.357	Cameron [1982]
<i>Punctum minutissimum</i> (Lea, 1841)	2.657	1.16	0.895	na	na	na	Kralka [1986]
<i>Punctum pygmaeum</i> (Draparnaud, 1801)	0.628	1.161	0.944	0.397	1.494	0.857	Балашев [2011]
<i>Theba pisana</i> (Müller, 1774)	0.937	1.619	0.896	2.381	2.016	0.823	Baker, Vogelzang [1988]
<i>T. pisana</i>	0.059	2.006	0.963	-3.98	2.458	0.975	Odendaal et al. [2008]
<i>Truncatellina costulata</i> (Nilsson, 1823)	0.337	1.259	0.952	-0.096	1.418	0.918	Балашев [2011]
<i>Vallonia costata</i> (Müller, 1774)	0.701	1.303	0.898	0.088	2.055	0.71	Балашев [2011]
<i>Vertigo goldii</i> (Binney, 1843)	2.523	1.31	0.736	na	na	na	Kralka [1986]
<i>Vitrina pellucida</i> (Müller, 1774)	0.481	1.318	0.823	0.382	1.297	0.597	Балашев [2011]
<i>Xerolenta obvia</i> (Menke, 1828)	-0.097	1.807	0.931	0.706	1.45	0.964	Lazaridou-Dimitriadou, Chatziioannon [2005]
<i>Xeropicta arenosa</i> (Krynicky, 1836)	0.884	2.01	na	na	na	na	Staikou, Lazaridou-Dimitriadou [1991]
<i>Xeropicta derbentina</i> (Krynicky, 1836)	2.003	1.349	0.845	9.425	1.631	0.812	Собственные данные

Примечание. na – данные отсутствуют.

Note. na – data are not available.

Однако экологические предпочтения вида (прежде всего, отношение к влажности места обитания) сказывались на степени агрегированности. Для ксерофильных и мезофильных видов значения коэффициента b модели Тейлора достоверно превышали единицу (для ксерофильных видов: $b=1.421\pm0.130$; $n=22$; для мезофильных видов: $b=1.389\pm0.113$; $n=18$), тогда как для слизней отмечался случайный тип пространственной структуры популяции ($b=1.092\pm0.095$; $n=4$).

Тип пространственной структуры, выраженный значениями коэффициента b модели Тейлора, оказывается видоспецифичным показателем и сохраняется более-менее неизменным у видов, изученных с различных территорий. Так, например, для моллюска *B. cylindrica*, популяции которого были исследованы в Крыму (1992–1993 гг.), в г. Николаев (2003 г.) и в Днепропетровской области (2010–2012 гг.), оценки коэффициента b модели Тейлора составляли 1.765, 1.426 и 1.482, соответственно. Для моллюска *M. cartusiana* оценки коэффициента b модели Тейлора из греческой популяции составляла 1.374 [Staikou, Lazaridou-Dimitriadou, 1990], а для украинской – 1.301. Для моллюска *Theba pisana* (Müller, 1774) оценки коэффициента b модели Тейлора из австралийской популяции составляла 1.619 [Baker, Vogelzang, 1988], а для южно-африканской – 2.001 [Odendaal et al., 2008].

Метод Ивао [Ivao, 1968] дает более детальную информацию о характере размещения организмов в пределах территории, занятой популяцией [Винарский и др., 2012]. В целом, для изученных видов наземных моллюсков значение коэффициента α модели Ивао составляет 3.62 ± 1.62 (с 95% доверительным интервалом от 0.33 до 6.91), а значение коэффициента β модели Ивао – 1.674 ± 0.215 (с 95% доверительным интервалом от 1.236 до 2.112). Таким образом, для них типичным является объединение особей в агрегации (поскольку $\alpha>0$), которые в свою очередь собраны в агрегации второго порядка (поскольку $\beta>1$).

Хотя, с другой стороны, у видов наземных моллюсков с разными экологическими предпочтениями тип размещения особей в пространстве может существенно отличаться. На основе рассчитанных оценок коэффициентов α и β модели Ивао можно отметить, что у ксерофильных видов наземных моллюсков особи формируют агрегации, размещенные в пространстве неслучайным образом. У мезофильных видов особи чаще все распределены поодиночке, но неслучайным образом, тогда как для слизней особи распределены поодиночке и в более-менее выраженном случайном порядке на территории, занимаемой популяцией.

Литература

- Балашов І.О. 2011. Наземні молюски (Gastropoda) лісостепу України. Автореферат дисертації ... кандидата біологічних наук за спеціальністю 03.00.08 – зоологія. Київ: Інститут зоології ім. І.І. Шмальгаузена НАН України. 19 с.
- Винарский М.В., Крамаренко С.С., Лазуткина Е.А., Андреева С.И., Андреев Н.И. 2012. Статистические методы в изучении континентальных моллюсков // Статистические методы анализа в биологии и медицине. Омск: Вариант-Омск. С. 5–94.

- Вичалковська Н.В. 2009. Наземні молюски *Brephulopsis cylindrica* (Menke, 1828) у Північному Причорномор'ї (поширення, морфологічна мінливість та аутоекологія). Автореферат дисертації ... кандидата біологічних наук за спеціальністю 03. 00. 08 – зоологія. Київ: Інститут зоології ім. І.І. Шмальгаузена НАН України. 20 с.
- Воронов А. Г. 1973. Геоботаника. М.: Высшая школа. 384 с.
- Крамаренко С.С. 1997. Некоторые аспекты экологии наземных моллюсков *Brephulopsis cylindrica* (Gastropoda; Buliminidae) // Вестник зоологии. Т. 31, № 4. С. 51–54.
- Родин Л.Е., Ремезов Н.П., Базилевич Н.И. 1968. Методические указания к изучению динамики и биологического круговорота в фитоценозах. Л.: Наука. 145 с.
- Яблоков А.В. 1987. Популяционная биология. М.: Высшая школа. 303 с.
- Anselin L. 1995. Local Indicators of Spatial Association – LISA // Geographical Analysis. V. 27. P. 93–115.
- Baker G.H. 1988. Dispersal of *Theba pisana* (Mollusca: Helicidae) // Journal of Applied Ecology. V. 25. P. 889–900.
- Baker G.H., Vogelzang B.K. 1988. Life history, population dynamics and polymorphism of *Theba pisana* (Mollusca: Helicidae) in Australia // Journal of Applied Ecology. V. 25, N 3. P. 867–887.
- Baur B. 1986. Patterns of dispersion, density and dispersal in alpine populations of the land snail *Arianta arbustorum* (L.) (Helicidae) // Holarctic Ecology. V. 9, N 2. P. 117–125.
- Baur B. 1993. Population structure, density, dispersal and neighbourhood size in *Arianta arbustorum* (Linnaeus, 1758) (Pulmonata: Helicidae) // Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien. Bd. 94/95B. S. 307–321.
- Bohan D.A., Bohan A.C., Glen D.M., Symondson W.O.C., Wiltshire C.W., Hughes L. 2000a. Spatial dynamics of predation by carabid beetles on slugs // Journal of Animal Ecology. V. 69. P. 367–379.
- Bohan D.A., Glen D.M., Wiltshire C.W., Hughes L. 2000b. Parametric intensity and the spatial arrangement of the terrestrial mollusc herbivores *Deroceras reticulatum* and *Arion intermedius* // Journal of Animal Ecology. V. 69. P. 1031–1046.
- Boycott A.E. 1934. The habitats of land mollusca in Britain // Journal of Ecology. V. 22. P. 1–38.
- Cameron R.A.D. 1970. The survival, weight-loss and behaviour of three species of land snail in conditions of low humidity // Journal of Zoology. V. 160. P. 143–157.
- Cameron R.A.D. 1982. Life histories, density, and biomass in a woodland snail community // Journal of Molluscan Studies. V. 48. P. 159–166.
- Chase R., Croll R.P., Zeichner L.L. 1980. Aggregation in snails, *Achatina fulica* // Behavioral and Neural biology. V. 30. P. 218–230.
- Cliff A.D., Ord J.K. 1981. Spatial Processes. London: Pion. 266 p.
- Conrad K.F. 2001. SADIEShell. Version 1.22. IACR Rothamsted.
- Cowie R.H. 1982. Studies on the Ecology and Ecogenetics of the Helicid Land Snail *Theba pisana* (Müller): Ph.D. Thesis. Liverpool: University of Liverpool. 472 p.
- Cressie N.A. C. 1993. Statistics for Spatial Data. New York: J.Wiley. 900 p.
- Iwao S. 1968. A new regression method for analyzing the aggregation pattern of animal populations // Researches on Population Ecology. V. 10, N 1. P. 1–20.
- Fiorentino V., Caruso T., Manganelli G., Giusti F. 2009. Population dynamics of an urban population of the land snail *Marmorana serpentina* (Gastropoda: Pulmonata) // Malacologia. V. 51, N 1. P. 201–209.
- Fortin M.-J., Dale M.R.T., ver Hoef J. 2002. Spatial Analysis in Ecology // Encyclopedia of Environmetrics. V. 4. P. 2051–2058.
- Frömming E. 1954. Biologie der Mitteleuropäischen Landgastropoden. Berlin: Duncker und Humblot. 404 S.
- Giokas S., Pafilis P., Valakos E. 2005. Ecological and physiological adaptations of the land snail *Albinaria caerulea* (Pulmonata: Clausiliidae) // Journal of Molluscan Studies. V. 71, N 1. P. 15–23.
- Freig-Smith P. 1983. Quantitative Plant Ecology. Oxford: Blackwell Scientific. 359 p.

- Hairston N.G., Hill R., Ritte U. 1971. The interpretation of aggregation patterns // G.P. Patil, E.C. Pileou, W/E. Waters (Eds.) Statistical Ecology 1: Spatial Patterns and Statistical Distributions. PA: Penn State Univ. Press. P. 337–356.
- Hummer O., Harper D.A.T. Ryan P.D. 2001. PAST version 1.39: Paleontological statistical software package for education and data analysis // Paleontologia Electronica. V. 4, N 1. P. 1–9.
- Iwao S. 1968. A new regression method for analyzing the aggregation pattern of animal populations // Researches on Population Ecology. V. 10, N 1. P. 1–20.
- Jennings T.J., Barkham J.P. 1975. Food of slugs in mixed deciduous woodland // Oikos. V. 26. P. 211–221.
- Johnson M.P., Hanley M.E., Frost N.J., Mosley M.W.J., Hawkins S.J. 2008. The persistent spatial patchiness of limpet grazing // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. V. 365. P. 136–141.
- Kleewein D. 1999. Population size, density, spatial distribution and dispersal in an Austrian population of the land snail *Arianta arbustorum styriaca* (Gastropoda: Helicidae) // Journal of Molluscan Studies. V. 65. P. 303–315.
- Kostylev V., Erlandsson J. 2001. A fractal approach for detecting spatial hierarchy and structure on mussel beds // Marine Biology. V. 139. P. 497–506.
- Kralka R. 1986. Population characteristics of terrestrial gastropods in boreal forest habitats // American Midland Naturalist. V. 115. P. 156–164.
- Kristensen T.K., Malone J.B., McCarroll J.C. 2001. Use of satellite remote sensing and geographic information systems to model the distribution and abundance of snail intermediate hosts in Africa: a preliminary model for *Biomphalaria pfeifferi* in Ethiopia // Acta Tropica. V. 79. P. 73–78.
- Lazaridou M., Chatziioannou M. 2005. Differences in the life histories of *Xerolenta obvia* (Menke, 1828) (Hygromiidae) in a coastal and a mountainous area of Northern Greece // Journal of Molluscan Studies. V. 71. P. 247–252.
- Lazaridou-Dimitriadou M. 1995. The life cycle, demographic analysis, growth and secondary production of the snail *Helicella (Xerotrachia) pappi* (Schütt, 1962) (Gastropoda Pulmonata) in E. Macedonia (Greece) // Malacologia. V. 37. P. 1–11.
- Lazaridou-Dimitriadou M., Kattoulas M.E. 1991. Energy flux in a natural population of the land snail *Eobania vermiculata* (Muller) (Gastropoda: Pulmonata: Stylommatophora) in Greece // Canadian Journal of Zoology. V. 69. P. 881–891.
- Legendre P., Fortin M.-J. 1989. Spatial pattern and ecological analysis // Plant Ecology. V. 80, N 2. P. 107–138.
- Livshits G.M. 1983. Ecology of the terrestrial snail (*Brephulopsis bidens*): age composition, population density and spatial distribution of individuals // Journal of Zoology. V. 199. P. 433–446.
- Matheron G. 1971. The theory of regionalized variables and its applications // Cahiers du Centre de Morphologie Mathématique de Fontainebleau. N 5. P. 1–211.
- McQuaid C.D., Branch G.M., Frost P.G.H. 1979. Aestivation behaviour and thermal relations of the pulmonate *Theba pisana* in a semi-arid environment // Journal of Thermal Biology. V. 4. P. 47–55.
- Morisita M. 1959. Measuring of the dispersion and analysis of distribution patterns // Memoires of the Faculty of Science, Kyushu University. Series E: Biology. V. 2. P. 215–235.
- Morisita M. 1962. I_{δ}^2 -Index: a measure of dispersion of individuals // Researches on Population Ecology. V. 4, N 1. P. 1–7.
- Nunes G.K.M., Santos S.B. 2012. Environmental factors affecting the distribution of land snails in the Atlantic Rain Forest of Ilha Grande, Angra dos Reis, RJ, Brazil // Brazilian Journal of Biology. V. 72, N. 1. P. 79–86.
- Odendaal L.J., Haupt T.M., Griffiths C.L. 2008. The alien invasive land snail *Theba pisana* in the West Coast National Park: is there cause for concern? // Koedoe. V. 50, N 1. P. 93–98.
- Parkin D.T. 1972. Climatic selection in the land snail *Arianta arbustorum* in Derbyshire, England // Heredity. V. 28. P. 49–56.
- Perry J.N. 1995. Spatial analysis by distance indices // Journal of Animal Ecology. V. 64. P. 303–314.

- Phillipson J. 1983. Slug numbers, biomass and respiratory metabolism in a beech woodland – Wytham Woods, Oxford // *Oecologia*. V. 60, N 1. P. 38–45.
- Pielou E. C. 1977. *Mathematical Ecology*. New York – London – Sydney – Toronto: John Wiley and Sons. 385 p.
- Pomeroy D.E. 1969. Some aspects of the ecology of the land snail, *Helicella virgata*, in South Australia // *Australian Journal of Zoology*. V. 17. P. 495–514.
- Rangel T.F., Diniz-Filho J.A.F. Bini L.M. 2010. SAM: a comprehensive application for Spatial Analysis in Macroecology // *Ecography*. V. 33. P. 46–50.
- Rollo C.D., Wellington W.G. 1981. Environmental orientation by terrestrial Mollusca with particular reference to homing behaviour // *Canadian Journal of Zoology*. V. 59, N 2. P. 225–239.
- Sawada M. 1999. ROOKCASE: An Excel 97/2000 Visual Basic (VB) Add-in for Exploring Global and Local Spatial Autocorrelation // *Bulletin of the Ecological Society of America*. V. 80, N. 4. P. 231–234.
- Southwood T.R.E. 1978. *Ecological Methods, with Particular Reference to the Study of Insect Populations*. London: Chapman and Hall. 524 p.
- Staikou A. 1998. Aspects of life cycle, population dynamics, growth and secondary production of the pulmonate snail *Cepaea vindobonensis* (Ferussac, 1821) in northern Greece // *Journal of Molluscan Studies*. V. 64. P. 297–308.
- Staikou A., Lazaridou-Dimitriadou M. 1990. Aspects of the life cycle, population dynamics, growth and secondary production of the snail *Monacha cartusiana* (Muller, 1774) (Gastropoda; Pulmonata) in Greece // *Malacologia*. V. 31. P. 353–362.
- Staikou A., Lazaridou-Dimitriadou M. 1991. The life cycle, population dynamics, growth and secondary production of the snail *Xeropicta arenosa* Ziegler (Gastropoda Pulmonata) in northern Greece // *Zoological Journal of the Linnean Society*. V. 101. P. 179–188.
- Staikou A., Lazaridou-Dimitriadou M., Pana E. 1990. The life cycle, population dynamics, growth and secondary production of the snail *Bradybaena (B.) fruticum* (Müller, 1774) (Gastropoda; Pulmonata) in northern Greece // *Journal of Molluscan Studies*. V. 55. P. 137–146.
- Staikou A., Lazaridou-Dimitriadou M., Farmakis N. 1988. Aspects of the life cycle, population dynamics, growth and secondary production of the edible snail *Helix lucorum* Linnaeus, 1758 (Gastropoda, Pulmonata) in Greece // *Journal of Molluscan Studies*. V. 54. P. 139–155.
- Szybiak K., Błoszyk J., Koralewska-Batura E., Goldin B. 2009. Small-scale distribution of wintering terrestrial snails in forest site: relation to habitat conditions // *Polish Journal of Ecology*. V. 57, N. 3. P. 525–535.
- Taylor L.R. 1961. Aggregation, variance and the mean // *Nature*. V. 189. P. 732–735.
- Zhang Z.Y., Xu D.Z., Zhou X.N., Zhou Y., Liu S.J. 2005. Remote sensing and spatial statistical analysis to predict the distribution of *Oncomelania hupensis* in the marshlands of China // *Acta Tropica*. V. 96, N. 2–3. P. 205–212.

Заднежаберные моллюски отряда Cephalaspidea (Gastropoda: Opisthobranchia) залива Восток Японского моря. Часть 1

Е.М. Чабан¹, А.В. Чернышев^{2,3}

¹Зоологический институт РАН, С.-Петербург 199034, Россия
e-mail: echaban@zin.ru

²Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН,
Владивосток 690041, Россия

³Дальневосточный федеральный университет, Владивосток 690600, Россия
e-mail: nemertea@fromru.com

На основе собственных сборов 2005–2013 гг. установлен видовой состав фауны заднежаберных моллюсков отряда Cephalaspidea зал. Восток Японского моря, состоящий из 11 видов. В первую часть статьи включены 5 видов из семейств Haminoeidae (*Cylichnatys angusta* (Gould, 1859)), Cylichnidae (*Decorifer matusimanus* (Nomura, 1939)) и Philinidae (*Philine scalpta* A. Adams, 1862, *P. argentata* Gould, 1859 и *Yokoyamaia ornatissima* (Yokoyama, 1927)). Для каждого вида приведены синонимия, описание и фотографии внешнего вида и деталей морфологии, а также данные по экологии и распространению в морях России. Впервые приведено описание деталей внутренней морфологии *D. matusimana*, *P. scalpta* и *Y. ornatissima*. Обсуждается систематическое положение рода *Decorifer* Iredale, 1937 и вида *Ph. argentata*.

Ключевые слова: заднежаберные моллюски, Cephalaspidea, фауна, морфология, систематика, Японское море.

Opisthobranch cephalaspidean mollusks (Gastropoda: Opisthobranchia) of Vostok Bay, Sea of Japan. Part 1

E.M. Chaban¹, A.V. Chernyshev^{2,3}

¹Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St.-Petersburg 199034, Russia
e-mail: echaban@zin.ru

²A.V. Zhirmunsky Institute of Marine Biology, Far East Branch,
Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690041, Russia

³Far Eastern Federal University, Vladivostok 690600, Russia
e-mail: nemertea@fromru.com

The fauna of opisthobranch cephalaspidean mollusks of Vostok Bay, the Sea of Japan includes 11 species based on the specimens collected during 2005–2013. The first part of the paper deals with five species of the families Haminoeidae (*Cylichnatys angusta* (Gould, 1859)), Cylichnidae (*Decorifer matusimanus* (Nomura, 1939)), and Philinidae (*Philine scalpta* A. Adams, 1862, *P. argentata* Gould, 1859, and *Yokoyamaia ornatissima* (Yokoyama, 1927)). The synonymies, images and data on morphology, ecology and distribution are given for each species. The images of some details of internal morphology of *D. matusimana*, *P. scalpta*, and *Y. ornatissima* are given for the first time. Systematic positions of the genus *Decorifer* Iredale, 1937 and *P. argentata* are discussed.

Key words: opisthobranch mollusks, Cephalaspidea, fauna, morphology, taxonomy, Sea of Japan.

Залив Восток – одна из наиболее изученных акваторий зал. Петра Великого. Именно здесь более 40 лет на базе морской биологической станции «Восток» ведутся фаунистические и экологические исследования донных беспозвоночных как сотрудниками различных лабораторий Института биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН, так и сотрудниками и студентами российских и зарубежных научных и учебных учреждений. В связи с этим вопрос изучения фауны залива и идентификации собранного материала является актуальным и некоторые группы беспозвоночных остаются практически неизученными. К их числу можно отнести раковинных заднежаберных моллюсков.

В течение летних сезонов 2005–2013 гг. в зал. Восток был собран материал по заднежаберным моллюскам отряда Cephalaspidea, из которого опубликованы данные только по двум видам: *Runcinida marisae* Chernyshev, 1998 [Чернышев, 1998, 2006] и *Retusa minima* Yamakawa, 1911 [Чабан, Чернышев, 2009]. Целью настоящей работы является описание и изображение всех собранных видов отряда Cephalaspidea. Работа будет состоять из двух частей; в первой части мы даем описания и изображения пяти видов заднежаберных моллюсков семейств Haminoeidae, Cylichnidae и Philinidae. Распространение указано в пределах российских вод.

Материал и методика

Материал собран авторами летом 2005–2013 гг., в основном с помощью ручной драги с борта шлюпки. Пробы разбирались сразу, живые экземпляры содержались в холодильнике для дальнейшего изучения и фотографирования. Скульптура раковин, морфология радул и пластинок гизарда изучались с помощью сканирующих электронных микроскопов FEI SEM Quanta-250 и EVO-60 (Zeiss), световых микроскопов Leica DME и Zeiss Opton. Препараты радулы готовили путем растворения глотки в моющем средстве «Белизна», дальнейшей промывки в дистиллированной воде и последующей сушки.

Изученный материал хранится в Зоологическом институте РАН и Институте биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН.

Систематическая часть

Отряд CEPHALASPIDEA

Семейство Haminoeidae Pilsbry, 1895

Род Cylichnatys Kuroda et Habe, 1952

Cylichnatys angusta (Gould, 1859)

Фототаблица 1, фиг. А–Н; рис. текста (А–С)

Plate 1, figs A–H; textfig. (A–C)

Haminea angusta Gould, 1859: p. 139.

Cylichnatys angusta (Gould, 1859): Habe, 1964, p. 136, pl. 42, fig. 23; Oyama, 1992, p. 68, fig. 24; Higo et al., 1999, p. 395; Чабан, Мартынов, 1999, с. 3; 2006, с. 238, pl. 125A–B; Okutani, 2000, p. 747, pl. 371, fig. 37; Hasegawa, 2006, p. 276; Мартынов, Коршунова, 2011, с. 62.

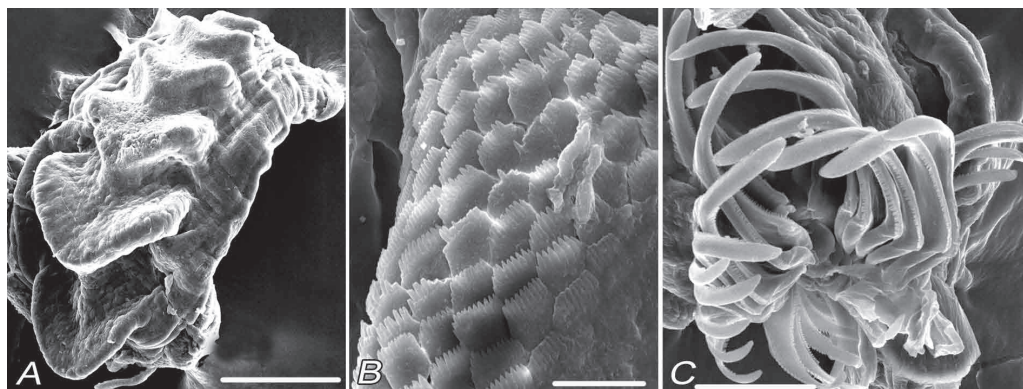
Cylichnatys incisula (Yokoyama, 1928): Голиков, Скарлато, 1967, с. 79, рис. 67; Миничев, 1976, с. 92, рис. 221; Волова и др., 1979, с. 159, рис. 116; Гульбин, 1990, с. 120 (non *Cylichna incisula* Yokoyama, 1928).

Cylichnatys striatus (Yamakawa, 1911): Habe, 1952, p. 142, pl. 20, fig. 14, pl. 21, figs 31, 32.

Материал. 27.06.2005 г., глубина 6–8 м, 26 экз.; 11–13.07.2008 г., глубина 5–8 м, ил – около 50 экз.; 22.08.2013 г., 4–7 м, илистый песок – 4 экз.

Дополнительные сведения по морфологии. Уточнение систематического положения и описание по материалам из зал. Петра Великого приведены ранее [Чабан, Мартынов, 1999, 2006]. На материале из зал. Восток скульптура раковины (фототабл. 1, фиг. D, E, E'), пластинки гиззарда, радула и челюсти (см. рисунок, A–C) впервые изучены методами электронной сканирующей микроскопии, что позволило дополнить ранее опубликованное описание [Чабан, Мартынов, 1999]. Спиральные бороздки раковины волнистые или зигзагообразные. Латеральные зубы радулы на внешней и внутренней поверхностях с мелкими зубчиками примерно на 2/3 длины зуба. Элементы челюстей с 5–12 длинными и слабоизогнутыми зубчиками.

Сведения по экологии. В зал. Восток обитает на глубине 2–8 м на илу и на илистом песке (б. Тихая Заводь). До недавнего времени данный вид был одним из самых массовых видов цефаласпид в зал. Восток, однако в последние 3–4 года стал встречаться заметно реже. В июле и начале августа откладывает студенистые овальные кладки диаметром 3–5 мм (фототабл. 1, фиг. H); кладки



Cylichnatys angusta (СЭМ): пластинка гиззарда (A); элементы челюстей (B); зубы радулы (C). Масштаб: A – 100 мкм, B – 20 мкм, C – 50 мкм.

Cylichnatys angusta (SEM): gizzard plate (A); jaw elements (B); radula (C). Scale bar: A – 100 μ m, B – 20 μ m, C – 50 μ m.

на короткой ножке, агглютинируют на своей поверхности ил. Выход велигеров из кладок происходит через 2–3 сут. В зал. Петра Великого отмечен на глубинах 5–29 м [Гульбин, Чабан, 2007].

Распространение. Тихоокеанский приазиатский субтропический вид, заходящий в низкобореальные воды. Заливы Петра Великого (заливы Посъета и Восток) и Чихачева в Японском море.

Семейство *Cylichnidae* H. et A. Adams, 1854

Род *Decorifer* Iredale, 1937

Decorifer matusimanus (Nomura, 1939)

Фототаблица 2, фиг. А–D, F–K

Plate 2, figs A–D, F–K

Retusa matusimana Nomura, 1939: p. 20, 22; 1940, p. 10, figs 3a, b.

Decorifer matusimana (Nomura, 1939): Hamatani, 1962, p. 139–142, figs 1–2.

Decorifer matusimana (Nomura, 1939): Habe, 1964, p. 138, pl. 43, fig. 8.

Retusa (Decorifer) matusima (Nomura, 1940): Higo, Goto, 1993, p. 408.

Retusa (Decorifer) matusimanus Nomura, 1940: Higo et al., 1999, p. 388.

Retusa (Decorifer) matusimana Nomura, 1940: Okutani, 2000, p. 747, pl. 371, fig. 4; Hasegawa et al., 2001, p. 226.

«*Acteocina*» cf. *matusimana* (Nomura, 1939): Чабан, Мартынов, 2005, с. 170; 2006, с. 253.

Acteocina matusimana (Nomura, 1939): Мартынов, Коршунова, 2011, с. 48.

Материал. 15.07.2008 г., глубина 1.5–2 м, заиленный песок – 36 экз.; 22.08.2013 г., глубина 2–3 м, заиленный песок – 4 экз.

Описание. Раковина цилиндрическая, белая, покрыта бледно желтым периостракумом, высота раковины в зал. Восток 2.5–2.8 мм. Завиток невысокий, тупо конический, из 2.5 слабо выступающих оборотов, разделенных отчетливым, слегка вдавленным швом и выступающим протоконхом. Плечо последнего оборота уплощено, ближе к устью даже слегка вогнуто, несет по краю хорошо заметный узкий спиральный киль. Верхний край устья чуть ниже плеча последнего оборота, отходит от внутренней губы почти под прямым углом. Наружная губа почти прямая, нижний край устья чуть закруглен, колумеллярный край внутренней губы слегка вогнут, иногда почти прямой, с хорошо выраженным каллусом, без складки, пупочная щель отсутствует. Продольная скульптура представлена частыми невысокими и тонкими параллельными осевыми валиками (фототабл. 2, фиг. I), спиральная скульптура отсутствует.

Тело полупрозрачное, с вкраплениями белого пигмента, головной щит с небольшой выемкой по центру переднего края, в средней части головного щита хорошо заметны 2 черных глаза, задние края головного щита оттянуты в 2 округлые лопасти, внутренние края которых, приподнимаясь, прикрывают передний край раковины. Органы Ганкокка не пигментированы, нога короткая, с прямым задним краем и развитыми пароподиями.

Радула имеет формулу 15x2:1:1:1:2. Центральная пластинка цилихноидного типа, плоская, с суженным основанием и расширенным двояковыпуклым верхом с 8–9 зубчиками (фототабл. 2, фиг. J). Латеральные и две пары маргинальных зубов по форме так же аналогичны цилихноидным, но маргинальные несут около 14 хорошо развитых зубчиков, а латеральные несут зубчики по обеим сторонам лезвия: около 18 зубчиков с наружной стороны зуба и около 30 – с внутренней стороны (фототабл. 2, фиг. J, K).

Пластинки гизарда удлинено-овальной формы, двояковыпуклые, тонкие, хрупкие, полупрозрачные, одинаковые по форме и размеру, их внутренняя поверхность часто выглядит ровной, но при внимательной рассмотрении под световым микроскопом можно заметить радиально расходящиеся от центра пластинки к ее краям 6 невысоких валиков (фототабл. 2, фиг. F), хорошо заметных на СЭМ (фототабл. 2, фиг. F'). Между пластинками располагаются парные крупные кутикулярные прозрачные шипы (фототабл. 2, фиг. D) длиной около $\frac{1}{2}$ длины пластинки гизарда, основания шипов лежат на уровне концов пластинок, острия шипов направлены друг к другу.

Копулятивный аппарат представлен трубковидным атриумом с внутренней семенной бороздой и мышечными складками и пениальным мешком, от которого отходят длинная простата, семенной пузырек на короткой ножке и узкий ретрактор.

Сведения по экологии. В зал. Восток обитает на глубине 1.5–4 м на заиленном песке в б. Тихая Заводь (эстуарий р. Волчанка). В б. Суходол (Уссурийский залив) найден на песке на глубине 0.5–2 м. В конце июля экземпляры из зал. Восток отложили кладку в виде спирально изогнутого короткого шнура (фототабл. 2, фиг. H), который в ряде случаев был свернут в виде небольшого шара с длинной тонкой ножкой. Выход велигеров произошел на третьи сутки.

Описание кладок и велигеров экземпляров этого вида, собранных в зоне *Zostera nana* зал. Осака в Японии, приведено Хаматани [Hamatani, 1962], который также отмечает откладку кладок в июне–июле и выход велигеров на третьи сутки из кладок, отложенных в лабораторных условиях. Следует отметить, что как размер изображенной Хаматани [l.c.] овальной кладки (превышает 4 см), так и ее форма из спирально скрученных нитей, отличается от изученных нами экземпляров из зал. Восток, да и сами экземпляры из зал. Осака были крупнее, высотой 4 мм, чем, возможно, и объясняется такая разница в форме кладок.

Распространение. Тихоокеанский приазиатский субтропический вид, заходящий в низкобореальные воды. В зал. Петра Великого найден в заливах Посьета (Миничев, рукопись, как *Cylichnatis*), Восток и Уссурийский (б. Суходол).

Замечания. В литературе, как правило, указывается, что вид был описан в 1940 г. (см. синонимию), однако признаки, характерные для *R. matusimana*, приведены в определительной таблице в работе С. Номуры годом ранее: «whorls excavated between sutures; aperture shorter than shell-height» [Nomura, 1939, p. 20], в связи с чем появилось разночтение года описания вида [Чабан, Мартынов, 2005,

2006; Мартынов, Коршунова, 2011]. Высота завитка у экземпляров этого вида варьирует в значительной степени, вплоть до плоского [Oyama, 2000], а канальчатые швы характерны для многих видов семейства Cylichnidae, поэтому признаков, указанных в определительной таблице 1939 г. недостаточно для точного определения вида. Тем не менее, следует признать, что даже эти несколько признаков составляют диагноз и, следовательно, 1939 г. является датой первого описания *R. matusimana*.

Имеющиеся разночтения в написании названия вида (см. синонимию) связаны с разным написанием названия зал. Мацусима, места сбора материала, который сейчас указывается, как правило, как Matsushima (<http://en.wikipedia.org/wiki/Matsushima>), однако Номурой в англоязычной статье, содержащей описание *R. matusimana* как нового вида [Nomura, 1940], залив, давший название виду, указан как Matusima Bay.

Идентификация вида уточнена путем сравнения нашего материала с изображением типового экземпляра *R. matusimana*, любезно предоставленным Dr. K. Hasegawa. Характерными чертами этого вида являются: узкоцилиндрическая раковина, почти плоский, слабовыступающий завиток, острый киль по плечу последнего оборота, отсутствие следов колумеллярной складки и пупочной щели, почти прямая линия колумеллярного края внутренней губы, а также плотно расположенные тонкие осевые ребрышки.

Во внутреннем строении следует выделить следующие характерные признаки: наличие 6 невысоких гребневидных выступов на внутренней поверхности пластинок гизарда – все они отмечены и у изученных нами экземпляров из Японии (Е.М. Чабан, неопубликованные данные). Пластинки с гребневидными выступами у *D. matusimanus* имеют некоторое сходство с пластинками Bullidae как по структуре (моноклитные), так и по радиальному расположению выступов, и этим существенно отличаются от пластинок Haminoeidae. Пластинки *D. matusimanus* сохраняют плезиоморфную овальную форму, свойственную роду *Cylichna* Lovén, 1846; более того, из 3-х пластинок гребни непарной пластинки выражены так слабо, что почти незаметны. Такие овальные пластинки практически одинаковой формы и размера существенно отличаются от сердцевидной непарной и согнутых под тупым углом парных пластинок *Acteocina canaliculata* (Say, 1826) – типового вида рода *Acteocina* Gray, 1847 [Mikkelsen, Mikkelsen, 1984], поэтому «*Retusa*» *matusimana* Nomura, 1939 следует отнести к другому роду семейства Cylichnidae. Предполагалось, что это может быть новый род [Чабан, Мартынов, 2005, 2006], так как *Utriculostra* Thiele, 1925 и *Cylichnella* Gabb, 1873 являются младшими синонимами рода *Acteocina* [Mikkelsen, Mikkelsen, 1984], а *Didontoglossa* Annandale, 1924, *Neacteocina* Kuroda et Habe, 1952 и *Truncacteocina* Kuroda et Habe, 1954 являются младшими синонимами рода *Tornatina* A. Adams, 1850 [Chaban, Martynov, 2001]. К новому же роду предполагалось относить [Мартынов, Чабан в: Чабан, 1999] и очень похожий на «*Retusa*» *matusimana* вид *Acteocina*

(*Decorifer*) *insignis* (Pilsbry, 1904), указанный для зал. Посыета [Голиков, Скарлато, 1967; Голиков, Кусакин, 1978; Волова и др., 1979; а также Миничев, 1976; Гульбин, 1990; Мартынов, 1998 – как *Acteocina insignis*]. Оба вида имеют похожую по форме и скульптуре раковину, радулу 2:1:1:1:2 с зубчиками на маргинальных зубах и по обеим сторонам латеральных зубов, похожую морфологию головного копулятивного аппарата, удлинённо-овальные пластинки гиззарда одинаковой формы и размера, но отличающиеся по форме их внутренней поверхности (у *Acteocina (Decorifer) insignis* они гладкие – фототабл. 2, фиг. Е). Пластинки удлинённо овальной формы с гладкой внутренней поверхностью и радула 3:1:1:1:3 характерны и для типового вида рода *Decorifer* Iredale, 1937 – *Decorifer elisa* Iredale, 1937 (Е.М. Чабан, неопубликованные данные). Принимая во внимание эти признаки, а также наличие у всех трех видов продольной скульптуры в виде параллельных ребрышек, мы относим *insignis* sensu Голиков и Скарлато, 1967 и *matusimana* к роду *Decorifer*. Таксономический статус *Decorifer insignis* sensu Golikov et Scarlato, 1967 будет обсужден в отдельной статье.

Семейство **Philinidae** Gray, 1850

Род *Philine* Ascanius, 1772

Philine argentata Gould, 1859

Фототаблица 3, фиг. А–І

Plate 3, figs A–I

Philine argentata Gould, 1859: p. 139; Habe, 1964, p. 140 (partly); Голиков, Скарлато, 1967, с. 81, рис. 70; Голиков, Кусакин 1978, с. 219, рис. 153; Волова и др., 1979, с. 163, рис. 120; Чабан, 1999, с. 151–153; Okutani, 2000, p. 751, pl. 373, fig. 1; Golikov et al., 2001, с. 169; Чабан, Мартынов, 2005, с. 172; 2006, с. 256, pl. 127, figs C–D; 2013, с. 166.

Yokoyamaia argentata (Gould, 1859): Habe, 1950, p. 51, pl. 9, figs 17, 18.

М а т е р и а л . 11.07.2008 г., глубина 5 м – 2 экз.; 22.08.2013 г., глубина 7 м, илистый песок – 6 экз.

О п и с а н и е . Раковина очень тонкая, белая, полупрозрачная, слегка иридирующая, округло-квадратная, состоит из 1.5 оборотов, завиток погружен, канал погружения завитка открыт, внутренняя поверхность оборотов, образующих канал погружения, несет слабый киль. Верх раковины закруглен, последний оборот плеча не образует. Устье очень широкое, верхний край его поднимается над завитком в виде закругленной лопасти, нижний край почти прямой. Внутренняя губа слабо S-образно изогнута, перегиб находится на уровне верхней четверти высоты раковины. Parietalный край устья выпуклый, покрыт широким тонким каллусом. Поверхность раковины покрыта хорошо развитыми спиральными цепочками, в верхней части раковины, ближе к завитку, цепочки состоят из округлых ямочек (фототабл. 3, фиг. Е), такая скульптура покрывает практически всю

раковину мелких экземпляров, у более крупных экземпляров в нижней части раковины, дальше от завитка, овальные ямочки растягиваются и цепочки приобретают вид неправильных спиральных бороздок (фототабл. 3, фиг. F).

Тело белое, головной щит округло-прямоугольной формы, задний край его цельный. В отличие от других видов филин, выемка по заднему краю мантии не зияет, так как правая лопасть заднего края мантии образует небольшой вырост, прикрывающий вырезку (фототабл. 3, фиг. D, D' – фотографии двух разных экземпляров).

Радула имеет формулу 14–17х1:1:0:1:1, латеральные зубы типичные филиноидные с мелкими крючковидными 30–33 зубчиками по внутренней поверхности, маргинальные зубы мелкие, с расширенным основанием и гладким краем.

Пластинки жевательного желудка одинаковой формы, широко-веретеновидные, светло-коричневые, роговые, у более крупных экземпляров белые, кальцифицированные, их продольная ось у дорсальной непарной пластинки прямая, у вентральных парных слегка изогнута. Внутренняя поверхность пластинок гладкая с небольшим продольным ребром, ее профиль широко-треугольный, у крупных экземпляров центр стерт. Наружная поверхность имеет две широкие щели полукруглой формы, образованные краями пластинки и продольным плоским осевым ребром.

Копулятивный аппарат в общих чертах сходен с таковым у *P. aperta*: пенис имеет толстый короткий столбик с продольными полосками без поперечных складок и головку с двумя короткими отростками, расположенными перпендикулярно столбику; высота столбика не больше его ширины. Пенис частично окружен мышечной складкой со складчатым краем.

Сведения по экологии. В Японском море найден на глубинах 5–145 м на песчано-илистых и илистых грунтах. В зал. Восток достоверно встречен на глубине 5–7 м.

Распространение. Тихоокеанский вид. В Японском море распространен от зал. Посьета (коса Чурхадо) до Татарского пролива и встречен в юго-западной части Охотского моря у о-ва Сахалин (к югу от зал. Анива).

Замечания. *Ph. argentata* впервые была указана А.Н. Голиковым для фауны российской части Японского моря (для зал. Посьета) на основании цепочечной скульптуры раковины [Голиков, Скарлато, 1967]. Несколько экземпляров из зал. Посьета, определенных А.Н. Голиковым как *Ph. argentata*, позднее были изучены [Чабан, 1999]: они имели радулу 2:0:2 и жевательные пластинки с полукруглыми щелями на наружной поверхности, как было показано Т. Хабе для этого вида [Habe, 1950, pl. 9, figs 17, 18].

Позднее Хабе [Habe, 1964] без комментариев указал этот вид как старший синоним *Philine japonica* Lischke, 1872, однако последний имеет совсем другую радулу (1:0:1) и жевательные пластинки (разного размера, парные из них близки к треугольной форме) [Tryon, Pilsbry, 1895; Habe, 1950].

В одной из недавних работ по видам рода *Philine*, как *P. japonica*, так и *P. argentata* указаны синонимами *P. orientalis* A. Adams, 1854 [Price et al, 2011].

Этот вид имеет радулу 1:0:1, однако пластинки его типового экземпляра отличаются как от *Ph. argentata*, так и от *P. japonica*: они разного размера, но парные из них имеют среднюю часть с асимметричной закругленной периферией [Price et al, 2011, fig. 27C, D], исходя из чего мы считаем все три таксона отдельными видами.

Морфология наших экземпляров имеет большое сходство с *Philine auriformis* Suter, 1909 из вод Новой Зеландии [Rudman, 1972a] и экземплярам из прибрежных вод Калифорнии, описанных Гослайнером [Gosliner, 1995] также как *P. auriformis*. Однако пениальная папилла изученных нами экземпляров из Японского моря отличается от таковой у *P. auriformis*, изображенной в работах зарубежных авторов [Rudman, 1972b; Gosliner, 1995; Price et al, 2011]: молоточковидная пениальная папилла *P. auriformis* имеет длинный отросток, несущий эякуляторный проток, длина отростка равна или больше толщины столбика, в то время как у изученных нами экземпляров *Ph. argentata* оба отростка очень маленькие, их длина не превышает четверти толщины столбика. Этот признак, на наш взгляд, имеет существенное значение, так как пропорции пениальной папиллы внутри пениального мешка, как свидетельствует изученный нами материал по разным видам, видоспецифичны и не зависят от способа фиксации материала. Особенностью *Ph. argentata* является и прикрытая небольшим выростом и вырезка заднего края мантии.

Philine scalpta A. Adams, 1862

Фототаблица 4, фиг. А–F

Plate 4, figs A–F

Philine scalpta A. Adams, 1862: p. 160; Habe, 1950, p. 49, textfig. 2; 1954, p. 312, pl. 38, fig. 8; Голиков, Скарлато, 1967, с. 80, рис. 69; Волова и др., 1979, с. 164, рис. 121; Чабан, Мартынов, 2006, с. 257, pl. 127, figs G–H; Мартынов, Коршунова, 2011, с. 51, 52.

Philine vitrea Gould, 1859: Oyama, 1992, p. 71, pl. 20, figs 1, 2; Higo et al., 1999, p. 390 (part.) (non *Philine vitrea* Gould, 1859).

М а т е р и а л . 12.07.2008 г., 1.5–2 м, ил, трубки полихет – 2 экз.; 13.07.2008 г., 2–5 м, ил, – 2 экз.; 15.07.2008 г., 3–5 м, ил – 3 экз. 18.07.2008 г., 2 м, ил – 2 экз.; 23.08.2013 г., 1–3 м, илистый песок – 3 экз.

О п и с а н и е . Длина тела до 25 мм, высота раковины до 15.5 мм при ширине 12 мм. Раковина белая, тонкая, полупрозрачная, округло-квадратная, чуть заузенная кверху, состоит из 1.5 оборотов, завиток погружен, канал погружения представляет небольшую узкую воронку с килем по внутреннему краю оборотов. Верх раковины слегка уплощен и образует закругленное плечо. Внутренняя губа чуть выше плеча последнего оборота, устье широко раскрыто, наружная губа почти прямая, нижний край слабо закруглен, внутренняя губа слабо S-образно изогнута. Спиральная скульптура представлена волнистыми спиральными широко расставленными бороздками (фототабл. 4, фиг. С, С').

Тело белое, фиксированные экземпляры бледно-желтого цвета; головной щит широкий, слегка сужен кзади, задний край целый, без выростов; пароподии

хорошо развиты, слегка сплющены в дорсо-вентральном направлении. Задний край мантии с относительно широкой вырезкой.

Радула состоит из пары крупных крючковидных зубов с расширенным основанием и острыми довольно крупными 45–48 неровными зубчиками по внутренней стороне зуба (фототабл. 4, фиг. D).

Пластинки гиззарда такие же, как и у других видов, близких к типовому виду рода, *Philine quadripartita* Ascanius, 1772: они с узкими концами, широкой серединой и слегка изогнутой осью, внутренняя поверхность гладкая, ее профиль широко-треугольный, наружная поверхность плоская с двумя округлыми маленькими отверстиями; непарная пластинка чуть уже парных (фототабл. 4, фиг. E).

Копулятивный аппарат (фототабл. 4, фиг. F) сложный, имеющий также основные черты, аналогичные *P. quadripartita*: мешок пениса небольшой, округлый, несет пенис, в его основание впадает проток длинного узкого серовато-блестящего эякуляторного протока; другой конец протока впадает в простату. Внутренняя семенная борозда впадает в простату одновременно с эякуляторным протоком. Простата длинная, извитая, идет двумя спирально закрученными лентами под глоткой и желудком. Молоточковидный пенис имеет длинный столбик и закругленную головку с длинными заостренными на концах отростками. Толщина столбика у его основания в 3 раза больше, чем у основания головки; толщина столбика у основания головки в 4–5 раз меньше высоты столбика и примерно равна длине каждого отростка.

Распространение. Тихоокеанский приазиатский субтропический вид. Заливы Посьета, Уссурийский, Восток, а также у о-ва Путятин зал. Петра Великого.

Сведения по экологии. В зал. Петра Великого отмечен от нижнего горизонта литорали до глубины 21 м, на илистых и илисто-песчаных грунтах. В зал. Восток найден на глубине 1.5–5 м. В б. Суходол массовое размножение на литорали наблюдалось в начале сентября: особи откладывали крупные слизистые кладки (до 15 мм в диаметре) на тонкой длинной ножке, наполненные спирально уложенными нитями яиц; во время откладки многие особи поедались гастроподой *Nassarius multigranulosus* (Dunker, 1847). Такие же кладки собраны и в зал. Восток. В желудке найдены фораминиферы и мелкие гастроподы (*Caecum* sp. и *Pussilina plicosa* (Smith, 1875)).

Замечания. *Ph. scalpta* указана впервые для фауны морей России А.Н. Голиковым [Голиков, Скарлато, 1967], описание и изображение раковины по материалам из зал. Посьета включало наличие спиральных бороздок в соответствии с описанием А. Адамса. В зарубежной литературе в 1950-е гг. этот вид указывался как валидный [Habe, 1950], позднее – как младший синоним *Ph. vitrea* [Oyama, 1992; Higo et al., 1999], но и в этом случае изображение также включало спиральные желобки, что противоречит первоописанию последнего вида: «...undulis concentricis sinuatis notata» [Gould, 1859, p. 139] или «Shell ... marked with sinuous concentric waves» [Pilsbry, 1895] – раковина *vitrea* несет не спиральные бороздки, а мягкие складки. Различия скульптуры позволяют считать *P. scalpta* и *P. vitrea* разными видами.

Род *Yokoyamaia* Habe, 1950

Yokoyamaia ornatissima (Yokoyama, 1927)

Фототаблица 5, фиг. А–Н

Plate 5, figs A–H

Philine ornatissima Yokoyama, 1927: p. 408, pl. 46, fig. 6.

Yokoyamaia argentata (Gould): Habe, 1950, fig. 6, 7 (non Gould, 1859).

Yokoyamaia ornatissima (Yokoyama, 1927): Habe, 1964, p. 140, pl. 43, fig. 23; Чабан, 1999, с. 150–151; Okutani, 2000, p. 751, pl. 373, fig. 9; Чабан, 2000, с. 153; Чабан, Мартынов, 2006, с. 257, pl. 127, figs I–J; Мартынов, Коршунова, 2011, с. 52–53.

Yokoyamaia (Yokoyamaia) ornatissima (Yokoyama, 1927): Oyama, 1992, p. 72, pl. 20, fig. 4 (holotype); Higo et al., 1999, p. 391.

М а т е р и а л. 11.07.2008 г., глубина 5 м, ил – 5 экз.; 15.07.2008 г., глубина 8 м, ил – 2 экз.; 18.07.2008 г., ил – 3 экз.; 20.08.2014 г., ил, глубина 3–8 м – 3 экз., 22.08.2014 г., глубина 7 м, илистый песок – 3 экз.; 23.08.2014 г., глубина 1–3 м, илистый песок – 5 экз.

О п и с а н и е. Раковина белая, широко раскрытая, образована одним дефинитивным и одним зародышевым оборотом, который погружен полностью, форма по контуру квадратно-овальная, сильно уплощена в дорсо-вентральном направлении. Наружная губа высоко поднимается над плечом последнего оборота и несет от 3 до 6 зубчиков. Наружная губа и нижний край устья с тонким краем, закруглены. Линии нарастания слабо заметны, спиральная скульптура хорошо выражена и представлена цепочками довольно глубоких овальных углублений, в верхней части раковины ямочки сильно сближаются, находят одна на другую, образуя цепочку галочек, которые в виде выступающего уплощенного ребра отделяют большую часть раковины со скульптурой в виде ямок от самого верха раковины, где ямочек уже нет. Тело узкое, вытянутое, белое, но со слегка желтоватым передним концом головы; максимальная длина тела – 10.5 мм при высоте раковины 4 мм, однако максимальная высота раковины в литературе отмечена 4.4 мм при ширине 2.8 мм [Habe, 1950]. Головной щит удлинённый, задний его край без вырезки, составляет около 1/2 длины тела. Висцеральный мешок в передней части значительно выступает из-под края раковины; так у экземпляра с длиной тела 10.5 мм высота раковины – 4.0 мм, а длина висцерального мешка – 5.5 мм, так что он выступает из-под раковины на 1.5 мм. Висцеральные выросты мантии длиннее дорсальных, которые имеют не две, а три лопасти: 2 латеральные, направленные к оси тела и одну медиальную, небольшую, но явную, по оси тела, так что дорсальная поверхность имеет два характерных желобка.

Радула (12–16х1:1:0:1:1) состоит из пары крупных латеральных изогнутых зубов с зубчиками по внутреннему краю и пары маргинальных мелких, без зубчиков. Пластинки жевательного желудка одинаковой формы (фототабл. 5, фиг. D, E), удлинённые, узкие (1.6х0.5 мм для экз. с длиной раковины 2.2 мм), с уплощенной периферией, без отверстий, симметричной формы; внутренняя поверхность

широко тупо-коническая, как у *Cylichna*, наружная поверхность выступает валиком вдоль оси пластинки. Поверхность валика имеет микроскульптуру (фототабл. 5, фиг. F) в виде неглубоких ячеек неправильной овальной или 5-угольной формы.

Копулятивный аппарат (фототабл. 5, фиг. H) имеет сложное строение, аналогичное *P. aperta*: внутренняя ресничная борозда переходит в длинную извитую простату, располагающуюся двумя спиралями вдоль крупного продольного вентрального ретрактора по обеим его сторонам; пениальный мешок соединен с простатой узким, более тонким, плотным и блестящим эякулярным протоком. Пенис отличается от вышеуказанных видов *Philine* и представлен крупной конической папиллой, покрытой многочисленными мелкими вторичными заостренными папиллами.

Сведения по экологии. В Японском море отмечен на глубинах от 1.5 до 48 м, на илистых, песчаных, илисто-песчаных грунтах, а также среди корневищ *Zostera*. В зал. Восток встречается на глубине 1–8 м. Кладки откладывает в августе, они внешне похожи на кладки *Ph. scalpta*.

Распространение. Тихоокеанский субтропическо-низкобореальный вид. В Японском море встречается от зал. Петра Великого (крайняя юго-западная точка – 42°30'5 с.ш., 130°54'2 в.д.) до Татарского пролива (бухты Советская Гавань, Де-Кастри и зал. Чихачева). В зал. Петра Великого найден в б. Витязь, зал. Восток, у о-ва Петрова и юго-восточнее о-ва Русский.

Замечания. *Ph. ornatissima* была описана по ископаемым остаткам из окрестностей Токио, позднее Т. Хабе идентифицировал этот вид в рецентной фауне [Habe, 1950] на основании характерных особенностей раковины: наличие четкой ямочной спиральной скульптуры, зубчатого верхнего края устья, резко поднимающегося над апексом раковины, а также наличие пластинки на парietальном крае устья. Установив для этого вида новый род *Yokoyamaia*, Т. Хабе тем не менее считал типовой вид нового рода младшим синонимом *Ph. argentata* Gould, 1859 и отнес последний вид к новому роду. Он привел следующий диагноз рода: «Shell like *Philine*, but with the posterior lip, strongly produced and dentate ... sculptures with punctuate grooves. Radula formula 2–0–2 ... stomachal plates fusiform and brownish in color» [Habe, 1950, p. 50]. Описание и изображение раковины «*Yokoyamaia argentata*» [Habe, 1950, fig. 7] соответствует изображению голотипа *Ph. ornatissima* [Oyama, 1992, pl. 20, figs 4 a, b]. Позднее Т. Хабе считал *P. argentata* и *Y. ornatissima* разными видами [Habe, 1964], однако отсутствие данных по анатомии *Y. ornatissima* и указание ранее *Ph. argentata* и *Y. ornatissima* синонимами затруднили точную идентификацию *Y. ornatissima*. Раковина экземпляров из северо-западной части Тихого океана, определенных как *Philine* sp. [Don Cadien, 1988] и *Philine* sp. 1 [Gosliner, 1996; Behrens, 2004], соответствует изображению *Y. ornatissima*, приведенному Хабе и Оямой, а морфология – изученным нами экземплярам *Y. ornatissima* из зал. Восток. К *Y. ornatissima* мы относим и описанный в диссертации Ю.В. Миничева, но не опубликованный вид из Японского моря – *Y. japonica* Minichev, MS (unavailable name) [Миничев, 1965].

Благодарности

Приносим глубокую благодарность А.С. Майоровой (ИБМ ДВО РАН) за фотографии живых экземпляров некоторых заднежаберных моллюсков зал. Восток, Dr. Kazunori Hasegawa (Япония) за предоставление данные по *Decorifer matusimanus*, А.В. Мартынову (Зоомузей МГУ) за помощь в получении сравнительного материала по *Decorifer matusimana* и *Decorifer elisa*, а также А. Миролубову (ЗИН РАН) за помощь при работе на сканирующем электронном микроскопе. Работа выполнена при частичном финансировании Правительства Российской Федерации для государственной поддержки научных исследований, проводимых под руководством ведущих ученых в российских образовательных учреждениях (Договор № 11.G34.31.0010), а также гранта ДВО РАН (№ 12-I-П30-11).

Литература

- Волова Г.Н., Голиков А.Н., Кусакин О.Г. 1979. Раковинные брюхоногие моллюски залива Петра Великого. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 169 с.
- Голиков А.Н., Кусакин О.Г. 1978. Раковинные брюхоногие моллюски литорали морей СССР // Определители по фауне СССР, издаваемые ЗИН АН СССР. Т. 116. С. 1–282.
- Голиков А.Н., Скарлато О.А. 1967. Моллюски залива Посьет (Японское море) и их экология. Моллюски и их роль в биоценозах и формировании фаун // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 17. С. 5–158.
- Гульбин В.В. 1990. Брюхоногие моллюски мягких грунтов сублиторали Дальневосточного морского заповедника // Систематика и экология гидробионтов Дальневосточного морского заповедника. Владивосток: ДВО АН СССР. С. 105–123.
- Гульбин В.В., Чабан Е.М. 2007. Каталог раковинных брюхоногих моллюсков российских вод Японского моря. Часть 2 // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. Вып. 11. С. 5–30.
- Мартынов А.В. 1998. Subclassis Opisthobranchia // Адрианов А.В., Кусакин О.Г. Таксономический каталог биоты залива Петра Великого Японского моря. Владивосток: Дальнаука. С. 204–209.
- Мартынов А.В., Коршунова Т.А. 2011. Заднежаберные моллюски морей России. Атлас-определитель с обзором биологии. М.: ЗАО «Фитон+». 232 с.
- Миничев Ю.С. 1965. Очерки по морфологии примитивных заднежаберных моллюсков (Cephalaspidea): Диссертация ... кандидата биологических наук. Л.: Зоологический институт АН СССР. 263 с.
- Миничев Ю.С. 1976. Заднежаберные моллюски – Opisthobranchia // Животные и растения залива Петра Великого. Л.: Наука. С. 92–95.
- Чабан Е.М. 1999. Раковинные заднежаберные моллюски отрядов Cephalaspidea и Anaspidea северных и дальневосточных морей России: Диссертация ... кандидата биологических наук. С.-Петербург: ЗИН РАН. 257 с.
- Чабан Е.М. 2000. К морфологии и систематике филинид (Opisthobranchia: Philinidae) северных и дальневосточных морей России // Моллюски. Проблемы систематики, экологии и филогении: Четвертое (Тринадцатое) Собрание по изучению моллюсков (наземных, пресноводных и морских), С.-Петербург, 27–29 октября 1998 г. С.-Петербург: Зоологический ин-т РАН. С. 152–154.
- Чабан Е.М., Мартынов А.В. 1999. Систематическое положение «*Cylichnatus incisula* (Yokoyama, 1928)» (Opisthobranchia: Hamineidae) из залива Петра Великого Японского моря // Ruthenica (Русский малакологический журнал). Т. 9, № 1. С. 1–4.

- Чабан Е.М., Мартынов А.В. 2005. Клад Cephalaspidea // Ю.И. Кантор, А.В. Сысоев. Каталог моллюсков России и сопредельных стран. М.: КМК. С. 169–174.
- Чабан Е.М., Мартынов А.В. 2006. Clade Cephalaspidea / Ю. И. Кантор, А. В. Сысоев. Морские и солоноватоводные моллюски России и сопредельных стран: иллюстрированный каталог. М.: КМК. С. 250–261.
- Чабан Е.М., Мартынов А.В. 2013. Clade Cephalaspidea // B.I. Sirenko (Ed.) Check-List of Species of Free-Living Invertebrates of the Russian Far Eastern Seas. С.-Петербург: ЗИН РАН. С. 166. (Исследования фауны морей. Т. 75(83)).
- Чабан Е.М., Чернышев А.В. 2009. *Retusa minima* Yamakawa, 1911 (Gastropoda: Opisthobranchia) в заливе Петра Великого Японского моря // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. Вып. 13. С. 94–101.
- Чернышев А.В. 1998. *Runcinida marisae* sp. nov. (Opisthobranchia, Runcinidae), новый рунцинидный моллюск из Японского моря // Ruthenica (Русский малакологический журнал). Т. 8, № 1. С. 29–32.
- Чернышев А.В. 2006. Новые данные о моллюсках семейства Runcinidae (Gastropoda, Opisthobranchia) дальневосточных морей России // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. 2006. Вып. 10. С. 122–125.
- Adams A. 1862. On some new species of Cylichnidae, Bullidae and Philinidae // Annals and Magazine of Natural History, Series 3. V. 9. P. 150–161.
- Behrens D.W. 2004. Pacific coast nudibranchs, supplement II. New species to the Pacific coast and new information on the oldies // Proceedings of the California Academy of Sciences. V. 55, N 2. P. 11–54.
- Chaban E.M., Martynov A.V. 2001. On taxonomy of the genus *Tornatina* A.Adams, 1850 (Opisthobranchia, Cephalaspidea) // Proceedings of the Zoological Institute, Russian Academy of Sciences. V. 289. P. 51–58.
- Don Cadien. 1988. *Philine* sp. // A SCAMIT newsletter. V. 7, N 4, 5 (www.Scamit.org/taxontools/toolbox/Phylum%20Mollusca/Class%20Gastropoda/Family%20Philinidae/Philine%20sp%20A.pdf) [10.06.2011].
- Golikov A.N., Sirenko B.I., Gulbin V.V., Chaban E.M. 2001. Checklist of shell-bearing gastropods of the northwestern Pacific // Ruthenica (Russian Malacological Journal). V. 11, N 2. P. 153–173.
- Gosliner T.M. 1995. Introduction and spread of *Philine auriformis* (Gastropoda: Opisthobranchia) from New Zealand to San Francisco Bay and Bodega Harbor // Marine Biology. V. 122. P. 249–255.
- Gosliner T.M. 1996. Taxonomic Atlas of the Benthic Fauna of the Santa Maria Basin and the Western Santa Barbara Channel. Vol. 9. The Nollusca. Part 2. The Gastropoda. Santa Barbara: Santa Barbara Museum of Natural History. 228 p.
- Gould A.H. 1859. Descriptions of new species of shells brought home by the North Pacific Exploring Expedition // Proceedings of the Boston Society of Natural History. V. 7. P. 138–142.
- Habe T. 1950. Philinidae in Japan // Illustrated Catalogue of Japanese Shells. T. Kuroda (Ed.). N 8. P. 48–52.
- Habe T. 1952. Atyidae in Japan // Illustrated Catalogue of Japanese Shells. T. Kuroda (Ed.). N 20. P. 137–152.
- Habe T. 1954. Report on the Mollusca chiefly collected by the S.S. *Soyo-Maru* of the Imperial Fisheries Experimental Station on the continental shelf bordering Japan during the years 1922–1930 // Publications of the Seto Marine Biological Laboratory. V. 3, N 3. P. 301–317.
- Habe T. 1961. Fauna of shell-bearing mollusks of the sea around Shirikishinai, Hokkaido. 2. Gastropoda. Fauna and flora of the Sea around the Shirikishinai Marine Station. No. 3 // Bulletin of Marine Laboratory for Biological Education of Hokkaido University of Education. V. 8. P. 1–11.
- Habe T. 1964. Shells of the Western Pacific in Color. Vol. II. Osaka: Hoikusha. 233 p.
- Hamatani I. 1962. Notes on veligers of Japanese opisthobranchs (5) // Publications of the Seto Marine Biological Laboratory. V. 10, N 2. P. 139–292.

- Hasegawa K. 2006. Sublittoral and bathyal shell-bearing gastropods chiefly collected by the R/V *Rinkai-Maru* of the University of Tokyo around the Miura Peninsula, Sagami Bay, 2001–2004 // *Memoirs of the National Science Museum, Tokyo*. V. 40. P. 225–281.
- Hasegawa K., Hori Sh., Ueshima R. 2001. A preliminary list of sublittoral shell-bearing gastropods in the vicinity of Shimoda, Izu Peninsula, Central Honshu, Japan // *Memoirs of the National Science Museum, Tokyo*. V. 37. P. 203–228.
- Higo S., Goto Y. 1993. A Systematic List of Molluscan Shells from the Japanese Is. and Adjacent Area. Osaka: Elle Corp. 22+693+13+149 p. (index).
- Higo S., Callomon P., Goto Y. 1999. Catalogue and Bibliography of the Marine Shell-bearing Mollusca of Japan. Osaka: Elle Scientific Publications. 749 p.
- Mikkelsen P.S., Mikkelsen P.M. 1984. Comparison of *Acteocina canaliculata* (Say, 1826), *A. candeii* (d'Orbigny, 1841), and *A. atrata* spec. nov. // *Veliger*. V. 27, N 2. P. 164–192.
- Okutani T. (Ed.) 2000. Marine Mollusks in Japan. Tokyo: Tokai University Press. 1173 p.
- Oyama K. 1992. Revision of Matajiri Yokoyama's type Mollusca from Tertiary and Quaternary of the Kanto area // *Palaeontological Society of Japan, Special Papers*. N 17. P. 1–123.
- Nomura S. 1939. Notes on some Opisthobranchiata based upon the collection of the Saito Ho-on Kai Museum chiefly collected from Northeast Honshu, Japan // *Japanese Journal of Geology and Geography*. V. 16. P. 11–27.
- Nomura S. 1940. On the molluscan fauna dredged from Matusima Bay during Feb. 10–13th 1937 by Dr. S. Yoshimura // *Research Bulletin of the Saito Ho-on Kai Museum, Sendai*. V. 19. P. 1–12.
- Price R.M., Gosliner T.M., Valdés Á. 2011. Systematics and phylogeny of *Philine* (Gastropoda: Opisthobranchia), with emphasis on the *Philine aperta* species complex // *Veliger*. V. 51, N 2. P. 1–58.
- Rudman W.B. 1972a. Structure and functioning of the gut in the Bullomorpha (Opisthobranchia). Part 3. Philinidae // *Journal of Natural History*. V. 6. P. 459–474.
- Rudman W.B. 1972b. The genus *Philine* (Opisthobranchia, Gastropoda) // *Proceedings of the Malacological Society of London*. V. 40, N 3. P. 171–187.
- Yokoyama M. 1927. Mollusca from the upper Musashino of Tokyo and its suburbs // *Journal of the Faculty of Science, Imperial University of Tokyo. Section 2*. V. 1, Pt. 10. P. 391–437.

Подписи к фототаблицам Explanation of Plates

Фототаблица 1 Plate 1

Cylichnatys angusta: раковина (A); живой экземпляр дорсально (B) и латерально (C); скульптура раковины, СЭМ (D, E, E'); пластинки гизарда (F); головной копулятивный аппарат (G); кладка (H). Обозначения: *atr* – атриум с внутренней семенной бороздой, *pr* – простата, *p.s* – мешок пениса, *sp.b* – семенной пузырек (?). Масштаб: A–C, F, G – 0.5 мм; D – 200 мкм; E, E' – 100 мкм; H – 1 мм.

Cylichnatys angusta: shell (A); alive specimen, dorsal (B) and lateral view (C); shell sculpture, SEM (D, E, E'); gizzard plates (F); male copulatory apparatus (G); egg mass (H). Abbreviations: *atr* – atrium with internal seminal groove, *pr* – prostate, *p.s* – penial sac, *sp.b* – spermatoc bulb (?). Scale bar: A–C, F, G – 0.5 mm; D – 200 µm; E, E' – 100 µm; H – 1 mm.

Фототаблица 2 Plate 2

Decorifer matusimanus (A–D, F–K): живые экземпляры вентрально (A), дорсально (B) и латерально (C); кутикулярный шип между пластинками гизарда (D); пластинки гизарда (F – световой микроскоп, F' – СЭМ); головной копулятивный аппарат (G); кладка (H); скульптура раковины, СЭМ (I); радула, СЭМ (J, K); *Decorifer insignis* (Pilsbry, 1904) (E), пластинка гизарда (зал. Посыета). Обозначения: *atr* – атриум с внутренней семенной бороздой, *pr* – простата, *p.s* – мешок пениса, *r.m* – ретрактор пениса, *sp.b* – семенной пузырек. Масштаб: A–C – 0.5 мм; D – 0.1 мм; E – 0.4 мм; F, F', G – 0.2 мм; H – 1 мм; I – 10 мкм; J, K – 20 мкм.

Decorifer matusimanus (A–D, F–K): alive specimen, ventral (A), dorsal (B) and lateral view (C); cuticular spike between gizzard plates (D); gizzard plates (F – light microscopy, F' – SEM); shell sculpture, SEM (I); radula, SEM (J, K); male copulatory apparatus (G); egg mass (H); *Decorifer insignis* (Pilsbry, 1904) (E), gizzard plate (Possjet Bay). Abbreviations: *atr* – atrium with internal seminal groove, *pr* – prostate, *p.s* – penial sac, *r.m* – penial retractor, *sp.b* – spermatoc bulb. Scale bar: A–C – 0.5 mm; D – 0.1 mm; E – 0.4 mm; F, F', G – 0.2 mm; H – 1 mm; I – 10 µm; J, K – 20 µm.

Фототаблица 3 Plate 3

Philine argentata: живой экземпляр, дорсально (A); раковина (B); скульптура раковины (C – световая микроскопия, E, F – СЭМ); задний край мантии живых особей (D, D'); радула, СЭМ (G); пластинки гизарда (H); головной копулятивный

аппарат (I). Обозначения: *ej.d* – семяизвергательный канал, *in* – канал внутренней семенной борозды, *pp* – пениальная папилла, *pr* – простата. Масштаб: A – 5 мм; B – 2 мм; C – 400 мкм; D, D' – 3 мм; E, F – 200 мкм; H, I – 1 мм; G – 150 мкм.

Philine argentata: alive specimen, dorsal view (A), shell (B), shell sculpture (C – light microscopy, E, F – SEM); posterior mantle edge (D, D'); radula, SEM (G); gizzard plates (H); male copulatory system (I). Abbreviations: *ej.d* – ejaculatory duct, *in* – incurrent sperm groove, *pp* – penial papilla, *pr* – prostate. Scale bar: A – 5 mm; B – 2 mm; C – 400 µm; D, D' – 3 mm; E, F – 200 µm; H, I – 1 mm; G – 150 µm.

Фототаблица 4

Plate 4

Philine scalpta: живой экземпляр, дорсально (A), раковина (B), скульптура раковины (C – световая микроскопия, C' – СЭМ), радула, СЭМ (D), пластинки гиззарда (E), головной копулятивный аппарат (F). Обозначения: *ej.d* – семяизвергательный канал, *in* – канал внутренней семенной борозды, *pp* – пениальная папилла, *pr* – простата. Масштаб: A – 5 мм; B, E, F – 2 мм; C – 400 мкм; C' – 75 мкм; D – 150 мкм.

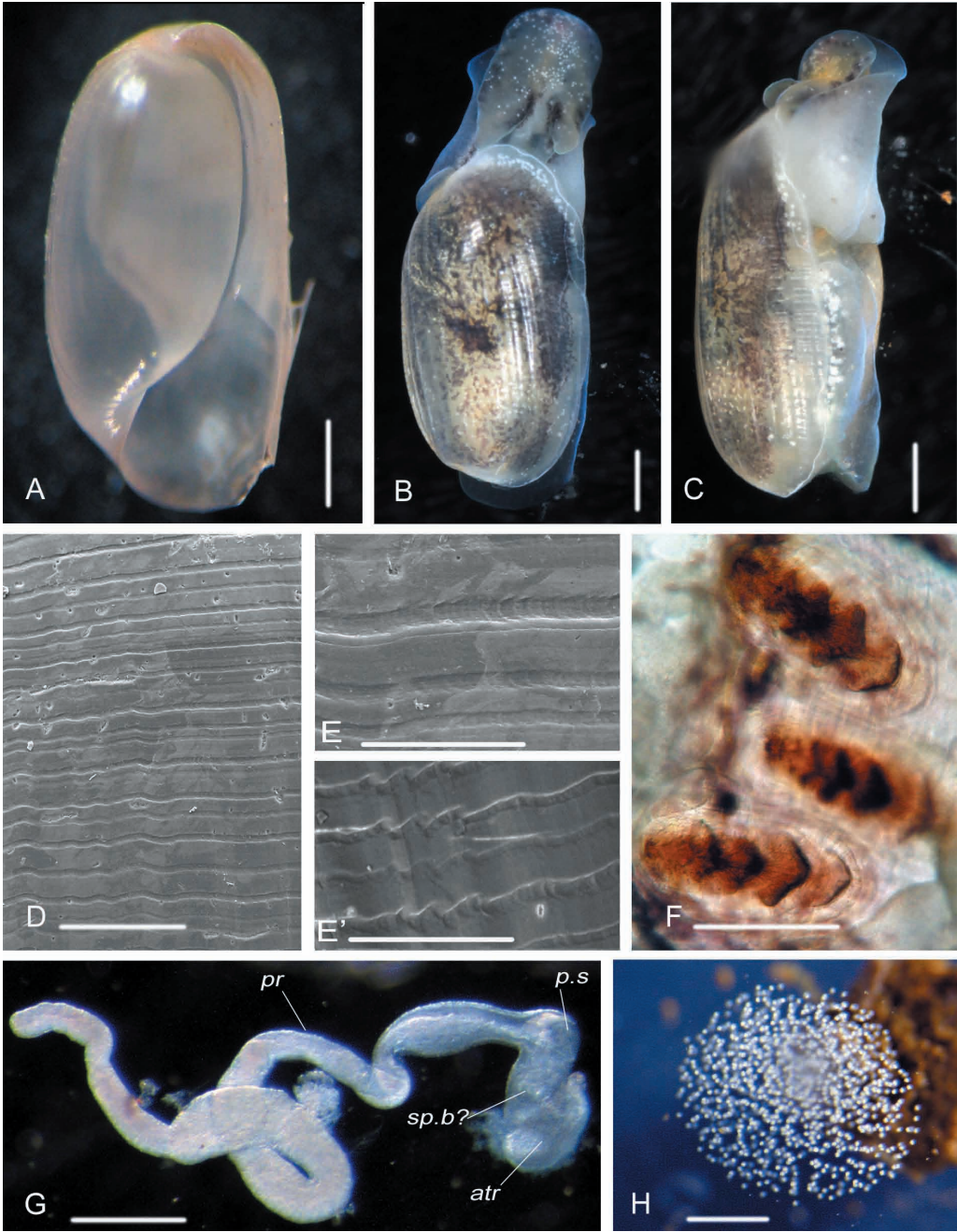
Philine scalpta: alive specimen, dorsal view (A), shell (B), shell sculpture (C – light microscopy, C' – SEM), radula, SEM (D), gizzard plates (E), male copulatory system (F). Abbreviations: *ej.d* – ejaculatory duct, *in* – incurrent sperm groove, *pp* – penial papilla, *pr* – prostate. Scale bar: A – 5 mm, B, E, F – 2 mm; C – 400 µm; C' – 75 µm; D – 150 µm.

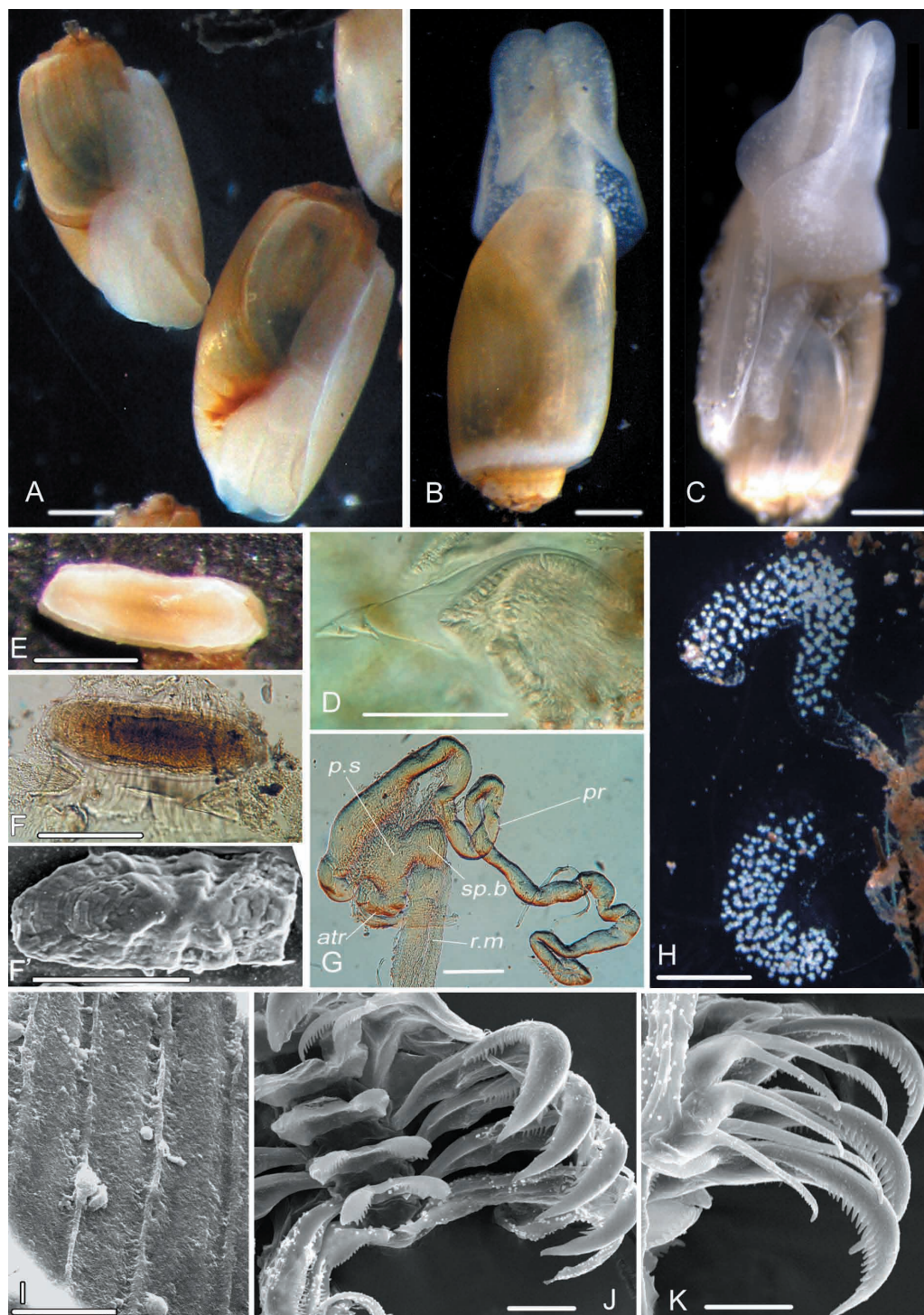
Фототаблица 5

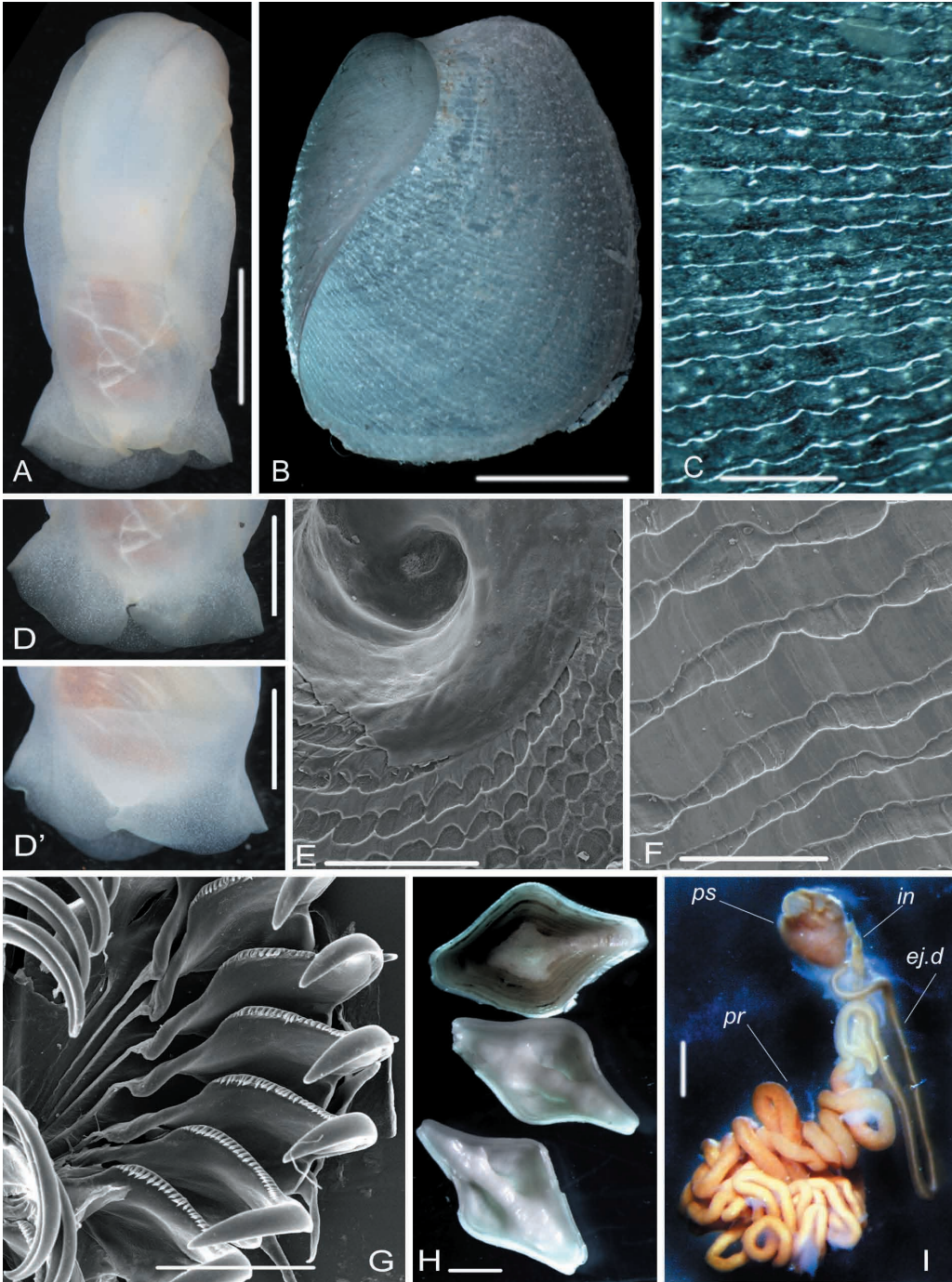
Plate 5

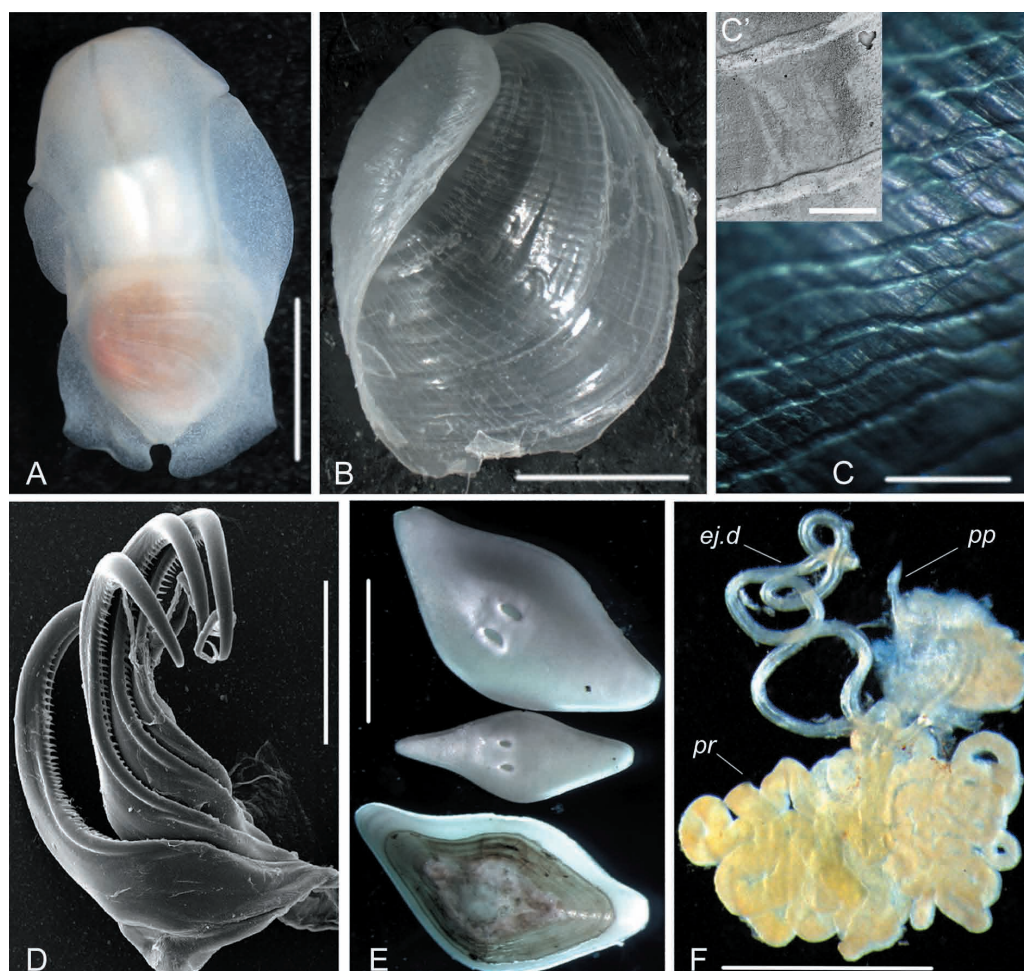
Yokoyamaia ornatissima: живой экземпляр, дорсально (A); раковина (B), скульптура раковины, СЭМ (C); пластинки гиззарда, СЭМ (D, E); скульптура наружной поверхности пластинок гиззарда, СЭМ (F); скульптура внутренней поверхности пластинок гиззарда, СЭМ (G); головной копулятивный аппарат (H). Обозначения: *ej.d* – семяизвергательный канал, *in* – канал внутренней семенной борозды, *pp* – пениальная папилла, *pr* – простата. Масштаб: A – 2 мм; B, H – 1 мм; C – 200 мкм; D, E – 400 мкм; F – 20 мкм.

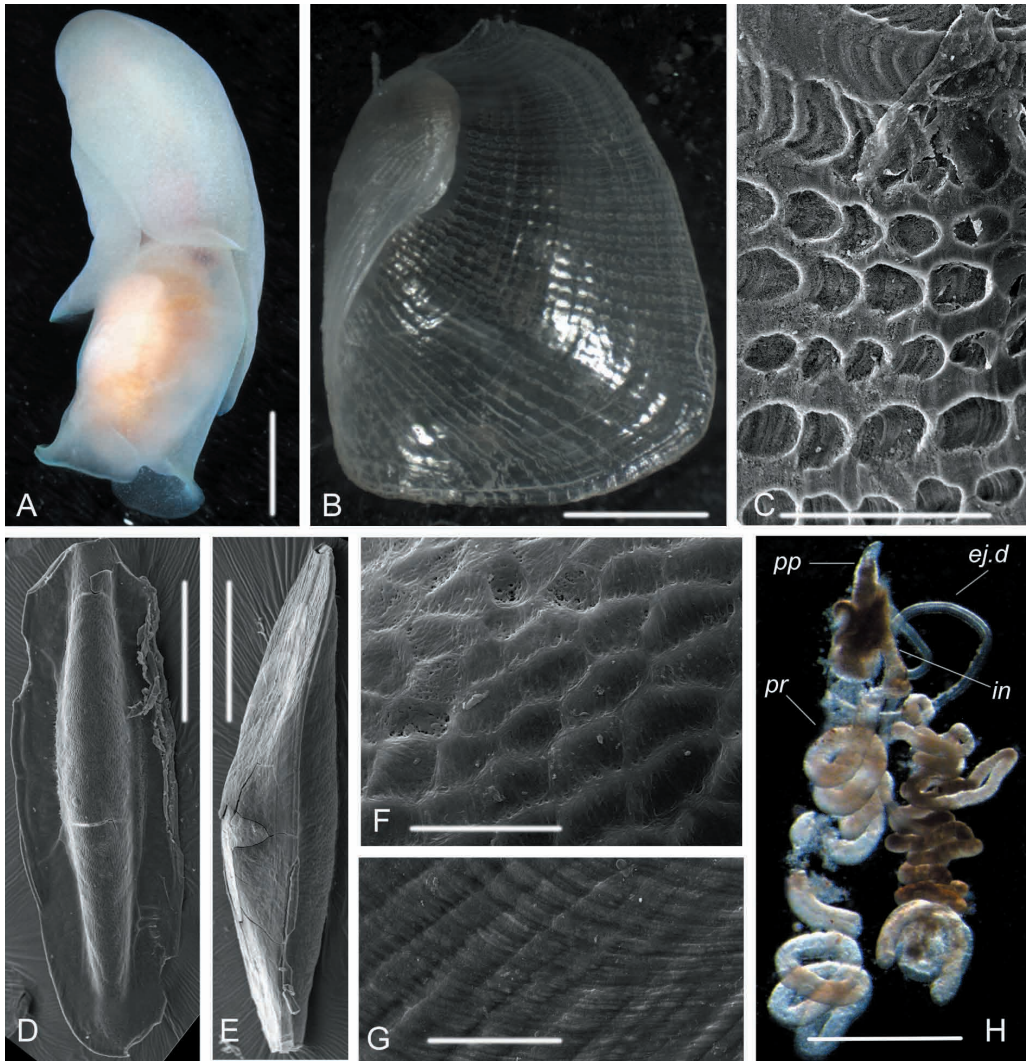
Yokoyamaia ornatissima: alive specimen, dorsal view (A); shell (B), shell sculpture, SEM (C), gizzard plates (D, E), sculpture of gizzard plate, outer surface, SEM (F); sculpture of gizzard plate, internal surface, SEM (G); male copulatory system (H). Abbreviations: *ej.d* – ejaculatory duct, *in* – incurrent sperm groove, *pp* – penial papilla, *pr* – prostate. Scale bar: A – 2 mm; B, H – 1 mm; C – 200 µm; D, E – 400 µm; F – 20 µm.











К фауне двустворчатых моллюсков провинции Северный Хамгён (Северная Корея)

К.А. Лутаенко, И.П. Прециниек

*Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН,
Владивосток 690041, Россия
e-mail: lutaenko@mail.ru*

Изучена небольшая коллекция двустворчатых моллюсков, собранная в пляжевых танатоценозах и на литорали двух районов провинции Северный Хамгён (КНДР, Японское море), а также приобретенная на рынке, и рассмотрены ее видовой состав, относительное обилие видов и биогеографические особенности фауны. Обнаружено 26 видов, относящихся к 22 родам и 12 семействам, 16 из которых формально являются новыми находками в япономорских водах Северной Кореи. Три вида из изученного региона (*Glycymeris imperialis* Kuroda, 1934, *Septifer virgatus* (Wiegmann, 1837), *Gomphina melanaegis* Römer, 1860) отсутствуют в зал. Петра Великого, расположенном севернее, что указывает на несколько большую тепловодность фауны севера Северной Кореи. Прибрежные воды провинции Северный Хамгён принадлежат к бореальной Японо-Маньчжурской фаунистической провинции.

Ключевые слова: двустворчатые моллюски, Японское море, Северная Корея, фауна, биогеография.

On the bivalve molluscan fauna of North Hamgyong Province (North Korea)

K.A. Lutaenko, I.P. Pretsiniek

*A.V. Zhirmunsky Institute of Marine Biology, Far East Branch,
Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690041, Russia
e-mail: lutaenko@mail.ru*

A small collection of bivalve mollusks from beach death assemblages and intertidal zone of two sites in North Hamgyong Province (North Korea, Sea of Japan/East Sea), and partly from a market, was studied with respect to species composition and relative abundance of shells. In total, 26 species belonging to 22 genera and 12 families are identified, and 16 species are formally new records for eastern North Korea. Three species found in North Hamgyong Province (*Glycymeris imperialis* Kuroda, 1934, *Septifer virgatus* (Wiegmann, 1837), *Gomphina melanaegis* Römer, 1860) do not inhabit Peter the Great Bay, located further north, which is indicative of more warm-water character of the northern North Korea fauna. Coastal waters of North Hamgyong Province belong to the boreal Japanese-Manchurian Province.

Key words: bivalve mollusks, Sea of Japan, North Korea, fauna, biogeography.

Фауна морских двустворчатых моллюсков Кореи к настоящему времени изучена удовлетворительно только для ее южной части (побережья Республики Корея): опубликованы атласы [Yoo J.-S., 1976; Kwon O.-K. et al., 1993, 2001; Min D.-K. et al., 2004], списки видов всей фауны [Je, 1989; Lee J.-S., Min D.-K., 2002] и крупных регионов – о-в Чеджу [Noseworthy et al., 2007], зал. Йонгиль

[Lutaenko et al., 2003, 2006], зал. Ульсан [Lutaenko, 2014] и ряд более частных статей и фаунистических заметок (см. библиографию: Лутаенко [2001]; Lutaenko, Noseworthy [2012]). Что касается фауны Северной Кореи (КНДР, или Корейская Народно-Демократическая Республика; далее Северная Корея), то обмен литературой с этой страной ограничен и нам известна лишь книга северокаорейских малакологов по Желтому морю [West Coast Mollusks..., 1985]. Г.А. Евсеев [1996] провел исследование фауны Восточно-Корейского залива на основе изучения пустых раковин из донных отложений и скважин, пробуренных на шельфе в ходе Советско-корейской экспедиции «Геошельф» в 1987–1990 гг. [Марков и др., 2008]. Эти комплексы являются частично позднелейстоцен-голоценовыми и включают 31 вид, собранный ниже глубины 11–26 м; они довольно холодноводны и соответствуют таковым средней-нижней сублиторали зал. Петра Великого – все обнаруженные виды известны из последнего залива.

Все эти и другие доступные данные критически обобщены в каталоге современных двустворчатых моллюсков западной части Японского моря, составленном К.А. Лутаенко и Р. Ноусворти [Lutaenko, Noseworthy, 2012], которые приводят в целом 50 видов для япономорского побережья Северной Кореи. В настоящей статье изложены сведения о составе фауны северной части побережья Северной Кореи, которые, учитывая крайне ограниченный доступ на побережье этой страны, представляют большой интерес для фаунистико-биогеографического понимания региона.

Материал и методы

Материалом для настоящей статьи послужили сборы раковин двустворчатых моллюсков, проведенные И.П. Прециниек (ранее Школа естественных наук ДВФУ) в 2011–2013 гг. на побережье Японского моря в провинции Северный Хамгён (Хамгён-пукто, англ. North Hamgyong Province; Hamgyeongbuk-do; кор. 함경 북도, КНДР). Учитывая, что количественное распределение раковин и видовой состав моллюсков подвержены сезонной изменчивости, участки изучались неоднократно. Всего было проведено 7 экскурсий, из них 5 на побережье вблизи населенного пункта (деревни) Чипсам (Jipsam) и 2 – на побережье вблизи деревни Ёмбуджин (Yombunjin) (рис. 1). Изученные нами участки побережья имели протяженность вблизи д. Чипсам около 3 км, вблизи д. Ёмбуджин – около 1 км и являются одними из немногих доступных для исследования мест провинции. Несколько экземпляров двустворчатых моллюсков были также приобретены на Пхоханском рынке г. Чхонджин, административного центра провинции. В результате сборов на двух участках побережья и покупок на рынке было изучено 423 экземпляра раковин двустворчатых моллюсков, которые помещены на хранение в Зоологический музей Дальневосточного федерального университета (далее – ЗМ ДВФУ; ZMFU).

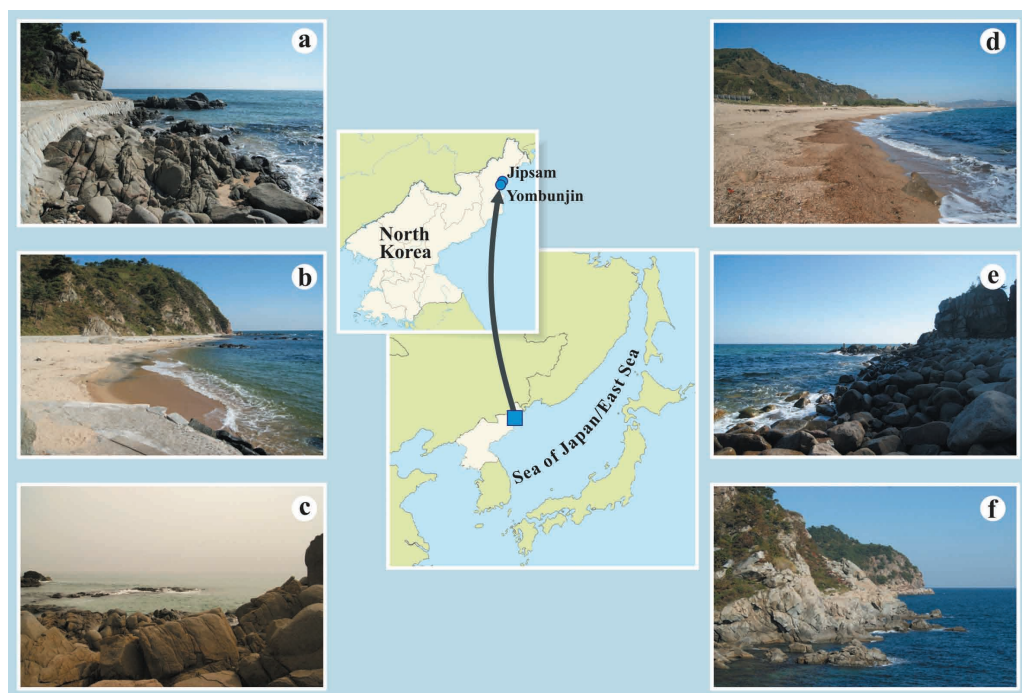


Рис. 1. Карта изученного побережья Северной Кореи (пров. Хамгён-пукто) с указанием населенных пунктов Чипсам и Ёмбуджин и видами берегов: **a, b, c** – побережье вблизи Чипсам; **d, e, f** – побережье вблизи Ёмбуджин.

Fig. 2. A map of the area studied along the coast of North Korea (North Hamgyong Province) with indication of two sites, Jipsam and Yombunjin, and coastline views: **a, b, c** – coasts of Jipsam; **d, e, f** – coasts of Yombunjin.

Краткие сведения о районе работ

Япономорское побережье Северной Кореи сравнительно слабо изрезано и не образует заливов и бухт, глубоко вдающихся в сушу, и мысов, далеко выступающих в море (самым большим заливом, расположенным намного южнее изученного нами района, является Восточно-Корейский). Берега в северной части относятся к типу первично ровных складчатых, а южнее изученного нами района – к сбросовым ровным и сформированы субаэральными и тектоническими процессами [Добровольский, Залогин, 1982]. Материковая отмель около Кореи почти на всем протяжении узкая, ширина ее не превышает 10 миль [Л.с.].

Климат Северной Кореи – континентальный, с 4 выраженными сезонами. Зима длинная, холодная, с ясной погодой, прерываемой снегопадами с сильным ветром, которые являются результатом северных и северо-западных ветров из региона Сибири. В среднем, количество дней с осадками в течение зимы составляет 37.

Лето относительно короткое, довольно жаркое, влажное и дождливое в связи с южным и юго-восточным муссоном, который приносит влажный воздух из экватории Тихого океана.

В средней части Японского моря приливы невелики. Вдоль восточных берегов Кореи и Приморья до входа в Татарский пролив они не превышают 0.5 м. В Японском море наблюдаются стонно-нагонные колебания уровня: во время зимнего муссона у западных берегов Японии уровень может повышаться на 20–25 см, а у материкового берега – понижаться на такую же величину; летом, напротив, у побережья Северной Кореи и Приморья уровень повышается на 20–25 см, а у японских берегов на столько же понижается [Добровольский, Залогин, 1982].

Вдоль континентального побережья Японского моря существуют три холодных течения,двигающихся на юг: Лиманное (Шренка) в Татарском проливе, Приморское вдоль Приморья и Северо-Корейское [Юрасов, Яричин, 1991]. Считается, что Северо-Корейское течение является непериодическим потоком с крайней неустойчивостью [Зуенко, 2008]. Холодное Северо-Корейское течение достигает 37° с.ш., а затем сливается с мощным потоком теплого Восточно-Корейского течения, формируя, вместе с южной ветвью Приморского течения, зону фронтального раздела (http://www.pacificinfo.ru/data/cdrom/2/HTML/4_00.htm).

Прибрежные поверхностные температуры воды (average monthly sea temperatures) вблизи Чхонджина изменяются от минимума в марте +2.7°C (в январе–феврале от +4.8° до +2.9°C) до максимума в августе +21.6°C (<http://www.seatemperature.org/asia/north-korea/>).

Средняя соленость Японского моря составляет примерно 34.09‰. В весеннее время на севере и северо-западе опреснение поверхностных вод вызвано таянием льда, а в других районах оно связано с увеличением осадков. Зимой на большей части моря наблюдается однородная соленость от поверхности до дна, равная примерно 34.08–34.10‰ [Добровольский, Залогин, 1982].

Изученное побережье вблизи деревни Чипсам (41°33'54" с.ш., 129°39'26" в.д.) представляет собой протяженную песчаную бухту со скалистыми мысами и камнями по краям (рис. 1). Ширина пляжа от 5 до 7–10 м. Деревня Ёмбуджин расположена чуть южнее (41°30'45" с.ш., 129°39'18" в.д.), а пляж, прилегающий к ней, имеет протяженность более семи километров и представляет собой бухту, ограниченную скалистыми выступами и валунами с двух сторон. Песчаный пляж шириной около 3–4 м заканчивается дюнами до метра в высоту, а на каменистой литорали существует множество литоральных ванн. Зимой на литорали образуется лед в виде небольшого припая.

Результаты и обсуждение

В сборах из провинции Северный Хамген обнаружено 26 видов *Bivalvia* (см. таблицу), относящихся к 22 родам и 12 семействам. Они изображены на фототаблицах 1–3. Шестнадцать из найденных видов не приводились в каталоге

Двустворчатые моллюски провинции Северный Хамгён (Северная Корея)

Видовой состав двустворчатых моллюсков,
собранных на побережье провинции Северный Хамгён (Северная Корея)

Species composition of bivalve mollusks
collected on the coast of North Hamgyong Province (North Korea)

Вид	Побережье Ёмбуджин	Побережье Чипсам	г. Чхонджин (рынок)
<i>Arca boucardi</i> (Jousseaume, 1894)	+	+	
<i>Glycymeris (Glycymeris) yessoensis</i> (Sowerby III, 1889)	+	+	
<i>Glycymeris (Glycymeris) imperialis</i> Kuroda, 1934	+	+	
<i>Chlamys (Swiftopecten) swiftii</i> (Bernardi, 1858)		+	
<i>Mizuhopecten yessoensis</i> (Jay, 1857)			+
<i>Crassostrea gigas</i> (Thunberg, 1793)	+	+	
<i>Modiolus (Modiolus) kurilensis</i> (Bernard, 1983)		+	
<i>Mytilus (Mytilus) coruscus</i> Gould, 1861	+	+	
<i>Mytilus (Mytilus) trossulus</i> A.A Gould, 1850	+	+	
<i>Septifer (Mytilisepta) keenae</i> Nomura, 1936		+	
<i>Septifer (Mytilisepta) virgatus</i> (Wiegmann, 1837)	+	+	
<i>Pododesmus (Monia) macrochisma</i> (Deshayes, 1839)		+	
<i>Clinocardium (Keenocardium) californiense</i> (Deshayes, 1839)		+	
<i>Mactra (Mactra) chinensis</i> Philippi, 1846	+	+	
<i>Mactromeris polynyma</i> (Stimpson, 1860)		+	
<i>Spisula (Pseudocardium) sachalinensis</i> (Schrenck, 1861)		+	
<i>Diplodonta semiasperoides</i> Nomura, 1932		+	
<i>Felaniella usta</i> (Gould, 1861)	+		
<i>Protothaca (Protothaca) euglypta</i> (Sowerby III, 1914)		+	
<i>Protothaca (Novathaca) jedoensis</i> (Lischke, 1874)		+	
<i>Ruditapes philippinarium</i> (A. Adams et Reeve, 1850)		+	
<i>Saxidomus purpurata</i> (Sowerby II, 1852)		+	
<i>Callista (Ezocallista) brevisiphonata</i> (Carpenter, 1864)		+	+
<i>Gomphina (Macridiscus) melanaegis</i> Römer, 1860	+	+	
<i>Anisocorbula venusta</i> (Gould, 1861)		+	
<i>Entodesma navicula</i> (A. Adams et Reeve, 1850)		+	

К.А. Лутаенко и Р. Ноусворти [Л.с.] для побережья Северной Кореи, и, таким образом, дополняют наши знания о япономорской фауне КНДР, которая на данный момент включает 66 видов. На побережье вблизи д. Ёмбуджин обнаружено 10 видов, вблизи д. Чипсам – 23 вида, и на рынке куплено 2 вида – приморский гребешок (*Mizuhopecten yessoensis* (Jay, 1857)) и каллиста короткосифонная (*Callista brevisiphonata* (Carpenter, 1864)), причем гребешок в выбросах не отмечен. Наиболее массовыми и часто встречающимися видами в танатоценозах изученного побережья были *Gomphina melanaegis* Römer, 1860, *Glycymeris imperialis* Kuroda, 1934, *Mytilus trossulus* A.A. Gould, 1850 и *Septifer virgatus* (Wiegmann, 1837).

Три вида из изученного региона (*G. imperialis*, *S. virgatus* и *G. melanaegis*) отсутствуют в зал. Петра Великого, что указывает на несколько большую тепловодность фауны севера Северной Кореи. По зонально-географической принадлежности, *G. imperialis* и *G. melanaegis* являются субтропическими, а *S. virgatus* – тропическо-субтропическим [Lutaenko, Noseworthy, 2012]. Также в составе брюхоногих моллюсков пляжевых танатоценозов присутствует *Haliotis discus* Reeve, 1846 (рис. 2), лишь единожды встреченный в российской части северо-западного шельфа Японского моря на участке, прилегающем к устью р. Туманган (вблизи российско-северокорейской границы) [Раков, Архипов, 2004] и никогда не фиксировавшийся в самом зал. Посъета, самом южном из заливов второго порядка в пределах зал. Петра Великого, и даже в раковинных кучах среднего или позднего голоцена, содержащих раковины регионально вымерших тепловодных моллюсков [Раков, Бродянский, 2004; Rakov, Lutaenko, 1997]. *H. discus* распространен в Японском море и от префектуры Ибараки на юг до Кюсю, а его северный подвид, *H. discus hannai* Ino, 1952, известен с Хоккайдо и в области Тохоку на Хонсю, от литорали до глубины 20 м на скалистых грунтах [Okutani, 2000]. В российских водах, до находки на крайнем юге Приморья, был известен из единственного местонахождения на о-ве Монерон [Кантор, Сысоев, 2005].

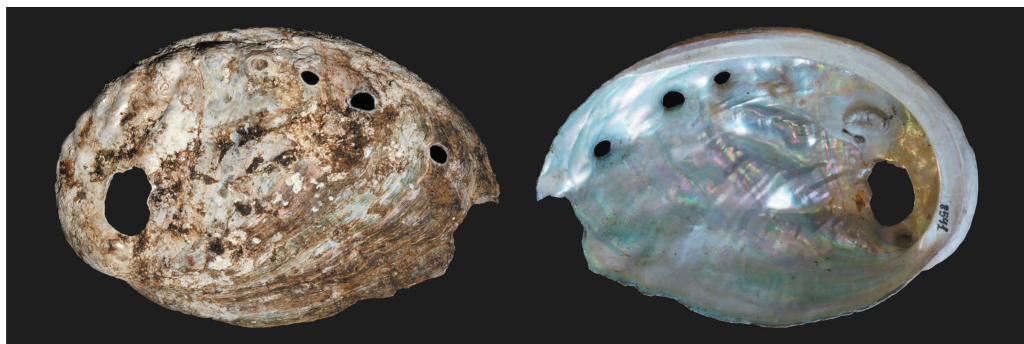


Рис. 2. *Haliotis (Nordotis) discus* Reeve, 1846: Японское море, Северная Корея (пров. Хамгён-пукто), Ёмбуджин, пляж, длина 61.0 мм, Зоомузей ДВФУ № 38669/Ga-8541.

Fig. 2. *Haliotis (Nordotis) discus* Reeve, 1846: Sea of Japan, North Korea (North Hamgyong Province), Yombunjin, beach, length 61.0 mm, ZMFU no. 38669/Ga-8541.

Отсутствие больших риасовых заливов, глубоко вдающихся в сушу, на побережье Северной Кореи предопределяет отсутствие многих термофильных (тропическо-субтропических и субтропических видов) и развитие здесь фауны открытых побережий с преобладанием бореальных элементов. В целом фауна двустворчатых моллюсков Северной Кореи, хотя и известна недостаточно, является биогеографически смешанной и дальнейшее ее исследование должно показать роль тепловодных видов, но, в любом случае, изученная нами фауна более сходна с таковой северо-западной части Японского моря, а не севера Южной Кореи – провинции Кангвон [Lutaenko et al., 2002; Park T.S. et al., 2011]. В составе последней, в составе пляжевых танатоценозов (т.е. в том же батиметрическом горизонте, откуда раковины поступают в береговые выбросы – с глубин до 20–30 м) встречаются тепловодные *Porterius dalli* (Smith, 1885), *Crassostrea nippona* (Seki, 1934), *Anomia chinensis* Philippi, 1849, *Fulvia mutica* (Reeve, 1844) [Lutaenko et al., 2002], а также *Chlamys lemniscata* (Reeve, 1853), *Glycymeris aspersa* (A. Adams et Reeve, 1850), *Megacardita koreana* Habe et Ito, 1965, *Nitidotellina hokkaidoensis* (Habe, 1961), *Callista chinensis* (Holten, 1803), *Venus cassinaeformis* (Yokoyama, 1926) и др. [Park T.S. et al., 2011; Lutaenko, Noseworthy, 2012], не найденные на побережье провинции Северный Хамгён. Очевидно, что северокорейская фауна отличается в сторону холодноводности и от таковой япономорского побережья северного Хонсю и западного Хоккайдо [Higo et al., 1999; Yamazaki, Saito, 2013]. Так, на западном побережье Хоккайдо отмечены представители тропических семейств Spondylidae (*Spondylus cruentus* Lischke, 1868) и Chamidae (*Chama fragum* Reeve, 1846) и отсутствующие как в зал. Петра Великого, так и в наших сборах из Северной Кореи *P. dalli*, *Modiolus nipponicus* (Oyama, 1950) (обычно рассматриваемый как синоним *Modiolus agripetus* (Iredale, 1939)), *A. chinensis*, *C. nippona*, *Phlyctiderma japonicum* (Pilsbry, 1895), *N. hokkaidoensis*, *Irus mitis* (Deshayes, 1854) [Yamazaki, Saito, 2013].

Фауна Bivalvia южного Хоккайдо тоже более тепловодна, чем таковая провинции Северный Хамгён. Так, в районе Усуджири (Usujiri) были обнаружены *M. agripetus*, *Vilasina decorata* (A. Adams, 1862), *Musculus cupreus* (Gould, 1861), *Barbatia virescens* (Reeve, 1844), *Atrina pectinata* (L., 1767) и др. [Yamazaki et al., 2009]. Все эти виды присутствуют и в водах Южной Кореи [Lutaenko, Noseworthy, 2012]. Некоторое сходство северокорейская фауна обнаруживает с таковой северо-восточного Хоккайдо – район Аккеша (Akkeshi) [Habe, 1955; Yamazaki, Kashio, 2011], например, по присутствию там «индикаторного» *G. imperialis*, однако в районе Аккеша отсутствуют гомфины и *S. virgatus*, два других вида, не известных в зал. Петра Великого, но найденных на побережье провинции Северный Хамгён.

Интересным фаунистическим фактом является также то, что из двух обитающих в южной части Японского моря двух видов рода *Gomphina* Mörch, 1853 (*G. melanaegis* и *G. multifaria* (Kong, Matsukuma et Lutaenko, 2012) = *G. aequilatera* aucct.; *G. veneriformis* aucct. non Lamarck, 1818 (Donacidae); см.: Kong et al.

[2012]) в наших сборах определен *G. melanaegis*, а второй вид, между тем, вселился в российские воды вблизи российско-северокорейской границы (Хасанское взморье) в конце 1990-х гг. [Лутаенко, Яковлев, 1999; как *G. aequilatera*]. *G. multifaria* все же известна в северокорейских водах, но из провинции Южный Хамгён (Хамгён-намто) [Lutaenko, 2001, как *G. sp.* («*aequilatera*» *ausct.*)]. Иными словами, распространение двух видов гомфин имеет в этой части Японского моря пятнистый характер, хотя в Южной Корее сосуществуют оба вида [Lutaenko, Noseworthy, 2012].

Следует также учитывать, что фауна мелководных, прогреваемых летом полузакрытых бухт расположенного севернее зал. Петра Великого содержит ряд тропическо-субтропических и субтропических видов (например, *Trapezium liratum* (Reeve, 1843), *Macra quadrangularis* Deshayes in Reeve, 1854, *Solen strictus* A.A. Gould, 1861, *Laternula marilina* (Reeve, 1860) и др.), которые могут быть найдены в пределах Северной Кореи лишь в сходных условиях, тогда как закрытых бухт и глубоких заливов здесь практически нет (возможно, что подобные условия создаются лишь в вершине Восточно-Корейского залива). Бухты и вершинные части заливов второго порядка южного Приморья представляют рефугиумы, в которых тепловодные элементы фауны нашли убежище после позднеголоценовых похолоданий, а их проникновение так далеко к северу объясняется как самим существованием полузакрытых бухт (*embayments*) и, соответственно, летним прогревом, необходимым для размножения наиболее теплолюбивых моллюсков [Скарлато, 1981], так и голоценовым климатическим оптимумом и интенсификацией теплых течений в Японском море [Taira, Lutaenko, 1993; Lutaenko et al., 2007; Lutaenko, Noseworthy, 2014].

Таким образом, уже на самом севере Северной Кореи (на широте 41° с.ш.) начинает чувствоваться влияние на фауну открытых побережий близких к субтропическим гидрологических условий, создающихся летом в самой верхней сублиторали, что приводит к ее обогащению тепловодными видами по сравнению с зал. Петра Великого. В этом отношении наши выводы приходят в противоречие с представлениями Г.А. Евсеева [1996], который считал, что современные «сообщества» двустворчатых моллюсков Восточно-Корейского залива и их зонально-географическая структура сходны с сообществами зал. Петра Великого и не обнаружил в первом заливе ни одного сублиторального вида, который бы не встречался в южном Приморье. Очевидно, что подобные выводы было делать неправомерно при изучении материала только с глубин ниже 11 м, тогда как именно верхняя сублитораль является самой насыщенной тропическо-субтропическими и субтропическими видами зоной моря в низкореальных водах [Голиков, Скарлато, 1967; Скарлато, 1981]. Дальнейшее исследование малакофауны япономорского побережья Северной Кореи позволит уточнить ее биогеографический статус, но не вызывает сомнения, что эти воды принадлежат к бореальной Японо-Маньчжурской провинции в смысле К.А. Лутаенко и Р. Ноусворти

[Lutaenko, Noseworthy, 2014], которая охватывает северную часть Японского моря и прилегающие регионы. А.И. Кафанов [1991] относил все япономорское побережье Кореи (от Чхонджина на севере до Пусана на юге) к одной Восточно-корейской провинции (в составе Японской надпровинции Японо-Маньчжурской подобласти Северотихоокеанской области в его иерархической схеме), с чем трудно согласиться: фауна моллюсков Кореи неоднородна, и на юге, например, в зал. Ульсан [Lutaenko, 2014], уже весьма обогащена тропическо-субтропическими элементами, тяготеет по составу к фауне Восточно-Китайского моря и относится к субтропической части тропической Индо-Вестпацифической области [Lutaenko, Noseworthy, 2014]. Даже фауна зал. Йонгиль, лежащего севернее зал. Ульсан, демонстрирует субтропический характер, хотя и имеет значительную примесь бореальных видов (27%) [Lutaenko et al., 2006]. По-видимому, подтверждается точка зрения Дж. Бриггса [Briggs, 1974], который считал важным биогеографическим барьером Чхонджин на побережье Северной Кореи – именно здесь уже встречаются тепловодные виды моллюсков, отсутствующие в зал. Петра Великого. Однако явная зона перехода к биогеографически субтропической подобласти на побережье Кореи лежит южнее, между Пхоханом и Пусаном.

Благодарности

Авторы признательны заведующей Зоологическим музеем ДВФУ (Владивосток) И.Е. Волвенко за изготовление фотографий и поддержку в ходе выполнения работы. Д-р Кадзутака Аmano (Kazutaka Amano, Joetsu University of Education, Joetsu, Japan) любезно проверил наши определения Glycymerididae.

Литература

- Голиков А.Н., Скарлато О.А. 1967. Моллюски залива Посыет (Японское море) и их экология // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 42. С. 5–154.
- Добровольский А.Д., Залогин Б.С. 1982. Моря СССР. М.: Изд-во МГУ. 192 с.
- Евсеев Г.А. 1996. Двустворчатые моллюски в отложениях шельфа Восточно-Корейского залива (Японское море) // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. Вып. 1. С. 46–58.
- Зуенко Ю.И. 2008. Промысловая океанология Японского моря. Владивосток: ТИНРО-центр. 227 с.
- Кантор Ю.И., Сысоев А.В. 2005. Каталог моллюсков России и сопредельных стран. М.: КМК. 627 с.
- Кафанов А.И. 1991. Двустворчатые моллюски и фаунистическая биогеография северной Пацифики. Владивосток: ДВО АН СССР. 195 с.
- Лутаенко К.А. 2001. Голоценовые моллюски залива Гаролим (западное побережье Кореи): тафономическое и палеогеографическое значение // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. Вып. 5. С. 39–61.
- Лутаенко К.А., Яковлев Ю.М. 1999. *Gomphina aequilatera* (Sowerby, 1825) (Bivalvia, Veneridae) – новый субтропический вид в фауне дальневосточных морей России // Ruthenica (Русский малакологический журнал). Т. 9, № 2. С. 147–154.

- Марков Ю.Д., Лихт Ф.Р., Деркачев А.Н., Уткин И.В., Боцул А.И., Пушкарь В.С., Иванова Е.Д., Евстигнеева Т.А., Евсеев Г.А. 2008. Осадки затопленных долин шельфа Восточно-Корейского залива – индикаторы палеогеографических условий голоцена // Тихоокеанская геология. Т. 27, № 3. С. 74–92.
- Раков В.А., Архипов А.А. 2004. Находка морского ушка *Haliotis (Nordotis) discus* (Gastropoda, Haliotidae) в заливе Петра Великого (Японское море) // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. Вып. 8. С. 130–131.
- Раков В.А., Бродянский Д.Л. 2004. Каталог фауны из археологических памятников Приморья. Владивосток. 59 с.
- Скарлато О.А. 1981. Двустворчатые моллюски умеренных широт западной части Тихого океана // Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим институтом АН СССР. Вып. 126. С. 1–479.
- Юрасов Г.И., Яричин В.Г. 1991. Течения Японского моря. Владивосток: ДВО АН СССР. 174 с.
- Briggs J.C. 1974. Marine Zoogeography. New York, etc.: McGraw-Hill Book Co. 475 p.
- Habe T. 1955. Fauna of Akkeshi Bay. XXI. Pelecypoda and Scaphopoda // Publications of the Akkeshi Marine Biological Station. N 4. P. 1–31.
- Higo S., Callomon P., Goto Y. 1999. Catalogue and Bibliography of the Marine Shell-bearing Mollusca of Japan. Osaka: Elle Scientific Publications. 749 p.
- Je J.-G. 1989. Korean names of molluscs in Korea // Korean Journal of Malacology. Suppl. 1. P. 1–91. [In Korean].
- Kong L., Matsukuma A., Hayashi I., Takada Y., Li Q. 2012. Taxonomy of *Macridiscus* species (Bivalvia: Veneridae) from the western Pacific: insight based on molecular evidence, with description of a new species // Journal of Molluscan Studies. V. 78. P. 1–11.
- Kwon O.K., Min D.K., Lee J.R., Lee J.S., Je J.G., Choe B.L. 2001. Korean Mollusks with Color Illustrations. Pusan: Hanguel. 332 p. [In Korean].
- Kwon O.K., Park G.M., Lee J.S. 1993. Coloured Shells of Korea. Seoul: Academy Publ. Co. 445 p. [In Korean].
- Lee J.-S., Min D.-K. 2002. A catalogue of molluscan fauna in Korea // Korean Journal of Malacology. V. 18, N 2. P. 93–217. [In Korean with English abstract].
- Lutaenko K.A. 2001. Taxonomic review of the species of *Gomphina (Macridiscus)* (Bivalvia: Veneridae) from the western Pacific Ocean // Phuket Marine Biological Center Special Publication. V. 25, N 2. P. 465–486.
- Lutaenko K.A. 2014. Bivalve mollusks in Ulsan Bay (Korea) // Korean Journal of Malacology. V. 30, N 1. P. 57–77.
- Lutaenko K.A., Je J.-G., Shin S.-H. 2002. Report on bivalve mollusks from beach death assemblages in Gangwon and Gyeongsangbuk Provinces, Korea (East Sea) // Korean Journal of Malacology. V. 18, N 1. P. 27–40.
- Lutaenko K.A., Je J.-G., Shin S.-H. 2003. Bivalve mollusks in Yeongil Bay, Korea. 1. Introductory part and annotated list of species // Ocean and Polar Research. V. 25, N 2. P. 155–182.
- Lutaenko K.A., Je J.-G., Shin S.-H. 2006. Bivalve mollusks in Yeongil Bay, Korea. 2. Faunal analysis // Korean Journal of Malacology. V. 22, N 1. P. 63–86.
- Lutaenko K.A., Noseworthy R.G. 2012. Catalogue of the Living Bivalvia of the Continental Coast of the Sea of Japan (East Sea). Vladivostok: Dalnauka. 247 p.
- Lutaenko K.A., Noseworthy R.G. 2014. Biodiversity and biogeographical patterns of bivalve mollusks in the Sea of Japan // Marine Biodiversity and Ecosystem Dynamics of the North-Western Pacific Ocean. S. Sun, A.V. Adrianov, K.A. Lutaenko, X. Sun (Eds.). Beijing: Science Press. P. 160–188.
- Lutaenko K.A., Zhushchikhovskaya I.S., Mikishin Yu.A., Popov A.N. 2007. Mid-Holocene climatic changes and cultural dynamics in the basin of the Sea of Japan and adjacent areas // Climate Change and Cultural Dynamics: A Global Perspective on Mid-Holocene Transitions. D.G. Anderson, K.A. Maasch, D.H. Sandweiss (Eds.). Amsterdam, etc.: Elsevier. P. 331–406.

- Min D.-K., Lee J.-S., Koh D.-B., Je J.-G.* 2004. Mollusks in Korea. Seoul: Min Molluscan Research Institute. 566 p. [In Korean].
- Noseworthy R.G., Lim N.-R., Choi K.-S.* 2007. Catalogue of the mollusks of Jeju Island, South Korea // Korean Journal of Malacology. V. 23, N 1. P. 65–104.
- Okutani T.* (Ed.). 2000. Marine Mollusca in Japan. Tokyo: Tokai Univ. Press. 1173 p. [In Japanese and English].
- Park T.S., Ye E., Kil H.J., Lee S.G., Yi C.H.* 2011. A checklist of marine invertebrates (polychaetes, amphipods, decapods and molluscs) of Goseong-gun, Gangwon-do area // Journal of Korean Nature. V. 4, N 4. P. 229–253.
- Rakov V.A., Lutaenko K.A.* 1997. The Holocene molluscan fauna from shell middens on the coast of Peter the Great Bay (Sea of Japan): paleoenvironmental and biogeographical significance // Western Society of Malacologists, Annual Report. V. 29. P. 18–23.
- Taira K., Lutaenko K.A.* 1993. Holocene palaeoceanographic changes in the Sea of Japan // Reports of the Taisetsuzan Institute of Science, Hokkaido University of Education. N 28. P. 65–70. [In Japanese with English abstract].
- Yamazaki T., Kashio S.* 2011. Molluscan Fauna of Akkeshi Marine Station, Field Science Center for Northern Biosphere, Hokkaido University. Part 1. Intertidal Areas. Hakodate: Conchological Club of Northern Regions, Hokkaido University. 62 p. [In Japanese].
- Yamazaki T., Saito H.* 2013. Molluscs collected from the intertidal zone at Rankoshi, southwestern Hokkaido, Japan // Chiribotan (Newsletter of the Malacological Society of Japan). V. 43, Nos. 1–4. P. 35–43. [In Japanese].
- Yamazaki T., Takeshita F., Kashio S., Fukui S.* 2009. Molluscan Fauna of Usujiri, Hokkaido. Hakodate: Conchological Club of Northern Regions, Hokkaido University. 76 p. [In Japanese].
- Yoo J.-S.* 1976. Korean Shells in Colour. Seoul: Il Ji Sa. 196 p. [In Korean].
- West Coast Mollusks of North Korea.* 1985. Pyongyang: Kim Il Sung University. 276 p. [In Korean].

Подписи к фототаблицам Explanation of Plates

Фототаблица 1 Plate 1

A, B – *Arca boucardi* (Jousseaume, 1894): Северная Корея, провинция Северный Хамгён, длина 26.3 мм, ЗМ ДВФУ № 38389/Bv-5786; **C–F** – *Glycymeris (Glycymeris) imperialis* Kuroda, 1934: Северная Корея, провинция Северный Хамгён, Ёмбуджин, длина 15.3 мм, ЗМ ДВФУ № 38374/Bv-5780; **G, H** – *G. imperialis*: Северная Корея, провинция Северный Хамгён, Ёмбуджин, длина 20.6 мм, ЗМ ДВФУ № 38375/Bv-5781; **I, J** – *Mytilus (Mytilus) coruscus* Gould, 1861: Северная Корея, провинция Северный Хамгён, Ёмбуджин, длина 64.0 мм, ЗМ ДВФУ № 38371/Bv-5777; **K, L** – *Modiolus (Modiolus) kurilensis* (Bernard, 1983): Северная Корея, провинция Северный Хамгён, длина 28.7 мм, ЗМ ДВФУ № 38373/Bv-5779; **M, N** – *Septifer (Mytilisepta) virgatus* (Wiegmann, 1837): Северная Корея, провинция Северный Хамгён, длина 28.6 мм, ЗМ ДВФУ № 38372/Bv-5778; **O–R**: *Mytilus (Mytilus) trossulus* A.A Gould, 1850: Северная Корея, провинция Северный Хамгён, Чипсам, длина 20.4 мм, ЗМ ДВФУ № 38617/Bv-5898; **S, T** – *Septifer (Mytilisepta) keenae* Nomura, 1936: Северная Корея, провинция Северный Хамгён, Чипсам, длина 18.5 мм, ЗМ ДВФУ № 38615/Bv-5896.

A, B – *Arca boucardi* (Jousseaume, 1894): North Korea, North Hamgyong Province, shell length 26.3 mm, ZMFU no. 38389/Bv-5786; **C–F** – *Glycymeris (Glycymeris) imperialis* Kuroda, 1934: North Korea, North Hamgyong Province, Yombunjin, shell length 15.3 mm, ZMFU no. 38374/Bv-5780; **G, H** – *G. imperialis*: North Korea, North Hamgyong Province, Yombunjin, shell length 20.6 mm, ZMFU no. 38375/Bv-5781; **I, J** – *Mytilus (Mytilus) coruscus* Gould, 1861: North Korea, North Hamgyong Province, Yombunjin, shell length 64.0 mm, ZMFU no. 38371/Bv-5777; **K, L** – *Modiolus (Modiolus) kurilensis* (Bernard, 1983): North Korea, North Hamgyong Province, shell length 28.7 mm, ZMFU no. 38373/Bv-5779; **M, N** – *Septifer (Mytilisepta) virgatus* (Wiegmann, 1837): North Korea, North Hamgyong Province, shell length 28.6 mm, ZMFU no. 38372/Bv-5778; **O–R**: *Mytilus (Mytilus) trossulus* A.A Gould, 1850: North Korea, North Hamgyong Province, Jipsam, shell length 20.4 mm, ZMFU no. 38617/Bv-5898; **S, T** – *Septifer (Mytilisepta) keenae* Nomura, 1936: North Korea, North Hamgyong Province, Jipsam, shell length 18.5 mm, ZMFU no. 38615/Bv-5896.

Фототаблица 2 Plate 2

A, B – *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793): Северная Корея, провинция Северный Хамгён, высота 91.3 мм, ЗМ ДВФУ № 38379/Bv-5785; **C, D** – *Pododesmus (Monia) macrochisma* (Deshayes, 1839): Северная Корея, провинция Северный Хамгён, Чипсам, длина 49.6 мм, ЗМ ДВФУ № 38635/Bv-5915; **E, F** – *Mactra (Mactra) chinensis* Philippi, 1846: Северная Корея, провинция Северный Хамгён, длина 47.5 мм, ЗМ ДВФУ № 38353/Bv-5769; **G, H** – *Spisula (Pseudocardium) sachalinensis* (Schrenck, 1861): Северная Корея, провинция Северный Хамгён, длина 95.0 мм, ЗМ ДВФУ № 38355/Bv-5771; **I, J** – *Mactromeris polynuma* (Stimpson, 1860): Северная Корея, провинция Северный Хамгён, Чипсам, длина 45.6 мм, ЗМ ДВФУ № 38625/Bv-5905; **K–N** – *Mizuhopecten yessoensis* (Jay, 1857): Северная Корея, провинция Северный Хамгён, г. Чхонджин,

рынок, длина 65.9 мм, ЗМ ДВФУ № 38377/Bv-5783; **O-P** – *Chlamys (Swiftopecten) swiftii* (Bernardi, 1858): Северная Корея, провинция Северный Хамгён, длина 70.8 мм, ЗМ ДВФУ № 38378/Bv-5784.

A, B – *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793): North Korea, North Hamgyong Province, shell height 91.3 mm, ZMFU no. 38379/Bv-5785; **C, D** – *Pododesmus (Monia) macrochisma* (Deshayes, 1839): North Korea, North Hamgyong Province, Jipsam, shell length 49.6 mm, ZMFU no. 38635/Bv-5915; **E, F** – *Macra (Macra) chinensis* Philippi, 1846: North Korea, North Hamgyong Province, shell length 47.5 mm, ZMFU no. 38353/Bv-5769; **G, H** – *Spisula (Pseudocardium) sachalinensis* (Schrenck, 1861): North Korea, North Hamgyong Province, shell length 95.0 mm, ZMFU no. 38355/Bv-5771; **I, J** – *Mactromeris polynyma* (Stimpson, 1860): North Korea, North Hamgyong Province, Jipsam, shell length 45.6 mm, ZMFU no. 38625/Bv-5905; **K-N** – *Mizuhopecten yessoensis* (Jay, 1857): North Korea, North Hamgyong Province, Chongjin City, market, shell length 65.9 mm, ZMFU no. 38377/Bv-5783; **O-P** – *Chlamys (Swiftopecten) swiftii* (Bernardi, 1858): North Korea, North Hamgyong Province, shell length 70.8 mm, ZMFU no. 38378/Bv-5784.

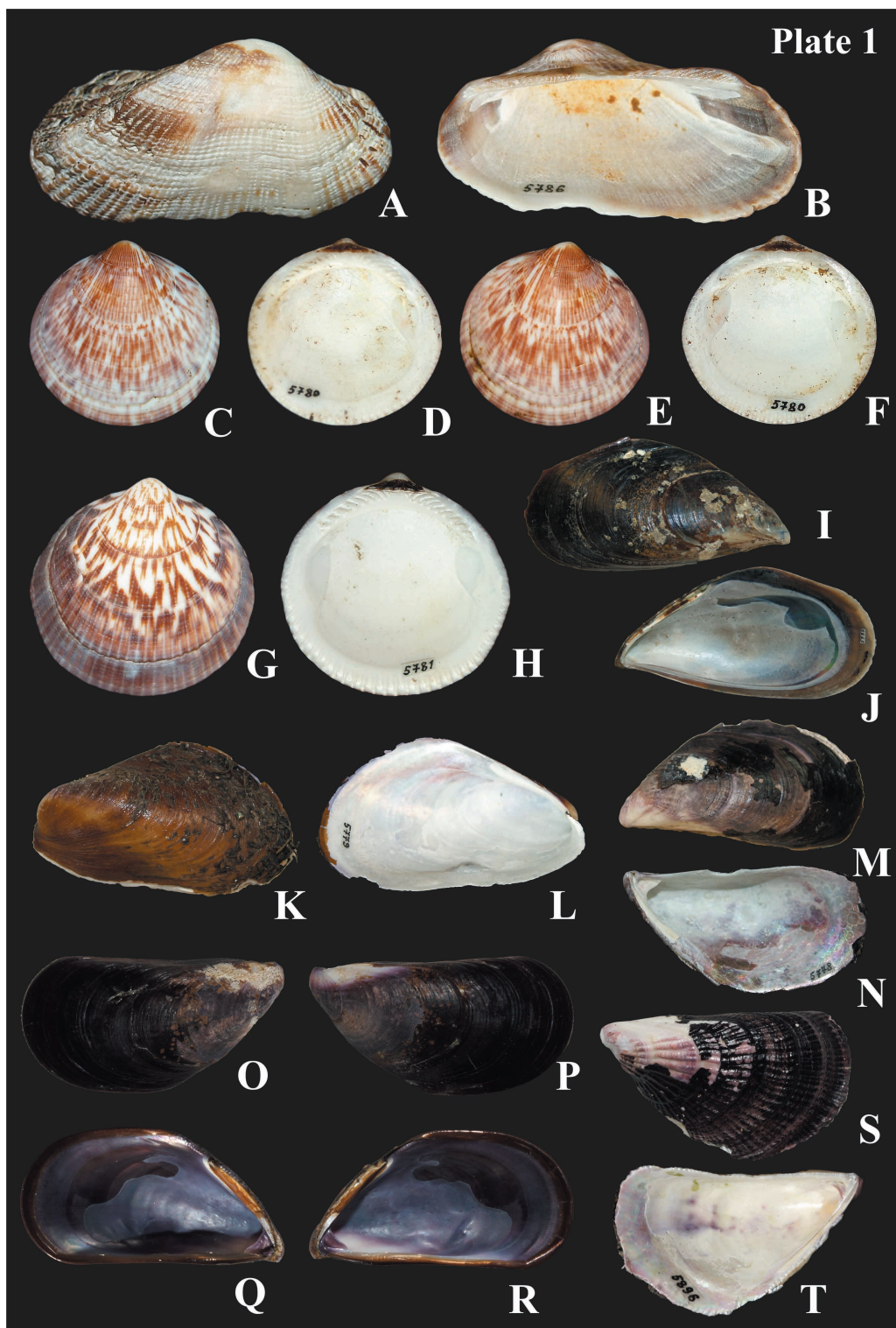
Фотогалактика 3

Plate 3

A-D – *Anisocorbula venusta* (Gould, 1861): Северная Корея, провинция Северный Хамгён, Чипсам, длина 7.5 мм, ЗМ ДВФУ № 38636/Bv-5916; **E, F** – *Diplodonta semiasperoides* Nomura, 1932: Северная Корея, провинция Северный Хамгён, Чипсам, длина 20.0 мм, ЗМ ДВФУ № 38634/Bv-5914; **G, H** – *Protothaca (Novathaca) jedoensis* (Lischke, 1874): Северная Корея, провинция Северный Хамгён, длина 40.1 мм, ЗМ ДВФУ № 38358/Bv-5774; **I, J** – *Felaniella usta* (Gould, 1861): Северная Корея, провинция Северный Хамгён, длина 33.7 мм, ЗМ ДВФУ № 38354/Bv-5770; **K-N** – *Ruditapes philippinarum* (A. Adams et Reeve, 1850): Северная Корея, провинция Северный Хамгён, Чипсам, длина 18.6 мм, ЗМ ДВФУ № 38618/Bv-5899; **O-R** – *Gomphina (Macridiscus) melanaegis* Römer, 1860: Северная Корея, провинция Северный Хамгён, Ёмбуджин, длина 44.1 мм, ЗМ ДВФУ № 38350/Bv-5766; **S-V** – *Callista (Ezocallista) brevisiphonata* (Carpenter, 1864): Северная Корея, провинция Северный Хамгён, г. Чхонджин, рынок, длина 76.3 мм, ЗМ ДВФУ № 38356/Bv-5772; **W-Z** – *Protothaca (Protothaca) euglypta* (Sowerby III, 1914): Северная Корея, провинция Северный Хамгён, длина 42.1 мм, ЗМ ДВФУ № 38359/Bv-5775.

A-D – *Anisocorbula venusta* (Gould, 1861): North Korea, North Hamgyong Province, Jipsam, shell length 7.5 mm, ZMFU no. 38636/Bv-5916; **E, F** – *Diplodonta semiasperoides* Nomura, 1932: North Korea, North Hamgyong Province, Jipsam, shell length 20.0 mm, ZMFU no. 38634/Bv-5914; **G, H** – *Protothaca (Novathaca) jedoensis* (Lischke, 1874): North Korea, North Hamgyong Province, shell length 40.1 mm, ZMFU no. 38358/Bv-5774; **I, J** – *Felaniella usta* (Gould, 1861): North Korea, North Hamgyong Province, shell length 33.7 mm, ZMFU no. 38354/Bv-5770; **K-N** – *Ruditapes philippinarum* (A. Adams et Reeve, 1850): North Korea, North Hamgyong Province, Jipsam, shell length 18.6 mm, ZMFU no. 38618/Bv-5899; **O-R** – *Gomphina (Macridiscus) melanaegis* Römer, 1860: North Korea, North Hamgyong Province, Yombunjin, shell length 44.1 mm, ZMFU no. 38350/Bv-5766; **S-V** – *Callista (Ezocallista) brevisiphonata* (Carpenter, 1864): North Korea, North Hamgyong Province, Chongjin City, market, shell length 76.3 mm, ZMFU no. 38356/Bv-5772; **W-Z** – *Protothaca (Protothaca) euglypta* (Sowerby III, 1914): North Korea, North Hamgyong Province, shell length 42.1 mm, ZMFU no. 38359/Bv-5775.

Plate 1

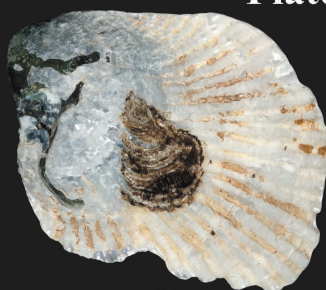




A



B



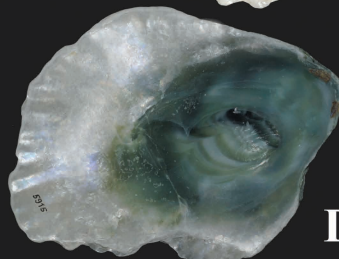
C



E



F



D



G



H



I



J



K



L



O



M

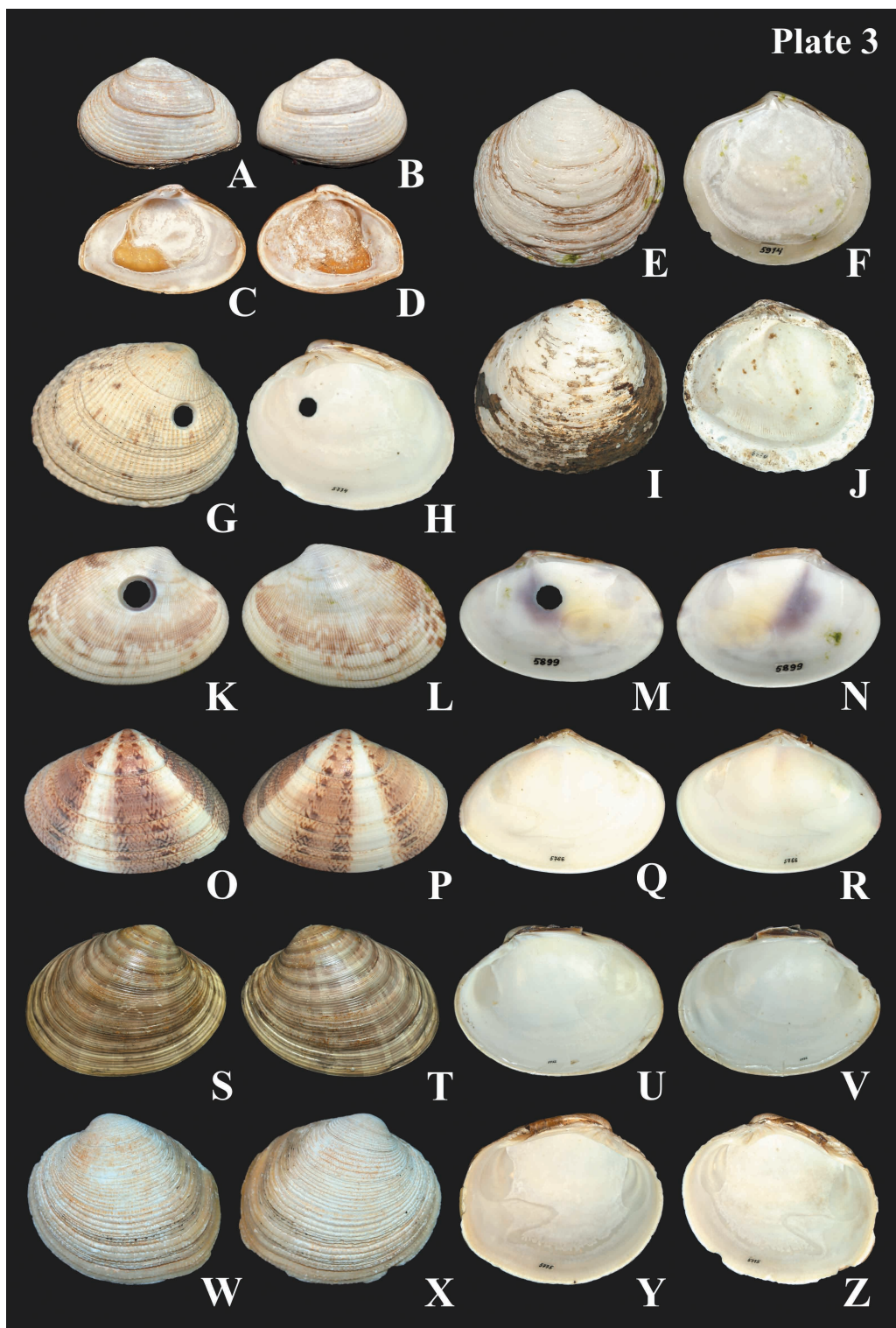


N



P

Plate 3



Морфология глохидиев беззубок рода *Colletopterum* (Bivalvia: Unionidae: Anodontinae) из водоемов Хакасии и Читинской области

Е.М. Саенко

Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток 690022, Россия
e-mail: sayenko@ibss.dvo.ru

Изучены глохидии *Colletopterum anatinum* (L., 1758) и *C. piscinale* (Nilsson, 1822) из озер Читинской области (басс. оз. Байкал и р. Лена) и Хакасии (басс. р. Енисей). Получены сведения о конхологических признаках личиночных раковин (световая микроскопия), а также данные о микроструктуре наружной поверхности створок (сканирующая электронная микроскопия). Глохидиальные створки покрыты петлеобразными структурами, которые формируют параллельные, идущие в дорсо-вентральном направлении, ряды. Подобный рисунок наружной поверхности глохидиальных створок не встречается у изученных дальневосточных видов беззубок.

Ключевые слова: беззубки, *Colletopterum*, глохидии, морфология, Россия.

Morphology of glochidia of the anodontine bivalves of the genus *Colletopterum* (Unionidae) inhabiting water basins of Khakasia Republic and Chitinskaya Territory

E.M. Sayenko

*Institute of Biology and Soil Science, Far East Branch, Russian Academy of Sciences,
Vladivostok 690022, Russia*
e-mail: sayenko@ibss.dvo.ru

Glochidial shells of *Colletopterum anatinum* (L., 1758) and *C. piscinale* (Nilsson, 1822) from lakes of Chitinskaya Territory (Lake Baikal and Lena River basins) and Khakasia Republic (Enisey River basin) are studied by light (to understand conchological features) and scanning electron (to analyze ultrastructural features) microscopes. Exterior valve sculpturing consists of raised loops restricted to bands that run parallel to dorso-ventral axis of valve. Such sculpturing was not registered for any studied Far Eastern anodontine species.

Key words: anodontines, *Colletopterum*, glochidia, morphology, Russia.

До 80-х гг. прошлого столетия европейские и сибирские беззубки подсемейства Anodontinae входили в состав рода *Anodonta* Lamark, 1799 [Жадин, 1952; Старобогатов, 1977; Modell, 1945], однако позже их стали разделять на два рода – *Anodonta* и *Colletopterum* Bourguignat, 1880, при этом за основу при разделении были взяты, в частности, различия в макушечной скульптуре, структуре поверхности и размерах раковин взрослых моллюсков [Затравкин, 1983; Старобогатов,

Иззатулаев, 1984]. Имеются ли у представителей данных родов различия в строении личиночных раковин, на тот момент не было известно.

Если глохидии представителей рода *Anodonta* изучали не только на световом, но и на сканирующем электронном микроскопе [Giusti, 1973; Wood, 1974; Giusti et al., 1975; Wächtler et al., 2001; Lima et al., 2006; Başçınar, Düzgüneş, 2008; и др.], то данные по морфологии глохидиев *Colletopterum* были получены только на световом микроскопе [Антонова, 1986, 1987; Антонова, Старобогатов, 1988; Саенко, 2001, 2006].

Глохидии обитающих на территории России анодонтин по своим признакам можно разделить на группы, и эти группы соответствуют существующим внутри подсемейства Anodontinae трибам [Саенко, 2006]. Представители трибы Anodontini (куда, кроме распространенного в Сибири и Европе рода *Colletopterum* и обитающих в водоемах Европы представителей рода *Anodonta*, также входят дальневосточные моллюски из родов *Anemina* Haas, 1969, *Buldotskia* Moskvicheva, 1973 и *Amuranodonta* Moskvicheva, 1973) имеют самые крупные и самые толстостенные среди беззубок глохидии. Внутри трибы Anodontini глохидии различаются пропорциями раковин: высота створки либо строго меньше длины, т.е. раковины вытянуты продольно (у дальневосточных *Anemina*, *Buldotskia* и *Amuranodonta*), либо высота створки равна, немного больше или, чаще, немного меньше длины (у *Anodonta* и *Colletopterum*) [Саенко, 2006]. Очевидно, что одни размерные признаки не позволяют различить глохидии *Anodonta* и *Colletopterum*, поэтому необходимо привлекать данные по морфологическим признакам, в частности сведения о микроскульптуре личиночных раковин, полученные с помощью сканирующей электронной микроскопии.

Проводимые исследования по глохидиям европейских и североамериканских моллюсков показали, что наружная поверхность створок может иметь различную структуру, при этом были выделены шероховатый (rough), бисеровидный (beaded), розетковидный (rosette), свободно-петлевидный (loose looped), плотно-петлевидный (tight looped), петлевидный с рядами (ribbed loose looped) и вермикулярный (vermiculate) типы [Hoggarth, 1999]. При изучении моллюсков из Таиланда также были выделены разные типы микроскульптуры глохидиев: сетчатый (net), зернистый или гранулированный (granule), шероховатый (coarse) и сглаженный (smooth) [Panha, Eongprakornkeaw, 1995]. Начатые недавно работы по изучению микроскульптуры глохидиальных раковин дальневосточных видов дали первые сведения о разнообразии структур у разных групп моллюсков [Саенко, 2012а, 2012б, 2013].

Целью работы стало изучение глохидиев *Colletopterum* из трех водных бассейнов, принадлежащих озеру Байкал, рекам Лена и Енисей, а именно из Ивано-Арахлейской системы озер (Читинская область) и ряда озер Республики Хакасия.

Ивано-Арахлейские озера (также называемые Беклемишевскими или Читинскими) расположены в Забайкальском крае на высоте 945–965 м в котловине между Осиновым и Яблоновым хребтами к западу от г. Чита. Это система, состоящая из шести крупных озер (Арахлей, Шакшинское, Иргень, Иван, Тасей и Большой Ундугун) с водной поверхностью более 10 км² и примерно двадцати мелких водоемов площадью менее 1 км². Интересно, что связанные между собой озера принадлежат двум разным водным бассейнам. Арахлей – самое большое озеро Ивано-Арахлейской системы, входит в бассейн р. Хилок, правый приток р. Селенга (бассейн озера Байкал). Кроме озера Арахлей к бассейну Байкала относятся озера Шакшинское (второе по величине в Ивано-Арахлейской системе озер), а также Большой Ундугун и Иргень. Озера Тасей (самое северное в Ивано-Арахлейской системе) и Иван относятся к бассейну р. Витим, правого притока Лены.

Пресные озера Хакасии сравнительно небольшие по размерам, овальной или округлой формы, обычно сточные или проточные, с ровными, чистыми, песчаными или местами заболоченными берегами. Дно чаще пологое, спокойное, глубина, как правило, небольшая – не превышает двадцати метров. Именно таким является расположенное между городами Абакан и Саяногорск оз. Новомихайловское. Кроме естественных пресных озер в связи с ирригационным строительством в республике появились искусственные водоемы. Так, расположенное в Койбальской степи в Бейском районе Хакасии оз. Красное создано при строительстве Абаканской оросительной системы на заболоченном месте и заполнено водами Абаканского канала. Оба озера, Красное и Новомихайловское, относятся к бассейну Енисея.

Материал и методы

Материалом для работы послужили сборы:

- *Colletopterum anatinum* (L., 1758) из оз. Арахлей (Читинская область), сб. О.К. Клишко, лето 2000 г.; оз. Красное (Хакасия), сб. И.А. Родионов, 21.08.2000 г.;
- *C. piscinale* (Nilsson, 1822) из озер Шакшинское, Иван и Тасей (Читинская область), сб. О.К. Клишко, весна 2001 г. и февраль 2002 г.; оз. Новомихайловское (Хакасия), сб. И.А. Родионов, 22.08.2000 г.

Жабры с глохидиями были зафиксированы 75% этанолом. Следующим этапом стала очистка глохидиев в 5%-ном КОН. Для этого часть глохидиев из каждой пробы снова отмывали несколько раз в дистилляте и затем добавляли раствор КОН, в котором личиночные раковины очищались 1.5–2 ч. Каждые 15–20 мин пробирки активно встряхивались. Степень очистки раковин от мягких тканей периодически проверялась под бинокуляром. В завершение каждую пробу снова промывали не менее 10 раз дистиллированной водой и фиксировали 75% этанолом. Полученные пробы были готовы для работы на световом микроскопе.

Для подготовки к работе на сканирующем электронном микроскопе очищенные ранее в растворе КОН и зафиксированные в 75% этаноле раковины проводили через серию спиртов (80%, 90%, 96%), после чего раковины крепили на столик с помощью специального двухстороннего скотча; напыление производили сразу же после подсушивания пробы на столике.

В работе используются следующие характеристики: длина глохидия (L), высота глохидия (H), длина крючка (*hook*), длина лигамента (*lig*) [Саенко, 2006]. Под микрошипами в работе понимаем шипики размером менее 1 мкм длиной, а под макрошипами – шипики более 1 мкм длиной [Hoggarth, 1999].

Измерения проводили с помощью светового микроскопа Nikon, в соответствии со стандартными методиками [Саенко, 2006]. В зависимости от того, как ложилась раковина глохидия в препарате, нередко для одной личинки измеряли не все приведенные признаки, а только некоторые. Фотографии получены на сканирующем микроскопе Zeiss EVO 40.

Результаты и обсуждение

Относящиеся к подсемейству Anodontinae моллюски рода *Colletopterum* имеют глохидии анодонтонидного типа: округло-треугольные раковины с прямым лигаментом и дуговидными передним и задним краями створок, сходящимися под углом на вентральной стороне створки (рис. 1). Прикрепительный аппарат в виде крупного крючка с несколькими рядами макрошипов и многочисленными микрошипами (рис. 2).

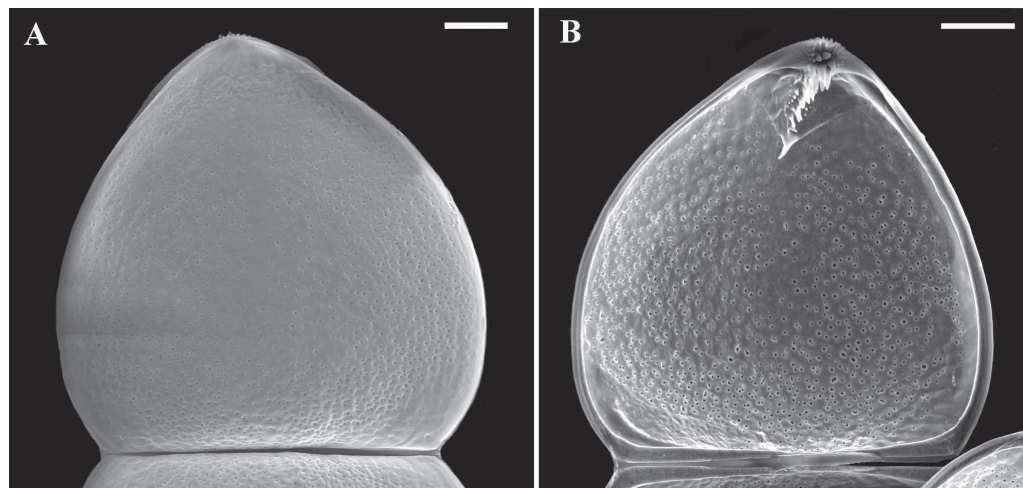


Рис. 1. Створки глохидиев *Colletopterum piscinale*: **А** – вид снаружи, оз. Шакшинское; **В** – вид изнутри, оз. Новомихайловское. Масштабные линейки 50 мкм.

Fig. 1. Valves of glochidia of *Colletopterum piscinale*: **A** – exterior view, Lake Shakshinskoye; **B** – interior view, Lake Novomikhailovskoye. Scale bars – 50 μ m.

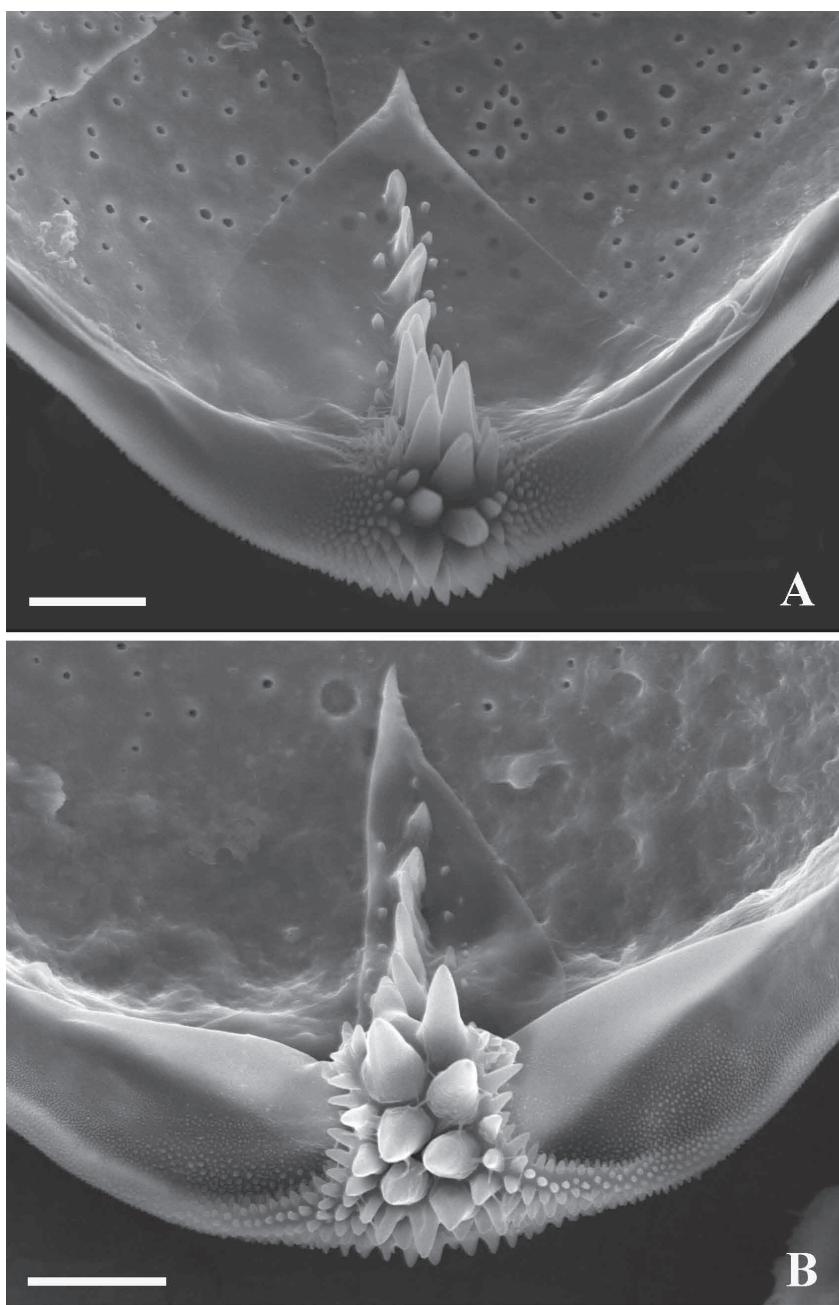


Рис. 2. Крючки глохидиев *Colletopterum anatinum*: **А** – оз. Красное; **В** – оз. Арахлей. Масштабные линейки 20 мкм.

Fig. 2. Hooks of glochidia of *Colletopterum anatinum*: **A** – Lake Krasnoye; **B** – Lake Arakhley. Scale bars – 20 μ m.

Исследования глохидиев разных представителей подсем. *Anodontinae* (*Anemina*, *Buldowskia*, *Amuranodonta*, *Kunashiria*, *Arsenievinaia*) с применением математических методов показали, что размерные признаки (как абсолютные, так и относительные, т.е. индексы) не позволяют различить глохидии между видами внутри рода [Саенко, Шедько, 2005; Саенко и др., 2009], более того размерные характеристики нередко не позволяют различать глохидии внутри трибы [Саенко, 2006]. В связи с этим статистический анализ мерных признаков коллетоптерумов не проводился. Сравнение абсолютных мерных признаков показывает, что у обитающих в водоемах Хакасии моллюсков зрелые глохидии мельче, чем у двустворок из Читинской области (320–370 и 330–410 мкм, соответственно), при этом различий между глохидиями беззубок из бассейнов Лены и Байкала не выявлено. При сравнении относительных мерных признаков (индексов) нет различий ни между бассейнами, ни между видами (см. таблицу).

Крючки крупные, составляют от 30 до 45% от высоты створки глохидия. Макрошипов на крючке не менее 10, максимальный размер макрошипов от 14.6 мкм (*C. anatinum* из оз. Красное) до 19.5 мкм (*C. anatinum* из оз. Арахлей).

Раковины глохидиев состоят из двух слоев. Внутренняя поверхность створок у всех изученных анодонтин одинакова. Это тонкие пластины без выраженной скульптуры и пронизанные порами (рис. 3). Тонкий наружный слой имеет особую структуру, которая у изученных видов *Colletopterum* образует сетчатый (петлевидный) рисунок, при этом петлеобразные структуры на поверхности глохидиальных створок формируют параллельные ряды, идущие в дорсо-вентральном направлении. Имеются единичные гранулы (рис. 3). Средняя толщина линий составила 0.08–0.12 мкм.

Сетчатая структура, образующая параллельные ряды на наружной поверхности створок, отмечена у глохидиев *C. piscinale* из басс. р. Рейн (Германия), однако автор относит данный вид к роду *Anodonta*, называя его *A. piscinalis* [Nagel, 1985]. Ряд европейских исследователей определили моллюски как виды рода *Anodonta*, но микроскульптура соответствует описанной для видов рода *Colletopterum*. Так, у обитающих в Италии в озерах Лаго-Маджоре (регион Ломбардия) и Тразимено (регион Умбрия) [Giusti, 1973; Giusti et al., 1975] моллюсков, отнесенных к виду *Anodonta cygnea* (L., 1767), а также у беззубок из Бельгии, отнесенных к виду *Anodonta anatina* (L., 1758) [Hoggarth, 1999], микроскульптура глохидиев состояла из петель, формирующих дорсо-вентральные ряды.

В ряде случаев глохидии *Anodonta* имеют совершенно другой тип микроскульптуры наружной поверхности створок: это сетчатый рисунок из выпуклых петлеобразных линий, не формирующих параллельные ряды, а гранулы многочисленны. Такая скульптура отмечена у глохидиев *A. cygnea* из Португалии [Lima et al., 2006], а также у *A. cygnea* из Польши [Саенко, 2014].

Мерные признаки исследованных глохидиев *Colletopterum* (в мкм)
 Measurements of the studied glochidia of *Colletopterum* (in μm)

Вид и место сбора	H	L	lig	hook	H/L	lig/L	hook/H
<i>Colletopterum piscinale</i> Хакасия, оз. Новомихайловское Басс. р. Енисей	328–364 341.3 ±9.65	328–371 349.3 ±12.36	250–272 268.0 ±7.3	121–150 132.8 ±9.8	0.95–1.01 0.98 ±0.02	0.73–0.81 0.78 ±0.03	0.36–0.45 0.39 ±0.03
<i>Colletopterum anatinum</i> Хакасия, оз. Красное Басс. р. Енисей	321–350 337.3 ±7.09	328–350 340.5 ±6.56	257–272 264.0 ±6.24	121–150 135.1 ±7.56	0.96–1.02 0.99 ±0.02	0.75–0.81 0.78 ±0.02	0.35–0.44 0.40 ±0.02
<i>Colletopterum piscinale</i> Читинская обл., оз. Иван Басс. р. Лена	350–386 366.7 ±11.61	371–387 374.9 ±6.62	279–286 283.8 ±3.29	129–157 147.0 ±11.57	0.95–1.0 0.98 ±0.02	0.74–0.77 0.76 ±0.02	0.34–0.45 0.40 ±0.04
<i>Colletopterum piscinale</i> Читинская обл., оз. Тасей Басс. р. Лена	355–400 367.7 ±14.62	360–390 373.6 ±10.51	280–290 285.6 ±5.27	113–137.5 129.0 ±8.57	0.95–1.0 0.98 ±0.02	0.74–0.80 0.77 ±0.02	0.31–0.39 0.36 ±0.02
<i>Colletopterum piscinale</i> Читинская обл., оз. Шакшинское Басс. оз. Байкал	328–386 359.5 ±12.4	357–379 364.5 ±10.47	257–286 278.5 ±10.53	122–157 137.3 ±11.85	0.95–1.0 0.98 ±0.02	0.71–0.80 0.77 ±0.02	0.33–0.41 0.38 ±0.03
<i>Colletopterum anatinum</i> Читинская обл., оз. Арахлей Басс. оз. Байкал	343–389 373.0 ±8.54	364–407 385.4 ±10.55	271–304 291.0 ±9.34	114–150 128.5 ±10.46	0.94–1.02 0.97 ±0.02	0.72–0.79 0.76 ±0.01	0.31–0.43 0.34 ±0.03

Примечание. Верхняя строка (над чертой) – пределы изменчивости (min–max) каждого признака; нижняя строка (под чертой) – среднее арифметическое (жирный шрифт) со стандартным отклонением. Обозначения промеров даны в тексте.

Note. Above the line – limit of variation (min–max) of every character; under the line – mean arithmetic value (bold type) with standard deviation. Explanations for measurements are given in the text.

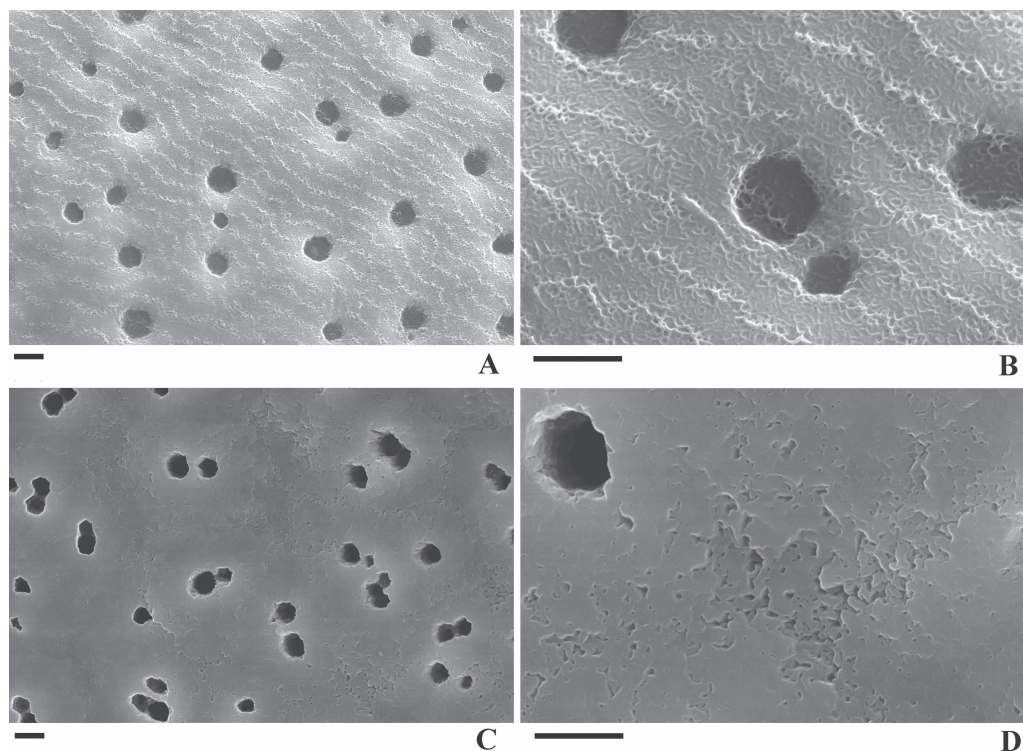


Рис. 3. Микроскульптура наружной (А, В) и внутренней (С, D) поверхностей глохидиальных створок *Colletopterum piscinale*, оз. Шакшинское. Масштабные линейки 2 мкм.

Fig. 3. Microsculpture of the outer (A, B) and inner (C, D) surfaces of glochidial valves of *Colletopterum piscinale*, Lake Shakshinskoye. Scale bars – 2 μm .

Очевидно, что среди моллюсков, относимых к родам *Anodonta* и *Colletopterum*, встречаются два разных типа скульптуры наружной поверхности глохидиев, однако для установления статуса данных групп (видовой или родовой) необходимо привлекать дополнительные методы исследования, в том числе генетические.

Благодарности

Часть работы выполнена в Центре коллективного пользования «Биология и генетическая инженерия» БПИ ДВО РАН; работа поддержана грантом № 12-I-ПЗ0-01 «Современное состояние и динамика биологического разнообразия пресноводных и солоноватоводных экосистем Дальнего Востока России» (руководитель чл.-корр., д.б.н. Богатов В.В.).

Литература

- Антонова Л.А. 1986. Возможности определения зрелых глохидиев массовых европейских видов Unioninae и Anodontinae (Bivalvia Unionidae) // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 148. С. 46–51. (Морфологические и экологические основы систематики моллюсков. Л.: Наука).
- Антонова Л.А. 1987. Морфологические различия глохидиев массовых видов подсемейства Anodontinae (Bivalvia) европейской части СССР // Зоологический журнал. Т. 66, вып. 12. С. 1897–1901.
- Антонова Л.А., Старобогатов Я.И. 1988. Родовые различия глохидиев наяд (Bivalvia Unionoidea) фауны СССР и вопросы эволюции глохидиев // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 187. С. 129–154. (Систематика и фауна брюхоногих, двустворчатых и головоногих моллюсков. Л.: Наука).
- Жадин В.И. 1952. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР // Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим институтом АН СССР. Т. 46. С. 1–376.
- Затравкин М.Н. 1983. Unionoidae фауны СССР и их роль как промежуточных хозяев и элиминаторов трематод // Моллюски. Систематика, экология и закономерности распространения. Сборник 7. Л.: Наука. С. 40–44.
- Саенко Е.М. 2001. Новые данные по морфологии глохидиев моллюсков рода *Colletopterum* (Bivalvia, Unionidae) // Чтения памяти профессора В.Я. Леванидова. Вып. 1. Владивосток: Дальнаука. С. 126–130.
- Саенко Е.М. 2006. Морфология глохидиев беззубок (Bivalvia: Unionidae: Anodontinae, Pseudanodontinae) фауны России. Владивосток: Дальнаука. 72 с.
- Саенко Е.М. 2012а. Новые данные по морфологии глохидиев перловицы *Pronodularia japonensis* (Bivalvia: Unionidae) с о-ва Хонсю, Япония // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. Вып. 15/16. С. 128–133.
- Саенко Е.М. 2012б. Новые данные по микроструктуре личиночных раковин унионид (Bivalvia: Unionidae) с о-ва Хонсю, Япония // I Всероссийская научная конференция «Современные исследования в биологии»: Материалы конференции. Владивосток: БПИ ДВО РАН, ДВФУ. С. 233–236.
- Саенко Е.М. 2013. Морфология глохидиев беззубок *Sinanodonta woodiana* (Bivalvia: Unionidae) из Польши // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. Вып. 17. С. 214–223.
- Саенко Е.М. 2014. Данные о микроскульптуре личиночных раковин беззубок (Bivalvia: Unionidae: Anodontinae) // Чтения памяти профессора В.Я. Леванидова. Вып. 6. Владивосток: Дальнаука. С. 585–593.
- Саенко Е.М., Богатов В.В., Зайкин Д.В. 2009. О систематическом положении дальневосточных родов *Kunashiria* и *Arsenievinaia* (Bivalvia, Unionidae) // Зоологический журнал. Т. 88, вып. 11. С. 1–13.
- Саенко Е.М., Шедько С.В. 2005. Анализ морфологической изменчивости глохидиев беззубок *Anemina*, *Buldotskia* и *Amuranodonta* (Anodontinae, Unionidae) // Чтения памяти профессора В.Я. Леванидова. Вып. 3. Владивосток: Дальнаука. С. 273–288.
- Старобогатов Я.И. 1977. Класс двустворчатые моллюски. Bivalvia // Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР (планктон и бентос). Л.: Гидрометеоздат. С. 123–151.
- Старобогатов Я.И., Иззатулаев З.И. 1984. Двустворчатые моллюски семейства Unionidae Средней Азии // Бюллетень Московского общества испытателей природы, отдел биология. Т. 89, вып. 5. С. 74–81.
- Başçınar N.S., Düzgüneş E. 2008. A preliminary study on reproduction and larval development of swan mussel [*Anodonta cygnea* (Linnaeus, 1758)] (Bivalvia, Unionidae), in Lake Çıldır (Kars, Turkey) // Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. V. 9. P. 23–27.

- Giusti F. 1973. The minute shell structure of the glochidium of some species of the genera *Unio*, *Potomida* and *Anodonta* (Bivalvia, Unionacea) // *Malacologia*. V. 14. P. 291–301.
- Giusti F., Castagnolo L., Moretti Farina L., Renzoni A. 1975. The reproductive cycle and the glochidium of *Anodonta cygnea* L. from Lago Trasimeno (Central Italy) // *Monitore Zoologico Italiano* (N. S.). V. 9. P. 99–118.
- Hoggarth M.A. 1999. Descriptions of some of the glochidia of the Unionidae (Mollusca: Bivalvia) // *Malacologia*. V. 41, N 1. P. 1–118.
- Lima P., Kovitvadhi U., Kovitvadhi S., Machado J. 2006. *In vitro* culture of glochidia from the freshwater mussel *Anodonta cygnea* // *Invertebrate Biology*. V. 125, N 1. P. 34–44.
- Modell H. 1945. Die Anodontinae, Ortm. emend. (Najad., Mollusca). Eine Studie uber die Zusammenhänge von Klimazonen und Entwicklungsgeschichte. (Klimazonentheorie) // *Jenaische Zeitschrift für Medizin und Naturwissenschaft*. Bd. 78. S. 58–100.
- Nagel K.-O. 1985. Glochidien und Fortpflanzungsbiologie von Najaden des Rheins (Bivalvia–Unionidae–Anodontinae) // *Mainzer Naturwissenschaftliches Archiv. Beiheft 5: Die Tierwelt des Rheins einst und jetzt*. S. 163–174.
- Panha S., Eongprakornkeaw A. 1995. Glochidium shell morphology of Thai amblesmid mussels // *Venus* (Japanese Journal of Malacology). V. 54, N 3. P. 225–236.
- Wächtler K., Mansur M.C.D., Richter T. 2001. Larval types and early postlarval biology in naiads (Unionoida) // *Ecology and Evolution of the Freshwater Mussels Unionoida. Ecological Studies*. V. 145. Springer: Verlag Berlin Heidelberg. P. 93–125.
- Wood E.M. 1974. Development and morphology of the glochidium larva of *Anodonta cygnea* (Mollusca: Bivalvia) // *Journal of Zoology, London*. V. 173. P. 1–13.

Заднежаберные моллюски (Gastropoda: Opisthobranchia) системы охладений Владивостокской ТЭЦ-2

А.В. Чернышев

Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН,
Владивосток 690041, Россия
e-mail: nemertea@fromru.com

В водозаборном ковше и сбросном канале системы охладений Владивостокской ТЭЦ-2 с 1985 по 2008 гг. выявлено 14 видов заднежаберных моллюсков. Три вида (*Leostyletus pseudomisiensis* Martynov, 1998, *Catriona columbiana* (O'Donoghue, 1922) и *Tenellia adspersa* (Nordmann, 1844)) в северо-западной части Японского моря нигде более не были найдены.

Ключевые слова: заднежаберные моллюски, Уссурийский залив, Японское море, редкие виды, экология.

Opisthobranch mollusks (Gastropoda: Opisthobranchia) of cooling system of the Vladivostok Thermal Power Station 2

A.V. Chernyshev

A.V. Zhirmunsky Institute of Marine Biology, Far East Branch,
Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690041, Russia
e-mail: nemertea@fromru.com

Fourteen species of opisthobranch mollusks were found in water-intake artificial inlet and discharging canal of cooling system of the Vladivostok Thermal Power Station 2. Three species (*Leostyletus pseudomisiensis* Martynov, 1998, *Catriona columbiana* (O'Donoghue, 1922), and *Tenellia adspersa* (Nordmann, 1844)) were not found elsewhere in north-west part of the Sea of Japan.

Key words: opisthobranch mollusks, Ussuriysky Bay, Sea of Japan, rare species, ecology.

Одна из основных проблем современных таксономических исследований морской фауны стран Азиатско-Тихоокеанского региона – изменение или даже утрата большого числа типовых местонахождений, что, значительно затрудняет поиск новых экземпляров для морфологических и генетических исследований. В дальневосточных морях России такая проблема долгое время не была столь актуальной, поскольку освоение прибрежных территорий здесь велось намного медленнее, чем в Японии и Китае. Однако в последние годы ситуация стала меняться и в России – это касается строительства ряда транспортных и промышленных объектов на побережье зал. Петра Великого (Японское море). Одно из

них, строительство трассы Седанка – о-в Русский, привело к изменению береговой линии некоторых бухт Уссурийского залива (прежде всего, б. Соболя). В таком контексте описание местообитаний, в которых ранее были найдены новые или редкие виды, становится чрезвычайно актуальной задачей, поскольку в ближайшие годы мы можем стать свидетелями масштабных антропогенных изменений морской фауны многих бухт зал. Петра Великого. Так, строительство рыбоперерабатывающего комплекса (кластера) и угольного терминала на берегах б. Суходол (Уссурийский залив), несомненно, приведет к фатальным изменениям биоты этой уникальной бухты. Только в ней в зал. Петра Великого был найден заднежаберный моллюск *Japonactaeon nipponensis* Yamakawa, 1911 [Чабан, Мартынов, 2006]. В последние 5 лет автор настоящей статьи не смог найти ни одной живой особи этого моллюска – только пустые раковины.

Фауна заднежаберных моллюском Уссурийского залива на сегодняшний день является наиболее изученной во всем зал. Петра Великого. Отсюда описано 6 новых для науки видов опистобранхий: *Runcinida marisae* Chernyshev, 1998 (Runcinidae), *Aenigmastyletus alexei* Martynov, 1998, *Leostyletus pseudomisakiensis* Martynov, 1998 (Eubranthidae), *Cuthonella soboli* Martynov, 1992, *Trinchesia divanica* Martynov, 2002 и *T. lenkae* Martynov, 2002 (Tergipedidae). *L. pseudomisakiensis*, *T. divanica* и *T. lenkae* за пределами Уссурийского залива пока не найдены, причем первый вид был найден только в сбросном канале системы охлаждения Владивостокской ТЭЦ-2, находящейся на берегу б. Суходол (Уссурийский залив) (рис. 1, 2). В этом канале, а также в водозаборном ковше начиная с 1985 г. автором статьи собран ряд видов, в том числе и очень редких в Японском море. Информация о некоторых находках была опубликована А.В. Мартыновым [Мартынов, 1992, 1998, 2006б; Мартынов, Коршунова, 2012; Martynov, 2002]. В настоящем сообщении приведены более полные данные о видовом составе Opisthobranchia этого участка.

Краткое описание системы охлаждения ВТЭЦ-2 приведено в книге А.Ю. Звягинцева [2005]. Схема водозаборного ковша и насосной станции с некоторыми дополнениями приведена на рис. 1. В 2012 г., с вводом новой системы охлаждения, настоящий канал был ликвидирован.

Отряд ASCOGLOSSA

Семейство Limapontiidae Gray, 1847

Placida dendritica (Alder et Hancock, 1843)

С 1985 по 1992 г. данный вид часто встречался зимой и весной на зеленых водорослях (преимущественно на *Ulva fenestrata* Postels et Ruprecht, 1840 и *Bryopsis plumosa* (Hudson, 1778) C. Agardh, 1823) в сбросном канале. Собранная в этот период особь изображена Мартыновым и Коршуновой [2012] как «зимняя форма». В последующие годы «зимние» формы исчезли, но весной и летом в сбросном

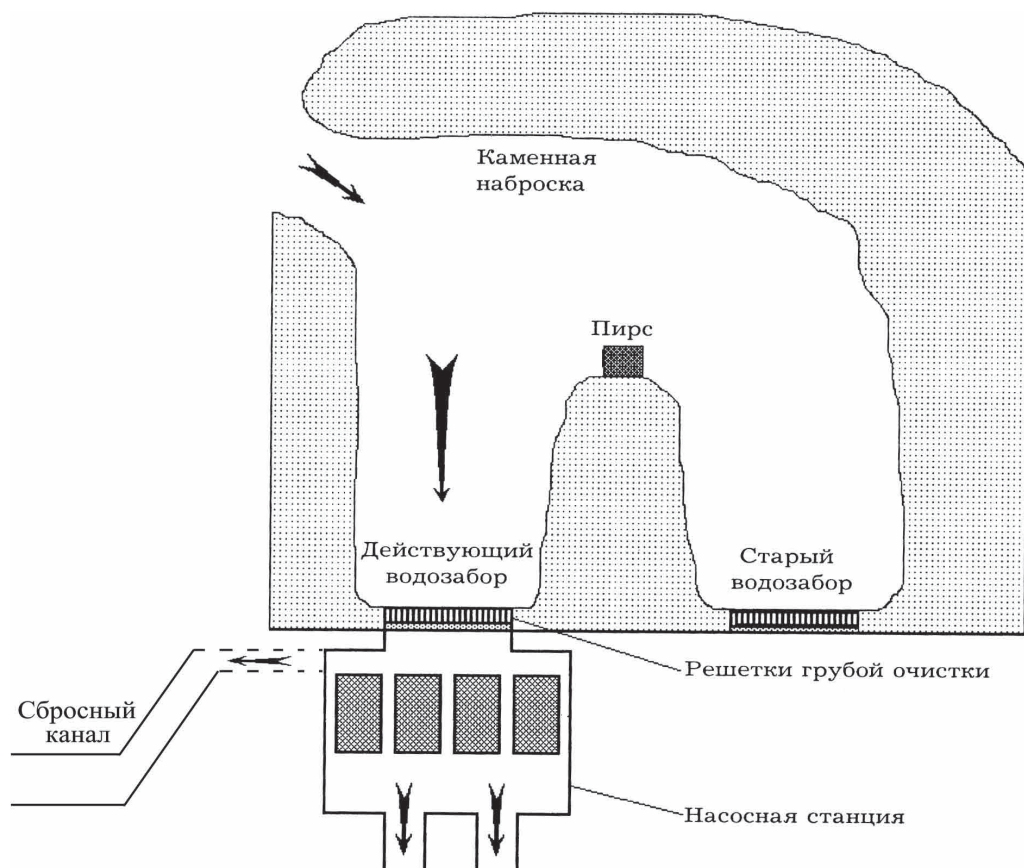


Рис. 1. Схема водозаборного ковша и насосной станции (по: Звягинцев [2005], с изменениями).

Fig. 1. Scheme of water-intake artificial inlet and water-pumping station (after Zvyagintzev [2005], with additions).

канале и на литорали внутри заборного ковша были сделаны единичные находки «летней» формы («летняя форма») [Мартынов, 2006а; Мартынов, Коршунова, 2012] отличается от «зимней» более светлой окраской печени и более разветвленными печеночными отростками, которые видны сквозь подошву ноги). В других заливах в пределах зал. Петра Великого были сделаны единичные находки, причем собранные особи относятся к «летним» формам.

Ercolania boodleeae (Baba, 1938)

Несколько раз был собран в заборном ковше на литорали среди зеленых водорослей (*Chaetomorpha moniligera* Kjellman, 1897 и *Cladophora* sp.). В пределах зал. Петра Великого довольно обычный вид, размножающийся во второй половине лета.

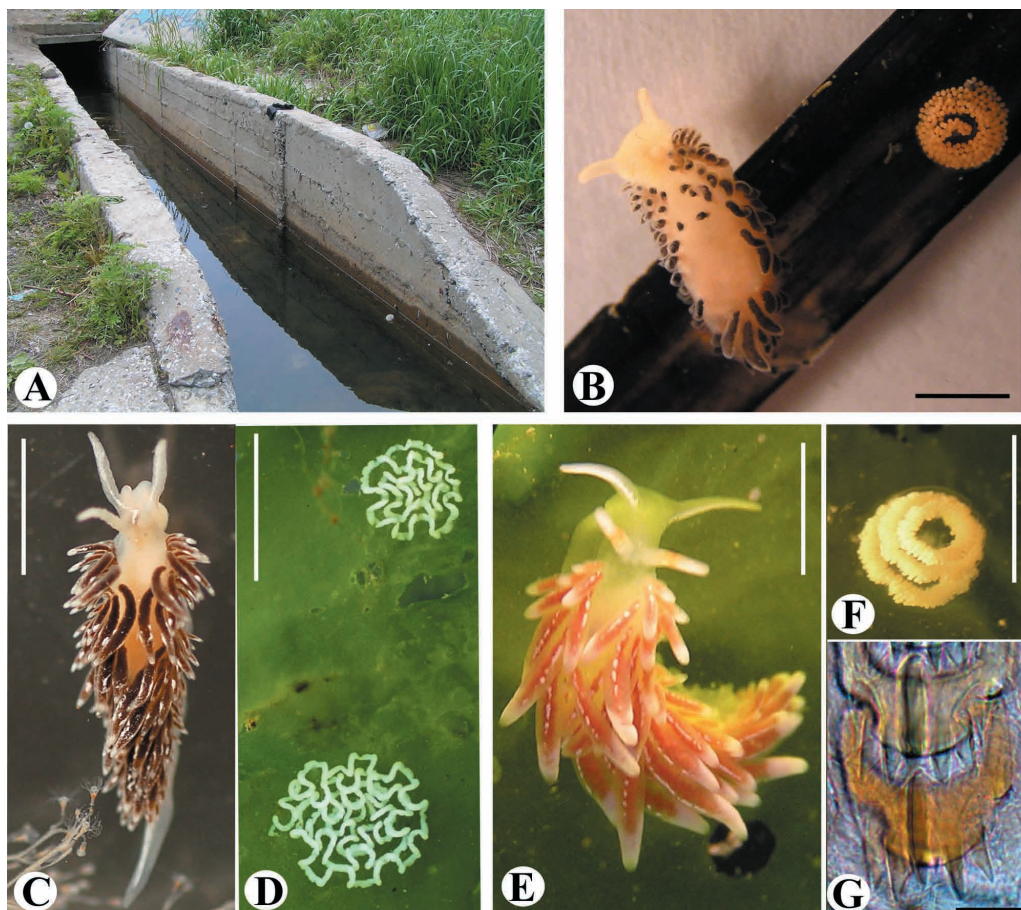


Рис. 2. А – сбросный канал (6 июня 2008 г.); В – *Cuthonella soboli* (особь с поврежденными папиллами и ее кладка); С, D – *Coryphella athodona* (D – кладки); Е–G – *Catriona columbiana* (F – кладка, G – радула). Масштаб: В–F – 5 мм, G – 20 мкм.

Fig. 2. А – discharging canal (6th June, 2008); В – *Cuthonella soboli* (injured specimen and egg mass); С, D – *Coryphella athodona* (D – egg mass); Е–G – *Catriona columbiana* (F – egg mass, G – radula). Scale bar: В–F – 5 mm, G – 20 μ m.

Отряд NUDIBRANCHIA
Семейство **Okadaidae** Baba, 1930

Vayssierea elegans (Baba, 1930)

Изредка встречается на старых слоевищах *Costaria costata* (C.Agardh, 1817) De A. Saunders, 1895, *Saccharina japonica* (Areschoug, 1851) Lane et al., 2006 и *Agarum clathratum* Dumortier, 1822, обросших полихетами-спирорбидами. В зал. Петра Великого один из наиболее обычных видов голожаберных моллюсков.

Особь, обитающие на водорослях, обычно имеют оранжевую или желто-оранжевую окраску, в то время как у особей с нижней поверхности камней окраска тела красная. Один экземпляр, собранный внутри заборного ковша, был абсолютно белым.

Семейство **Dendronotidae** Allman, 1845

Dendronotus frondosus (Ascanius, 1774) s.l.

Неоднократно встречался в сбросном канале зимой, весной и летом, но всегда единично. В зал. Петра Великого встречается спорадически, скоплений не образует.

Семейство **Flabellinidae** Bergh in Carus, 1889

Coryphella verrucosa (M. Sars, 1829)

1 экз. собран автором 6.06.1997 г. в сбросном канале (определение А.В. Мартинова). Половозрелая особь была лишена большей части папилл. В зал. Петра Великого данный вид очень редок.

Coryphella athodona Bergh, 1875

За весь период наблюдений является наиболее обычным видом заднежаберных моллюсков (рис. 2С) как в сбросном канале, так и в заборном ковше. Наибольшие скопления образует весной на *Obelia longissima* (Pallas, 1766) – пищевом объекте данного моллюска. Кладки откладывает на обелии, а также на *U. fenestrata* (рис. 2D) и *C. costata* с марта по май включительно. Крупные особи склонены к каннибализму, объедая у более мелких особей папиллы, ринофоры и оральные щупальца. По моим наблюдениям, каннибализм усиливается при нехватке пищевых объектов. 19.04.1999 г. в заборном ковше было собран 21 экземпляр *C. athodona*, из которых у 4 было повреждено одно из оральных щупалец, а у 2 повреждены папиллы. 14 неповрежденных особей были пересажены в отдельную ёмкость и помещены в холодильную камеру при температуре +4°C. Через сутки у 9 особей было повреждено одно оральное щупальце, а у одной – оба ринофора. Еще через трое суток все особи, кроме самой крупной, были в той или иной степени повреждены. По моим наблюдениям, при копуляции крупные особи «обкусывают» оральные щупальца или ринофоры более мелких партнеров. Нападением подвергается и *C. soboli* (рис. 2B), в то время как *Eubranchus rupium* (Møller, 1842), хотя и питается *O. longissima*, никогда не встречался с поврежденными папиллами. У некоторых особей *C. athodona* папиллы окрашены в зеленовато-буроватый или даже темно-зеленый цвет, что вызвано присутствием в отростках печени хлоропластов водорослей. После 2–3 сут пребывания в темном месте (в холодильнике) зеленоватая окраска полностью исчезает. Со второй половины лета и до января практически не встречается.

Семейство **Tergipedidae** Bergh, 1889

Cuthonella soboli Martynov, 1992

Встречается в сбросном канале зимой и весной на водорослях, но скопления не образует. Кладки встречается на *U. fenestrata* и *Zostera asiatica* Miki, 1932 (рис. 2В) весной. Экология этого вида подробно описана Мартыновым [1992]. Хотя в первоначальном описании вида указано, что типовый материал хранится в Зоологическом музее ДВГУ, он там изначально отсутствовал.

Мартынов [20066] указывает на нахождение в зал. Петра Великого *Cuthonella osyoro* (Baba, 1940), что представляется мне сомнительным. *C. osyoro* описана по одному ювенильному экземпляру с Хоккайдо, сведений о строении половой системы этого вида в литературе нет.

Catriona columbiana (O'Donoghue, 1922)

Найден автором в сбросном канале трижды: 20.06.1997 г. (определение Dr. S. Millen), 9.04.2005 г. и 20.04.2008 г. Все особи отложили кладки (рис. 2F). У особи, собранной в 1997 г., часть папилл утрачена, оральные щупальца очень короткие, что, скорее всего, является результатом нападения *C. athodona*. У особи, собранной в 2005 г., оранжевый пигмент на ринофорах развит слабо (рис. 2Е). Нигде более в северо-западной части Японского моря этот вид найден не был.

Tenellia adspersa (Nordmann, 1844)

Найдена автором в сбросном канале осенью 1995 г. (определение Dr. S. Millen). Нигде более в северо-западной части Японского моря этот вид найден не был.

Семейство **Eubranchidae** Odhner, 1934

Eubranchus rupium (Møller, 1842)

Весной встречался в сбросном канале на *O. longissima*, на которой откладывает кладки. В последние 10 лет был собран всего несколько раз.

Aenigmastyletus alexei Martynov, 1998

Был найден в августе и сентябре 1992 и 1993 гг. в сбросном канале на листьях *Z. asiatica*, обросших гидроидами *O. longissima* и *Clytia edwardsi* Nutting, 1901 [Мартынов, 1998]. После 1994 г. в сбросном канале не встречался. Найден также в б. Бойсмана [Мартынов, 1998] и зал. Восток (наши данные) зал. Петра Великого.

Leostyletus pseudomisakiensis Martynov, 1998

Был найден в августе и сентябре 1992 и 1993 гг. в сбросном канале на листьях *Z. asiatica*, обросших гидроидами *O. longissima* и *C. edwardsi* совместно с

A. alexeii [Мартынов, 1998]. В 1993 г. был обычен, но после 1993 г. не встречался. За пределами типового местонахождения пока не найден. Хотя в первоначальном описании вида указано, что типовый материал хранится в Зоологическом музее ДВГУ, он там изначально отсутствовал.

Семейство **Aeolidiidae** Gray, 1827

Aeolidia papillosa (L., 1761)

Отдельные особи встречались в сбросном канале и заборном ковше. Питается актиниями *Metridium senile* (L., 1761). В зал. Петра Великого обычный вид.

Семейство **Facelinidae** Bergh in Carus, 1889

Hermisenda crassicornis (Eschscholtz, 1831)

Несколько раз был найден летом и осенью в сбросном канале среди водорослей. В зал. Петра Великого не редок.

Обсуждение

Заборный ковш находится в б. Сухопутной – одной из наиболее открытых и прибойных в Уссурийском заливе. Зимой эта бухта практически не замерзает. Водозаборный ковш – единственное место в бухте и ее окрестностях, где вода летом (август) может прогреваться до +26°C, а зимой она покрыта льдом с середины декабря до начала марта. При этом вода в ковше имеет нормальную соленость. В конце августа в ковше происходит массовое размножение акантарий из рода *Acanthometra*. Однако главной особенностью водозаборной системы является то, что из нее для охлаждения котлов ВТЭЦ-2, круглогодично поступает морская вода, которая затем сбрасывается в р. Объяснения. Макробентос, попадая в систему отчистки с глубины 4–5 м, выбрасывается в сбросный канал. Благодаря этому мы имели возможность изучать видовой состав водозаборного ковша не только в теплый, но и в холодный сезоны. Этим можно объяснить обнаружение здесь ряда видов, которые в других районах Японского моря пока не найдены. Несомненный интерес представляет резкое обеднение фауны водозаборного ковша, пришедшее на вторую половину 1990-х гг. Это обеднение совпало с прекращением работы старого водозабора, а также углублением водозаборного ковша. Кроме того, был реконструирован сбросный канал, став менее удобным для исследований. Впрочем, следует помнить, что для заднежаберных моллюсков характерны периодические вспышки численности. Так, в Амурском заливе нами в течение двух лет (2003 и 2004 гг.) наблюдалось массовое размножение *Alderia modesta* (Loven, 1844) [Чернышев, Чабан, 2005], хотя в последующие годы не был отмечен не только этот моллюск, но и его кормовой объект (водоросль *Vaucheria* sp.). Нельзя исключать, что

это связано с заносами личинок из южных частей Японского моря, однако более вероятно, что альдерия – постоянный обитатель зал. Петра Великого, но лишь в отдельные годы она дает вспышки численности. Возможно, в случае нахождения единственной особи *T. adspersa* мы также столкнулись с подобным случаем. Что касается заноса личинок, то примером этого могут быть находки аплизии. В 2005 г. у побережья южного Приморья трижды был обнаружен широко распространенный субтропическо-тропический вид, *Aplysia parvula* Guilding in Mörch, 1863: 2 экз. у о-ва Фуругельма [Чернышев и др., 2006] и один – в б. Киевка (неопубликованные данные – экземпляр хранится в Зоомузее ДВФУ). Остается только сожалеть, что ликвидация сбросного канала в 2012 г. положила конец многолетним наблюдениям за малакофауной водозаборного ковша.

Литература

- Звягинцев А.Ю. 2005. Морское обрастание в северо-западной части Тихого океана. Владивосток: Дальнаука. 432 с.
- Мартынов А.В. 1992. Новый вид голожаберных моллюсков из Японского моря с замечаниями о роде *Cuthonella* (Gastropoda, Opisthobranchia) // Зоологический журнал. Т. 71, вып. 12. С. 18–24.
- Мартынов А.В. 1998. Заднежаберные моллюски (Opisthobranchia) семейства Eubranchidae: таксономическая структура и два новых вида из Японского моря // Зоологический журнал. Т. 77, вып. 7. С. 763–777.
- Мартынов А.В. 2006а. Clade Sacoglossa // Кантор Ю.И., Сысоев А.В. Морские и солоноватоводные брюхоногие моллюски России и сопредельных стран: иллюстрированный каталог. М.: КМК. С. 265–267.
- Мартынов А.В. 2006б. Clade Nudipleura // Кантор Ю.И., Сысоев А.В. Морские и солоноватоводные брюхоногие моллюски России и сопредельных стран: иллюстрированный каталог. М.: КМК. С. 267–294.
- Мартынов А.В., Коришанова Т.А. 2011. Заднежаберные моллюски морей России. Атлас-определитель с обзором биологии. М.: ЗАО «Фитон+». 232 с.
- Чабан Е.М., Мартынов А.В. 2006. Clade Cephalaspidea // Кантор Ю.И., Сысоев А.В. Морские и солоноватоводные брюхоногие моллюски России и сопредельных стран: иллюстрированный каталог. М.: КМК. С. 249–262.
- Чернышев А.В. 1998. *Runcinida marisae* sp. n. (Opisthobranchia; Runcinidae), новый рунцинидный моллюск из Японского моря // Ruthenica (Русский малакологический журнал). Т. 8, № 1. С. 29–32.
- Чернышев А.В., Ратников А.В., Чабан Е.М. 2006. Первые находки «морского зайца» *Aplysia parvula* (Aplysiidae, Opisthobranchia, Gastropoda) в заливе Петра Великого (Японское море) // Биология моря. Т. 32, № 6. С. 445–446.
- Чернышев А.В., Чабан Е.М. 2005. Первые находки *Alderia modesta* (Loven, 1844) (Opisthobranchia, Ascoglossa) в Японском море // Ruthenica (Русский малакологический журнал). Т. 14, № 2. С. 131–134.
- Martynov A.V. 2002. Two new species of the genus *Trinchesia* Ihering, 1879 from the Peter the Great Bay, the Sea of Japan (Nudibranchia, Tergipedidae) with notes on the taxonomy of the family // Ruthenica (Russian Malacological Journal). V. 14, N 2. С. 131–134.

Замечания о типовом материале
***Mactra sulcataria* Deshayes in Reeve, 1854**
(Bivalvia: Mactridae)
и таксономической истории вида

К.А. Лутаенко

*Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН,
Владивосток 690041, Россия
e-mail: lutaenko@mail.ru*

Приведено фотоизображение возможного синтипа *Mactra sulcataria* Deshayes in Reeve, 1854 из коллекции Музея естественной истории в Лондоне и рассмотрена таксономическая и номенклатурная история *Mactra chinensis* Philippi, 1846, младшими субъективными синонимами которого являются *M. sulcataria* и *Mactra carneopicta* Pilsbry, 1904. Тип *M. chinensis* неизвестен и идентификация этого обычного и коммерчески важного вида основана лишь на неиллюстрированном описании и типовом местонахождении. Морфология раковины возможного синтипа *M. sulcataria* и голотипа *M. carneopicta* полностью соответствует принятой ныне концепции вида, хотя возможно разделение его на локальные морфы или подвиды.

Ключевые слова: *Mactra sulcataria* Deshayes in Reeve, 1854, *Mactra chinensis* Philippi, 1846, *Mactra carneopicta* Pilsbry, 1904, типовой материал, таксономия, номенклатура.

Notes on type material
of *Mactra sulcataria* Deshayes in Reeve, 1854
(Bivalvia: Mactridae)
and taxonomic history of the species

K.A. Lutaenko

*A.V. Zhirmunsky Institute of Marine Biology, Far East Branch,
Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690041, Russia
e-mail: lutaenko@mail.ru*

A photograph of the probable syntype of *Mactra sulcataria* Deshayes in Reeve, 1854 from the collection of the Natural History Museum, London is published, and taxonomic and nomenclatural history of *Mactra chinensis* Philippi, 1846 is discussed; junior subjective synonyms of the latter species are *M. sulcataria* and *Mactra carneopicta* Pilsbry, 1904. Type material of *M. chinensis* is unknown and identity of this common and commercially important food species is based on unillustrated description and type locality. Shell morphology of the probable syntype of *M. sulcataria* and the holotype of *M. carneopicta* fully corresponds current species concept of *M. chinensis* although intra-species morphs or subspecies can be recognized.

Key words: Bivalvia, Mactridae, *Mactra sulcataria* Deshayes in Reeve, 1854, *Mactra chinensis* Philippi, 1846, *Mactra carneopicta* Pilsbry, 1904, type material, taxonomy, nomenclature.

Известный французский малаколог Жерар Поль Дехэ (Gérard Paul Deshayes, 1796–1875) опубликовал несколько статей с описанием новых видов двустворчатых моллюсков из коллекции Хьюго Каминга (H. Cuming), величайшего английского коллекционера раковин 19-го столетия. В одной из них [Deshayes, 1854] он описал 14 видов сем. Mactridae, и среди них – *Mactra sulcataria* (рис. 1, 2), без рисунка [l.c., p. 15]. Под этим названием долгое время скрывался один из массовых и коммерчески важных видов мактрин северо-восточной Азии, широко промысливаемый в Японии, Китае и Корее. Согласно подробной синонимии, составленной О.А. Скарлато [1981], под этим эпитетом вид приводился, по меньшей мере, в 15 работах 19 и 20 веков, в том числе известных сводках по Японии К.Э. Лишке [Lischke, 1869] и В. Дункера [Dunker, 1882], а также Л.И. Шренка [Schrenck, 1867], ревизии Mactridae Г.К. Вейнкауффа [Weinkauff, 1881; см. в списке литературы как: Küster, Weinkauff, 1841–1884] и японских, китайских и русских работах. После



Рис. 1. Возможный синтип *Mactra sulcataria* Deshayes in Reeve, 1854 из коллекции Музея естественной истории, Лондон (коллекция Х. Каминга), регистрационный номер № NHMUK 20130005. Рисунок этого экземпляра опубликован Л. Ривом [Reeve, 1854, pl. 2, fig. 5]; воспроизведен в настоящей статье (рис. 2А).

Fig. 1. Probable syntype of *Mactra sulcataria* Deshayes in Reeve, 1854, the Natural History Museum (London), H. Cuming collection (reg. number NHMUK 20130005). A figured specimen [Reeve, 1854, pl. 2, fig. 5]; original drawing is reproduced in this paper below (Fig. 2A).

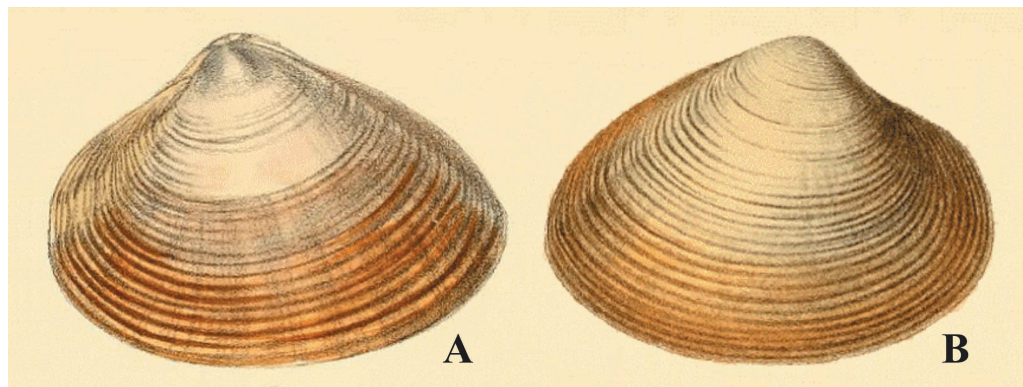


Рис. 2. Изображения *Mactra sulcataria* Deshayes in Reeve, 1854 в работах 19 в.: **A** – Reeve [1854, pl. 2, fig. 5]; **B** – Weinkauff [1881, Taf. 18, Fig. 3]; в списке литературы как: Küster, Weinkauff [1841–1884].

Fig. 2. Illustrations of *Mactra sulcataria* Deshayes in Reeve, 1854 in monographs of the 19th century: **A** – Reeve [1854, pl. 2, fig. 5]; **B** – Weinkauff [1881, Taf. 18, Fig. 3]; in references as: Küster, Weinkauff [1841–1884].

Шренка [l.c.], это название из русских авторов использовали И.Г. Закс [1933] и А.И. Разин [1934], в 1950-е гг. – П.В. Ушаков [1953] и О.А. Скарлато [1955], а затем А.Н. Голиков и О.А. Скарлато [1967] в обширной статье по фауне моллюсков зал. Посьета, первой отечественной статье, детально рассматривавшей фауну моллюсков одного из крупных регионов дальневосточных морей и снабженной многочисленными иллюстрациями. Соответственно, после этих работ на русском языке, а также ряда японских книг и статей по фауне и систематике двустворчатых моллюсков, где фигурировало название *M. sulcataria* (например: Kuroda, Habe [1952]; Yamamoto, Habe [1959]; Shikama [1964]; Habe [1955, 1960, 1970]; Oyama [1973] и др.), это название в советской малакологии укоренилось и в работах экологического, эмбриологического и фаунистического характера (например: Касьянов и др. [1980]; Евсеев [1981] и др.) и использовалось вплоть до начала 1980-х гг.

В литературе, однако, существует значительная номенклатурная путаница по поводу авторства и года опубликования названия *M. sulcataria*. Дело в том, что в 1854 г. известный британский малаколог Лоуэлл Огастас Рив (Lovell Augustus Reeve, 1814–1865) опубликовал очередной том своей монументальной (в двадцати томах) монографии, магнум-опус *Conchologia Iconica*, посвященный роду *Mactra* L., 1767 [Reeve, 1854]. В своих томах Рив иногда изображал (рис. 2) и давал названия видам из статей, представленных в Зоологическом обществе Лондона, хронологически ранее, чем статьи были напечатаны в трудах общества. До публикации статьи читались на заседаниях общества; так, рассматриваемая статья Дэхэ была прочитана 25 января 1853 г. на заседании под председательством д-ра Грэя (Gray), вице-президента. Монография Рива [l.c.] по роду *Mactra* была опубликована в

марте, апреле и мае 1854 г., тогда как работа Дехэ [Deshayes, 1854] была напечатана в июне–июле – страницы с 14 по 16 отпечатаны 27 июня, а страница 17 – 13 июля [Petit, 2007]. Однако на обложках *Proceedings of the Zoological Society of London* указывался предшествующий год – в эти годы задержка в печати трудов общества составляла до года и более, поэтому датировка статей проводится с использованием специальной литературы [Sclater, 1894; Duncan, 1937; и др.]. К сожалению, в отечественной литературе эти нюансы часто игнорировались, что приводило к ошибочной датировке первоописаний, и такие названия видов с неправильной датой затем кочевали из работы в работу. Так, О.А. Скарлато [Голиков, Скарлато, 1967; Скарлато, 1981] приводил обсуждаемый вид как «*Mactra sulcataria* Deshayes, 1853». В то же время, многие японские авторы считали автором вида Л. Рива (например: Hayasaka [1962]; Habe [1958, 1977, 1981], Kuroda et al. [1971]), чему последовал и А.И. Кафанов [1991] (в части вышеперечисленных работ *M. sulcataria* приводился как синоним *Mactra chinensis* Philippi, 1846 – см. ниже о последнем названии). Очевидно, что в этом случае японские малакологи следовали статье Дж. Томлина [Tomlin, 1924], который обратил внимание на разницу в датах опубликования новых видов мактрид Дехэ и Рива и категорично утверждал: «... a comparison of dates shows that in every case Reeve must stand as the author» [l.c., p. 134] и привел, в числе других, название *M. sulcataria*. Европейские авторы 19-го в. приписывали авторство названия Дехэ [Schrenck, 1867; Lischke, 1869; Weinkauff, 1881 (Küster, Weinkauff [1841–1884]); Pilsbry, 1895], чему последовали в начале 20 в. японские палеонтологи С. Токунага [Tokunaga, 1906] и М. Йокояма [Yokoyama, 1922, 1927].

Японский малаколог А. Мацукума [Matsukuma, 2001] обратил внимание, что описания новых видов мактр в работах Дехэ и Рива практически совпадают. Иными словами, описания Дехэ послужили основой для описаний Рива, будучи местами лишь несколько сокращены. Так, Мацукума [l.c.] проделал текстуальный анализ описаний для *Mactra veneriformis* Deshayes in Reeve, 1854 (= *M. quadrangularis* Deshayes in Reeve, 1854 non Wood, 1828) и составил таблицу, где впервые привел названия японских мактрид с таким авторством, в том числе и *M. sulcataria*. Это подтверждает рис. 3, где приведены первоописания Дехэ и Рива. Как справедливо отмечает Р. Петит [Petit, 2007], даже если бы первоописания не совпадали почти полностью, сам факт, что Рив цитировал Дехэ (указывая «Deshayes, Pro. Zool. Soc. 1854»), говорит о том, что описания Рива были скопированы из рукописи Дехэ. Таким образом, правильно авторство обсуждаемого и ряда других мактрид следует приводить как «Deshayes in Reeve, 1854». Возможный типовой материал (1 полная раковина), хранящийся в Музее естественной истории (Лондон) (регистрационный номер № NHMUK 20130005; рис. 1), сопровождается этикетка, где указано «*Mactra sulcataria*, Desh.; P.Z.S. 1853. 15; probably type; specimen figd. in C.I. VII pl. ii, f. 5» (P.Z.S. = *Proceedings of the Zoological Society [of London]*; C.I. = *Conchologia Iconica*) (по сообщению д-ра David Reid, эл. почта от 8.07.2014 г.,

2. *MACRA SULCATARIA*, Desh. *M. testa ovato-transversa, sub-æquilaterali, turgidula, utraque extremitate æqualiter obtusa, transversim sulcata, ad apices lævigata, flava; umbonibus depressis, violaceis, albo triradiatis, lunula areaque magnis, eleganter plicatis; valvis intus albo-flavescentibus; cardine angusto; foveola ligamenti obliqua; dentibus lateralibus compressis, brevibus.*
Hab. —? Coll. Cuming.

Species 5. (Mus. Cuming.)
MACRA SULCATARIA. Mact. testâ ovato-transversâ, sub-æquilaterali, turgidulâ, utrâque extremitate æqualiter obtusâ, transversim sulcatâ, ad umbones lævigatâ, flavâ, umbonibus depressis, violaceis, albo radiatis; lunulâ areâque magnis, eleganter plicatis; valvis intus albo-flavescentibus; cardine angusto, fossulâ ligamenti obliquâ; dentibus lateralibus compressis, brevibus.

Рис. 3. Описания *Macra sulcataria* Deshayes in Reeve, 1854 в статье Ж.П. Дехэ [Deshayes, 1854, p. 15] (вверху) и монографии Л. Рива [Reeve, 1854, species 5] (внизу).

Fig. 3. Descriptions of *Macra sulcataria* Deshayes in Reeve, 1854 in Deshayes [1854, p. 15] (above) and in Reeve [1854, species 5] (below).

почерк на этой этикетке принадлежит известному британскому малакологу John Read le Brockton Tomlin (1864–1954), автору вышеупомянутой статьи по мактридам). Рисунок этого экземпляра опубликован Л. Ривом [Reeve, 1854, pl. 2, fig. 5] и воспроизведен в настоящей статье (рис. 2А).

Другая проблема в первоописании этого вида – отсутствие данных о типовом местонахождении. На этикетке, сопровождающей возможный типовой лот, указано «Sandwich Is.» – Сэндвичевы острова, название, данное Джеймсом Куком Гавайским островам. Однако ареал вида включает север Китая, Корею (Желтое и Японские моря), Японию (от Кюсю до Хоккайдо), в российских водах Японского моря – от зал. Петра Великого до зал. Накатова (Татарский пролив), западный Сахалин, в Охотском море – зал. Анива, юго-восточный Сахалин и Южно-Курильское мелководье у островов Кунашир и Шикотан [Скарлато, 1981; Дуленина, 2013; Min et al., 2004; Qi, 2004; и др.]. В будущем, если будет установлен лекто-тип *M. sulcataria* (часть материалов Дехэ может также храниться в Национальном музее естественной истории в Париже), желательно обозначение типового местонахождения как северный Китай.

На несколько лет раньше Дехэ [l.c.], немецкий малаколог Рудольф А. Филиппи описал из Китая без иллюстраций *M. chinensis* («Patria: China» – Philippi [1846, p. 73]; цитируется в списке литературы как: Philippi [1844–1850]). Этот вид был пропущен в ревизиях мактрид 19-го века Л.А. Рива [Reeve, 1854] и Г.К. Кюстера и Г.К. Вейнкауффа [Küster, Weinkauff, 1841–1884], а в большой ревизии Э. Лами [Lamy, 1917–1918] рассматривался как молодая форма *Maetra grandis* Gmelin, 1791, хорошо известного и четко отличающегося тропического индо-пацифического вида [Huber, 2010]. Типовой материал *M. chinensis* должен находиться в Национальном музее естественной истории Чили в Сантьяго (Museo Nacional de Historia Natural de Chile), где Р.А. Филиппи работал с 1851 г., однако, несмотря на наличие в каталоге музея возможного синтипа (MNHNS 51632), он не был обнаружен в коллекции в марте 2014 г. (сообщение по эл. почте от д-ра Alan Kabat, 5.07.2014 г.). Таким образом, идентификация этого вида как *M. chinensis* основана в настоящее время на первоописании, больших размерах и типом местонахождения (Китай); никаких более или менее соответствующих морфологии этого вида описаний не найдено в литературе, опубликованной до 1846 г. (сообщение по эл. почте д-ра М. Huber, 3.07.2014 г.).

По-видимому, одними из первых обратили внимание на конспецифичность *M. sulcataria* и *M. chinensis* А. Грабау и С. Кин [Grabau, King, 1928]¹ в первой детальной монографии по фауне моллюсков Китая (до этого были известны лишь разрозненные статьи, в которых приводились двустворчатые моллюски из китайских морей, в отличие от важных монографий, напечатанных немецкими и американскими авторами по фауне прилежащей Японии в 19 в. – К. Лишке, В. Дункера и Г. Пилсбри: об истории изучения малакофауны Японии см.: Cosel [1998]). Эти авторы приводили рассматриваемый вид как «*Trigonella (Maetra) chinensis* Philippi» [l.c., p. 189], без упоминания какой-либо синонимии. Постепенно точка зрения о конспецифичности *M. chinensis* и *M. sulcataria* утвердилась в японской [Kuroda et al., 1971; Higo, 1973; Habe, 1977; и др.], корейской [Yoo, 1976; и др.] и китайской [Zhao et al., 1982; Qi et al., 1989; Qi, 2004] литературе, а затем и в советской: впервые это название было использовано в книге Г.Н. Воловой и О.А. Скарлато [1980]. Столь поздняя синонимизация этих видов, очевидно, была вызвана отсутствием рисунка в работе Р. Филиппи.

Американский малаколог Г. Пилсбри [Pilsbry, 1904, p. 550, pl. 39, figs. 1–3] по коллекции известного японского малаколога Й. Хирасе описал с северного Хоккайдо (типичное местонахождение: Wakatsuuri, Kitami) еще один вид мактрид, *Maetra carneopicta* Pilsbry, 1904. Первописание («Shell oval, the beaks slightly in front of the middle; moderately thin, pure white inside; externally profusely painted with flesh-colored rays on a whitish ground, covered with a very thin yellow cuticle toward the margins. Anterior and posterior dorsal areas closely and deeply radially sulcate,

¹ Публикации книги предшествовала серия статей в журналах и небольшая брошюра, напечатанные в 1927–1928 гг., этот вопрос подробно разобран в статье Ю. Коэна с соавт. [Coan et al., in press].

and the lower part of the anterior half is concentrically irregularly sulcate; the rest of the surface being smooth. The pallial sinus is very short and semicircular, the muscle-impressions and pallial line but faintly marked. The hinge is that of the typical group of *Macra*. Length 60, alt. 45, diam. 28.5 mm» – l.c., p. 550), размеры и изображение голотипа (Academy of Natural Sciences, Philadelphia – ANSP no. 86294) в цвете [Higo et al., 2001, fig. B 848s] полностью соответствуют *M. chinensis*. Э. Лами [Lamy, 1917–1918] рассматривал *M. carneopicta* как близкий к *M. sulcataria*. В дальнейшем *M. carneopicta* был синонимизирован с *M. chinensis* [Скарлато, 1981; Yoo, 1976; Habe, 1977; и др.]. Однако ранее Т. Хабе [Habe, 1970, p. 157] упоминал его как подвид в тексте описания *M. chinensis*, что, по-видимому, отражает некоторую морфологическую гетерогенность вида. В частности, предварительные морфологические наблюдения показывают, что в северной части Японского моря раковина мактры коричневато-фиолетовая с яркими (если раковина не подвергалась посмертным изменениям), коричневыми или фиолетово-пурпурными радиальными лучами, что хорошо видно на цветных фотографиях [Явнов, 2000; Евсеев, Яковлев, 2006; Дуленина, 2013; Habe, 1970; Lutaenko, 2005; Lutaenko, Noseworthy, 2012]; радиальные лучи видны даже на ископаемых раковинах [Ogasawara et al., 1986, pl. 64, fig. 10]. В южной части моря встречается как эта морфа, так и другая, с бледной наружной окраской, желтоватого цвета и с полным отсутствием коричневых или фиолетовых лучей. Такая морфа изображена в ряде корейских и китайских работ [Kwon et al., 2001; Qi, 2004; Xu, Zhang, 2008], а М. Хубер [2010, p. 439] поместил рядом фотографии обеих контрастирующих форм рядом, но без комментариев. А.А. Реунов с соавт. [2014] показали, что китайской мактре свойственен гетероморфизм, выражающийся в наличии трех вариантов сперматозоидов, а анализ нуклеотидной последовательности митохондриального гена COI показал, что *M. chinensis* из Желтого и Японского морей представлена тремякладами. Еще ранее на генетическую гетерогенность мактры указали китайские авторы [Ni et al., 2011], изучая ее популяции из Желтого моря. Однако вопрос о существовании подвидов или даже, как отмечают А.А. Реунов с соавт. [2014], близких к *M. chinensis* видов, требует более детальных исследований. Учитывая промысловое значение этого вида [Явнов, 2000; Егорова, Сиренко, 2010], молекулярно-таксономическое изучение мактры необходимо продолжить с привлечением материалов из Кореи и Японии.

Благодарности

Я искренне признателен г-же Андреје Салвадор (Andreia Salvador), куратору морских моллюсков (Отдел наук о жизни, Музей естественной истории, Лондон, Великобритания) за присылку фотографий возможного синтипа *Macra sulcataria* Deshayes in Reeve, 1854. Д-ра Маркус Хубер (Markus Huber) (Институт эволюционной биологии и исследований окружающей среды, Университет Цюриха, Швейцария), Юджин Коэн (Eugene V. Coan) (Пало-Альто, США), Элэн Кэбэт (Alan R.

Kabat) (Музей сравнительной зоологии, Гарвардский университет, США) и Дэвид Рид (David G. Reid) (Отдел наук о жизни, Музей естественной истории, Лондон, Великобритания) консультировали меня по вопросам номенклатуры, датирования публикаций, наличия типов и прислали ряд необходимых статей и ценных сведений. И.Е. Волвенко (Зоологический музей ДВФУ, Владивосток) оказала помощь в подготовке иллюстраций, за что я ей очень благодарен.

Литература

- Волова Г.Н., Скарлато О.А. 1980. Двустворчатые моллюски залива Петра Великого. Владивосток: Дальневосточное книжное изд-во. 95 с.
- Голиков А.Н., Скарлато О.А. 1967. Моллюски залива Посыет (Японское море) и их экология // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 42. С. 5–154.
- Дуленина П.А. 2013. Видовой состав двустворчатых моллюсков западной части Татарского пролива Японского моря // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. Вып. 17. С. 27–78.
- Егорова Э.Н., Сиренко Б.И. 2010. Промысловые, перспективные для промысла и кормовые беспозвоночные российских морей. М.–С.-Петербург: КМК. 285 с.
- Евсеев Г.А. 1981. Сообщества двустворчатых моллюсков в послеледниковых отложениях шельфа Японского моря. М.: Наука. 160 с.
- Евсеев Г.А., Яковлев Ю.М. 2006. Двустворчатые моллюски дальневосточных морей России. Владивосток: Поликон. 120 с.
- Закс И.Г. 1933. Морские беспозвоночные Дальнего Востока. М.–Хабаровск: Дальневосточное краевое изд-во. 115 с.
- Касьянов В.Л., Медведева Л.А., Яковлев С.Н., Яковлев Ю.М. 1980. Размножение иглокожих и двустворчатых моллюсков. М.: Наука. 207 с.
- Кафанов А.И. 1991. Двустворчатые моллюски шельфов и континентального склона северной Пацифики: аннотированный указатель. Владивосток: ДВО АН СССР. 198 с.
- Реунов А.А., Лутаенко К.А., Захаров Е.В., Вехова Е.Е., Реунова Ю.А., Александрова Я.Н., Шарина С.Н., Адрианов А.В. 2014. У двустворчатого моллюска *Macra chinensis* генетическая дивергенция сопряжена с возникновением диспропорционального гетероморфизма мужских гамет // Доклады Академии наук. Т. 455, № 5. С. 606–609.
- Разин А.И. 1934. Морские промысловые моллюски южного Приморья // Известия Тихоокеанского научного института рыбного хозяйства. Т. 8. С. 1–110.
- Скарлато О.А. 1955. Двустворчатые моллюски – Bivalvia (= Lamellibranchiata, Pelecypoda) // Атлас беспозвоночных дальневосточных морей СССР. М.–Л.: Изд-во АН СССР. С. 185–198.
- Скарлато О.А. 1981. Двустворчатые моллюски умеренных широт западной части Тихого океана // Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим институтом АН СССР. Вып. 126. С. 1–479.
- Ушаков П.В. 1953. Фауна Охотского моря и условия ее существования. М.: Изд-во АН СССР. 459 с.
- Явнов С.В. 2000. Атлас двустворчатых моллюсков дальневосточных морей России. Владивосток: Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр. 167 с.
- Coan E.V., Lutaenko K.A., Zhang J., Sun Q. The molluscan taxa of A.W. Grabau & S.G. King (1928) and their types // Malacologia (in press).
- Cosel, R., von. 1998. Mayor Lischke and the Japanese marine shells. A bio-bibliography of Carl Emil Lischke and a brief history of marine malacology in Japan with bibliography // Yuriyagai (Journal of the Malacozoological Association of Yamaguchi). V. 6, N 1. P. 7–50.
- Deshayes G.P. 1854. Descriptions of fourteen new species of *Macra*, in the collection of Mr. Cuming // Proceedings of the Zoological Society of London. Pt. 21 (for 1853). P. 14–17.

- Duncan F.M. 1937. On the dates of publication of the Society's 'Proceedings,' 1859–1926, ... with an appendix containing the dates of publication of 'Proceedings' 1830–1858 compiled by the late F.H. Waterhouse, and of the 'Transactions,' 1833–1869, by the late Henry Peavot, originally published in P.Z.S. 1893, 1913 // Proceedings of the Zoological Society of London for 1937 [A](1). P. 71–84.
- Dunker G. [W.]. 1882. Index Molluscorum Maris Japonici. Cassel: Th. Fischer. 301 S. (Novitates Conchologicae. Abbildung und Beschreibung neuer Conchylien. Supplement 7).
- Grabau A.W., King S.G. 1928. Shells of Peitaiho. Second Edition. Peking: Peking Society of Natural History (Hand-Book N 2). 279 p.
- Habe T. 1955. Fauna of Akkeshi Bay. XXI. Pelecypoda and Scaphopoda // Publications of the Akkeshi Marine Biological Station. N 4. P. 1–31.
- Habe T. 1958. Report on the Mollusca chiefly collected by the S.S. Sôyô-Marû of the Imperial Fisheries Experimental Station on the continental shelf bordering Japan during the years 1922–1930. Part 4. Lamellibranchia (2) // Publications of the Seto Marine Biological Laboratory. V. 8, N 1. P. 19–52.
- Habe T. 1960. Pelecypod shell remains in Tanabe Bay, Wakayama Prefecture // Records of Oceanographic Works in Japan. Special N 4. P. 39–51.
- Habe T. 1970. Common Shells of Japan in Color. Osaka: Hoikusha. 223 p. [In Japanese].
- Habe T. 1977. Systematics of Mollusca in Japan. Bivalvia and Scaphopoda. Tokyo: Hokuryukan. 372 p. [In Japanese].
- Habe T. 1981. Bivalvia: A Catalogue of Molluscs of Wakayama Prefecture, the Province of Kii. I. Bivalvia, Scaphopoda and Cephalopoda // Publications of the Seto Marine Biological Laboratory, Special Publication Series. V. 7, N 1. P. 25–222.
- Hayasaka S. 1962. Summary of the geology and paleontology of the Atsumi Peninsula, Aichi Prefecture, Japan // Science Reports of the Tohoku University, 2nd Series (Geology). Special Vol. N 5. P. 195–217.
- Higo S. 1973. A Catalogue of Molluscan Fauna of the Japanese Islands and the Adjacent Area. Nagasaki: Nagasaki Seibutsu Gakkai. 397+61 pp. (index). [In Japanese].
- Higo S., Callomon P., Goto Y. 2001. Catalogue and Bibliography of the Marine Shell-bearing Mollusca of Japan. Type Figures. Osaka: Elle Scientific Publications. 208 p.
- Huber M. 2010. Compendium of Bivalves. A Full-Color Guide to 3,300 of the World's Marine Bivalves. A Status on Bivalvia after 250 Years of Research. Hackenheim: ConchBooks. 901 p.
- Kuroda T., Habe T. 1952. Check List and Bibliography of the Recent Marine Mollusca of Japan. Tokyo: L.W. Stach. 210 p.
- Kuroda T., Habe T., Oyama K. 1971. The Sea Shells of Sagami Bay, Collected by His Majesty the Emperor of Japan. Tokyo: Maruzen. 741 p. [In Japanese] + 489 p. [In English].
- Küster H.C., Weinkauff H.C. 1841–1884. Die Gattung *Macra* // Systematisches Conchylien-Cabinet von Martini und Chemnitz. Bd. 11, Abt. 2. Nürnberg: Verlag von Bauer und Raspe. S. 1–124, 36 Taf. (Küster: S. 1–8, Taf. 2–4, **1841**; Küster: Taf. 5, **1842**; Weinkauff: S. 1–8, Taf. 1, 6, **1879**; Weinkauff: S. 9–36, Taf. 7–12, **1880**; Weinkauff: S. 37–68, Taf. 13–24, **1881**; Weinkauff: S. 69–92, Taf. 25–30, **1882**; Weinkauff: S. 93–124, Taf. 31–36, **1884**). [In German and Latin]. (collation: http://www.malacological.org/2004_malacology.html).
- Kwon O.K., Min D.K., Lee J.R., Lee J.S., Je J.G., Choe B.L. 2001. Korean Mollusks with Color Illustrations. Busan: Hanguel. 332 p. [In Korean].
- Lamy E. 1917–1918. Révision des Mactridae vivants du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris // Journal de Conchyliologie. V. 63, N 3. P. 173–275 (November 30, 1917); V. 63, N 4. P. 291–411 (February 28, 1918).
- Lischke C.E. 1869. Japanische Meeres-Conchylien. Ein Beitrag zur Kenntnis der Mollusken Japan's, mit besonderer Rücksicht auf die geographische Verbreitung derselben. I. Kassel: Theodor Fischer. 192 S.
- Lutaenko K.A. 2005. Bivalve mollusks of Ussuriysky Bay (Sea of Japan). Part 1 // Bulletin of the Russian Far East Malacological Society. V. 9. P. 59–81.
- Lutaenko K.A., Noseworthy R.G. 2012. Catalogue of the Living Bivalvia of the Continental Coast of the Sea of Japan (East Sea). Vladivostok: Dalnauka. 247 p.
- Matsukuma A. 2001. On the authorship of some Japanese mactrid species (Mollusca: Bivalvia) // Chiribotan (Newsletter of the Malacological Society of Japan). V. 32, N 1/2. P. 5–9. [In Japanese with English abstract].

- Min D.-K., Lee J.-S., Koh D.-B., Je J.-G. 2004. Mollusks in Korea. Seoul: Min Molluscan Research Institute. 566 p. [In Korean].
- Ni L., Li Q., Kong L. 2011. Microsatellites reveal fine-scale genetic structure of the Chinese surf clam *Macra chinensis* (Mollusca, Bivalvia, Mactridae) in northern China // *Marine Ecology*. V. 32. P. 488–497.
- Ogasawara K., Masuda K., Matoba K. (Eds.). 1986. Neogene and Quaternary Molluscs from the Akita Oil-field, Japan. Akita: Akita Univ., etc. 310 p. [In Japanese].
- Oyama K. 1973. Revision of Matajira Yokoyama's type Mollusca from the Tertiary and Quaternary of the Kanto area // *Palaeontological Society of Japan, Special Papers*. N 17. P. 1–148.
- Petit R.E. 2007. Lovell Augustus Reeve (1814–1865): malacological author and publisher // *Zootaxa*. N 1648. P. 1–120.
- Philippi R.A. 1844–1850. [Monograph on] *Macra* // R.A. Philippi. *Abbildungen und Beschreibungen neuer oder wenig gekannter Conchylien*. Cassel: Theodor Fischer. Bd. 1(7). S. 165–167, Taf. 1, October 1844; Bd. 2(3). S. 71–74, Taf. 2, February 1846; Bd. 3(8). S. 135–138, Taf. 3, November 1850. (In total, three volumes of *Abbildungen und Beschreibungen* in 1842–1851: Bd. 1, 204 S.; Bd. 2, 231 S.; Bd. 3, 81+138 S.).
- Pilsbry H.A. 1895. Catalogue of the Marine Mollusks of Japan with Descriptions of New Species and Notes on Others Collected by Frederick Stearns. Detroit: Frederick Stearns. 196 p.
- Pilsbry H.A. 1904. New Japanese marine Mollusca: Pelecypoda // *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*. V. 56, N 2. P. 550–561.
- Qi Z. (Ed.). 2004. Seashells of China. Beijing: China Ocean Press. 418 p.
- Qi Z., Ma X., Wang Z., Lin G., Xu F., Dong Z., Lu D. 1989. Mollusca of Huanghai and Bohai. Beijing: Agricultural Publishing House. 309 p. [In Chinese].
- Reeve L.A. 1854. Monograph of the genus *Macra* // L.A. Reeve. *Conchologia Iconica; or, Illustrations of the Shells of Molluscous Animals [Conchologia Iconica; a Complete Repertory of Species]*. Volume 8. London: Reeve, Brothers, etc. 21 pls. + unpaginated pages with text. [Pls. 2–5: March 1854; pls. 1, 6–14: April 1854; pls. 15–21, May 1854].
- Schrenck L., von. 1867. Mollusken des Amur-Landes und des Nordjapanischen Meeres // *Reisen und Forschungen im Amur-Lande in den Jahren 1854–1856 im Auftrage der Kaiserl. Akademie der Wissenschaften zu St. Petersburg ausgeführt und in Verbindung mit mehreren Gelehrten*. Bd. 2. Zoologie: Lepidopteren, Coleopteren, Mollusken. S. 259–974.
- Sclater W.L. 1894. List of dates of delivery of the sheets of the 'Proceedings' of the Zoological Society of London, from the commencement in 1830 to 1859 inclusive // *Proceedings of the Zoological Society of London for 1893*. P. 435–440.
- Shikama T. 1964. Selected Shells of the World Illustrated in Colours [II]. Tokyo: Hokuryu-kan. 212 p. [In Japanese].
- Tokunaga S. 1906. Fossils from the environs of Tokyo // *Journal of the College of Science, Imperial University of Tokyo*. V. 21. P. 1–96.
- Tomlin J.R., le B. 1924. Notes on some Mactridae // *Journal of Conchology*. V. 17, N 5. P. 134–136.
- Zhao R.-Y., Cheng J.-M., Zhao D.-D. 1982. Marine Molluscan Fauna of Dalian. Beijing: Ocean Press. 167 p. [In Chinese].
- Xu F., Zhang S. 2008. An Illustrated Bivalvia Mollusca Fauna of China Seas. Beijing: Science Press. 336 p. [In Chinese].
- Yamamoto G., Habe T. 1959. Fauna of shell-bearing mollusks in Mutsu Bay. *Lamellibranchia* (2) // *Bulletin of the Marine Biological Station of Asamushi*. V. 9, N 3. P. 85–122.
- Yokoyama M. 1922. Fossils from the Upper Musashino of Kazusa and Shimosa // *Journal of the College of Science, Tokyo Imperial University*. V. 44. P. 1–200.
- Yokoyama M. 1927. Mollusca from the Upper Musashino of Tokyo and its suburbs // *Journal of the College of Science, Tokyo Imperial University*. Section II. Geology, Mineralogy, Geography, Seismology. V. 1, Pt. 10. P. 391–437.
- Yoo J.-S. 1976. Korean Shells in Colour. Seoul: Il Ji Sa. 196 p. [In Korean].

Introduction to the history of malacology in China

Zhang Junlong, Zhang Shuqian, Xu Fengshan, Zhang Suping

*Department of Marine Organism Taxonomy and Phylogeny,
Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Qingdao 266071, China
e-mail: zhangjl@qdio.ac.cn*

Although the history of mollusk utilization is long in China, modern malacological studies started very recently compared with those in western countries. Because most early books, papers and reports on Mollusca in China were written in Chinese, these early research studies were unknown to foreign scholars. Nowadays, malacological studies are well developed and cover almost every field within this domain. The history of malacology in China is briefly summarized, with research conducted from 1920s–1980s emphasized.

Key words: China, malacology, history, taxonomy.

Введение в историю малакологии Китая

**Чжан Цзюньлун, Чжан Шуцян, Сюй Феньшань,
Чжан Сунин**

*Отдел систематики и филогении морских организмов,
Институт океанологии КАН, Циндао 266071, КНР
e-mail: zhangjl@qdio.ac.cn*

Хотя использование моллюсков в Китае имеет длительную историю, современные малакологические исследования начались относительно недавно, в сравнении с таковыми в западных странах. Поскольку наиболее ранние книги, статьи и сообщения о моллюсках Китая были написаны на китайском языке, эти исследования были малоизвестны иностранным ученым. В настоящее время, малакологические исследования очень развиты во всех областях этой науки. В статье кратко описана история малакологии в Китае, в особенности исследования, проведенные в период 1920–1980-х гг.

Ключевые слова: Китай, малакология, история, систематика.

The utilization of molluscs by ancient Chinese peoples

The observations and utilization of molluscs in China began as far back as 50,000 years ago in the Stone Age. Before 1500 BC, shells of Cypraeidae, such as *Monetaria moneta* (Linnaeus, 1758), *Monetaria annulus* (Linnaeus, 1758), *Cypraea tigris* Linnaeus, 1758, *Erronea erronea* (Linnaeus, 1758), were used as money, with tens of thousands of these shells found in prehistoric graves. The earliest record of molluscs in a book can be traced to the oldest surviving Chinese dictionary, *Erya*, in the 3rd century BC [Liu, 2007]. In feudal China, shells were recorded in many ancient books based on their nutritional, medicinal and decorative values. The morphological features, habits and characteristics of mud snails, river clams, razor clams, giant clams,

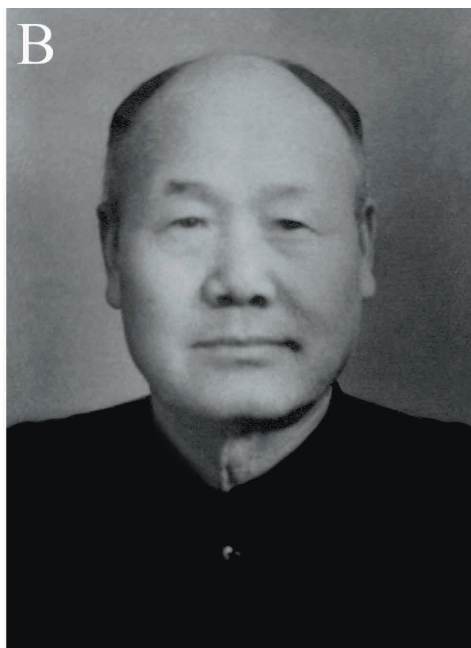
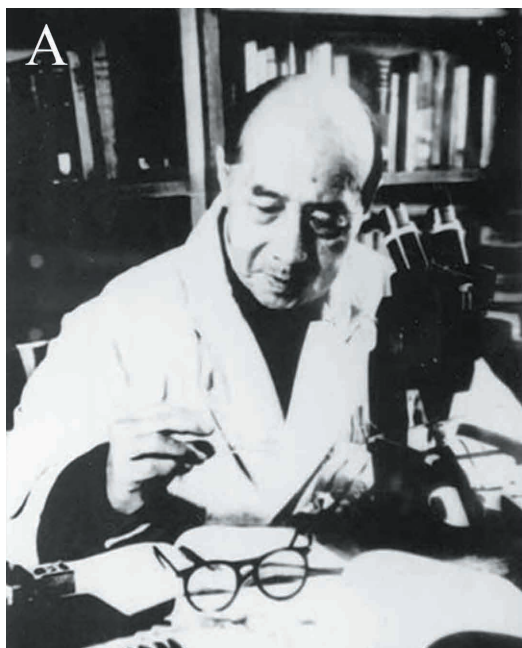
oysters and squids were correctly described. More than 30 molluscs were recorded as natural medicines in *Compendium of Materia Medica*, a traditional Chinese book on herbs by Li Shizhen during the Ming Dynasty [Xie, Lin, 1986]. It is noteworthy that Chinese people mastered the skills of artificial culturing of oysters for food [Qi, 2004] and river clams for pearls [Liu, 2007] as early as 2,000 years ago.

Early works by foreign scientists

Modern malacological studies in China started very late, and many early works were done by foreigners. During the 18th to 19th century, some foreign scholars, merchants and missionaries came to China. They collected many shells from China and took them home or sent them to institutions and museums for research. Chinese shells were then reported in scattered papers, monographs and reports by foreign malacologists [Yen, 1941a; Tchang et al., 1963]. Some research vessels also came to Chinese seas to conduct surveys, such as the voyage of the H.M.S. *Samarang*, the voyage of the H.M.S. *Challenger*, the Dutch *Siboga* expedition and expeditions of some American vessels [Xu, Zhang, 2011; Yen, 1944]. Many specimens, including type materials collected from China, are deposited in museums of the U.S.A., Great Britain, France and Germany. For example, nearly a thousand species of Gastropoda are deposited in the Natural History Museum in London [Qi, 1979].

The start of Chinese modern malacology

Until the 1920s, the Science Society of China, Institute of Zoology, National Academy of Peiping, and the Fan Memorial Institute of Biology were established. Chinese researchers, Ping Chi (1886.4.9–1965.2.21), Sohtsu Gee King (also spelled as “Sho-Tsu G. King”, or “Chin Shao-Chi”) (1886–1949), Teng-Chien Yen (also “John Teng-Chien Yen”) (1903.2.15–1972.2.4) [Anonymous, 1972], and Tchang Si (1897.1.10–1967.7.10), conducted systematic investigations of molluscs (see Figure). A German-American scientist Amadeus William Grabau (1870.1.9–1946.3.20) and a Chinese malacologist Sohtsu G. King made the first scientific study of shells of Peitaiho, now known as Beidaihe, Heibei Province [Grabau, King, 1927–1928, 1928] (E.V. Coan et al., in preparation). Sohtsu G. King and Ping Chi reported molluscan shells from Hong Kong [King, Ping, 1931–1936], and found a new species of scaphopods from Peitaiho [King, Ping, 1935]. Ping Chi, zoologist, educationist, and one of the great founders of Chinese modern biology, also studied the gastropods of the Chinese coast [Ping, Yen, 1932a]; the freshwater and terrestrial snails from Peiping (Beijing), Hopei (Hebei), Kirin (Jilin) [Ping, Yen, 1932b], Sin-King (Xinjiang), Kansu (Gansu) [Ping, 1932; Ping, Yen, 1933], and Anhui [Ping, 1938] provinces; and the fossil



A, Ping Chi (秉志); **B**, Tchang Si (张玺); **C**, Qi Zhongyan (Tsi Chung-Yen) (齐钟彦) (left) and Ma Xiutong (Ma Siu-Tung) (马绣同) (right).

mollusks of Mongolia [Ping, 1930, 1931]. The Chinese-American researcher Teng-Chien Yen studied the marine gastropods from Amoy (Xiamen) [Yen, 1933], the South China Sea [Yen, 1935a, 1936a] and Shantung (Shandong) Peninsula [Yen, 1936b]; land and freshwater mollusks [Yen, 1941b, c, 1943a, 1948]; and Tertiary and Quaternary mollusks [Yen, 1935b, 1936c, 1943b]. He also reported on the Chinese gastropods in the Senckenberg Museum, Germany [Yen, 1939], the British Museum (Natural History) [Yen, 1942], and some unfigured types in the U.S.A. [Yen, 1944]; more Yen's publications see: Zapfe [1973].

After obtaining a Ph.D. in France in 1931, Tchang Si, who is considered as the founder of Chinese malacology, returned to China and continued his study on opisthobranchs [Tchang, 1934a,b], oysters [Tchang, Xiangli, 1937] and prosobranchs [Tchang et al., 1940]. Tchang Si was also in charge of the first systematic investigation of marine organisms in Jiaozhou Bay in China during 1935–1936. Most reports of this investigation involved mollusks [Tchang, 1935; Tchang, Xiangli, 1936; Tchang, Ma, 1936, 1949]. The research results laid the foundation not only for malacology, but also for marine biology and ecology in China.

When the Institute of Zoology moved from Peking (Beijing) to Kunming after the breakout of the Anti-Japanese War, Tchang Si held the post of Director. During this time, Qi Zhongyan (Tsi Chung-Yen) (1920.3.12–2013.11.16), who later became another important malacologist, began to study mollusks. Tchang Si and his colleagues conducted comprehensive investigation of Kunming Lake and studied the snail *Margarya* Nevill, 1877 [Tchang, Cheng, 1945; Tchang, Tsi, 1949; Tchang, Hsia, 1949].

Rapid growth of Chinese malacology

After the founding of the People's Republic of China, scientific research institutes were reorganized. On August 1, 1950, the Department of Marine Biology, Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, was established in Qingdao, which is the predecessor of the Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences. Tchang Si unhesitatingly gave up his job in Beijing and moved to Qingdao with some of his books, papers and shell collections to work as a Deputy Director. Among the other malacologists, who came to Qingdao, were Qi Zhongyan, Li Jiemin (Li Kie-Min), and Ma Xiutong (Ma Siu-Tung) (1912–1999) (Fig.). Later, the malacologists formed a molluscan research group, which studied the taxonomy, biogeography, morphology, and ecology of marine molluscs.

As the head of the Chinese side of the Sino-Soviet joint marine organism investigative team, Tchang Si led investigations of the intertidal zone along the coasts of Qingdao, Tanggu, Dalian, Zhoushan, Zhanjiang and Hainan Island from 1957 to 1960. Of these localities, the investigation of Hainan Island was the most compre-

hensive, with two visits each year. Based on the development on taxonomy, Tchang Si and Qi Zhongyan led their students to conduct experimental ecology and aquaculture works on oysters, abalones, mussels, scallops, pearl oysters, and other economic molluscs, and to study destructive shipworms and piddocks. Under the leadership of Tchang Si and Qi Zhongyan, Chinese marine biologists carried out comprehensive investigations of all Chinese seas along the coast of the country from the intertidal zone to shallow waters, and from the Yalujiang Estuary to Guangxi Province, and Hainan Island, especially the *National Comprehensive Oceanographic Survey* of Chinese coast and shallow waters from 1958 to 1960 and *China-Vietnam Joint Expedition on Marine Resources* to Beibu Bay (Gulf of Tonkin) from 1959 to 1962. The data and specimens obtained from these investigations fueled the development of the biology and ecology study on marine organisms.

In the early 1950s, the Institute of Zoology of the Chinese Academy of Sciences was established in Beijing. The molluscan research of the institute mainly concentrated on the taxonomy and fauna of freshwater and terrestrial molluscs, destructive molluscs and medical malacology. Tchang Si became a researcher there and studied *Oncomelania hupensis* Gredler, 1881, which is the only intermediate host of an important parasite, *Schistosoma japonicum* (Katsurada, 1904), and bivalves in Dongting Lake [Tchang et al., 1965] and Poyang Lake [Tchang, Li, 1965]. Tchang Si also took charge of the molluscan research in the South China Sea Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, which was founded in Guangzhou in 1959. He initiated the cultivation of the pearl oyster *Pinctada* Röding, 1798, and obtained an abundant harvest of pearls by artificially inserting a nucleus. During that time, various institutes and colleges of fisheries, aquatic biology and oceanography were established and trained people in studying and cultivating molluscs, as well as in teaching malacology. Since then, malacology in China entered an unprecedented era of development.

Published in 1961 by Tchang Si and Qi Zhongyan, *Outline of Malacology* laid foundations of Chinese modern malacology and is considered a significant milestone. Other important books published during this time included *Economic Marine Mollusca in North China Sea* [Tchang et al., 1955 in Appendix II], *Bivalvia Mollusca of South China Sea* [Tchang et al., 1960 in Appendix II], *Economic Fauna of China: Marine Mollusca* [Tchang, Qi, 1962 in Appendix II], *Animal Atlas of China: Mollusca*, Volume I [Tchang et al., 1964 in Appendix II]. During this period, scientific studies focused on the families Mytilidae, Pteriidae, Pinnidae, Ostreidae, Cardiidae, Tridacnidae, Veneridae, Solenidae, Pholadidae, Teredinidae, Haliotidae, Strombidae, Cypraeidae, Muricidae, Aplysiidae, Pleurobranchidae, Loliginidae, Sepiidae, Octopodidae.

Based on the materials previously collected on molluscs and analysis of their distribution, the seas of China were divided into three regions: the Yellow Sea and Bohai Sea were classified into a warm temperate Far East subregion of the North Pacific Region; the East China Sea, the northwestern coast of Taiwan and the northern

Summary of congresses of the Chinese Society of Malacology and Transactions published

Congress	Date	Place	Theme	Number of papers received	Number of participants	Transactions
1 st	11–15 Sept., 1981	Guangzhou, Guangdong Province		138	88	N 1
2 nd	1–5 Nov., 1983	Chengdu, Sichuan Province		123	108	N 2
3 rd	3–9 Nov., 1986	Kunming, Yunnan Province		168	105	N 3
4 th	4–9 Nov., 1988	Huangshan, Anhui Province		114	100	N 4
5 th	21–25 Oct., 1991	Qingdao, Shandong Province		80	128	N 5
6 th	24–30 Oct., 1993	Xi'an, Shaanxi Province		57	110	N 6
7 th	21–27 Oct., 1995	Ningbo, Zhejiang Province		90	80	N 7
8 th	4–10 Oct., 1997	Nanji Island, Zhejiang Province		108	129	N 8
9 th	26–29 Oct., 1999	Tai'an, Shandong Province		85	110	N 9
10 th	12–16 Nov., 2001	Wuxi, Jiangsu Province	Mollusca and Human Health	76	101	N 10
11 th	17–22 Oct., 2003	Dalian, Liaoning Province	Molluscan Research and Protection of Environment and Resources	127	140	N 11
12 th	21–24 Sept., 2005	Taiyuan, Shanxi Province	Molluscan Resources and Sustai- nable Utilization	103	96	N 12
13 th	16–19 Oct., 2007	Ji'nan Shandong Province	Molluscan Biodiversity and Sustai- nable Utilization of Resources	111	128	N 13
14 th	7–12 Nov., 2009	Nanchang, Jiangxi Province	Sustainable Utilization of Molluscan Resources	183	~200	N 14
15 th	28 Nov.–1 Oct., 2011	Guangzhou, Guangdong Province	Thirty years of Chinese Malacology	241	~300	N 15
16 th	10–16 Oct., 2013	Chengdu, Sichuan Province	Mollusca and Global Change	168	260	N 16

Note . Data are taken mainly from <http://www.czs.ioz.ac.cn> and Zhang et al. [2011].

coast of Hainan were recognized as a subtropical Sino-Japanese subregion of the Indo-West-Pacific Region; and a tropical Indo-Malayan subregion included the southeastern coast of Taiwan, the southern coast of Hainan Island and the area south of them. Three components were identified in the Chinese marine molluscan fauna: a boreal element occurring only in the Yellow and Bohai seas, an Indo-West-Pacific element widely distributed along the coasts or restricted to the East and South China seas or only to South China Sea, and a China-Japan endemic element including some temperate species in the Yellow Sea and warm-water species in the East and South China seas [Tchang, 1959; Tchang, Qi, 1959; Tchang et al., 1963].

Modern status of Chinese malacology

In order to establish an exchange channel for malacologists from home and abroad, promoting the development of research in various areas of malacology, the Chinese Society of Malacology was established in 1981 by Prof. Qi Zhongyan, who was also its first Director General. It is a branch of the China Zoological Society and the Chinese Society of Oceanography and Limnology, affiliated to the Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences. The first volume of *Transactions of the Chinese Society of Malacology* was published in 1983. Since then, the society has held academic conferences (congresses) every other year. Until 2013, 16 congresses of the Chinese Society of Malacology were held with 15 volumes of the Transactions published [see Table and Appendix III].

Through several decades of development, malacology in China has covered marine, freshwater, terrestrial, medical and fossil mollusks, involving the areas of taxonomy, faunistics, morphology, ecology, physiology, biochemistry, genetics and aquaculture [Ma, Xie, 1991; Zhang et al., 2011]. Dozens of books on the taxonomy of Mollusca were published including 12 volumes of *Fauna Sinica* [Appendix II]. *Sea Shells of China*, published in 2004 and edited by Qi Zhongyan, is the first and most systematic English-translated edition, showing 1661 species in colour photographs, including about 50 holotypes. It resulted from the long-standing work of about 60 years by malacologists of the IOCAS in their collecting, examining, and identifying the vast amount of specimens. Recently published *An Illustrated Bivalvia Mollusca Fauna of China Seas* [Xu, Zhang, 2008] and *Atlas of Marine Mollusks in China* [Zhang, 2008] have become essential manuals for molluscan identification. By now, a total of 3914 species belonging to 290 families have been recorded in China, including more than 240 species new to science. Among them, 2566 species of 160 families are Gastropoda; 1132 species of 78 families belong to Bivalvia; Cephalopoda includes 30 families and 125 species; Polyplacophora encompasses 9 families and 47 species; and each class of Chaetodermomorpha and Neomeniomorpha has only one species [Liu, 2008].

Acknowledgements

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (No. 41306159), IOCAS grant (No. 2012IO060104) and the Science and Technology Development Planning of Shandong Province (No. 2012GHY11537). We wish to thank Dr. Konstantin A. Lutaenko for his advice on the manuscript and Dr. Alan R. Kabat for providing some references.

References

- Anonymous*. 1972. [Notice of Ten-Chien Yen's death] // *Nautilus*. V. 85, N 4. P. iii.
- Grabau A.W., King S.G.* 1927–1928. Shells of Peitaiho // *China Journal of Science and Arts*. V. 6, N 4. P. 189–197; V. 6, N 5. P. 252–255; V. 6, N 6. P. 318–330; V. 8, N 1. P. 30–39; V. 8, N 2. P. 94–102; V. 8, N 6. P. 320–332; V. 9, N 1. P. 31–41.
- Grabau A.W., King S.G.* 1928. Shells of Peitaiho. Second Edition. Peking: Peking Laboratory of Natural History. 279 p.
- King S.G., Ping C.* 1931–1936. The molluscan shells of Hong Kong. I–IV // *The Hong Kong Naturalist*. V. 2, N 1. P. 9–29; V. 2, N 4. P. 266–286; V. 4, N 2. P. 90–105; V. 7. P. 123–137.
- King S.G., Ping C.* 1935. Notes on a new *Dentalium* from Peitaiho // *Chinese Journal of Zoology*. V. 1. P. 103–106.
- Liu R.Y.* (Ed.) 2008. Checklist of Marine Biota of China Sea. Beijing: Science Press. 1267 p. [In Chinese and English].
- Liu Y.Y.* 2007. From Erya to modern malacology // *Life Word*. N 8. P. 32–35. [In Chinese].
- Ma X.T., Xie Y.K.* 1991. Malacological Catalogue in China (1949–1989). Beijing: China Ocean Press. 165 p.
- Ping C.* 1930. Two new Cretaceous fresh-water gastropods from Mongolia // *American Museum Novitates*. V. 437. P. 1–4.
- Ping C.* 1931. On some new fossil mollusks of Mongolia // *Bulletin of the Geological Society of China*. V. 10, N 1. P. 229–246.
- Ping C.* 1932. Some gastropods from Sin-Kiang // *Science Quarterly of the National University of Peking*. V. 3, N 3. P. 125–148.
- Ping C.* 1938. On some new gastropods from Anhui // *Contributions from the Biological Laboratory of the Science Society of China, Zoological Series*. V. 13, N 1. P. 1–8.
- Ping C., Yen T.C.* 1932a. Preliminary note on the gastropod shells of the Chinese coast // *Bulletin of the Fan Memorial Institute of Biology*. V. 3, N 3. P. 37–52.
- Ping C., Yen T.C.* 1932b. On five new species of non-marine gastropods of North China // *Bulletin of the Fan Memorial Institute of Biology*. V. 3, N 2. P. 25–36.
- Ping C., Yen T.C.* 1933. On some gastropod shells of North-West China // *Bulletin of the Fan Memorial Institute of Biology*. V. 4, N 6. P. 259–308.
- Qi Z.Y.* 1979. Study on the taxonomic fauna of benthic macroinvertebrates // *Marine Science*. V. S1. P. 66–69. [In Chinese]
- Tchang S.* 1934a. Contribution à l'étude des opisthobranches de la côte de Tsingtao // *Contributions from the Institute of Zoology, National Academy of Peiping*. V. 2, N 2. P. 1–148.
- Tchang S.* 1934b. Sur un nouveau Nudibranche de la cote d'Amoy // *Contributions from the Institute of Zoology, National Academy of Peiping*. V. 2, N 2. P. 149–165.
- Tchang S.* 1935. Report on the first collection in the Jiaozhou Bay and its vicinity // *Bulletin of Institute of Zoology, National Academy of Peiping*. V. 11. P. 1–95. [In Chinese].

- Tchang S.* 1948. Recherches limnologiques et zoologiques sur le lac de Kunming Yunnan // Contributions from the Institute of Zoology, National Academy of Peiping. V. 4. P. 1–24.
- Tchang S., Cheng C.T.* 1945. Etude sur un Gastropode comestible de Tien-Chih, *Margarya melanioides* Nevill // La Culture Sino-Française. V. 1, N 6. P. 1–6.
- Tchang S., Hsia W.P.* 1949. The regional differences and the sexual dimorphism of two snails, *Margarya melanioides* Nevill and *Margarya monodi* Dautzenberg et Gischer, from the west coast of Kunming Lake // Contributions from the Institute of Zoology, National Academy of Peiping. V. 5, N 2. P. 67–77.
- Tchang S., Li S.C.* 1965. Bivalves (Mollusca) of the Poyang Lake and surrounding waters, Kiangsi Province, China, with description of a new species // Acta Zoologica Sinica. V. 17, N 3. P. 309–319. [In Chinese with abstract in English].
- Tchang S., Li S.C., Liu Y.Y.* 1965. Bivalves (Mollusca) of Tung-Ting Lake and its surrounding waters, Hunan Province, China // Acta Zoologica Sinica. V. 17, N 2. P. 197–211. [In Chinese with abstract in English].
- Tchang S., Ma S.T.* 1936. Report on the second and third collections in the Jiaozhou Bay and its vicinity // Bulletin of Institute of Zoology, National Academy of Peiping. V. 17. P. 1–176. [In Chinese].
- Tchang S., Ma S.T.* 1949. Report on the fourth collections in the Jiaozhou Bay and its vicinity // Bulletin of Institute of Zoology, National Academy of Peiping. V. 23. P. 1–113. [In Chinese].
- Tchang S., Qi Z.Y.* 1949. Liste des Mollusques d'eau douce recueillis pendant les années 1938–1946 au Yunnan et description d'espèces nouvelles // Contributions from the Institute of Zoology, National Academy of Peiping. V. 5. P. 219–220.
- Tchang S., Tchao J.Y., Tchao P.* 1940. Note sur les Prosobranches des cotes de Shantung // Bulletin de Université Franco-Chinoise de Peiping. V. 11. P. 1–140.
- Tchang S., Tsi C.Y.* 1949. A revision of the genus *Margarya* of the family Viviparidae // Contributions from the Institute of Zoology, National Academy of Peiping. V. 5, N 1. P. 1–26.
- Tchang S., Tsi C.Y., Zhang F.S., Ma S.T.* 1963. A preliminary study of the demarcation of marine molluscan faunal regions of China and its adjacent waters // Oceanologia et Limnologia Sinica. V. 5, N 2. P. 124–138. [In Chinese with abstract in English].
- Tchang S., Xiangli J.* 1936. Study on edible mollusca in the Jiaozhou Bay and its vicinity // Bulletin of Institute of Zoology, National Academy of Peiping. V. 16. P. 1–94. [In Chinese].
- Tchang S., Xiangli J.* 1937. Some oysters from China coasts // Chinese Journal of Biology. V. 1, N 4. P. 29–51.
- Xie Y.K., Lin B.P.* 1986. A revision of the molluscs in *Compendium of Materia Medica* // Nanhai Studia Marina Sinica. N 6. P. 157–165. [In Chinese with abstract in English].
- Xu F.S., Zhang J.L.* 2011. Characteristics of bivalve diversity in typical habitats of China seas // Biodiversity Science. V. 19, N 6. P. 716–722. [In Chinese with abstract in English].
- Xu F.S., Zhang S.P.* 2008. An Illustrated Bivalvia Mollusca Fauna of China Seas. Beijing: Science Press. 336 p. [In Chinese].
- Yen T.C.* 1933. The molluscan fauna of Amoy and its vicinal regions // Marine Biological Association of China 2nd Annual Report. P. 1–120.
- Yen T.C.* 1935a. Notes on some marine gastropodes of Pei-Hai and Wei-Chao Island // Notes de Malacologie Chinoise. V. 1, N 2. P. 1–47.
- Yen T.C.* 1935b. On some Tertiary gastropods of Yunnan // Bulletin of the Geological Society of China. V. 14, N 3. P. 315–336.
- Yen T.C.* 1936a. Additional notes on some marine gastropodes of Pei-Hai and Wei-Chao Island // Notes de Malacologie Chinoise. V. 1, N 3. P. 1–13.
- Yen T.C.* 1936b. The marine Gastropoda of Shantung Peninsula // Contributions from the Institute of Zoology, National Academy of Peiping. V. 3, N 5. P. 165–255.
- Yen T.C.* 1936c. Some Quaternary gastropods from eastern Szechwan // Bulletin of the Geological Society of China. V. 15, N 3. P. 331–340.

- Yen T.C. 1939. Die chinesischen Land- und Süßwasser-Gastropoden des Natur-Museums Senckenberg // Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft. Bd. 444. S. 1–233.
- Yen T.C. 1941a. Malacological research and its future advancement in China // Asiatic Review. V. 37, N 129. P. 124–133.
- Yen T.C. 1941b. Notes on Chinese species of *Assimineae* // Nautilus. V. 54, N 4. P. 119–121.
- Yen T.C. 1941c. Notes on the genus *Lagochilus* Blanford, with special reference to its Chinese species // Nautilus. V. 55, N 2. P. 40–43.
- Yen T.C. 1942. A review of Chinese gastropods in the British Museum // Proceedings of the Malacological Society of London. V. 24, Nos 5–6. P. 170–289.
- Yen T.C. 1943a. A preliminary revision of the recent species of Chinese Viviparidae // Nautilus. V. 56, N 4. P. 124–130.
- Yen T.C. 1943b. Review and summary of Tertiary and Quaternary non-marine mollusks of China // Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia. V. 95. P. 267–309 + 346.
- Yen T.C. 1944. Notes on some unfigured type-specimens of Chinese mollusks from the North Pacific Expedition // Proceedings of the California Academy of Sciences (Series 4). V. 24, N 38. P. 561–586.
- Yen T.C. 1948. Notes on land and freshwater mollusks of Chekiang Province, China // Proceedings of the California Academy of Sciences (Series 4). V. 26, N 4. P. 69–99.
- Zapfe H. 1973. Prof. Dr. John T.C. Yen // Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien. Bd. 77. P. 471–477. [In German].
- Zhang G.F., Que H.Y., Zhang S.P. 2011. Review and prospect on the 30 years of Chinese malacology // Abstract Book of the 15th Congress of the Chinese Society of Malacology. P. 1–2. [In Chinese].
- Zhang S.P. 2008. Atlas of Marine Mollusks in China. Beijing: China Ocean Press. 383 p. [In Chinese].

Appendix I

Some important taxonomists on Mollusca in China

Chaetodermomorpha and Neomeorpha: Xu Fengshan (徐凤山)

Scaphopoda: Sohtsu Gee King (金叔初); Tchang Si (张玺); Qi Zhongyan (齐钟彦)

Polyplacophora: Xu Fengshan (徐凤山)

Gastropoda: Sohtsu Gee King (金叔初); Ping Chi (秉志); Teng-Chien Yen (阎敦建); Tchang Si (张玺); Qi Zhongyan (齐钟彦); Ma Xiutong (马绣同); Dong Zhengzhi (董正之); Lin Guangyu (林光宇); Lu Duanhua (吕端华); Zhang Fusui (张福绥); Li Fenglan (李凤兰); Zhang Suping (张素萍); Chen Deniu (陈德牛)

Bivalvia: Sohtsu Gee King (金叔初); Tchang Si (张玺); Qi Zhongyan (齐钟彦); Li Jiemin (李洁民); Lou Zikang (楼子康); Wang Zhenrui (王祯瑞); Zhuang Qiqian (庄启谦); Xu Fengshan (徐凤山); Huang Xiuming (黄修明); Li Fenglan (李凤兰); Liu Yueying (刘月英)

Cephalopoda: Tchang Si (张玺); Qi Zhongyan (齐钟彦); Dong Zhengzhi (董正之)

Appendix II

Some important taxonomic books on Mollusca in China (in chronological order)

Grabau A.W., King S.G. 1928. Shells of Peitaiho. Second Edition. Peking: Peking Laboratory of Natural History. 279 p. [In English]

- Tchang Si, Qi Zhongyan, Li Jiemin.* 1955. Economic Marine Mollusca in North China Sea. Beijing: Science Press. 98 p. [In Chinese] [张玺, 齐钟彦, 李洁民. 1955. 中国北部海产经济软体动物. 北京: 科学出版社. 98 p.]
- Tchang Si, Qi Zhongyan, Li Jiemin, Ma Xiutong, Wang Zhenrui, Huang Xiuming, Zhuang Qiqian.* 1960. Bivalvia Mollusca of South China Sea. Beijing: Science Press. 274 p. [In Chinese] [张玺, 齐钟彦, 李洁民, 马绣同, 王祯瑞, 黄修明, 庄启谦. 1960. 南海的双壳类软体动物. 北京: 科学出版社. 274 p.]
- Tchang Si, Qi Zhongyan.* 1961. Outline of Malacology. Beijing: Science Press. 387 p. [In Chinese] [张玺, 齐钟彦. 1961. 贝类学纲要. 北京: 科学出版社. 387 p.]
- Tchang Si, Qi Zhongyan.* 1962. Economic Fauna of China: Marine Mollusca. Beijing: Science Press. 246 p. [In Chinese] [张玺, 齐钟彦. 1962. 中国经济动物志 海产软体动物. 北京: 科学出版社. 246 p.]
- Tchang Si, Qi Zhongyan, Ma Xiutong, Lou Zikang, Liu Yueying, Huang Xiuming, Xu Fengshan.* 1964. Animal Atlas of China: Mollusca. Volume I. Beijing: Science Press. 84 p. [In Chinese] [张玺, 齐钟彦, 马绣同, 楼子康, 刘月英, 黄修明, 徐凤山. 1964. 中国动物图谱 软体动物 第一册. 北京: 科学出版社. 84 p.]
- Zhao Ruyi, Cheng Jimin, Zhao Dadong.* 1982. Fauna of Marine Mollusks in Dalian Province. Beijing: China Ocean Press. 167 p. [In Chinese] [赵汝翼, 程济民, 赵大东. 1982. 大连海产软体动物志. 北京: 海洋出版社. 167 p.]
- Qi Zhongyan, Ma Xiutong, Lou Zikang, Zhang Fusui.* 1983. Animal Atlas of China: Mollusca. Volume II. Beijing: Science Press. 150 p. [In Chinese] [齐钟彦, 马绣同, 楼子康, 张福绥. 1983. 中国动物图谱 软体动物 第二册. 北京: 科学出版社. 150 p.]
- Qi Zhongyan, Ma Xiutong, Wang Yaoxian, Liu Yueying, Liu Wenzhen, Chen Deniu, Gao Jiaxiang.* 1985. Animal Atlas of China: Mollusca. Volume IV. Beijing: Science Press. 150 p. [In Chinese] [齐钟彦, 马绣同, 王耀先, 刘月英, 刘文珍, 陈德牛, 高家祥. 1985. 中国动物图谱 软体动物 第四册. 北京: 科学出版社. 150 p.]
- Qi Zhongyan, Lin Guangyu, Zhang Fusui, Ma Xiutong.* 1986. Animal Atlas of China: Mollusca. Volume III. Beijing: Science Press. 115 p. [In Chinese] [齐钟彦, 林光宇, 张福绥, 马绣同. 1986. 中国动物图谱 软体动物 第三册. 北京: 科学出版社. 115 p.]
- Wang Rucai* (Ed). 1988. Coloured Illustrations of Aquatic Molluscs in China. Hangzhou: Zhejiang Publishing House of Science and Technology. 255 p. [In Chinese] [王如才 主编. 1988. 中国水生贝类原色图鉴. 杭州: 浙江科学技术出版社. 255 p.]
- Qi Zhongyan, Ma Xiutong, Wang Zhenrui, Lin Guangyu, Xu Fengshan, Dong Zhengzhi, Li Fenglan, Lu Duanhua.* 1989. Mollusca of Huanghai and Bohai. Beijing: China Agricultural Press. 309 p. [In Chinese] [齐钟彦, 马绣同, 王祯瑞, 林光宇, 徐凤山, 董正之, 李凤兰, 吕端华. 1989. 黄渤海的软体动物. 北京: 农业出版社. 309 p.]
- Qi Zhongyan.* 1998. Economic Mollusca of China. Beijing: China Agricultural Press. 325 p. [In Chinese] [齐钟彦. 1998. 中国经济软体动物. 北京: 中国农业出版社. 325 p.]
- Cai Ruxing.* 1991. Fauna of Zhejiang. Mollusks. Hangzhou: Zhejiang Science and Technology Publishing House. 370 p. [In Chinese] [蔡如星. 1991. 浙江动物志 软体动物. 杭州: 浙江科学技术出版社. 370 p.]
- Xu Zhijian, Chen Zhongwen, Feng Yongqin, Luo Xuexun, Zeng Saifei.* 1993. The Shellfish Primary Colours Illustrated Handbook of Hainan Island. Beijing: Popular Science Press. 125 p. [In Chinese] [许志坚, 陈忠文, 冯永勤. 1993. 海南岛贝类原色图鉴. 北京: 科学普及出版社. 125 p.]
- Bernard F.R., Cai Y.Y., Morton B.* 1993. Catalogue of the Living Marine Bivalve Molluscs of China. Hong Kong: Hong Kong University Press. 146 p. [In English]
- Xu Fengshan.* 1997. Bivalve Mollusca of China Seas. Beijing: Science Press. 333 p. [In Chinese] [徐凤山. 1997. 中国海双壳类软体动物. 北京: 科学出版社. 333 p.]
- Qi Zhongyan* (Ed). 2004. Seashells of China. Beijing: China Ocean Press. 418 p. [In English]

- Xu Fengshan, Zhang Suping.* 2008. An Illustrated Bivalvia Mollusca Fauna of China Seas. Beijing: Science Press. 336 p. [In Chinese] [徐凤山, 张素萍. 2008. 中国海产双壳类图志. 北京: 科学出版社. 336 p.]
- Zhang Suping.* 2008. Atlas of Marine Mollusks in China. Beijing: Science Press. 383 p. [In Chinese] [张素萍. 2008. 中国海洋贝类图鉴. 北京: 海洋出版社. 383 p.]
- Zhang Suping, Wei Peng.* 2011. Cowries and their Relatives of China. Beijing: China Ocean Press. 362 p. [In Chinese] [张素萍, 尉鹏. 2011. 中国宝贝总科图鉴. 北京: 海洋出版社. 362 p.]

Fauna Sinica [中国动物志]

- Dong Zhengzhi.* 1988. Fauna Sinica, Mollusca, Cephalopoda. Beijing: Science Press. 201 p. [In Chinese] [董正之. 1988. 中国动物志 软体动物门 头足纲. 北京: 科学出版社. 201 p.]
- Ma Xiutong.* 1997. Fauna Sinica, Mollusca, Gastropoda, Mesogastropoda, Cypraeaacea. Beijing: Science Press. 283 p. [In Chinese] [马绣同. 1997. 中国动物志 软体动物门 腹足纲 中腹足目 宝贝总科. 北京: 科学出版社. 283 p.]
- Lin Guangyu.* 1997. Fauna Sinica, Mollusca, Gastropoda, Opisthobranchia: Cephalaspidea. Beijing: Science Press. 246 p. [In Chinese] [林光宇. 1997. 中国动物志 软体动物门 腹足纲 后鳃亚纲 头楯目. 北京: 科学出版社. 246 p.]
- Wang Zhenrui.* 1997. Fauna Sinica, Mollusca, Bivalvia, Mytiloida. Beijing: Science Press. 268 p. [In Chinese] [王祯瑞. 1997. 中国动物志 软体动物门 双壳纲 贻贝目. 北京: 科学出版社. 268 p.]
- Chen Deniu, Zhang Guoqing.* 1999. Fauna Sinica, Mollusca, Gastropoda, Pulmonata, Stylommatophora, Clausiliidae. Beijing: Science Press. 210 p. [In Chinese] [陈德牛, 张国庆. 1999. 中国动物志 软体动物门 腹足纲 柄眼目 烟管螺科. 北京: 科学出版社. 210 p.]
- Xu Fengshan.* 1999. Fauna Sinica, Mollusca, Bivalvia, Protobranchia and Anomalodesmata. Science Press, Beijing. 244 p. [In Chinese] [徐凤山. 1999. 中国动物志 软体动物门 双壳纲 原鳃亚纲 异韧带亚纲. 北京: 科学出版社. 244 p.]
- Zhuang Qiqian.* 2001. Fauna Sinica, Mollusca, Bivalvia, Veneridae. Beijing: Science Press. 278 p. [In Chinese] [庄启谦. 2001. 中国动物志 软体动物门 双壳纲 帘蛤科. 北京: 科学出版社. 278 p.]
- Dong Zhengzhi.* 2002. Fauna Sinica, Mollusca, Gastropoda, Archaeogastropoda, Trochacea. Beijing: Science Press. 210 p. [In Chinese] [董正之. 2002. 中国动物志 软体动物门 腹足纲 原始腹足目 马蹄螺总科. 北京: 科学出版社. 210 p.]
- Wang Zhenrui.* 2002. Fauna Sinica, Mollusca, Bivalvia, Pteriina. Beijing: Science Press. 374 p. [In Chinese] [王祯瑞. 2002. 中国动物志 软体动物门 双壳纲 珍珠贝亚目. 北京: 科学出版社. 374 p.]
- Zhang Suping, Ma Xiutong.* 2004. Fauna Sinica, Mollusca, Gastropoda, Tonnacea. Beijing: Science Press. 243 p. [In Chinese] [张素萍, 马绣同. 2004. 中国动物志 软体动物门 腹足纲 鹑螺总科. 北京: 科学出版社. 243 p.]
- Chen Deniu, Zhang Guoqing.* 2004. Fauna Sinica, Mollusca, Gastropoda, Stylommatophora, Bradybaenidae. Beijing: Science Press. 482 p. [In Chinese] [陈德牛, 张国庆. 2004. 中国动物志 软体动物门 腹足纲 巴蜗牛科. 北京: 科学出版社. 482 p.]
- Xu Fengshan.* 2012. Fauna Sinica, Mollusca, Bivalvia, Lucinacea, Carditacea, Crassatellacea, Cardiacea. Beijing: Science Press. 239 p. [In Chinese] [徐凤山. 2012. 中国动物志 软体动物门 双壳纲 满月蛤总科 心蛤总科 厚壳蛤总科 鸟蛤总科. 北京: 科学出版社. 239 p.]

Appendix III

Transactions of the Chinese Society of Malacology (Nos. 1–15)

Transactions of the Chinese Society of Malacology. N 1. Edited by the Chinese Society of Malacology. 1983. Beijing: Science Press. 228 p.

- Transactions of the Chinese Society of Malacology. N 2. Edited by the Chinese Society of Malacology. 1986. Beijing: Science Press. 176 p.
- Transactions of the Chinese Society of Malacology. N 3. Edited by the Chinese Society of Malacology. 1990. Beijing: Science Press. 193 p. + 14 pl.
- Transactions of the Chinese Society of Malacology. N 4. Edited by the Chinese Society of Malacology. 1993. Qingdao: Qingdao Ocean University Press. 160 p.
- Transactions of the Chinese Society of Malacology. Nos. 5–6. Edited by the Chinese Society of Malacology. 1995. Qingdao: Qingdao Ocean University Press. 185 p.
- Transactions of the Chinese Society of Malacology. N 7. Published in: *Studia Marina Sinica*, N 39. 1997. Beijing: Science Press. 142 p.
- Transactions of the Chinese Society of Malacology. N 8. Edited by the Chinese Society of Malacology. 1999. Beijing: Academy Press. 189 p.
- Transactions of the Chinese Society of Malacology. N 9. Edited by the Chinese Society of Malacology. 2001. Beijing: Ocean Press. 131 p. + 3 pls.
- Transactions of the Chinese Society of Malacology. N 10. Published in: *Chinese Journal of Zoology*, V. 38, N 4. 2003. Beijing: Science Press. 127 p.
- Transactions of the Chinese Society of Malacology. N 11. Published in: *Marine Sciences*, V. 29, N 8. 2005. Beijing: Science Press. 104 p.
- Transactions of the Chinese Society of Malacology. N 12. Published in: *Marine Sciences*, V. 31, N 9. 2007. Beijing: Science Press. 96 p.
- Transactions of the Chinese Society of Malacology. N 13. Published in: *Marine Sciences*, V. 33, N 10. 2009. Beijing: Science Press. 132 p.
- Transactions of the Chinese Society of Malacology. N 14. Published in: *Marine Sciences*, V. 35, N 10. 2011. Beijing: Science Press. 129 p.
- Transactions of the Chinese Society of Malacology. N 15. Published in: *Marine Sciences*, V. 37, N 8. 2013. Beijing: Science Press. 136 p.

Вклад Ж. Кювье и Ж.-Б. Ламарка в разработку системы типа Mollusca

М.В. Винарский

Музей водных моллюсков Сибири,

Омский государственный педагогический университет, Омск 644099, Россия

e-mail: radix.vinarski@gmail.com

Рассмотрен вклад двух великих французских натуралистов, Жоржа Кювье (1769–1832) и Жана-Батиста де Ламарка (1744–1829), в развитие систематики моллюсков. Сравнительно-анатомические исследования беспозвоночных, проведенные Кювье, позволили сформировать современное понятие о моллюсках как особом плане строения животных и самостоятельном таксономическом типе. На анатомической основе Кювье построил систему Mollusca на уровне классов и отрядов. До работ Кювье таксон Mollusca ограничивался только головоногими без наружной раковины, а большинство «настоящих» моллюсков помещалось в особый таксон Testacea (например, в системе К. Линнея). Ламарк также использовал результаты, полученные Кювье, в своей классификации беспозвоночных, хотя и не принял его систему до конца. Предложенная им классификация моллюсков была более искусственной, чем классификация Кювье, особенно в применении к брюхоногим моллюскам. В отличие от Кювье, Ламарк много занимался систематикой моллюсков на видовом и родовом уровнях и составил сводку с описанием всех известных ему видов, общее число которых, включая ископаемые формы, превысило 3500.

Ключевые слова: моллюски, систематика, история, Ж. Кювье, Ж.-Б. Ламарк.

Contribution of Georges Cuvier and Jean-Baptiste de Lamarck to development of the system of Mollusca

M.V. Vinarski

Museum of Siberian Aquatic Molluscs, Omsk State Pedagogical University,

Omsk 644099, Russia

e-mail: radix.vinarski@gmail.com

The contributions of two great French naturalists, Georges Cuvier (1769–1832) and Jean-Baptiste de Lamarck (1744–1829), to the development of the molluscan taxonomy are reviewed. The Cuvier's works in the field of comparative anatomy of invertebrates led to creation of the modern concept of Mollusca as a peculiar groundplan of animals representing a peculiar taxonomic phylum. The Cuvier's system of classes and orders of mollusks was anatomy-based. Before Cuvier, the taxon Mollusca included only cephalopods without external shell, while most «genuine» mollusks were classified within a special taxon, Testacea (for example, in the Linnaeus' system). Lamarck used the Cuvier's results in his own classification of invertebrates, though he did not adopt the Cuvierian system of Mollusca completely. The Lamarck's system of Mollusca was more artificial as compared with the Cuvier's, especially this artificiality may be seen in the classification of gastropods proposed by Lamarck. Unlike Cuvier, Lamarck made important contribution to taxonomy of Mollusca on the lower taxonomic levels (species and genus). He compiled a handbook with description of all known to him taxa of mollusks that included more than 3500 extant and fossil species.

Key words: Mollusca, taxonomy, history, G. Cuvier, J.-B. de Lamarck.

Двух величайших французских натуралистов XIX в. – Жоржа Кювье (1769–1832) (рис. 1) и Жана-Батиста де Ламарка (1744–1829) (рис. 2) – в научно-исторической литературе принято противопоставлять как почти непримиримых научных оппонентов. Конечно, это связано в первую очередь с их расхождениями по вопросу об эволюции органического мира [Юнкер, Хоссфельд, 2007; Ruse, 2000; Gould, 2011], но также и с особенностями их личных взаимоотношений, которые часто описывают как почти антагонистические. Например, А.И. Шаталкин [2009] пишет, что Кювье, будучи не только великим ученым, но также и ловким администратором и вообще «светским человеком», развернул «тихую войну» против Ламарка, что стало главной причиной долгого научного забвения последнего.

Так это или нет, вопрос к историкам науки. Мне бы хотелось заметить, что в научной судьбе Кювье и Ламарка прослеживается и немало совпадений, которые касаются выбора ими тем для исследования и влияния на современных им ученых и последующие поколения биологов. Оба интересовались палеонтологией и вопросами эволюции, хотя и пришли к радикально разным выводам. Оба состояли профессорами Музея естественной истории в Париже – ведущего французского учреждения по изучению фауны и флоры. Наконец, и Кювье и Ламарк внесли



Рис. 1. Жорж Кювье – официальный портрет (источник: <http://www.napoleon-empire.com/pictures/cuvier.php>).

Fig. 1. Georges Cuvier, an official portrait (<http://www.napoleon-empire.com/pictures/cuvier.php>).



Рис. 2. Жан-Батист Ламарк в период написания «Естественной истории беспозвоночных» (источник: Wikimedia Commons).

Fig. 2. Jean-Baptiste de Lamarck in the period of preparation of «Système des animaux sans vertébrés» (source: Wikimedia Commons).

немалый вклад в становление современной систематики животных. Достаточно напомнить, что именно от Ламарка берет начало классическое деление царства Animalia на беспозвоночных и позвоночных, а Кювье сформировал понятие о планах строения и предложил принципиально новую классификацию животных.

Здесь мне бы хотелось ограничиться только одним аспектом сравнительного изучения трудов Ламарка и Кювье, а именно их вкладом в развитие системы типа Mollusca, второго по численности типа животных после членистоногих, характеризующегося колоссальным таксономическим и экологическим разнообразием и немалым практическим значением.

Согласно биографам, для Ламарка занятия систематикой беспозвоночных начались уже в весьма зрелом возрасте, когда он после французской революции получил кафедру «насекомых, червей и микроскопических животных» во вновь организованном Музее естественной истории (Muséum National d'Histoire Naturelle). Несмотря на то, что Ламарк к этому времени был одним из ведущих авторитетов в области изучения растений, ни одна из трех кафедр музея, связанных с ботаникой, ему не досталась, поэтому пятидесятилетнему ученому поневоле пришлось переквалифицироваться в зоологи, что у него блестяще получилось [Шаталкин, 2009].

Интерес Кювье к исследованию беспозвоночных, в первую очередь их анатомии, зародился в гораздо более молодом возрасте. Он попал в Париж только в 1795 г., а восьмью годами раньше жизненные обстоятельства забросили его на север Франции, в Нормандию, где он служил в качестве домашнего учителя в одной аристократической семье. Кювье и раньше интересовался естественной историей, но теперь близость моря и доступность объектов для изучения сформировали его склонность к анатомическим исследованиям морских животных [Канаев, 1976; Johnston, 1850; Winsor, 1976]. Именно в те годы был заложен фундамент дальнейших революционных работ Кювье в области классификации беспозвоночных. Уже первые публикации Кювье в области зоологии принесли ему известность и, что не менее важно, место ассистента, а потом и профессора сравнительной анатомии в Музее естественной истории [Канаев, 1976]. Первая его статья о внутреннем строении моллюсков (*Patella vulgata* L., 1758) вышла в свет ещё в 1792 г. [Cuvier, 1792].

Но для полной оценки вклада Кювье и Ламарка в развитие системы моллюсков необходимо рассмотреть, в каком состоянии она находилась в конце XVIII столетия.

Общеизвестно, что «отцом зоологии», заложившим основы этой науки и основы классификации животного мира, был Аристотель. В своем главном зоологическом труде, «История животных», он наметил контуры системы Animalia, хотя нигде в полном и ясном виде её не привел, так что эту систему приходится реконструировать, исходя из разбросанных по биологическим сочинениям Аристотеля указаний [Старостин, 1996]. В самом общем виде она выглядит так. Все

животные делятся на две группы, таксономический ранг которых Аристотель четко не определил: группе кровяных животных соответствует позднее представление о позвоночных, а группа бескровных охватывала беспозвоночных. Эти группы делились дальше на более мелкие подразделения, которые Аристотель именовал «большими родами» и «малыми родами». Можно видеть в этом прообраз будущей иерархической классификации биологических объектов, предложенной Линнеем, но у Аристотеля понятия большого и малого рода ещё не имели устойчивого содержания и они не соответствуют вполне каким-то категориям современной зоологической номенклатуры [Pellegrin, 1986].

Бескровные животные подразделялись Аристотелем на пять высших родов [Старостин, 1996]:

1. Мягкотелые (соответствуют головоногим моллюскам в современной трактовке);
2. Мягкоскорлупные (ракообразные современной системы);
3. Черепокожие (все моллюски с наружной раковиной, а также морские ежи, баянусы и даже асцидии);
4. Насекомые (не только представители класса Insecta в нынешнем его понимании, но также паукообразные, многоножки и многие другие «черви»);
5. Зоофиты, или животнорастения – медузы, губки, полипы и прочие организмы, которые считались промежуточными формами между «настоящими» животными и «настоящими» растениями. Этот «высший род» формально у Аристотеля отсутствует, но реконструкторы его системы считают возможным добавлять его к четырем классическим подразделениям, перечисленным в первой главе четвертой книги «Истории животных» [Старостин, 1996].

Нетрудно увидеть, что представления о моллюсках как таксономической группе или особом типе организации у Аристотеля нет. Представители современного типа Mollusca распределены здесь между двумя высшими родами – мягкотелых и черепокожих. Дальнейшее деление последних Аристотелем привело его к принятию «родов» меньшего объема, которые в позднейшей научной литературе именовались латинскими терминами *univalves* (одностворчатые, которым соответствуют брюхоногие моллюски-блюдечки), *bivalves* (двустворчатые моллюски) и *turbinates* (брюхоногие моллюски со спирально завернутой раковиной) [Maton, Rackett, 1804; Fleming, 1837].

Эта система была целиком конхологической, основанной исключительно на признаках раковины. Хотя Аристотель был тонким и умелым анатомом и оставил удивительно точные наблюдения над внутренним строением головоногих, анатомические данные в его классификации моллюсков не использовались. Основным таксономическим признаком служил внешний вид раковины.

Удивительно, что в общих чертах эта крайне несовершенная на современный взгляд система моллюсков осталась фактически неизменной до середины XVIII в. и была освящена авторитетом великого Карла Линнея, который, классифицируя моллюсков в своей «Системе природы», фактически следовал в русле аристотелевской схемы. Впрочем, давно отмечено, что моллюски не были излюбленным объектом исследований Линнея, так что его классификация раковинных животных (Testacea) стала объектом критики последующих поколений зоологов [Maton, Rackett, 1804].

Напомню, что в каноническом для зоологической номенклатуры десятом издании «Системы природы» [Linnaeus, 1758] Линней делит животное царство (regnum Animalia) на шесть классов, из которых беспозвоночным животным соответствуют классы Insecta и Vermes (черви). «Червями» в то время назывались все вообще беспозвоночные, лишенные хитинового наружного покрова и членистых конечностей. Линней подразделил своих «червей» на пять отрядов:

1. Intestina – просто устроенные животные без твердого наружного покрова (очень разнородная группа, куда попали дождевые черви, пиявки, волосатики и даже миксины. Из моллюсков сюда был отнесен корабельный червь, *Teredo* Linnaeus, 1758);
2. Mollusca – не моллюски в современном смысле слова, а разнообразные животные с мягкими покровами от медуз до голотурий. В этот отряд Линней отнес большинство головоногих, кроме аргонавта и наутилуса, а также безраковинных гастропод (морских заднежаберных, наземных слизней);
3. Testacea, или раковинные. Это фактически полный аналог черепокожих Аристотеля, с включением не только всех моллюсков, имеющих раковину, но также морских уток и даже полихет, живущих в известковых трубках (*Serpula*);
4. Lithophyta – различные виды кораллов;
5. Zoophyta – различные кишечнополостные, а также *Volvox* и *Taenia*.

Итак, эта система тоже лишена четкого понятия о моллюсках, вернее, под этим названием Линней объединял множество разнообразных животных, подобранных по признаку отсутствия раковины.

Отряд Testacea у Линнея делился на четыре группы неопределенного ранга, три из которых фактически взяты у Аристотеля:

1. Bivalvia (conchae);
2. Univalvia spiraled (cochleae) – аристотелевские Turbinates;
3. Univalvia Basque spiral regulari – аристотелевские Univalves.

Четвертая группа – многостворчатые (multivalves) – объединяла морских уток (*Lepas*) и моллюсков-хитонов.

Несложно заметить, что Линней как классификатор моллюсков принципиально не добавил ничего к системе, восходящей к Аристотелю, полностью игнорируя внутреннее строение животных, что и делает его систему «червей» крайне искусственной.

Величайший вклад Кювье в историю малакологии состоит в том, что именно он впервые сформулировал близкое к современному понятие о моллюсках как особом типе организации животных и отказался от построения системы их на основе признаков раковины. Именно анатомическое строение Кювье считал более значимым с точки зрения систематики, чем раковину, которая представляет собой не более, чем наружный скелет.

Работа над систематикой моллюсков была частью более общего замысла по ревизии линнеевского класса «червей», или *Vermes*, о необходимости которой говорили многие, включая Ламарка, называвшего этот класс «чудовищным» [Gould, 2011]. Действительно, у Линнея «черви» стали своеобразным таксономическим «складом», куда попали все беспозвоночные, кроме насекомых. 10 мая 1795 г. Кювье выступил с докладом в Обществе естественной истории, где изложил предложения по ревизии класса *Vermes* на анатомической основе. В том же году вышел в свет специальный «мемуар» [Cuvier, 1795a] на ту же тему. Из состава «червей» были выделены в качестве особых групп моллюски, ракообразные, черви *sensu stricto* и зоофиты. Вместе с классами позвоночных, общее число классов животных достигло девяти [Канаев, 1976].

Второй «мемуар» 1795 г. был посвящен исключительно моллюскам. В нем Кювье описал основные черты организации моллюсков и предложил их новую систему. Диагноз класса (пока ещё класса, а не типа) выглядел следующим образом [Cuvier, 1795b, p. 447]: «моллюски – это класс животных, чьи внутренние признаки [следующие]: яйцeroждение, бесцветная кровь, наличие сердца, [кровеносных] сосудов и жабр, печени, а внешние [признаки] – мантия и щупальца». Ещё одним важным признаком моллюсков, не вошедшим в этот диагноз, Кювье считал специфическое строение их нервной системы.

Именно этот момент и следует считать отправной точкой в развитии малакологии как особой ветви зоологии, специализирующейся на исследовании моллюсков. До этого времени моллюски и другие раковинные животные были объектом конхологии – науки о раковинах и их обитателях [Johnston, 1850; Glaubrecht, 2009]. Кювье предложил объединить в рамках единого таксона всех моллюсков, ранее распределенных по разным отрядам в системе Линнея. Впервые в одну большую группу попали все моллюски независимо от наличия у них раковины. Они были разделены на три отряда, пока ещё не имевших латинского названия и обозначенных по-французски как «*les Gastéropodes*» (брюхоногие), «*les Céphalopodes*» (головоногие) и «*les Acéphales*» (буквально – безголовые; соответствуют современному классу *Bivalvia*) [Cuvier, 1795b]. Отмечу, что морские уточки и баянусы также были отнесены Кювье к отряду безголовых, то есть их истинное родство с ракообразными ещё не было распознано.

В отличие от Аристотеля, делившего всех животных на две большие группы, Кювье в 1812 г. показал, что хордовые – это не особая группа, противопоставленная всем остальным беспозвоночным, а один из четырех главных стволов (не в эволюционном смысле) системы животных, которые соответствуют четырем основным планам строения, представленным в царстве *Animalia* [Канаев, 1976]. Это более прогрессивно и гораздо ближе современным взглядам, чем аристотелевская дихотомия кровяных и бескровных. Ламарк, разделивший животных на позвоночных и беспозвоночных, в этом отношении уступает Кювье и находится ближе к аристотелевской традиции.

Вернемся в конец XVIII в. После выхода статей 1795 г. Кювье начинает работу над капитальным семисотстраничным сочинением по систематике животных, опубликованном в 1798 г. под названием «Элементарная сводка по естественной истории животных» [Cuvier, 1798]. В ней он дал общую характеристику класса моллюсков с диагнозами и описаниями всех известных родов и перечислением важнейших видов. Он ещё сохраняет дихотомическое деление животных на две основные группы, называя их животными с красной кровью (позвоночные) и с белой (*sang blanc*; вероятно, правильнее переводить как бесцветной) кровью. Вторая группа соответствовала бескровным животным Аристотеля. Кювье отмечал, что его «белокровные» организмы, в отличие от «краснокровных», не имеют общих морфологических черт и их объединение в один таксон основано на отрицательных признаках, таких как отсутствие позвоночного столба, внутреннего артикулированного скелета и пр. [Cuvier, 1798].

Белокровные животные делились им на три группы, не имевшие определенного таксономического ранга: *mollusques*, *insectes et vers* (насекомые и черви), *zoophytes*. Научные названия высших таксонов ещё не были латинизированы, хотя Кювье строго придерживался бинарной номенклатуры, приводя родовые и видовые названия на латинском языке.

Группа моллюсков подразделялась на три отряда, те самые, что были установлены в 1795 г. (табл. 1). Кювье безоговорочно относит аргонавта и наутилуса в отряд головоногих, исправляя тем самым многовековую ошибку систематиков, помещавших раковинных и безраковинных цефалопод в разные таксоны. Отряд гастропод делится на два «подотряда» – раковинных (*testacés*) и безраковинных (*nuda*). Это, пожалуй, уступка традиции. Ещё одна архаичная черта системы – филогенетическая разнородность класса брюхоногих. Туда вошли в качестве отдельных родов хитоны и голотурии. Но ещё более пёстрым в филогенетическом отношении был класс безголовых моллюсков. Помимо «настоящих» двустворчатых, Кювье поместил туда такие рода, как *Ascidia*, *Balanus*, *Lingula*, *Salpa*, *Terebratula*. Таким образом, эта сборная группа включала представителей ракообразных, плеченогих и даже оболочников.

Рода моллюсков в системе Кювье 1798 г. скорее соответствуют современным семействам, и выделение их происходит на строго морфологической основе без учета экологических различий. Например, в составе рода *Bulimus* Scopoli, 1777

Таблица 1

Классификация моллюсков в системе Кювье 1798 г.

Table 1

The classification of mollusks in the Cuvier's system of 1798

Класс	Отряд	«Подотряд»	Рода
Les mollusques	Cephalopodes (4 рода)	–	<i>Argonauta, Nautilus, Octopus, Sepia</i>
	Gastéropodes	Gastéropodes testacés (18 родов)	<i>Bulimus, Chiton, Conus, Helix, Nerita, Planorbis, Strombus, Trochus, Turbo</i> и др.
		Gastéropodes nuds (8 родов)	<i>Aplysia, Doris, Limax, Tethys</i> и др.
	Acéphales (29 родов)	–	<i>Arca, Cardium, Mytilus, Ostrea, Pecten, Teredo, Unio</i> и др.

мы находим как наземных моллюсков, так и пресноводных (большого прудовика, *Bulimus stagnalis* = *Lymnaea stagnalis* (L., 1758)). Это было характерно и для линневской системы, в которой в один род *Nautilus* Linnaeus, 1758 были помещены морские головоногие и пресноводный брюхоногий моллюск, известный сейчас как *Armiger crista* (L., 1758). Диагнозы родов моллюсков у Кювье в большинстве своем тоже чисто конхологические. Редким исключением был род *Conus* Linnaeus, 1758, характеристика которого включала данные о строении мантии и органов дыхания.

Система Кювье была быстро принята некоторыми французскими конхологами, например, Драпарно [Draparnaud, 1801] и, отчасти, Ламарком (см. ниже).

Учение Кювье о четырех основных формах организации животных, или планах строения, впервые выдвинутое в короткой статье 1812 г. [Cuvier, 1812], нашло полное выражение в капитальной сводке «Животное царство», вышедшей в четырех томах в 1817 г. [Cuvier, 1817]. Эти четыре формы организации Кювье называл «ответвлениями» (embranchements), и они ещё не стали «типами» (phyla) в номенклатурном смысле слова. Таксономический смысл был придан им позднее Бленвиллем [Blainville, 1814]. Тем не менее, «Животное царство» представляет собой систематическое изложение знаний о царстве Animalia и вполне выражает взгляды Кювье на систему моллюсков как она виделась ему на вершине его научного творчества [Канаев, 1976].

Группа моллюсков («les mollusques») состоит, по Кювье [Cuvier, 1817], из шести «естественных подразделений», или классов, из которых два – Brachio-podes и Cirrhopodes – моллюскам в собственном смысле слова не принадлежат. По сравнению с системой 1798 г. добавлен класс Pteropoda, установленный

Кювье в 1804 г. Крупные классы, Gastéropodes и Acéphales, разделены на отряды (табл. 2) и далее на семейства. Впервые деление на отряды было предложено Кювье в 1814 г., в небольшой статье, вышедшей за авторством Бленвилля [Blainville, 1814]. Отряды брюхоногих выделялись на основе строения дыхательной системы, а семейства – на основе признаков раковины. Помимо категории вида и рода, в некоторых случаях Кювье использует ранг подрода (sous-genre), например, род *Conchylum* Cuvier, 1816 (младший синоним *Ampullaria* Lamarck, 1799) включал 4 подрода: *Ampullaria*, *Melania* Lamarck, 1799, *Phasianella* Lamarck, 1804 и *Janthina* Röding, 1798 (табл. 3).

Система моллюсков, опубликованная во втором (и последнем прижизненном) издании «Животного царства» [Cuvier, 1830], в целом соответствует системе 1817 г., но в ней заметно увеличено число родов, а в структуре класса брюхоногих появляется ещё два отряда: «les hétéropodes», установленный в 1812 г. Ламарком, и «les tubulibranches», выделенный из состава Pectinibranchia для объединения трех родов сидячих брюхоногих, характеризующихся отсутствием копулятивного аппарата: *Siliquaria* Bruguière, 1789, *Vermetus* Daudin, 1800 и *Magilus* Montfort, 1810.

При этом хитоны до сих пор оставались в составе отряда «les Cyclobranches» в качестве особого рода вместе с родом *Patella* Linnaeus, 1758. Сходство в строении дыхательной системы оказалось для Кювье более значимым, чем резкие различия в строении раковины у хитонов и гастропод.

Система двустворчатых моллюсков в издании 1830 г. осталась без существенных изменений.

Таблица 2

Классификация моллюсков в системе Кювье 1817 г.

Table 2

The classification of mollusks in the Cuvier's system of 1817

Группа	Классы	Отряды
Mollusques	Céphalopodes	–
	Ptéropodes	–
	Gastéropodes	Nudibranches, Inferobranches, Tectibranches, Pulmonés, Pectinibranches, Scutibranches, Cyclobranches
	Acéphales	Acephales testacés (= Bivalvia), Acephalés sans coquilles (= Tunicata)
	Brachiopodes	–
	Cirrhopodes (= Cirripectida)	–

Таблица 3

Таксономическая структура брюхоногих и двустворчатых (= безголовых) моллюсков
в системе Кювье [Cuvier, 1817]

Table 3

The taxonomic structure of Gastropoda and Bivalvia (=Acéphales)
in the Cuvier's system [1817]

Классы	Отряды	Семейства	Рода
Брюхоногие (Gastéropodes)	Nudibranches	—	<i>Doris, Tritonia, Tethys</i> и др.
	Inferobranches	—	<i>Phyllidia, Diphyllidia</i>
	Tectibranches	—	<i>Aplysia, Dolabella</i> и др.
	Pulmonés	—	<i>Limax, Helix, Succinea, Clausilia, Lymnaeus, Physa</i> и др.
		Trochoïdes	<i>Turbo, Trochus, Valvata, Paludina</i> и др.
	Pectinibranches	Buccinoïdes	<i>Buccinum, Conus, Cypraea, Voluta, Ovula</i> и др.
		Без названия	<i>Sigaretus</i>
	Scutibranches	—	<i>Haliotis, Crepidula, Fissurella</i> и др.
Двустворчатые (Acéphales)	Cyclobranches	—	<i>Chiton, Patella</i>
		Ostracés	<i>Ostrea, Perna, Arca, Pinna</i> и др.
		Mytilacés	<i>Mytilus, Unio, Anodontes</i>
		Bénitiers	<i>Tridacna</i>
	Acéphales testacés	Cardiacés	<i>Cardium, Chama, Donax, Cyclas, Tellina</i> и др.
		Enfermés	<i>Mya, Solen, Hiatella, Teredo, Pholas</i> и др.
	Acéphales sans coquilles	—	<i>Ascidia, Salpa</i> и др.

Кювье в целом мало интересовался построением системы моллюсков на «нижних этажах» иерархии – видовом и родовом, хотя ему принадлежит авторство некоторых видов и родов, признаваемых валидными в наши дни – *Parmacella olivieri* Cuvier, 1804, *Potomida littoralis* (Cuvier, 1798) и др. Особенно много новых родов было описано им среди заднежаберных брюхоногих моллюсков – *Notarchus* Cuvier, 1817, *Phyllidia* Cuvier, 1817, *Tergipes* Cuvier, 1805, *Tritonia* Cuvier, 1798 и др.

Конечно, нельзя считать Кювье пионером в изучении внутреннего строения моллюсков. Такие исследования начались ещё в XVII в. (М. Листер, Ф. Реди, Я. Сваммердам), но они носили в основном описательный характер, хотя и имели большое значение для познания биологии и физиологии моллюсков [Benocci, Manganeli, 2012]. Старший современник Кювье, неаполитанский врач Поли, пытался построить систему двустворчатых моллюсков на основе их внутреннего строения, но по политическим и экономическим причинам его труды остались мало известны вне Италии [Johnston, 1850]. Заслуга Кювье состоит в том, что его исследования носили *сравнительно-анатомический* характер и потому смогли лечь в основу построения принципиально новой системы животных и окончательно покончить с аристотелевской классификационной традицией, давно устаревшей и тормозившей дальнейший прогресс зоологии.

Вклад Ламарка в развитие системы моллюсков был, может быть, менее фундаментален, чем вклад Кювье, но также заслуживает рассмотрения, так как предложенная им система Mollusca оказала большое влияние на целое поколение зоологов, о чем говорит появление затем ряда компиляций, излагавших систему моллюсков «по Ламарку» [Crouch, 1827; Gould, 1833; Brown, 1836]. В отличие от Кювье, он активно занимался изучением разнообразия моллюсков на видовом уровне и описал много новых видов. Первая конхологическая публикация Ламарка датируется 1792 г. [Lamarck, 1792].

После того, как Кювье обосновался в Париже, он и Ламарк параллельно работали над ревизией класса «червей» [Gould, 2011]. Сам Ламарк, по-видимому, вскрытиями животных не занимался [Winsor, 1976], но широко пользовался результатами, полученными Кювье и другими анатомами. В 1799 году он публикует небольшую работу, озаглавленную «Введение в новую классификацию раковин» [Lamarck, 1799]. Система, представленная в ней, имеет вполне «аристотелевский» облик, так как все раковинные животные разделены на *univalves*, *bivalves* и *multivalves*. Это именно классификация раковин, а не моллюсков, потому что цефалоподы, лишенные наружной раковины, в неё не попали. Но «Введение» сохраняет важность для малакологической систематики, потому что в нем введены несколько новых родовых названий, сохранившихся по сей день – *Anodonta* Lamarck, 1799, *Lympnaea* Lamarck, 1799, *Modiolus* Lamarck, 1799, *Nucula* Lamarck, 1799, *Turritella* Lamarck, 1799 и др. Всего в статье были перечислены и кратко охарактеризованы 126 родов раковинных моллюсков, как ныне живущих, так и ископаемых.

В 1801 г. появляется первое крупное произведение Ламарка о беспозвоночных – «*Système des animaux sans vertèbres*» [Lamarck, 1801], в котором, собственно, и вводится сам термин *invertebrates*. В тот период своего творчества Ламарк разделял идею лестницы существ (*scala naturae*), весьма популярную среди натуралистов эпохи Просвещения [Stevens, 1994]. Считалось, что все живые организмы образуют единую последовательность от самых простых к самым сложным, что выражается в градации их морфологической сложности [Ламарк, 1955]. Эта градация принципиально непрерывна, поэтому границы между таксонами носят

совершенно произвольный характер и проводятся ради удобства. Видимые разрывы в этой последовательности – мнимые, и связаны с неполнотой наших знаний о животном мире. Когда все виды будут открыты и описаны, разрывы сами собой заполнятся [Канаев, 1976; Stevens, 1994].

В соответствии с идеей лестницы природы Ламарк выстроил все классы животных в единой последовательности от низших к высшим, используя для этого данные о строении кровеносной, дыхательной и нервной систем. Классы беспозвоночных предшествовали позвоночным. На нижней ступени лестницы находился класс инфузорий, на верхней – млекопитающие. Моллюски рассматривались Ламарком как самый высокоорганизованный класс беспозвоночных, расположенный на лестнице существ прямо под классом рыб [Lamarck, 1801; Ламарк, 1955]. Эта же схема сохранилась и в самом известном сочинении Ламарка – «Философия зоологии» [Ламарк, 1955].

Класс моллюсков был разделен Ламарком на два отряда – моллюсков с головой (*mollusques cephalés*) и моллюсков безголовых (*mollusques acephalés*). Систему «гражданина Кювье» с подразделением моллюсков на отряды головоногих, брюхоногих и безголовых [Cuvier, 1798], Ламарк [Lamarck, 1801] пока не принял, хотя и включил головоногих в состав класса моллюсков. Брюхоногие и головоногие как особые таксоны появляются в системе, изложенной в «Философии зоологии» в качестве подразделений *mollusques cephalés* [Ламарк, 1955].

Постепенно Ламарк отказался от лестничной схемы классификации, выстраивающей все классы животных в единую последовательность, в пользу более сложной древоподобной модели, весьма напоминающей известную дарвиновскую схему дивергенции [Gould, 2011]. Впервые она появляется в дополнениях к седьмой и восьмой главам «Философии зоологии» [Ламарк, 1955]. Ламарк признал, что животные разделяются на два основных ствола, или две самостоятельные лестницы, начавшиеся независимо друг от друга в результате спонтанного самозарождения. Один ствол начинается от инфузорий и ведет к моллюскам, а от них – к позвоночным. В основании другого находятся низшие черви. Вершиной этой второй линии развития являются членистоногие (рис. 3). Ламарк исправил ошибку Кювье и правильно классифицировал усоногих раков, поместив их в состав класса ракообразных.

Окончательная версия ламарковой системы беспозвоночных представлена в многотомном труде «Естественная история беспозвоночных» (1815–1822) общим объемом более 4000 страниц. Это был амбициозный проект, посвященный описанию всех известных тогда видов беспозвоночных, начиная с простейших. Моллюскам были посвящены целиком шестой (в двух выпусках) и седьмой тома, а также часть пятого тома [Lamarck, 1818–1822]. Несколько неожиданно Ламарк делит моллюсков на два класса – *Conchifera* (*Bivalvia* + *Brachiopoda*) и *Mollusca sensu stricto* (все остальные группы), которые обычным порядком делятся им на отряды, рода и виды. Он поясняет, что признаки, предложенные Кювье для характеристики моллюсков, на самом деле «охватывают два фактически различных (*tout-à-fait*

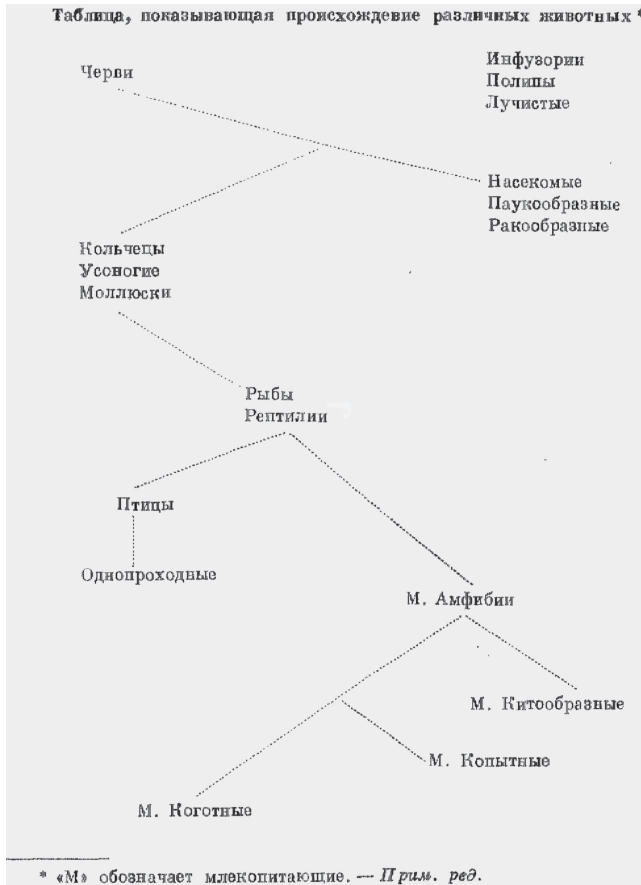


Рис. 3. Система животных Ламарка [по: Ламарк, 1955].

Fig. 3. System of animals of Lamarck [after Lamarck, 1955].

системой, разработанной Кювье. Отказавшись от кювьеровского принципа классификации на основе строения органов дыхания, Ламарк сильно ограничил объем отряда брюхоногих. Большая часть видов, ныне относимых к классу *Gastropoda*, были помещены им в другой отряд, *Trachélipodes* (см. табл. 5). Этот крупный отряд далее подразделялся на секции по двум признакам – наличию/отсутствию сифона раковины и типу питания (фитофаги vs. зоофаги). При этом вполне естественные монофилетические группы, такие как *Pulmonata*, оказались распределены между отрядами *Gastéropodes* и *Trachélipodes*, а в составе одной из секций последних были объединены легочные и жабродышащие моллюски. В одно и то же семейство (*Colimacés*) попали рода наземных и пресноводных моллюсков. Эти и другие факты показывают, что система брюхоногих Ламарка была менее совершенной, чем система Кювье. Классификация с учетом строения дыхательной системы оказалась гораздо более удачной и легла в основу ставшего на многие десятилетия

différens) плана строения» [Lamarck, 1818, p. 413], поэтому в курсе зоологии беспозвоночных 1816 г. их было предложено делить на два самостоятельных класса, из которых *Conchifera* рассматривается как более низкоорганизованный.

Класс *Conchifera* у Ламарка подразделен на два отряда и охватывает 88 родов и 1276 видов современных и ископаемых двустворок, не считая семейства брахиопод (табл. 4). Класс *Mollusca sensu stricto* включал 116 родов и около 2350 видов, не считая различных фораминифер и радиолярий, которые были помещены Ламарком в состав группы (семейства?) *Céphalopodes polythalamés* [Lamarck, 1822b].

Система брюхоногих, предложенная Ламарком, оказалась довольно искусственной в сравнении с сис-

Таблица 4

Система класса Conchifera по Ламарку [Lamarck, 1818, 1819]

Table 4

The system of the classis Conchifera after Lamarck [1818, 1819]

Отряд	Семейство	Число видов	Число родов	Самый крупный род (в скобках – число видов)
Conchiferes dimyaires	Tubicolees	6	19	<i>Fistulana</i> (6)
	Pholadaires	2	12	<i>Pholas</i> (9)
	Solenacées	3	25	<i>Solen</i> (21)
	Myaires	2	14	<i>Anatina</i> (10)
	Mastracées	7	84	<i>Mactra</i> (33)
	Corbulées	2	15	<i>Corbula</i> (13)
	Lithophages	3	25	<i>Petricola</i> (13)
	Nymphacées	10	142	<i>Tellina</i> (58)
	Trigonées	2	17	<i>Trigonia</i> (16)
	Conques	7	223	<i>Venus</i> (94)
	Cardiacées	5	99	<i>Cardium</i> (52)
	Arcaées	4	96	<i>Arca</i> (46)
	Nayades	4	66	<i>Unio</i> (48)
	Camaées	3	30	<i>Chama</i> (25)
Conchiferes monomyaires	Tridacnées	2	8	<i>Tridacna</i> (7)
	Mytilacées	3	81	<i>Mytilus</i> (37)
	Malléacées	5	43	<i>Avicula</i> (15)
	Pectinides	7	152	<i>Pecten</i> (86)
	Ostracées	5	113	<i>Ostrea</i> (81)
	Rudistes	6	12	<i>Crania</i> (5)
	Brachiopodes	3	61	<i>Terebratula</i> (59)

Таблица 5

Система класса Mollusca s.str. по Ламарку [Lamarck, 1819, 1822a, b]

Table 5

The system of the classis Mollusca s.str. after Lamarck [1819, 1822a, b]

Отряд	Семейство	Число видов	Число родов	Самый крупный род (в скобках – число видов)
Pteropodes	–	6	9	<i>Limacina</i> (2)

Таблица 5 (окончание)

Отряд	Семейство	Число видов	Число родов	Самый крупный род (в скобках – число видов)
Gastéropodes	Tritoniens	6	26	<i>Doris</i> (13)
	Phyllidiens	4	56	<i>Patella</i> (45)
	Sémi-phyllidiens	2	3	<i>Umbrella</i> (2)
	Calyptraciens	7	52	<i>Fissurella</i> (20)
	Bulléens	3	13	<i>Bulla</i> (11)
	Laplysiens	2	79	<i>Laplysia</i> (5)
	Limaciens	5	9	<i>Limax</i> (4)
Trachélipodes*	Colimacés	11	263	<i>Helix</i> (107)
	Lymneens	3	28	<i>Lymnaea</i> (12)
	Mélaniens	3	22	<i>Melania</i> (16)
	Péristomiens	3	19	<i>Ampullaria</i> (11)
	Néritacés	5	94	<i>Natica</i> (51)
	Macrostomes	4	26	<i>Haliotis</i> (15)
	Plicacés	2	12	<i>Tornatella</i> (7)
	Scalariens	3	21	<i>Scalaria</i> (10)
	Turbinacés	8	175	<i>Trochus</i> (69)
	Canalifères	11	415	<i>Cerithium</i> (116)
	Ailées	3	46	<i>Strombus</i> (33)
	Purpurifères	11	203	<i>Buccinum</i> (60)
	Columellaires	5	205	<i>Mitra</i> (94)
	Enroullées	6	371	<i>Conus</i> (190)
Céphalopodes	Céphalopodes polythalamés	27 родов. Крайне гетерогенная группа, включавшая раковинных протистов. К собственно моллюскам в ней относятся ≈ 50 видов		
	Céphalopodes monothalamés	1	3	<i>Argonauta</i> (3)
	Céphalopodes sépiars	4	11	<i>Loligo</i> (4), <i>Octopus</i> (4)
Hétéropodes		3	7	<i>Pterotrachea</i> (4)

*В приложении к отрядам Gastéropodes и Trachélipodes Ламарк [Lamarck, 1822b] перечислил 154 ископаемых вида, не вошедших в основную часть систематического обзора таксонов.

*In appendix to the orders Gastéropodes and Trachélipodes, 154 fossil species not included to the main part of the systematic survey of taxa were listed [Lamarck, 1822b].

общепринятым деления гастропод на три подкласса – переднежаберные, заднежаберные и легочные [Milne-Edwards, 1848]. Последний вариант системы *Gastropoda*, лежащий в русле кювьеровской традиции, был разработан А.Н. Голиковым и Я.И. Старобогатовым [1988; Golikov, Starobogatov, 1975], хотя современные классификации, построенные с учетом данных молекулярной филогенетики [Bouchet, Rocroi, 2005; Aktipis et al., 2008], уже не оперируют таксонами ранга отряда или подкласса, введенными Кювье.

Общее таксономическое разнообразие моллюсков, известное во времена позднего Ламарка, составляло примерно 3650 видов, что более чем в 5 раз превышает число видов, известных Линнеем в 1758 г. – 674 [Schilder, 1949].

Интересно, что в 1820 г. в сочинении «Аналитическая система положительных знаний человека» Ламарк снова пересмотрел свои взгляды на родственные отношения животных. Не отказываясь от идеи ветвящейся последовательности таксонов, он вводит представление об едином предке всех животных (*Monera*), который дает начало инфузориям, от них следует прямой переход к полипам, а последние порождают три самостоятельные эволюционные ветви – *Radiata*, *Vermes* и *Tunicata*. *Vermes* рассматривались Ламарком как предшественники членистоногих, а *Tunicata* – как предки моллюсков и позвоночных [Gould, 2011]. Возможно, в этом надо видеть попытку совмещения идеи Кювье о независимых планах строения животных с идеей эволюционной трансформации таксонов, которая считается главной заслугой Ламарка в истории науки.

В завершение – несколько слов о судьбе малакологической коллекции, принадлежавшей Ламарку. Он был известен как страстный собиратель раковин и в его частном кабинете хранились экземпляры многих сотен видов, о чем есть соответствующие отметки в тексте «Естественной истории беспозвоночных». Поскольку Ламарк при описании видов отмечал, в каком собрании хранится экземпляр, послуживший для описания, можно судить, что его частная конхологическая коллекция практически не уступала собранию Музея естественной истории в Париже.

После смерти Ламарка эта коллекция, особенно ценная в номенклатурном отношении, попала в собрание барона Б. Делессера, который сделал её доступной для изучения и опубликовал, с помощью специалистов-малакологов, изображения многих типовых экземпляров [Gray, 1869]. В настоящее время коллекция Ламарка хранится в двух научных учреждениях: большинство гастропод находятся в коллекции Музея естественной истории в Женеве, а двустворчатые моллюски большей частью в Национальном музее естественной истории в Париже [Dance, 1986].

Литература

- Голиков А.Н., Старобогатов Я.И. 1988. Вопросы филогении и системы брюхоногих моллюсков // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 187. С. 4–77.
Канаев И.И. 1976. Жорж Кювье (1769–1832). М.: Наука. 212 с.
Ламарк Ж.Б. 1955. Избранные произведения в двух томах. М.: Изд-во АН СССР. Т. 1. 968 с.

- Старостин Б.А. 1996. Аристотелевская «История животных» как памятник естественно-научной и гуманитарной мысли // Аристотель. История животных. М.: Издательский центр РГГУ. С. 7–68.
- Шаталкин А.И. 2009. «Философия зоологии» Жана Батиста Ламарка: взгляд из XXI века. М.: Товарищество научных изданий КМК. 606 с.
- Юнкер Т., Хоссфельд У. 2007. Открытие эволюции: революционная теория и её история. СПб: Изд-во Санкт-Петербургского университета. 220 с.
- Aktipis S.W., Giribet G., Lindberg D.R., Ponder W.F. 2008. Gastropoda: an overview and analysis. W.F. Ponder, D.R. Lindberg (Eds.) Phylogeny and Evolution of the Mollusca. Berkeley, Los Angeles: California University Press. P. 201–237.
- Benocci A., Manganelli G. 2012. Early research on anatomy and mating of land slugs and snails: Francesco Redi's (1684) Osservazioni // Archives of Natural History. V. 39. N 2. P. 270–280.
- Blainville M.H., de. 1814. Mémoire sur la classification methodique des animaux mollusques et établissement d'une nouvelle considération pour y parvenir // Bulletin des Sciences par la Société Philomathique de Paris. V. 1. P. 175–180.
- Bouchet Ph., Rocroi J.-P. 2005. Classification and nomenclator of gastropod families // Malacologia. V. 47. P. 1–397.
- Brown Th. 1836. The Conchologist's Text-book, Embracing the Arrangements of Lamarck and Linnaeus, with a Glossary of Technical Terms. Glasgow, etc: A. Fullarton and Co. 180 p.
- Crouch E.A. 1827. An Illustrated Introduction to Lamarck's Conchology. London: Rees, Orme, Brown and Green. 48 p.
- Cuvier G. 1792. Anatomie de la patelle commune // Journal d'Histoire Naturelle. V. 2. P. 81–95.
- Cuvier G. 1795a. Mémoire sur la structure interne et externe, et sur les affinités des animaux auxquels on a donné le nom de Vers; lu à la société d'Histoire-Naturelle, le 21 floréal de l'an 3 // La Décade Philosophique, Littéraire et Politique. V. 5, N. 3. P. 385–396.
- Cuvier G. 1795b. Second mémoire sur l'organisation et les rapports des animaux à sang blanc, dans lequel on traite de la structure des mollusques et de leur division en ordre, lu à la société d'Histoire Naturelle de Paris, le 11 prairial an troisième // Magazin Encyclopédique, ou Journal des Sciences, des Lettres et des Arts. V. 2, N 8. P. 433–449.
- Cuvier G. 1798. Tableau Élémentaire de l'Histoire Naturelle des Animaux. Paris: Baudoin. xvi + 710 p.
- Cuvier G. 1812. Sur un nouveau rapprochement à établir entre les classes qui composent le Règne animal // Annales du Muséum d'Histoire Naturelle. V. 19. P. 73–84.
- Cuvier G. 1817. Règne Animal Distribué d'après son Organisation, pour servir de base à l'Histoire Naturelle des Animaux et d'Introduction à l'Anatomie Comparée. Paris: Déterville. V. 2. 532 p.
- Cuvier G. 1830. Règne Animal Distribué d'après son Organisation, pour servir de base à l'Histoire Naturelle des Animaux et d'Introduction à l'Anatomie Comparée. Paris: Déterville; Crochard. V. 3. xvi + 504 p.
- Dance S.P. 1986. A history of Shell Collecting. Leiden: E.J. Brill – Dr. W. Backhuys. 230 p.
- Draparnaud J. 1801. Tableau des Mollusques Terrestres et Fluviales de la France. Montpellier-Paris: Renaud, Bossange, Masson et Besson. 116 p.
- Fleming J. 1837. Molluscous Animals, including Shell-fish; Containing an Exposition of their Structure, Systematical Arrangement, Physical Distribution, and Dietetical Uses, with a Reference to the Extinct Races. Forming the Article «Mollusca» in the Seventh Edition of the Encyclopaedia Britannica. Edinburgh: Adam and Charles Black. 244 p.
- Glaubrecht M. 2009. On «Darwinian mysteries» or molluscs as models in evolutionary biology: from local speciation to global radiation // American Malacological Bulletin. V. 27, N 1–2. P. 3–23.
- Golikov A.N., Starobogatov Ya.I. 1975. Systematics of prosobranch gastropods // Malacologia. V. 15, N 1. P. 185–232.
- Gould A.A. 1833. Lamarck's Genera of Shells with a Catalogue of Species. Boston: Allen and Ticknor. 110 p.
- Gould S.J. 2011. The Lying Stones of Marrakesh: Penultimate Reflections in Natural History. Cambridge (Ma), etc: Belknap Press. 371 p.

- Gray J.E. 1869. Lamarck's collection of shells // *Annals and Magazine of Natural History*, 4th Series. V. 3. P. 319–321.
- Johnston G. 1850. *Introduction to Conchology, or, Elements of the Natural History of Molluscos Animals*. London: John van Voorst. 616 p.
- Lamarck J.B.P.A. de M. 1792. Observations sur les coquilles, et sur quelques-uns des genres qu'on a établis dans l'ordre des vers testacés // *Journal d'Histoire Naturelle*. V. 2. P. 269–280.
- Lamarck J.B.P.A. de M. 1799. *Prodrome d'une classification des coquilles* // *Mémoires de la Société d'Histoire Naturelle de Paris*. V. 1. P. 63–91.
- Lamarck J.B.P.A. de M. 1801. *Système des Animaux sans Vertèbres, ou Tableau Général des Classes, des Ordres et des Genres de ces Animaux*. Paris: Chez L'Auteur. Viii + 432 p.
- Lamarck J.B.P.A. de M. 1818. *Histoire Naturelle des Animaux sans Vertèbres*. Paris: Chez d'Auteur. V. 5. P. 612 p.
- Lamarck J.B.P.A. de M. 1819. *Histoire Naturelle des Animaux sans Vertèbres*. Paris: Deterville et Verdier. V. 6, Pt. 1. P. 343 p.
- Lamarck J.B.P.A. de M. 1822a. *Histoire Naturelle des Animaux sans Vertèbres*. Paris: Deterville et Verdier. V. 6, Pt. 2. 232 p.
- Lamarck J.B.P.A. de M. 1822b. *Histoire Naturelle des Animaux sans Vertèbres*. Paris: Deterville et Verdier. V. 7. P. 711 p.
- Linnaeus C. 1758. *Systema Naturae per Regne Tria Naturae... Editio Decima, Reformata*. Tomus I. Regnum Animale. Holmiae: Laurentii Salvii. 823 p.
- Maton W.G., Rackett T. 1804. An historical account of testaceological writers // *Transactions of the Linnean Society*. V. 7. P. 119–244.
- Milne-Edwards H. 1848. Note sur la classification naturelle chez Mollusques Gastéropodes // *Annales des Sciences Naturelles. Zoologies*. Series 3. V. 9. P. 102–112.
- Pellegrin P. 1986. *Aristotle's Classification of Animals: Biology and the Conceptual Unity in the Aristotelian Corpus*. Berkeley, etc: University of California Press. 236 p.
- Ruse M. 2001. *The Evolution Wars: a Guide to the Debates*. New Brunswick, etc: Rutgers University Press. 326 p.
- Schilder F.A. 1949. Statistical notes on malacology // *Proceedings of the Malacological Society of London*. V. 27. P. 259–261.
- Stevens P.F. 1994. *The Development of Biological Systematics: Antoine-Laurent de Jussieu, Nature, and the Natural System*. New York: Columbia University Press. 616 p.
- Winsor M.P. 1976. *Starfish, Jellyfish and the Order of Life: Issues of Nineteenth-century Science*. New Haven, London: Yale University Press. 228 p.

Жорж Алексеевич Евсеев

10.09.1937 г.–11.06.2014 г.

George A. Evseev

September 10, 1937 – June 11, 2014



Дальневосточное малакологическое общество с прискорбием сообщает, что 11 июня 2014 г. на 77 году жизни скоропостижно скончался старший научный сотрудник Института биологии моря (ИБМ) им. А.В. Жирмунского ДВО РАН, один из членов-основателей ДВМО, кандидат геолого-минералогических наук, малаколог и палеонтолог Жорж (Георгий) Алексеевич Евсеев. Ж.А. был одним из старейших сотрудников ИБМ, который приехал во Владивосток в 1969 г. по приглашению академика А.В. Жирмунского, где в это время организовывался сначала Отдел, а затем и Институт биологии моря Дальневосточного научного центра Академии наук СССР. В этом институте Ж.А. плодотворно работал до самой смерти, сначала в Лаборатории палеоэкологии, руководимой профессором Е.В. Красновым, а затем в Лаборатории экологии бентоса. Ж.А. Евсеев внес большой вклад в изучение современных и четвертичных (голоценовых) фаун двустворчатых моллюсков Японского моря, в том числе их тафономии и палеоэкологии, занимался исследованием состава и распределения моллюсков Южно-Курильского мелководья, Вьетнама, Тиморского моря (банка Фантом), анатомии, биологии и морфологии тропических и бореальных моллюсков, в том числе всверливающих митилид-литофаг, устриц, гребешков, фолатид, личиночных и ювенильных раковин, морфогенезом и филогенией двустворчатых моллюсков. Он являлся автором и соавтором более 100 научных работ, в том числе в международных журналах *Journal of Molluscan Studies*, *Malacologia*,

Journal of Shellfish Research, Malacological Review, Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, и трех монографий Ж.А. был активным членом ДВМО и автором каждого номера его ежегодного *Бюллетеня*. Редколлегия *Бюллетеня ДВМО* к его 70-летию опубликовала биографию и библиографию основных работ (Бюлл. ДВМО, 2007, вып. 11, с. 129–135).

В памяти коллег Ж.А. по ИБМ и ДВМО останутся его юмор, желание всегда поделиться знаниями и советами, огромная работоспособность и скрупулезность в работе. Его статьи и вклад в малакологию будут служить нам и последующим поколениям исследователей.

Редколлегия

* * *

От Берингии до Фантома (из жизни морского малаколога)

Жорж (Георгий) Алексеевич Евсеев «стоял у истоков» Института биологии моря, был самым активным его строителем в двух основных направлениях научной деятельности, обозначенных отцом-основателем А.В. Жирмунским: а) изучение состава, распределения и биологии фауны и флоры, биологической продуктивности прибрежной зоны дальневосточных морей, условий воспроизводства промысловых объектов; б) проведение экспериментальных исследований по актуальным вопросам современной биологии морских организмов, включая эмбриологию и физиологию.

Вместе с геологом В.Н. Золотарёвым, физиком А.В. Игнатьевым, химиком Л.А. Поздняковой, математиком А.В. Силиной и автором этих строк геолог-палеонтолог Евсеев (окончил Новосибирский госуниверситет), узнав об организации Отдела биологии моря в Дальневосточном филиале Сибирского отделения АН СССР, решился резко изменить судьбу, уготованную распределением в одну из производственных геологических организаций на Сахалине, и был принят в организуемую мной Лабораторию палеоэкологии. С 1968 г. мы начали цикл сравнительно-фаунистических и экспериментально-аналитических исследований с довольно узко запрограммированной целью – изучить отношения к температуре и другим факторам среды современных и живших в прошлые геологические эпохи представителей одних и тех же видов.

Первые же экспедиции на юг Приморья и на Сахалин определили неугасавший до последних дней его жизни интерес к морфологии раковин двусторчатых моллюсков. Анализу прижизненных повреждений и перерывам роста раковин мий из голоценовых осадков лагуны Буссе была посвящена и одна из первых его публикаций в далеком 1971 г. (Евсеев Г.А. 1971. Анализ прижизненных механических повреждений на раковинах мий из голоценовых отложений лагуны Буссе (Сахалин) // Научные сообщения Института биологии моря. Вып. 2. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 75–78). Сравнительное исследование картин патогенеза привело к первым нетривиальным обобщениям: оказалось, что у мий существуют два типа роста: а) физиологический (в норме) и б) патологический, при котором утолщение раковины происходит не только в центральных, но и в краевых участках мантии. Патологический рост сопровождается структурными изменениями и морфологическими новообразованиями на внутренней стороне створки: а) отложением

крупнокристаллического раковинного вещества в местах воспаления мантии, б) грануляцией, в) образованием сложной сети наростов в виде гребней и валиков. Наиболее часто патологический рост створок моллюска происходит при повреждениях аддукторного мускула.

Раковины с патологическим ростом отличаются выпуклостью, утолщенными краями, глубокими отпечатками аддукторов и мантийной линии. Для мий характерно периодическое обламывание краев створок в одном и том же секторе с последующим «залеживанием» и образованием повторяющихся разновозрастных вмятин, что скорее всего указывает на активные попытки моллюска поглубже зарыться в плотные слои песчаного грунта. У отдельных особей повреждения появляются на самых ранних стадиях развития, но у большинства это происходит при длине створки 25 мм. В дальнейшем повреждается ее задняя часть – наиболее тонкая и хрупкая, затем передняя и вентральная части. Число повреждений резко возрастает при длине моллюска более 25 мм, достигая максимального значения при 40–41 мм. Интрига, однако, заключается в том, что после этого повреждения створок в процессе роста встречаются всё реже и реже, при этом у *Mya japonica* прижизненные механические повреждения не вызывают перерывов роста.

Следующий поворот в его творческой жизни связан с тремя годами экспедиционных исследований (1969–1971 гг.) на северо-западном шельфе Японского моря на судах «Тура» и «Беляна» Московского геолого-разведочного института (МГРИ) с бурением скважин, отбором тысяч проб голоценовых осадков, их описанием и определением видового состава моллюсков. Общее количество изученных Ж.А. Евсеевым раковин в этих рейсах достигло 20000. В итоге им были получены новые сведения о последовательности формирования шельфовой малакофауны, происхождении и изменении температурных условий обитания по фазам послеледниковой трансгрессии.

Не устарели до наших дней его принципы классификации донных поселений двустворчатых моллюсков и проведения границ между одновременно существовавшими на морском дне группировками. Решительно отвергнув биоценотическую концепцию сообществ, он с воодушевлением воспринял идею континуума – пространственно-временной сплошности распределений моллюсков с «узлами» на более разреженном фоне остальных значений численности особей. В биомической структуре шельфа он выделил «серии» – донные группировки, которые обычно и отождествляют с сообществами. Ж.А. Евсеев был убежден, что это – не экосистемные компоненты, а лишь случайно совпавшие в пространстве и времени популяции со сходными отношениями к температуре и другим факторам среды обитания.

Голоцен – один из самых захватывающих воображение малаколога отрезков новейшей геологической истории последних 10 тыс. лет. Все виды двустворок, известные в начале голоцена, продолжают существовать и поныне. Принято считать, что их развитие происходило в условиях так называемого глобального потепления климата. Ж.А. Евсеев в своих работах убедительно доказал колебательный характер климатических изменений, отразившийся и на структуре сообществ голоценовых моллюсков. Это позволило не только уточнить и детализировать экостратиграфию морских голоценовых отложений япономорского шельфа по биогеографическому составу двустворчатых моллюсков, но и провести корреляцию морских и континентальных толщ голоцена южного Приморья, Японии и сопоставить их со схемой корреляции Блитта–Сернандера, основанной на хронологии климатических событий Скандинавии. Иначе говоря, климатические серии Ж.А. Евсеева и нам

возможно использовать в качестве универсальных коррелятивных маркёров геоэкологических событий (включая изотопно-кислородные палеотемпературные изменения) в самых удаленных районах мира.

Основными итогами этого биогеологического этапа жизни Ж.А. Евсеева стали монография о послеледниковых сообществах двустворчатых моллюсков шельфа Японского моря (Евсеев Г.А. 1981. Сообщества двустворчатых моллюсков в послеледниковых отложениях шельфа Японского моря. М.: Наука. 160 с.) и успешная защита кандидатской диссертации. И это было только началом его многолетних исследований в области морской малакологии.

Спектр интересов Ж.А. Евсеева был широк и географически, и предметно – от изучения роли Берингийского моста в биогеографии (Евсеев Г.А., Краснов Е.В. 1976. Роль Берингии в формировании и миграциях фаун морских беспозвоночных // Берингия в кайнозой: Материалы Всесоюзного симпозиума, 1973 г., Хабаровск. Владивосток. ДВНЦ АН СССР. С. 43–53) до исследования состава и распределения живых моллюсков и их пустых раковин на банке Фантом Тиморского моря (Евсеев Г.А. 1983. Распределение брюхоногих и двустворчатых моллюсков на банке Фантом // Биология коралловых рифов. Исследования на банке Фантом (Тиморское море). Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 20–35).

Не имея возможности детально описывать дальнейшие творческие успехи моего недавно ушедшего «в мир иной» коллеги, достигнутые в первые десять лет совместной с ним работы в ИБМ, отсылаю читателя ознакомиться со списком основных трудов Ж.А. Евсеева (Бюлл. ДВМО, 2007, вып. 11, с. 129–135).



Ж.А. Евсеев в одной из тропических экспедиций.

G.A. Evseev in a tropical expedition.

Е.В. Краснов
Балтийский федеральный
университет им. И. Канта
(Калининград)

Ида Ивановна Овсянникова

9.02.1941 г.–23.01.2014 г.

Ida I. Ovsyannikova

February 9, 1941 – January 23, 2014



23 января 2014 г. на 73 году жизни скончалась одна из старейших сотрудниц Института биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН, член Дальневосточного малакологического общества, научный сотрудник Лаборатории экологии бентоса Ида Ивановна Овсянникова. Ида Ивановна не имела ученых степеней и званий, но ее скромный труд, преданность науке и ее публикации останутся в памяти коллег. И.И. родилась 9 февраля 1941 г. в с. Ляличи Михайловского района Приморского края и не сразу пришла в биологию. Ее трудовая биография началась в феврале 1961 г., когда после окончания технического училища она работала на швейных фабриках до декабря 1964 г., а затем, до ноября 1969 г., трудилась препаратором на кафедре Дальрыбвтуза (г. Владивосток). 6 июля 1970 г. она была принята старшим лаборантом в недавно созданный Институт биологии моря и с ним была связана вся ее дальнейшая жизнь – больше 43 лет она отдала ИБМ и морской биологии. Работая сначала в Лаборатории гидробиологии (1970–1972 гг.), затем в Группе и Лаборатории обрастаний (1972–1982 гг.), Лаборатории хорологии (1982–1987 гг.) и Лаборатории экологии бентоса (с 1 мая 1987 г.), она прошла путь от старшего лаборанта до научного сотрудника, закончив в 1970-х гг. заочно Биолого-почвенный факультет Дальневосточного государственного университета (ДВГУ).

Ида Ивановна была специалистом по биологии эпибиозов, являлась автором и со-автором нескольких десятков статей по составу, динамике и мониторингу эпибиозов приморского гребешка, фауне и экологии усоногих ракообразных, в том числе в журналах

Биология моря, Зоологический журнал, Ophelia, Crustaceana, Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. Ее работы, в соавторстве с сотрудниками ИБМ О.М. Корн, А.В. Силиной, В.С. Левиным, И.Р. Левенец и др. были посвящены развитию личинок усоногих раков, особенностям их оседания, росту и распределению разных видов балянусов на антропогенных и естественных субстратах. Особое место в ее исследованиях занимали работы по обрастанию раковин ценнейшего объекта аквакультуры в Приморье – приморского гребешка. Со своей коллегой по лаборатории, к.б.н. А.В. Силиной, она изучала организмы обрастания гребешка в загрязненном Амурском заливе, что впервые на основе многолетних наблюдений позволило сделать выводы о старении поселения гребешка, снижении скорости роста моллюсков, смене комплекса эпибионтов на виды, устойчивые к заилению и загрязнению [Силина, Овсянникова, 1995]. В других работах, совместно с к.б.н. И.Р. Левенец (Лаборатория экологии шельфовых сообществ) и Е.Б. Лебедевым (Дальневосточный морской биосферный заповедник), были обобщены данные о макрофитах приморского гребешка, отмечено 56 видов, принадлежащих к трем отделам, установлено, что основу видового богатства флоры эпибиоза гребешка составляют красные водоросли, бурые водоросли представлены наименьшим числом видов, по биомассе во флоре эпибиоза гребешка преобладают виды Chlorophyta, а основные формы таллома водорослей-эпибионтов – кустистые и нитчатые [Левенец и др., 2005; 2010]. В обширном исследовании состава и распределения усоногих раков на литорали и в сублиторали кутовой части Амурского залива ей были выделены группировки доминирующих видов *Chthamalus dalli*, *Amphibalanus improvisus* и *Balanus rostratus* в составе донных сообществ и установлена успешная натурализация вида-вселенца *A. improvisus* в местной фауне, получены данные о вытеснении им аборигенных видов Cirripedia из числа доминирующих видов макробентоса [Ovsyannikova, 2008]. В последние годы И.И. изучала усоногих раков из обрастания плавника и литорали Дальневосточного морского биосферного заповедника, где обнаружила новый для фауны России вид-вселенец *Striatobalanus amaryllis*, о чем успела опубликовать лишь небольшую статью в материалах конференции [Овсянникова, 2013], но с энтузиазмом обсуждала вопрос о новой находке и написании статьи с сотрудником Института проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН, к.б.н. О.П. Полтарухой. После ее смерти рабочий стол и полки вокруг оказались заставлены баночками и коробками с новыми сборами, которые она активно и очень скрупулезно разбирала, вникая в исследуемый материал до мелочей. Ида Ивановна работала до самого последнего момента.

Она много болела в последние годы своей жизни, стойко перенося последствия тяжелой операции, стараясь не жаловаться близким и сотрудникам, никого не обременять, даже родственников. Тратя порой последние деньги из небольшой, полставочной зарплаты и скудной пенсии на лекарства, не обращалась за материальной помощью. Много лет самоотверженно ухаживая за тяжелобольной матерью, а потом и мужем, будучи сама часто нездоровой, она, тем не менее, всегда старалась держаться бодро и была доброжелательной в коллективе, участвовала во всех мероприятиях и конференциях ИБМ. И.И. тяжело переживала смерть близкой подруги, Э.В. Левиной, вдовы известного дальневосточного гидробиолога д.б.н. В.С. Левина, за пустой квартирой которой, ее цветами, она ухаживала по просьбе родственников до самой последней возможности, всегда близко принимала к сердцу проблемы и болезни сотрудников лаборатории и института. И.И. старалась видеть в людях только хорошее, ценила достижения и успехи коллег и друзей. Она была очень

ответственным и исполнительным человеком. Даже находясь в больнице, уже в последние свои дни, сильно переживала о неразобранных пробах усоногих раков из очередной экспедиции и своих обещаниях специалистам выполнить эту работу в срок, хотела поскорее выйти на работу в институт...

В памяти коллег Ида Ивановна навсегда останется душевным, мягким и чутким человеком, всегда готовым выслушать и поддержать в трудную минуту.

Сотрудники Лаборатории экологии бентоса
ИБМ ДВО РАН, редколлегия

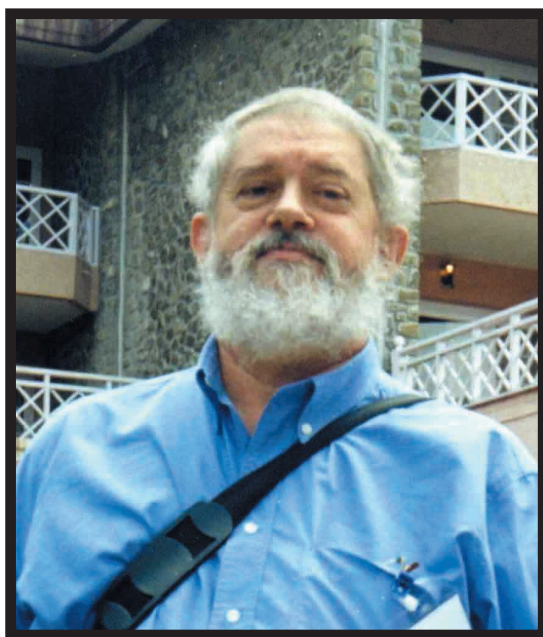
Некоторые работы И.И. Овсянниковой Selected works of I.I. Ovsyannikova

- Баранов А.Ю., Левенец И.Р., Овсянникова И.И., Лебедев Е.Б. 2013. Водоросли-макрофиты и усоногие раки в эпибиозе гребешка в юго-западной части зал. Петра Великого // Известия ТИНРО. Т. 175. С. 254–262.
- Брыков В.А., Левин В.С., Овсянникова И.И., Селин Н.И. 1980. Вертикальное распределение массовых видов организмов в обрастании якорной цепи буя в бухте Витязь // Биология моря. № 6. С. 27–33.
- Корн О.М., Овсянникова И.И. 1979. Развитие личинок усоногого рака *Chthamalus dalli* // Биология моря. № 5. С. 60–69.
- Корн О.М., Овсянникова И.И. 1981. Развитие личинок морского желудя *Solidobalanus hesperius hesperius* (Cirripedia, Thoracica) в лабораторных условиях // Зоологический журнал. Т. 60, вып. 10. С. 1472–1479.
- Левенец И.Р., Овсянникова И.И. 2010. Состояние сообществ макроэпибиоза приморского гребешка в различных районах залива Петра Великого Японского моря // Экология водных беспозвоночных: Сборник материалов международной конференции, посвященной 100-летию со дня рождения Ф.Д. Мордухай-Болтовского, Ин-т биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок, 30 октября–2 ноября 2010 г. Ярославль: Принтхаус. С. 177–180.
- Левенец И.Р., Овсянникова И.И., Лебедев Е.Б. 2005. Состав макроэпибиоза приморского гребешка *Mizuhopecten yessoensis* в заливе Петра Великого Японского моря // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. Т. 9. С. 155–168.
- Левенец И.Р., Овсянникова И.И., Лебедев Е.Б. 2010. Водоросли-макрофиты в эпибиозе приморского гребешка *Mizuhopecten yessoensis* в заливе Петра Великого Японского моря // Биология моря. Т. 36, № 5. С. 338–345.
- Овсянникова И.И. 1989. Распределение усоногих раков на раковинах приморского гребешка при выращивании в подвесной культуре // Биология моря. № 4. С. 71–76.
- Овсянникова И.И. 2004. Усоногие раки в макроэпибиозе приморского гребешка *Mizuhopecten yessoensis* из бухты Врангеля // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. Т. 8. С. 117–129.
- Овсянникова И.И. 2013. Усоногие раки в обрастании плавника и на литорали Дальневосточного морского биосферного заповедника ДВО РАН // X Дальневосточная конференция по заповедному делу, 25–27 сентября 2013 г., г. Благовещенск: Материалы конференции. Благовещенск: Изд-во БГПУ. С. 240–244.
- Овсянникова И.И., Возжжова Т.В. 1990. Усоногие раки на створках приморского гребешка в заливе Петра Великого // Биология морских беспозвоночных. Владивосток: ДВО АН СССР. С. 73–77.
- Овсянникова И.И., Корн О.М. 1984. Науплиальное развитие усоногого рака *Balanus crenatus* в заливе Петра Великого (Японское море) // Биология моря. № 5. С. 34–40.

- Овсянникова И.И., Левенец И.Р. 2003. Макроэпibiонты гребешка *Mizuhopecten yessoensis* в загрязненной части Амурского залива Японского моря // Биология моря. Т. 29, № 6. С. 441–448.
- Овсянникова И.И., Левенец И.Р. 2004. Межгодовая динамика эпibiонтов приморского гребешка *Mizuhopecten yessoensis* в восточной части Амурского залива (Японское море) // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. Т. 8. С. 61–74.
- Овсянникова И.И., Левин В.С. 1982. Динамика роста балануса *Solidobalanus hesperius* на створках приморского гребешка в условиях донного выращивания // Биология моря. № 4. С. 44–51.
- Силина А.В., Позднякова Л.А., Овсянникова И.И. 2000. Состояние поселений приморского гребешка в юго-западной части залива Петра Великого // Экологическое состояние и биота юго-западной части залива Петра Великого и устья реки Туманной. Т. 1. Владивосток: Дальнаука. С. 168–185.
- Силина А.В., Овсянникова И.И. 1995. Многолетние изменения в сообществе приморского гребешка и его эпibiонтов в загрязненной части Амурского залива Японского моря // Биология моря. Т. 21, № 1. С. 59–66.
- Силина А.В., Овсянникова И.И. 1999. Рост морского желудя *Balanus rostratus* в Японском море // Биология моря. Т. 25, № 1. С. 19–23.
- Силина А.В., Овсянникова И.И. 2000. Межгодовая и сезонная динамика пополнения и роста молоди усоногого рака *Balanus rostratus* в Амурском заливе Японского моря // Биология моря. Т. 26, № 3. С. 175–181.
- Шалаева З.А., Овсянникова И.И. 1975. Динамика оседания обрастателей на различных сплавах // Обрастания в Японском и Охотском морях. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 184–193.
- Шалаева З.А., Овсянникова И.И. 1975. Количественное распределение мидий и баянусов на неконтактных и контактных сплавах // Обрастания в Японском и Охотском морях. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 194–202.
- Levenetz I.R., Ovsyannikova I.I. 2004. Macroepibiots of scallop *Mizuhopecten yessoensis* from the polluted area of Amursky Bay, Sea of Japan // Proceedings of the Workshop, Climate Variability and Human Activities in Relation to Northeast Asian Land-Ocean Interactions and Their Implications for Coastal Zone Management, Nanjing, China, December 4–8, 2004 (APN Project 2004-18-NMY). Nanjing: Nanjing University. P. 82–87.
- Ovsyannikova I.I. 2007. Barnacles in intertidal communities of the inner part of Amursky Bay (Sea of Japan) // Biodiversity of the Marginal Seas of the Northwestern Pacific Ocean: Proceedings of the Workshop, Institute of Oceanology CAS, Qingdao, China, November 21–23, 2007. K.A. Lutaenko (Ed.). Qingdao: IOCAS. P. 52–57.
- Ovsyannikova I.I. 2008. Barnacles in benthic communities of the inner part of Amursky Bay (Sea of Japan) // Ecological Studies and the State of the Ecosystem of Amursky Bay and the Estuarine Zone of the Razdolnaya River (Sea of Japan). K.A. Lutaenko, M.A. Vaschenko (Eds.). Vladivostok: Dalnauka. P. 207–222.
- Ovsyannikova I.I. 2010. Biodiversity of epibiots of the scallop *Mizuhopecten yessoensis* in Peter the Great Bay, Sea of Japan // Proceedings of China-Russia Bilateral Symposium on «Comparison on Marine Biodiversity in the Northwest Pacific Ocean», 10–11 October 2010, Qingdao, China. Qingdao: IOCAS. P. 126–130.
- Silina A.V., Ovsyannikova I.I. 1998. The barnacle *Balanus rostratus* and its habitats in the northwestern part of the Sea of Japan // Ophelia. V. 49, N 1. P. 47–54.
- Silina A.V., Ovsyannikova I.I. 2000. Variability in morphology of the shell of the barnacle, *Balanus rostratus*, under different conditions of growth (Cirripedia, Thoracica) // Crustaceana. V. 73, N 5. P. 519–524.

Памяти Ричарда (Дика) Килбурна
7.01.1942 г.–26.07.2013 г.

Richard N. (Dick) Kilburn:
In memoriam
January 7, 1942 – July 26, 2013



26 июля 2013 г. электронная почта принесла печальную новость – утром этого дня после продолжительной болезни скончался Ричард (Дик) Нэйл Килбурн (Richard Neil Kilburn) – замечательный южноафриканский малаколог, крупнейший специалист по моллюскам Индо-Пацифики и очень хороший человек. Мне довелось быть знакомым с ним по переписке с начала 1990-х гг., а затем и лично в ходе трех поездок во Вьетнам, Камбоджу и Индию в 1999, 2000 и 2001 гг. в рамках международной научно-образовательной программы по изучению тропических моллюсков (Tropical Marine Mollusc Program, TMMP), и в этих заметках мне хотелось бы поделиться некоторыми воспоминаниями от общения с ним, привести биографические сведения и осветить вклад Р. Килбурна в малакологию на основе опубликованных его коллегами некролога, библиографии и каталога новых таксонов, описанных им [Herbert, 2013; Herbert, Davis, 2013].

Ричард Нэйл Килбурн родился 7 января 1942 г. в Порт-Элизабет, Восточная Капская провинция, ЮАР. Он учился в Grey High School и, будучи еще школьником, развил интерес к морским раковинам. В 1959 г. он начал работать клерком в Банке Барклэйс в Порт-Элизабет, исключительно для того, чтобы заработать денег на поступление в университет. В этот период, он переписывался с д-ром Кеппелем Бэрнардом (Keppel Barnard),

известным в то время специалистом по южно-африканским морским моллюскам, который работал в Южно-Африканском музее (South African Museum), а также регулярно посещал Дольфа ван Брюггена (Dolf van Bruggen), куратора только что основанного Океанариума Порт-Элизабет. Дик поступил в Университет Натала в Питермарицбурге (Natal University) и стал специализироваться по зоологии и ботанике, окончив университет с отличием в 1967 г. После короткого периода работы учителем биологии в школе, где он также преподавал теннис и плавание, ему была предложена малакологическая ставка в Музее Восточного Лондона (East London Museum), а затем, всего через 18 месяцев, он вернулся в Питермарицбург и начал работать по специальности малакология в Музее Натала (Natal Museum) с 1 сентября 1969 г. С этого времени, его судьба и карьера были связаны с этим музеем до конца жизни.

В Музее Натал Дик Килбурн создал один из первоклассных центров мировой малакологии, активно пополняя музейные коллекции – кроме ЮАР, он собирал моллюсков в Мозамбике, на о-ве Реюньон, Египте, Индонезии, Малайзии, а позже, с 1997 г., участвуя в ТММР. По принятии его на работу в Музей Натал, коллекция моллюсков включала около 9000 каталогизированных проб, тогда как в настоящее время она состоит из почти 150000 каталогизированных проб, что было достигнуто за счет большой личной активности Дика, стратегического планирования по приобретению важнейших коллекций и обширной программы полевых сборов [Herbert, 2013]. Мне лично довелось наблюдать в ходе участия в работе ТММР с каким энтузиазмом и тщательностью Дик собирал и определял коллекции для своего музея. Дик также осознавал значение хороших библиотек для таксономии и приложил много сил для создания коллекции микрофиш старой литературы в Музее Натал, что в доинтернетную эру было очень важно.

Первые работы Р. Килбурна представляли собой заметки и дополнения к фауне ЮАР, но затем он перешел к работам обзорного плана и ревизиям. Большой вклад он внес в изучение гастропод сем. Naticidae, Epitoniidae и Turridae s.l., причем последние стали «любовью» всей его жизни и он продолжал публиковать статьи по ним до самой смерти. Его работа по роду *Ancilla* (Olividae) [Kilburn, 1981] имела всемирный охват и была защищена как диссертация в Университете Натал в 1982 г. [Herbert, 2013]. Дик уделял огромное значение изучению типовых материалов, так, в 1978 г. он посетил 12 европейских музеев для ознакомления с типовыми коллекциями и старой литературой.

Дик Килбурн описал 361 новый вид и подвид и 27 новых родов и подродов брюхоногих и двустворчатых моллюсков [Herbert, Davis, 2013], большинство из которых – южно-африканские и мозамбикские таксоны на основе сборов, полученных в ходе Программы драгирования Музея Натал (Natal Museum Dredging Programme) (1981–1993 гг.). Часть таксонов описана на основе сборов различных малакологов и любителей, а также ныряльщиков-аквалангистов, получена от капитанов и членов команд промысловых траулеров, имена которых Дик сохранил в названиях моллюсков. В этом плане Килбурн может считаться классиком современной южно-африканской и мировой таксономической малакологии – далеко не каждый современный автор может «похвастаться» таким количеством описанных таксонов, к тому же из самых разных семейств моллюсков.

Р. Килбурн является автором и соавтором 102 научных статей, 11 глав в книгах и 2 книг; он также опубликовал много научно-популярных статей в бюллетене Конхологического общества Южной Африки *The Strandloper* [Herbert, 2013; Herbert, Davis, 2013]. Первая его статья была опубликована в 1970 г. [Kilburn, 1970]. Две его книги – «Раковины Южной

Африки» [Kilburn, Rippey, 1982] и «Полевой определитель наземных улиток и слизней восточной Южной Африки» [Herbert, Kilburn, 2004]. Книга «Раковины Южной Африки», по мнению Д. Герберта [l.c.], была первой серьезной монографией по южно-африканским морским моллюскам, опубликованной со времени выхода монографии Ф. Краусса (1848 г.), в ней было описано и изображено более 600 видов и она широко цитируется малакологами и биологами (по справке Гугл Академия на июль 2014 г., более 250 раз). Соавторами его статей являются различные иностранные специалисты, в том числе такие известные, как проф. Ф. Буше (P. Bouchet) (Франция), Ф. Уэллс (F. Wells) (Австралия), Дж. Маклин (J. McLean) (США), Х. Дикстра (H. Dijkstra) (Нидерланды), Дж. Хиллеберг (J. Hilleberg) (Дания), Ю.И. Кантор (Россия) и др. В последние годы его соавторами были китайские и российские малакологи – д-ра Ли Баочан и Ли Циньжен [Li et al., 2010a; b] и Ю.И. Кантор и А.Э. Федосов [Kilburn et al., 2012; 2014], наряду с д-рами P. Stahlschmidt, M. Chino, K. Fraussen и др.

Дик никогда не гнался за престижностью – тенденцией публиковать статьи в «модных» или высокоимпактных журналах, да и многие ведущие малакологи его времени работали, думая исключительно о получении новых знаний по фауне и таксономии, увлеченные глубоким интересом к малакологии, не придавая значения своим рейтингам. Большое количество его статей было опубликовано в «домашнем» *Annals of the Natal Museum*, часть в других южно-африканских журналах (*South African Journal of Science*, *South African Journal of Zoology*, *Annals of the South African Museum*, *Durban Museum Novitates*, *African Invertebrates*, *Transactions of the Royal Society of South Africa*), небольшая часть в американских, европейских, австралийских, тайваньских, японских региональных малакологических журналах (*Nautilus*, *Venus*, *Basteria*, *Journal of Conchology*, *Molluscan Research*, *Bulletin of Malacology* (Taiwan), *Archiv für Molluskenkunde*, *Miscellanea Malacologica*), трудах некоторых зарубежных музеев и биостанций, и лишь в последние годы вышли его работы в «импактных» *Journal of Natural History* и *Zootaxa*. Как отмечает Д. Герберт, Дик Килбурн был традиционным, необычайно преданным систематиком, работая с рвением детектива, роаясь в старой литературе, проверяя определения и синонимию, сравнивая типы и т.д. («...digging around in the old literature to check identifications and synonymies, comparing types and cited illustrations, following up loose ends and clarifying nomenclatural uncertainties» – l.c., p. 561]. К сожалению, этот типаж сходит на нет в современной науке, несмотря на огромное значение изучения биоразнообразия, декларируемое научными «администраторами» или «policy-maker-ами». Очевидно, с этим и была связана личная, по существу, трагедия замечательного ученого: он был вынужден под давлением выйти на пенсию в возрасте 60 лет, чего не желал, будучи способен еще плодотворно и много работать, и такой поворот событий, обида и разочарование, оказали негативное влияние на его научную продуктивность и оборвали его связи с музеем, для развития которого он столько сделал... Откровенно говоря, для талантливого систематика пенсии не бывает, и можно только представить, как глубоко он был обижен. Мне о своих обидах на руководство музея с большой горечью он сказал во Вьетнаме в августе 2001 г.

В честь самого Р. Килбурна названо 37 видов разных животных (моллюсков, ракообразных, голотурий, рыб) и один род – *Kilburnia* Snyder, Vermeij et Lyons, 2012 (типовой вид – *Fasciolaria heyneimanni* Dunker, 1870). Дик рассылал много проб различных животных, собранных при осуществлении программы драгировок, для определения и изучения специалистами из разных стран [Herbert, Davis, 2013].

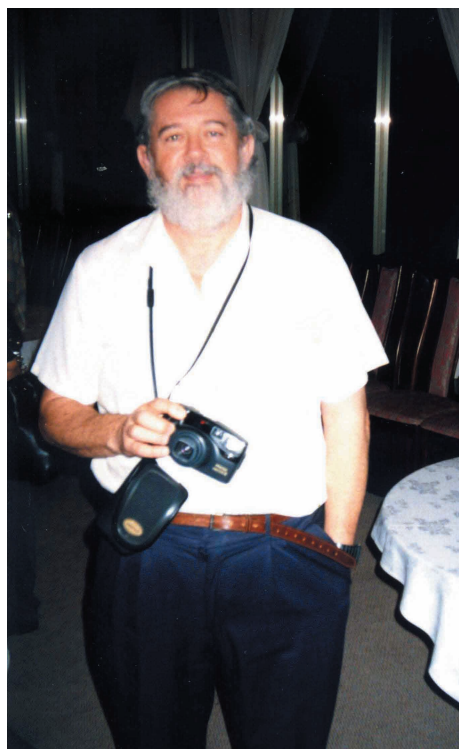
В начале 1990-х гг. я написал Р. Килбурну письмо с вопросами о систематике двустворчатых моллюсков сем. Arcidae, поскольку он опубликовал статью о фауне и систематике арок Южной Африки и Мозамбика [Kilburn, 1983]. Вместе с Ж.А. Евсеевым мы занимались тогда разбором коллекции подсем. Anadarinae из Вьетнама и других районов Индо-Пацифики и подготовкой обзорной статьи, которая была напечатана в 1998 г. в США, в журнале *Malacological Review*. Дик очень подробно ответил мне, и прислал ксерокопии некоторых старых работ, объяснив ряд номенклатурных проблем. Меня заинтересовало наличие в фауне юго-восточной Африки уплощенных, барбациеподобных анадарин с биссусным зиянием, которые, по моему мнению, являются переходными к подсем. Arcinae, и я попросил прислать его в обмен эти два вида. Дик объяснил, что они редкие, в Музее Натала есть всего несколько экз., и прислал фотографии, в том числе вентрального вида раковин, которые я использовал в статье, выделив новый род *Mosambicarca* Lutaenko, 1994. Помню, он написал, что фотографии изготавливал сам, так как в музее не было соответствующего персонала, и извинялся за задержку! Началась переписка и научные обмены: мы, сотрудники Зоологического музея ДВГУ, где я тогда работал, отправили посылки с нашими видами в ЮАР, и с большим волнением получили посылки из этой страны, с которой у СССР не было даже почтового сообщения! По журналу поступлений, первая посылка пришла в марте 1992 г., вторая – в сентябре 1993 г., всего Музей Натал прислал нам 41 пробу лопатоногих, двустворчатых и брюхоногих моллюсков из сем. Arcidae, Mytilidae, Carditidae, Crassatellidae, Buccinidae, Marginellidae и др. с необычными для нашего уха и глаза названиями и этикетками – Транскей, Зулуленд, КваЗулу-Натал, а этикетки были напечатаны на лазерном принтере – мы тогда этого не поняли, так как ни одного компьютера в музее и сопредельной Кафедре зоологии еще не было. Доброжелательность Дика, тщательность в оформлении этикеток и коллекции, желание переписываться и обмениваться материалом с далеким и малакологически малоизвестным музеем в России приятно удивила. В дальнейшем происходил обмен оттисками.

Первая наша личная встреча состоялась осенью 1999 г., когда в Ханое (Вьетнам) проходил 10-й, юбилейный конгресс Программы по изучению тропических моллюсков (TMMP) (с 20 по 24 октября). TMMP была, без сомнений, очень интересной и насыщенной программой, которая находилась полностью под влиянием шарма и стиля супругов Йоргена (директора программы) и Карен (которая была администратором и секретарем) Хиллебергов (Jorgen and Karen Hylleberg), датчанами из Университета Орхуса, и спонсировалась датским агентством по развитию DANIDA. Вначале она включала три страны (Индия, Таиланд и Дания), а затем разрослась до участия более 20 стран – развитых и развивающихся, поэтому в совещаниях, полевых работах и конгрессах принимало участие много молодых ученых из Вьетнама, Индонезии, Таиланда, Индии и других тропических стран (в 1999 г. впервые присоединилась и Россия – д.б.н. Ю.И. Кантор из Института проблем экологии и эволюции РАН, Москва и к.б.н. К.А. Лутаенко из Института биологии моря ДВО РАН, Владивосток). Дик Килбурн, несомненно, играл одну из ключевых ролей в эти годы (1999–2001) существовавшей программы, которая вскоре после этого закрылась по причине прекращения финансирования. На конгрессе он был председателем одной из сессий (20 октября – сессия 2 «Биоразнообразие») и на следующий день, 21 октября, представил доклад на тему «Биогеография, биомы и моллюски юго-восточной Африки» (Biogeography, biomes and Mollusca of south-east Africa), а затем, в ходе полевой поездки в Хайфон, о-в Катба, Нячанг (Вьетнам) и Сиануквилль (Камбоджа), он был главным



Ричард Килбурн председательствует на сессии по биоразнообразию во время 10-го Конгресса Программы по изучению тропических моллюсков (ТММП), отель Лэйк Сайд, Ханой, Вьетнам, 20 октября 1999 г.

Richard Kilburn chairs a biodiversity session at the 10th Congress of the Tropical Marine Mollusc Programme (TMMP), Lake Side Hotel, Hanoi, Vietnam, October 20, 1999.



«определяльщиком» многочисленных сборов на побережье, литорали, в выбросах и из сетей рыбаков. Дик возил с собой несколько переплетенных толстых ксерокопированных томов, где были помещены изображения и названия многих тропических моллюсков Индо-Пацифики, и легко ориентировался в огромном разнообразии гастропод и двустворок юго-восточной Азии, быстро находя названия в своих талмудах (мы составляли коллекции для местных научных учреждений – Института аквакультуры № 3 в Нячанге и небольшого музея или выставочного зала в Сиануквилле под патронажем Департамента рыбного хозяйства, и также отбирали моллюсков для своих учреждений и кол-

Ричард Килбурн на банкете во время 10-го Конгресса Программы по изучению тропических моллюсков (ТММП), отель Лэйк Сайд, Ханой, Вьетнам, октябрь 1999 г. (фото К. Лутаенко).

R. Kilburn at a reception party during the 10th Congress of the Tropical Marine Mollusc Programme (TMMP), Lake Side Hotel, Hanoi, Vietnam, October, 1999 (photo by K. Lutaenko).

лекций). Мне запомнилось, что Й. Хиллеберг называл Дика «человеком с памятью тысячи слов», который легко дает справку о таксономической принадлежности многочисленных тропических видов. Вообще, компания ученых была очень колоритной, и мы называли в шутку группу именитых малакологов «старые папы» (J. Hylleberg, B. Tursch, R. Kilburn, A. Kohn, J. Vidal). «Папы» и примкнувшие к ним более молодые малакологи из России, Таиланда, Великобритании читали лекции по основам малакологии местным молодым вьетнамским и камбоджийским специалистам, и здесь Дик был одним из столпов: в опубликованной третьей части трудов 10-го Конгресса ТММР, где были собраны лекции (Lecture Notes), Дик у принадлежит 4 лекции, а всем остальным ученым по одной: *Основные принципы научной номенклатуры*; *Принципы номенклатуры: рабочий лист для тестирования*; *Мелководные «археогастроподы» юго-восточной Азии: введение*; *Семейство Veneridae юго-восточной Азии* [Kilburn, 2000a, b, c, d] (часть этих

лекционных заметок пропущена в библиографии Герберта и Дэвис [I.c.]). Дик также постоянно был занят определением раковин (см. фото к статье), к нему непрерывно подбегали молодые ученые, возникали интересные споры с маститыми малакологами, и он всегда с удовольствием делился с ними своими знаниями (часть списков моллюсков и другие фотографии с мероприятий, где есть Дик, опубликованы в: Лутаенко [2001]; Hylleberg [2000, 2010]). Я много почерпнул из его рассказов и лекций, Дик также очень помог мне в номенклатурно-таксономической выверке большого списка двустворок Вьетнама, первого на тот момент [Lutaenko, 2000]. Рабочий день неизменно заканчивался посиделками за пивом в ресторанах на открытом воздухе, и чувство юмора и научные рассказы Дика мне надолго запомнились. Мне импонировало полное отсутствие какого-либо высокомерия в нем по отношению к младшим коллегам или менее известным, иногда проскальзывавшее у западных малакологов, простота в общении, доступность для обсуждения разных вопросов и открытость.



Ричард Килбурн определяет моллюсков во время Школы по биоразнообразию моллюсков ТММР, Институт аквакультуры № 3, Нячанг, Вьетнам, ноябрь 1999 г. (фото К. Лутаенко).

R. Kilburn identifies mollusks during a training course in biodiversity of tropical mollusks, Research Institute of Aquaculture No. 3, Nha Trang, Vietnam, November 1999 (photo by K. Lutaenko).



Ричард Килбурн определяет моллюсков во время Школы по биоразнообразию моллюсков ТММР, Сиануквиль, Камбоджа, ноябрь 1999 г. (фото К. Лутаенко).

R. Kilburn identifies mollusks during a training course in biodiversity of tropical mollusks, Sihanoukville, Cambodia, November 1999 (photo by K. Lutaenko).

Встречи с Диком продолжились осенью 2000 г. и летом 2001 г., когда ТММР проводила, соответственно, 11-й Конгресс в Индии и 2-ю Школу по биоразнообразию тропических моллюсков [Лутаенко, 2002; 2003]. В Индии, 27 сентября 2000 г., Дик прочитал вводную лекцию (keynote address) «Размышления о биогеографии индийских морских моллюсков» (Thoughts on the biogeography of Indian marine molluscs), а затем, со 2 по 9 октября, мы работали на полевых на побережье южных штатов Тамилнаду и Керала, в районах Кодайканала, Рамесварама, Тутикорина и Ковалама, где Дик опять был незаменимым в плане идентификации собранного материала. Наконец, с 10 по 18 октября, небольшая группа участников программы, 6 человек, в том числе Дик и я, участвовали в обучении 6 аспирантов в частном научном учреждении – Suganthi Devadason Marine Research Institute в Тутикорине. Здание института было ранее английским банком характерной архитектуры, где мы жили и обедали на втором этаже, разбирали и определяли коллекции. Дискуссии и ужины были очень живыми, а фотоархив напоминает о замечательных днях...

Помню, в августе 2001 г., в Нячанге, на следующий день после заключительного банкета нашего мероприятия, когда все коллеги разъехались по городу по разным делам, мы решили пойти вместе пообедать в ближайший ресторанчик на открытом воздухе, и мне запомнилось, что Дик с большой обидой говорил о новых порядках в музее, о том, что обслуживающий персонал теперь ставится вровень с учеными и кураторами, и при увольнении на пенсию чернокожей уборщицы, для «равенства» надо увольнять и белого ученого. Именно тогда я начал понимать, что борьба за равноправие в таких странах имеет свои негативные стороны, в том числе разрушение традиций (а ЮАР была все же высокораз-

витой страной с музеями, научными и культурными учреждениями западного уровня), непонимание ценности накопленного багажа новыми властями для дальнейшего развития общества, а уже потом, начитавшись в интернете о массовом бегстве образованных белых за границу, их убийствах и выросшем уровне преступности в ЮАР (так, родной город Дика, Порт-Элизабет, после свободных выборов 1994 г. столкнулся с той же проблемой, что и остальные районы страны – город захлестнула волна преступности, в большинстве случаев связанной с наркотиками), а также увидев, что за более чем 20 лет чернокожее население в массе не стало жить лучше и многие их надежды не сбылись, стало понятно, что даже эволюционные политические изменения во благо угнетенных не всегда ведут к дальнейшему их процветанию, а вот образованные люди во все времена должны пользоваться приоритетом со стороны государства – ведь они его основа...



Р.Н. Килбурн и К.А. Лутаенко во время 11-го Конгресса Программы по изучению тропических моллюсков (ТММП), южная Индия, сентябрь 2000 г.

R. Kilburn and K. Lutaenko at the 11th Congress of the Tropical Marine Mollusc Programme (TMMP) in southern India, September 2000.

По результатам работ во Вьетнаме и Индии Й. Хиллебергом и Р. Килбурном позднее были напечатаны ценные каталоги морских моллюсков [Hylleberg, Kilburn, 2002; 2003], при этом столь объемный список вьетнамских моллюсков был опубликован впервые в мировой литературе.

В моей памяти Ричард Нэйл Килбурн останется образцом талантливого малаколога, доброжелательного и открытого человека, классического систематика с памятью «тысячи слонов». Он внес огромный вклад в понимание фауны моллюсков Южной Африки и Индо-Пацифики и его научное наследие будет достойным памятником и примером для следующих поколений ученых.

Литература

Лутаенко К.А. 2001. 10-й Международный конгресс Программы по изучению тропических моллюсков во Вьетнаме и Камбодже, октябрь–ноябрь 1999 г. // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. Вып. 5. С. 140–146.

- Лутаенко К.А. 2002. 11-й Международный конгресс по Программе изучения тропических морских моллюсков, Индия, 28 сентября – 8 октября 2000 г. // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. 2002. Вып. 6. С. 129–133.
- Лутаенко К.А. Вторая международная школа по биоразнообразию морских тропических моллюсков, Вьетнам, г. Нячанг, 5–12 августа 2001 г. // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. 2003. Вып. 7. С. 154–159.
- Herbert D.G. 2013. Richard ('Dick') Neil Kilburn (7.01.1942 — 26.07.2013) [Obituary] // African Invertebrates. V. 54, N 2. P. 557–561.
- Herbert D.G., Davis L.S. 2013. Richard ('Dick') Neil Kilburn (1942–2013): bibliography and listings of new taxa named by him and in his honour // African Invertebrates. V. 54, N 2. P. 563–593.
- Herbert D.G., Kilburn R.N. 2004. Field Guide to the Land Snails and Slugs of Eastern South Africa. Pietermaritzburg: Natal Museum. 336 p.
- Hylleberg J. 2000. Molluscs collected by the TMMP in Vietnam and Cambodia // Phuket Marine Biological Center Special Publication. V. 21, Pt. 2. P. 519–537.
- Hylleberg J. 2010. Russian contributions to the international Tropical Marine Mollusc Programme (TMMP), 1999–2003 // Bulletin of the Russian Far East Malacological Society. V. 14. P. 119–130.
- Hylleberg J., Kilburn R.N. 2002. Annotated inventory of molluscs from the Gulf of Mannar and vicinity // Phuket Marine Biological Center Special Publication. V. 26. P. 19–79.
- Hylleberg J., Kilburn R.N. 2003. Marine molluscs of Vietnam. Annotations, voucher material, and species in need of verification // Phuket Marine Biological Center Special Publication. V. 28. P. 1–299.
- Kilburn R.N. 1970. Taxonomic notes on South African marine Mollusca, 1 // Annals of the Cape Provincial Museums, Natural History V. 8, N 4. P. 39–48.
- Kilburn R.N. 1981. Revision of the genus *Ancilla* Lamarck, 1799 (Mollusca: Olividae: Ancillinae) // Annals of the Natal Museum. V. 24, N 2. P. 349–463.
- Kilburn R.N. 1983. The Recent Arcidae (Mollusca: Bivalvia) of southern Africa and Mozambique // Annals of the Natal Museum. V. 25, N 2. P. 511–548.
- Kilburn R. 2000a. Basic rules of scientific nomenclature // Phuket Marine Biological Center Special Publication. V. 21, Pt. 3. P. 539–546.
- Kilburn R. 2000b. Principles of nomenclature: worksheet (test you knowledge) // Phuket Marine Biological Center Special Publication. V. 21, Pt. 3. P. 547–550.
- Kilburn R. 2000c. Shallow-water «archaeogastropods» of south-east Asia; an introduction // Phuket Marine Biological Center Special Publication. V. 21, Pt. 3. P. 595–601.
- Kilburn R. 2000d. Family Veneridae in south-east Asia // Phuket Marine Biological Center Special Publication. V. 21, Pt. 3. P. 627–637.
- Kilburn R.N., Fedosov A.E., Olivera B.M. 2012. Revision of the genus *Turris* Batsch, 1789 (Gastropoda: Conoidea: Turridae) with the description of six new species // Zootaxa. N 3244. P. 1–58.
- Kilburn R.N., Fedosov A., Kantor Yu. 2014. The shallow-water New Caledonia Drilliidae of genus *Clavus* Montfort, 1810 (Mollusca: Gastropoda: Conoidea) // Zootaxa. N 3818. P. 1–69.
- Kilburn R.N., Rippey E. 1982. Seashells of Southern Africa. Johannesburg: MacMillan. 249 p.
- Li B., Kilburn R.N., Li X. 2010a. Report on Crassispirinae Morrison, 1966 (Mollusca: Neogastropoda: Turridae) from the China seas // Journal of Natural History. V. 44, N 11–12. P. 699–740.
- Li B., Li X., Kilburn R.N. 2010b. Report on the genus *Tritonoturris* s.l. (Gastropoda: Conoidea) from the South China Sea // Journal of Conchology V. 40, N 2. P. 193–199.
- Lutaenko K.A. 2000. Russian contributions to studies of Vietnamese bivalves. Part 2. List of species recorded by Russian authors or stored in museums // Phuket Marine Biological Center Special Publication. V. 21, N 2. P. 361–390.

К.А. Лутаенко
Институт биологии моря
им. А.В. Жирмунского ДВО РАН

Правила для авторов «Бюллетеня Дальневосточного малакологического общества»

Instructions to authors of the *Bulletin of the Russian Far East Malacological Society*

«Бюллетень Дальневосточного малакологического общества» печатает статьи по фундаментальным и прикладным проблемам малакологии на русском и английском языках. В «Бюллетене...» публикуются оригинальные научные сообщения (обзоры, статьи, краткие сообщения), хроника, книжные обозрения, рецензии, материалы о ныне действующих и ушедших членах Дальневосточного малакологического общества (ДВМО), а также текущая библиография членов ДВМО.

Все поступающие статьи проходят независимое рецензирование. Решение о принятии или отклонении статей принимает главный редактор. Отклоненная рукопись возвращается автору.

Объем рукописи не ограничен. Необходимо представить электронный вариант рукописи с указанием фамилии автора. Следует представить три файла: 1) файл, содержащий резюме, текст, список литературы, подписи к рисункам; 2) файл, содержащий таблицы с подписями; 3) файл, содержащий рисунки. Недопустимо вставлять рисунки в текст.

Правила текстового набора

1. Текст должен быть набран на странице формата А4, страницы необходимо пронумеровать.

2. Используйте редактор Microsoft Word для Windows последних версий.

3. Для создания файлов используйте форматы *.doc.

4. Не используйте макросы.

5. При наборе пользуйтесь стандартными Windows TrueType шрифтами, предпочтительнее – Times New Roman; размер шрифта – 12.

6. Текст должен быть набран через 1.5 интервала

7. Не делайте более одного пробела между словами.

8. Строки в пределах абзаца не должны быть разделены символом возврата каретки: клавиша Enter.

9. На протяжении всей рукописи абзацные отступы должны быть одинаковые.

10. Используйте возможности текстового редактора: автоматическое создание сносок, автоматический запрет переносов, автоматический отступ и т.п.

Таблицы

1. При создании таблиц используйте Word и его возможности.

2. В таблицах желательно сделать невидимыми вертикальные и горизонтальные границы, кроме горизонтальных границ в головке и конце таблицы.

3. Если статья написана на русском языке, то подписи к таблицам должны быть представлены на русском и английском языках.

Рисунки

1. Фотографии, рисунки и графики должны быть хорошего качества, их следует представлять в форматах *.tiff (предпочтительнее) или *.jpg.

2. Графики со всеми обозначениями должны быть выполнены на компьютере с использованием распространенных графических редакторов.

3. Для черно-белых изображений используйте цветовые модели Black and White (1-bit) и Grayscale (8-bit), для цветных – CMYK Color (32-bit).

3. Если рисунок состоит из нескольких частей, их следует смонтировать и обозначить части прямым шрифтом **А, Б** и т.д. или **А, В** и т.д.

4. Размеры рисунков должны быть не более 135x192 мм.

Композиционное оформление статьи

1. Название статьи, инициалы и фамилия(и) автора(ов), название научного учреждения с указанием города, почтового индекса и страны, адреса электронной почты одного из авторов; если авторы работают в разных учреждениях, необходимо цифрами отметить принадлежность авторов к ним.

2. Резюме (не более 1300–1400 знаков).

Если статья написана на русском языке, то указанное в пунктах 1, 2 следует сначала приводить на русском, а затем на английском языке; если статья написана на английском языке, то указанное в пунктах 1, 2 следует сначала приводить на английском, а затем на русском языке.

3. Ключевые слова.

4. Текст статьи.

5. Благодарности.

6. Список литературы:

а) список литературы должен быть составлен в алфавитном порядке – сначала на кириллице, а затем на латинице;

б) инициалы не разделять пробелами и набирать после фамилий авторов;

в) год, том, номер журнала отделять от соответствующих цифр пробелами; для обозначения русского номера использовать «№», иностранного – «N»;

г) название журналов и других библиографических источников следует приводить полностью;

д) для книг – после фамилий и инициалов авторов следует год издания, название книги, место издания, издательство, количество страниц:

Голиков А.Н., Кусакин О.Г. 1978. Раковинные брюхоногие моллюски литорали морей СССР. Л.: Наука. 256 с.

Habe T. 1977. Systematics of Mollusca in Japan. Bivalvia and Scaphopoda. Tokyo: Hokuryukan. 372 p.

е) для статей – после фамилий и инициалов авторов следует год издания, название статьи, через две косые линии – название журнала или сборника (у сборника указать место издания и издательство), том, номер или выпуск, страницы:

Москалев Л.И. 1964. Распространение Actaeidae (Gastropoda, Prosobranchia) в северной части Тихого океана // Доклады Академии наук СССР. Т. 158, № 5. С. 1221–1222.

Гульбин В.В. 1974. Экология брюхоногого моллюска *Collisella cassis* на шельфе Курильских островов // Биология морских моллюсков и иглокожих. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 35–37.

Evseev G.A. 1993. Anatomy of *Barnea japonica* (Bivalvia: Pholadidae) // Ruthenica (Russian Malacological Journal). V. 4, N 1. P. 31–49.

Fujii S. 1987. The molluscan fauna from Toyama Bay in the Japan Sea // Journal of the College of Liberal Arts, Toyama University (Natural Science). V. 20, N 1. P. 17–31.

Lü D. 2004. Family Acmaeidae // Seashells of China. Qi Zhongyan (Ed.). Beijing: China Ocean Press. P. 14–15.

ж) библиографические описания работ, опубликованных на восточных языках, следует приводить в английском переводе с указанием языка оригинала; если статья написана на английском языке, то после библиографического описания неанглоязычных работ, следует также указать язык оригинала:

Scarlato O.A. 1981. Bivalve Mollusks of Temperate Latitudes of the Western Pacific. Leningrad: Nauka. 480 p. [In Russian].

Myasnikov V.G., Zgurovsky K.A., Temnych O.S. 1992. Morphological differentiation of commercial scallops of the genus *Chlamys* (Bivalvia, Pectinidae) in the northwestern Pacific Ocean // Zoological Journal, Moscow. V. 71, N 9. P. 22–31. [In Russian with English abstract].

Silina A.V., Bregman Yu.E. 1986. Total populations and biomass // Japanese Scallop *Mizuhopecten yessoensis* (Jay). P.A. Motavkin (Ed.). Vladivostok: Far East Sci. Center, USSR Acad. Sci. P. 190–200. [In Russian].

7. Подписи к рисункам.

Если статья написана на русском языке, то подписи к рисункам должны быть представлены на русском и английском языках.

Общее оформление статьи

1. В названии статьи после латинского названия вида или рода в скобках, через двоеточие следует привести названия более высоких таксонов:

Генетическое сравнение двух тихоокеанских видов брюхоногих моллюсков рода *Nucella* (Mollusca: Gastropoda)

2. В тексте статьи, при первом упоминании латинского названия таксона (род и вид) следует указывать автора(ов) и год его опубликования. Фамилии авторов таксонов следует писать без сокращений.

3. В таксономических и фаунистических статьях необходимо указывать место хранения исследованного материала.

4. Синонимию следует приводить в хронологическом порядке, начиная с названия вида, затем указать авторов, год опубликования, страницы и номера рисунков:

Barnea (*Umitakea*) *japonica*
(Yokoyama, 1920)

Pholadomya japonica Yokoyama, 1920: p. 106, pl. 6, figs. 30, 31.

Pholas latissima Sowerby, 1849: Grabau, King, 1928, p. 195, pl. 7, fig. 60.

Cyrtopleura dilatata (Souleyet, 1843): Taki, Habe, 1945, p. 109 (part.).

Barnea japonica (Yokoyama, 1920): Kuroda, Habe, 1952, p. 15; Habe, 1959, p. 73; Habe, Tanaka, 1959, p. 14; Yoo, 1976, p. 152, fig. 33(1); Fujii, 1987, p. 23.

Barnea dilatata (Souleyet, 1843): Tchang et al., 1955, p. 66, pl. 20, figs. 1–4; Bernard et al., 1993, p. 110 (part.); Darkina, Lutaenko, 1996, p. 80; Xu, 1997, p. 238 (?part.); Qi, 2004, p. 321, pl. 175, fig. A (?part.).

Barnea (*Umitakea*) *dilatata japonica* (Yokoyama, 1920): Kira, 1959, p. 168, pl. 62, fig. 22.

Barnea (Umitakea) dilatata (Souleyet, 1843): Habe, 1977, p. 290, pl. 61, figs. 2–4; Habe, 1981, p. 176; Inaba, 1983, p. 67; Pak, 1985, p. 225, pl. 14, fig. 9; Yamaguchi et al., 1987, p. 76, color pl.; Qi et al., 1989, p. 231, fig. 166; Кафанов, 1991, с. 102; Nakagawa et al., 1993, p. 42, pl. 26, figs. 2, 3; Nakao, 1995, p. 24, pl. 8, figs. 7, 8; Higo et al., 1999, p. 518 (part.); Okutani, 2000, p. 1029, pl. 512, fig. 3 (part.); Kwon et al., 2001, p. 281, fig. 1146; Lee, Min, 2002, p. 168; Лутаенко, 2003, с. 29; Лутаенко, 2004, с. 114, фототабл., рис. 14, 15.

Umitakea japonica (Yokoyama, 1920): Oyama, 1980, p. 117, pl. 56, figs. 4, 9.

Barnea (Umitakea) japonica (Yokoyama, 1920): Скарлато, 1981, с. 410, фото 454.

В случае приведения в синонимии работ, которые были опубликованы на иных языках, кроме английского (немецкий, французский и др.), сокращение томов, страниц и таблиц с иллюстрациями следует приводить на языке оригинала.

5. При ссылке на литературный источник в тексте в квадратных скобках необходимо приводить фамилию автора и год издания; если авторов больше двух, то упоминается фамилия первого автора с пометкой «и др.» – для русских или «et al.» – для иностранных ссылок; при ссылке на несколько работ они располагаются в хронологическом порядке, сначала на русском, а затем на иностранном языках:

[Фадеев, 1980; Галанин и др., 2000; Колпаков, Колпаков, 2004; Lutaenko, 1999; Robson et al., 2005]

6. Латинские названия видового и родового рангов необходимо набирать курсивом.

7. Десятичные цифры следует набирать только через точку: 0.55.

8. Точку необходимо ставить после сносок, примечаний и сносок к таблицам, подписей к рисункам, сокращений (мес. – месяц, нед. – неделя, г. – год, в. – век, экз. – экземпляр).

9. Точку не нужно ставить после названия статьи, фамилий авторов, адресов, заголовков и подзаголовков, названий таблиц, в подстрочных индексах ($C_{\text{орг}}$), размерностях (ч – час, с – секунда, г – грамм, мин – минута, сут – сутки, м – метр).

10. Точку нужно ставить: тыс. – тысяча и не нужно ставить: млн – миллион.

11. Следует использовать только «кавычки».

12. Букву «ё» следует заменить на «е», кроме фамилий.

13. Между инициалами и фамилией необходимо ставить пробел: Ж.А. Евсеев.

14. Размерности следует отделять от цифр пробелом: 100 м, 10 г, 90 экз./м², кроме градусов, процентов, промилле: 100°C, 50%, 20‰.

15. Математические знаки (+, =, ±, –) в неформальном тексте нельзя отбивать от цифр.

16. Ссылки на рисунки и таблицы нужно набирать с пробелами: рис. 1, табл. 2 – в русском варианте, Fig. 1, Table 2 – в английском варианте.

17. Числа с буквами в обозначениях необходимо набирать без пробелов: рис. 1Д, Fig. 1D.

18. В географических координатах широту и долготу необходимо отделять пробелами: 55.5° N, 85.0° E.

19. Географические названия необходимо сокращать следующим образом: б. Золотой Рог, зал. Петра Великого, г. Владивосток, р. Уссури, о-в Кунашир (но: Курильские острова), п-ов Песчаный, м. Крильон, оз. Ханка, Омская обл., Новосибирское вдхр., исключение составляет написание первой строки абзаца: «Бухта Золотой Рог...».