

Б 31676

СПРАВОЧНИК  
ПО  
ЭКОЛОГИИ  
МОРСКИХ  
БРЮХОНОГИХ



024

АКАДЕМИЯ НАУК  
ГРУЗИНСКОЙ ССР

---

Институт  
палеобиологии



ИЗДАТЕЛЬСТВО  
«НАУКА»

Москва 1968

СПРАВОЧНИК  
ПО  
ЭКОЛОГИИ  
МОРСКИХ  
БРЮХОНОГИХ

А В Т О Р Ы:

К. Г. ТАТИШВИЛИ,  
К. Г. БАГДАСАРЯН,  
Ж. Р. КАЗАХАШВИЛИ

О Т В Е Т С Т В Е Н Н Ы Е  
Р Е Д А К Т О Р Ы:

Л. Ш. ДАВИТАШВИЛИ,  
Р. Л. МЕРКЛИН

---

ОБРАЗ ЖИЗНИ  
БРЮХОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ,  
ПРИНАДЛЕЖАЩИХ К РОДАМ,  
ПРЕДСТАВЛЕННЫМ  
В КАЙНОЗОЕ ЮГА СССР

Книга представляет собой справочное руководство по биологии и экологии брюхоногих моллюсков, встречающихся в кайнозое Юга СССР, и является единственным во всей мировой литературе обобщающим трудом по экологии морских брюхоногих.

Издание представляет интерес для зоологов, палеонтологов и геологов-стратиграфов СССР и зарубежных стран.

Иллюстраций 52.

Библ. 352 назв.

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Справочник по экологии морских брюхоногих моллюсков, принадлежащих к родам, представленным в кайнозое Юга СССР, окажется, надеемся, столь же полезным пособием для исследователей, как и аналогичный справочник по экологии двустворок, опубликованный в 1966 г. Идея такого руководства была встречена одобрительно как в нашей стране, так и за рубежом.

Справочник по экологии морских брюхоногих особенно нужен при изучении ископаемых моллюсков нашего морского палеогена, а также миоценовых отложений Паратетиса, включая пласты этого возраста, представленные на юге нашей страны. Однако затрагиваемые в этой книге роды представлены и в морских четвертичных отложениях упомянутой полосы. Кроме того, книга, надеемся, не будет лишена интереса и для гидробиологов, изучающих фауну современных морей.

Литература по экологии моллюсков довольно быстро растет и обогащается новыми материалами. Поэтому трудно сомневаться в том, что вскоре после подготовки этой книги уже появилось немало новых работ, освещающих вопросы образа жизни брюхоногих. Следовательно, довольно скоро потребуются дополнения к издаваемому теперь справочнику. Но ведь это — общая судьба всех справочных руководств, и в данном случае для удовлетворения нужд пользующихся нашей книгой специалистов было бы достаточно, мы думаем, периодическое опубликование дополнений к предлагаемому тому.

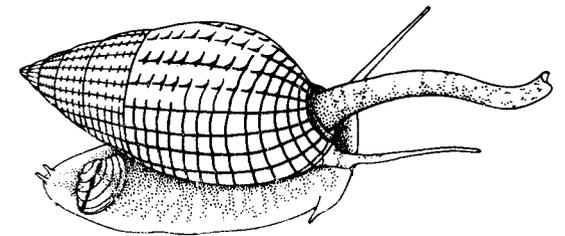
От лица Института палеобиологии АН Грузинской ССР приношу искреннюю благодарность старшему научному сотруднику Палеонтологического института Академии наук СССР Р. Л. Мерклину, активно участвовавшему в редактировании книги, а до того всегда помогавшему ее составителям ценными указаниями и советами.

Будем признательны всем товарищам, которые сообщат нам свои замечания о недостатках книги.

*Л. Давиташвили*

---

**ОТЯД**  
**PROSOBRANCHIA**



## ПОДОТРЯД ARCHAEOGASTROPODA

## НАДСЕМЕЙСТВО PLEUROTOMARIACEA

## СЕМЕЙСТВО FISSURELLIDAE RISSO, 1826

Род *Fissurella* Bruguière, 1798

Тип рода — *Patella nimbosa* Linné, 1758. Вест-Индия.

В настоящее время представители рода *Fissurella* известны у Тихоокеанского и Атлантического побережий Южной Америки, Антильских островов и у южной Калифорнии. Некоторые виды встречаются на Европейском побережье Атлантического океана, а также в Средиземном, Адриатическом, Мраморном и Черном (у Босфора) морях.

Раковина (*рк*) колпачковидная, низкоконическая, более или менее приплюснутая, с овальным основанием (рис. 1). Край раковины гладкий или слабо зубчатый, часто слегка волнистый, но не складчатый. Устье — удлиненное, овальное или четырехугольное, с резким внутренним контуром. Макушка усеченная, с анальной щелью, сдвинутой к переднему краю. Щель на макушке различной формы, обычно овального очертания и оконтурена внутри периферическим выступом. Наружная поверхность несет радиальные, симметрично расположенные ребра. Внутренняя поверхность раковины блестящая, с расходящимися бороздками, соответствующими наружным ребрам. Замечен слабо ограниченный мускульный отпечаток подковообразной формы.

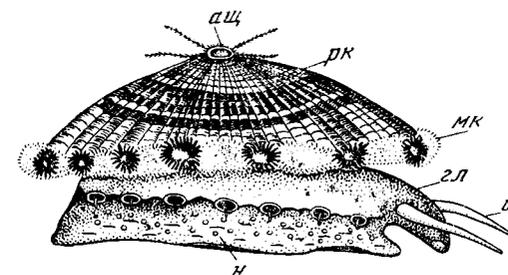
Анатомическое строение фиссурелл очень сходно с таковым у пателл (см. следующий раздел о пателлах). Голова (*гл*) у фиссурелл крупная с длинными цилиндрическими, сильно сократимыми щупальцами (*щ*), у основания которых помещаются глаза. Мантия не отвернута на раковину. Край ее (*мк*) бахромчатый или бугорчатый. Нога (*н*) очень крупная, мощная, присосковидная, овальной формы. Терка радулы представлена узкими слабыми центральными и многочисленными краевыми зубами.

Фиссуреллы — раздельнополые моллюски. Процесс размножения (в районе Плимута, по Фреттер и Грэхему, 1962) происходит в период от декабря до мая. Яйца гроздьями прикрепляются к твердым грунтам. Стадия свободноплавающих личинок не отмечается.

По наблюдениям Ортона (1912), эти моллюски обладают способностью осажать на жаберных листочках взвешенные в воде частицы питательного детрита и используют его в качестве пищи. Радула в этом случае служит лишь органом, проталкивающим пищу в глотку, где она размельчается и далее поступает в

Рис. 1. *Fissurella maxima* (по Иванову)

*аш* — анальная щель;  
*гл* — голова; *мк* — мантийный край; *н* — нога;  
*рк* — раковина; *щ* — щупальце



пищеварительный тракт. По Давиташвили (1937), фиссуреллы являются фитофагами и питаются водорослями, растущими на подводных скалах.

Относительно образа жизни имеются следующие сведения. Давиташвили (1937) отмечает, что у фиссурелл мягкое тело несколько больше раковины, а следовательно, последняя не вполне защищает его периферические части. Если учесть, что анальная щель у представителей рассматриваемого рода значительной величины, то становится ясно, что такая раковина не может защитить тело животного от высыхания и чрезмерного нагревания под действием солнечных лучей во время отлива и вообще она функционально заметно отличается от раковины пателл, целиком закрывающей тело моллюска. Поэтому фиссуреллы не могут продолжительное время оставаться вне воды. Тем не менее образ их жизни весьма сходен с таковым у пателл. Эти животные ползают по субстрату в поисках пищи и так же, как и пателлы, вновь возвращаются к своему первоначальному месту прикрепления.

По Фреттер и Грэхему (1962), фиссуреллы (*F. graeca*, *F. mammillata*, *F. reticulata*) обитают на скалистых берегах.

Места их обитания приурочены к незначительным глубинам, главным образом к волноприбойной зоне.

Эти моллюски — типично морские обитатели, но они, так же как и пателлы, могут переносить некоторое понижение солености до 21‰ (Фреттер, Грэхем, 1962) или воздействие даже пресной (дождевой) воды.

Исходя из того, что эти моллюски широко распространены в современных морях и океанах, следует предполагать, что они в определенных пределах переносят колебание температуры. Однако в основном — это все же обитатели теплых вод.

В литературе много сведений относительно сообществ, в которых встречаются фиссуреллы. У берегов Южной Африки отмечаются: *Fissurella siboldi*, *F. fimbriata* и *F. fumata* совместно с *Tellina littoralis*, *Psammobia vespertina*, *Crassatella acuminata*, *Pin-*

*na pernula*, *Oliva caerulea*, *O. bulbosa*, *Terebra pertusa*, *Littorina ahenea*, *Turritella sanguinea* и др.

Остроумов (1896) в Мраморном море обнаружил *Fissurella gibberula* на литотамниевом и отчасти песчанистом грунте в сообществе с *Anomia ephippium*, *Lima hians*, *Arcopsis lactea*, *Nucula sulcata*, *Kelliella miliaris*, *Venerupis irus*, *Tellina donacina*, *Nassa reticulata*, *Cerithium reticulatum*, *Rissoa splendida* и др.

По Абботту (1958), в рифовой фации у берегов Западной Америки встречаются *Fissurella nodosa*, *F. fascicularis*, *Vermetus* sp., *Xenophora conchyliophora*, *Conus regius* и др.

Представители рода известны из отложений эоцена и среднего миоцена Украины и особенно из четвертичных и современных отложений Черного моря. Вне СССР они имеют широкое геологическое распространение в Западной Европе, на юге Азии, в Африке и Америке.

## НАДСЕМЕЙСТВО PATELLACEA

### СЕМЕЙСТВО PATELLIDAE

#### Род *Patella* Linné, 1758

Тип рода — *Patella caerulea* Linné, 1758. Средиземное море.

В настоящее время представители рода *Patella* чрезвычайно широко распространены на побережьях почти всех теплых морей и океанов. Встречаются они и в некоторых холодных морях, например у берегов Англии и даже в Баренцевом море.

Раковина имеет форму симметричного конусовидного колпачка, со слегка сдвинутой вперед вершиной. Основание овальное. Спирально закрученный протоконх обычно не сохраняется. На внутренней поверхности раковины хорошо видны подковообразный открытый спереди отпечаток коллюмельярного мускула, а также след прикрепления мантийных мышц. Наружная поверхность раковины может быть гладкой, радиально-ребристой или бугорчатой. Поверхность раковин у пателл часто зарастает водорослями и баянусами.

Всю брюшную (нижнюю) часть мягкого тела животного представляет нога (*н*) — большой мясистый диск (рис. 2). Так как пателла способна очень плотно присасываться всей подошвой ноги к субстрату, крышечка (оперкулум) постепенно редуцировалась. Когда нога сильно сокращается, между нею и выступающим краем раковины хорошо виден край мантии (*мк*), плотно прилегающий к внутренней поверхности раковины, к которой она прикрепляется при помощи мощных мантийных мышц. Края мантии имеют особые отростки — мантийные щупальца (*мщ*), расположенные кольцом. Мантийные или вторичные жабры (*мж*), выполняющие функцию дыхания, также расположены кольцом. В передней части туловища находится голова (*гл*) в виде мускулистого выступа, передний край которого загнут к брюшной стороне. Ротовое отверстие вытянуто в поперечном направлении и окружено кольцевой складчатой губой (*губ*). Голова несет пару боковых щупалец (*щ*). Близ утолщенного основания каждого из них находится глаз очень примитивного строения. Внешне глаза имеют вид небольших ямок, ограниченных эпидермальными валиками. Органы чувств у пателл представлены, помимо парных головных щупалец и глаз,статоцистами, осфрадием и многочисленными осязательными мантийными щупальцами.

Пищеварительная система (Мортон, 1958а; Фреттер, Грэхем, 1962) состоит из ротовой полости, глотки, пищевода с двумя карманами, зоба, желудка, тонкой и прямой кишок. Пищеварительными железами являются слюнные и печень. От заднего кон-

ца глотки берет начало длинный мешок, сквозь тонкие стенки которого просвечивает радула. Длина радулы значительно превышает длину тела животного. Пателла собирает радулой водоросли с каменистого грунта, вследствие чего зубы радулы быстро изнашиваются и заменяются новыми. По Ранхэму (1961), радула состоит из прозрачной хитиновой перепонки — основной мембраны, на которой располагаются поперечные ряды хитиновых зубов. Каждый поперечный ряд состоит из 12 зубов. Центральные зубы у пателл отсутствуют. С каждой стороны медиальной линии имеется по 2 латеральных и по 4 маргинальных зуба. Передние концы зубов крючкообразно изогнуты, причем острые вершины крючков направлены назад.

Пателлы — фитофаги. Фрэнсис (1958) произвел наблюдения над *P. vulgata* и *P. intermedia* у берегов Англии. В кишечнике этих моллюсков, обитающих на открытых скалах, были найдены остатки водорослей. По наблюдениям Зенкевича (1955), пателлы селятся в зоне распространения зеленых, бурых и красных водорослей, которыми они и питаются. По Стефенсону (1936), у берегов Южной Африки *P. cochlear* селится в зоне распространения *Lithotamnium*. Многие авторы (Стефенсон, 1936; Фрэнсис, 1958; Мортон, 1958а; Рэй, Сиами, 1958, и др.) отмечают, что в поисках пищи пателлы часто совершают довольно значительные передвижения (порядка 1—2 м), так называемые «пищевые миграции», но всегда неизменно возвращаются на свои старые места прикрепления.

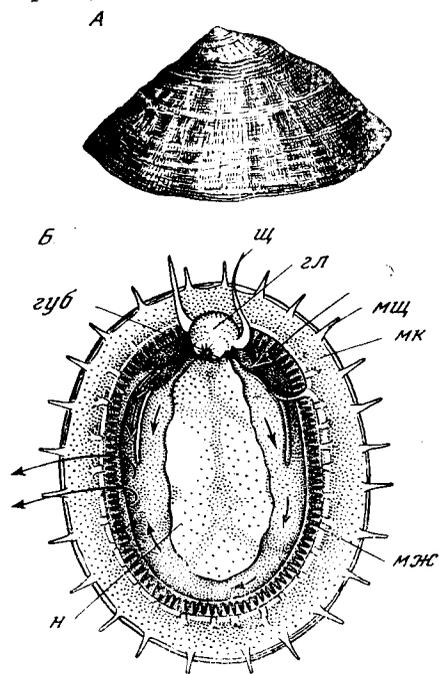


Рис. 2. *Patella vulgata* (по Фреттер, Грэхему)

А — общий вид моллюска; Б — вид с брюшной стороны; гл — голова; губ — складчатая губа; мж — мантийная жабра; мк — мантийный край; мц — мантийные шупальца; н — нога; щ — головные шупальца

Большие стрелки указывают направления токов воды; маленькие — направление ресничных токов

Пателлы — раздельнополые моллюски. Для них характерен половой диморфизм: у самок раковина более плоская и широкая, а у самцов — более коническая и высокая, с суженным устьем. Яйца пателл не имеют защитного покрова. Они снабжены лишь тонкой оболочкой и белковым слоем. Диаметр каждого яйца 0,16 мм (Мортон, 1958а). Половозрелость у пателл наступает в зависимости от температуры вод тех широт, где они обитают. Так, по Зернову (1913), у Неаполя пателлы половозрелы с ноября до мая, у Триеста зимой, в ноябре и декабре, у Севастополя весной. Виноградова (1950), наблюдая за *P. pontica* у Карадага, отмечает, что размножаются они здесь летом, и наибольшее количество готовых половых продуктов обнаружено в августе. Эванс (1958) отмечает, что разные виды пателл, обитающих у берегов Англии, размножаются в разное время года: *P. vulgata* — осенью и зимой; *P. depressa* — весной и летом, а *P. aspera* — только летом. Ортон и Соутворд (1961), исследуя *P. depressa* в северном Корнуэлле, выяснили, что нерестится этот моллюск здесь летом.

По Е. Расселу (1907, 1909), длина раковин большинства видов пателл за два месяца достигает 10 мм, а к концу первого года — 30 мм. В течение последующих пяти лет раковина постепенно увеличивается и пятилетняя пателла имеет уже длину до 50 мм. Соответственно увеличивается и высота. Края раковины, по Е. Расселу, принимают форму и очертание тех поверхностей, к которым они прикреплены в течение длительного времени.

Пателлы часто селятся на литорали, выше линии среднего нормального прилива. Эта часть литорали покрывается водой нерегулярно: только во время сильных приливов или сильного прибоя, а иногда смачивается лишь брызгами морской воды. Чаще всего пателлы селятся в полосе прибоя, на скалах, покрытых водорослями, которыми эти моллюски питаются. Конусообразная раковина и плотное прикрепление мышцами ноги к поверхности скал делают вполне возможным их обитание в волноприбойной зоне. Однако сильные бури срывают их, и тогда на скалах остаются белые овальные пятна — следы прикрепления. У уцелевших от бури раковин бывают сбиты песком и камнями вершины раковин — «лысые» пателлы со «звездочкой» на вершине (Зернов, 1913). По наблюдениям, проведенным Стефенсоном (1936) над одиннадцатью видами пателл с восточного побережья Южной Африки, *P. granularis*, близкий к европейскому виду *P. vulgata*, встречается у самого берега, а зона обитания *P. oculus* — значительно глубже. *P. compressa* отличается от остальных видов пателл тем, что живет не на скалах, а на стеблях гигантских ламинарий. Однако и она совершает «пищевые миграции», оставляя свои отпечатки на стебле водоросли. *P. longicosta* селится на водоросли *Leptidoderma africanum*, которой питается, постепенно

передвигаясь по ней с места на место. В еще более глубокой зоне обитает *P. cochlear*, приуроченная к зоне распространения *Lithotamnium*. Плотность заселения иногда бывает до 250 особей на 1 м<sup>2</sup>, причем часто молодые особи прикрепляются к раковинам взрослых.

Наблюдения над британскими пателлами (Эблинг и др., 1962) показали, что *P. vulgata* обитает исключительно в приливно-отливной зоне, тогда как *P. aspera* является типичным обитателем сублиторали. При длительном пребывании на участках, не покрытых водой, пателлы прекращают питание, плотно присасываются к скалам и остаются в таком положении до прилива; они могут довольно продолжительное время оставаться вне воды.

Являются типичными морскими моллюсками, но могут переносить и значительное понижение солености, что доказывается присутствием некоторых видов пателл в Черном и Мраморном морях. Интересны опыты, проведенные Арнольдом (1957): опрыскивание пателл морской водой нормальной солености или слабо разведенной вызывает у них двигательную реакцию, интенсивность которой обратно пропорциональна степени разведения воды. При опрыскивании пресной водой пателлы остаются неподвижными.

По Пересу и Пикару (1958), *P. lusitanica* и *P. caerulea* обитают главным образом в мелководной литорали с часто и значительно изменяющейся соленостью.

Многие виды пателл отличаются эвритермностью, хотя и существуют stenотермные виды, которые живут только в теплых или только в холодных водах. *P. longicosta* и *P. oculus* встречаются в теплых водах, но исчезают в холодных. *P. argenvillei* и *P. granatina* встречаются только в холодных водах. Два вида *P. granularis* и *P. barbara* указываются Стефенсоном (1936) как эвритермные, но автор считает, что при изменении температуры среды *P. granularis* претерпевает некоторое изменение в размерах раковины.

Представители рода *Patella* входят в состав биоценозов литорали большинства морей и океанов и принадлежат к числу тех обитателей литорали, которые обладают способностью длительное время оставаться вне воды. По Зенкевичу (1951), в северной полушарии для этой зоны характерно совместное пребывание пателл и литторин. В Черном море для песчаных берегов полосы прилива наиболее типичны *P. pontica* и *Littorina neritoides*, а для скалистых — *P. vulgata* и *L. littorea*. Выше уровня воды на скалах, обдаваемых прибоем и иногда всего лишь брызгами, находят приют наиболее эврибионтные растения и животные. Здесь среди зеленых, бурых и красных водорослей встречается *P. pontica* (Зенкевич, 1955). По Льюису (1953), для сублиторали берегов Англии наиболее характерным биоценозом является *Patella vulgata*, *Mytilus edulis*, *Thais lapillus* и *Actinia equina*, из водорослей *Fucus*

*vesiculosus*. По Эвансу (1958), у берегов Франции (Атлантический океан) на скалистых участках мелководной зоны отмечаются популяции *P. vulgata*, *P. depressa*, *P. aspera*, *P. caerulea*. Многочисленность переходных форм затрудняет четкое выделение названных видов. По Пересу и Пикару (1958), на Европейском побережье Средиземного моря *P. aspera* встречается на глубинах от 40 до 80 м среди светолюбивых водорослей в сообществе с *Vermetus triqueter*, *V. arenarius*, *Chama gryphoides*, *Balanus perforatus* и др.

Среди пателл широко распространен взаимный эপিбиоз. В районе Сен-Жан-де-Люз на Атлантическом побережье Франции обнаружены поселения *P. aspera* на раковинах себе подобных (Фишер, Киш, 1958). Иногда на раковинах пателл укрепляются водоросли, которые с течением времени целиком их обрастают.

Представители рода *Patella* появляются с мела. Ископаемые виды встречаются в палеогене Юга СССР, в торфоне западных районов Украины, в четвертичных и современных осадках Дальнего Востока и у берегов Черного моря, известны также в Западной Европе и Америке.

#### СЕМЕЙСТВО АСТАЕИДАЕ

##### Род *Acmaea* Eschscholtz, 1830

Тип рода — *Acmaea mitra* Eschscholtz, 1830. Атлантический океан.

Представители рода *Acmaea* имеют широкое распространение в современных морях и океанах. Один из наиболее известных и хорошо изученных видов — *A. testudinalis* — обитает вдоль Атлантического побережья Европы и во всех арктических морях. На юге ареал распространения этого вида достигает Азорских островов. Вдоль Тихоокеанского побережья Северной Америки известно не менее 70 видов. Большинство встречается в более северных широтах и лишь некоторые — в южных. Учитывая распространение рецентных форм, некоторые исследователи предполагают, что все виды акмей произошли от эвритермных предков, а в дальнейшем протекал процесс экологической изоляции видов (Тест, 1946).

Раковины блюдцеобразные и колпачковидные, с сохранившимся коническим протоконом; анальная щель отсутствует. Наружная поверхность гладкая или имеет радиальную скульптуру. Внутренняя — с отчетливым подковообразным мускульным отпечатком. Анатомическое строение акмей очень сходно с таковым у пателл (рис. 3).

Акмей — раздельнополые моллюски. Оплодотворение наружное. Яйца и сперма выводятся непосредственно в воду. Половозре-

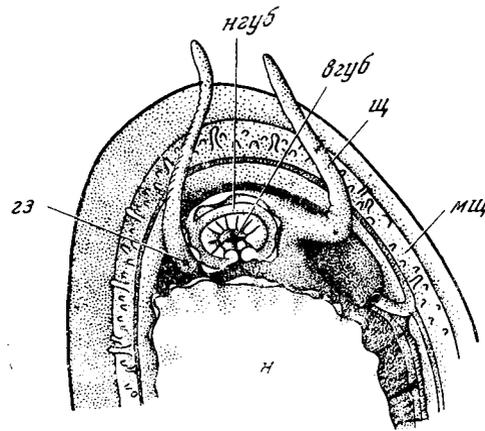


Рис. 3. *Acmaea tessulata* (по Фреттер, Грэхему)

вгуб — внутренняя губа; гз — глаз; мщ — мантийные щупальца; н — нога; нгуб — наружная губа; щ — щупальце

лость наступает в двухлетнем возрасте. По внешнему виду самцы от самок почти неотличимы. По Кузнецову и Матвеевой (1948), самки акмей выметывают зрелые яйца в июле-августе. На участках прибрежной полосы, подвергающихся значительным суточным колебаниям солености, нерест у акмей начинается раньше и происходит в более сжатые сроки (Матвеева, 1950).

Можно предположить, что частая смена соленой и почти пресной воды является постоянным раздражителем, ускоряющим вымет половых продуктов. С момента оплодотворения яйца до стадии молодого моллюска *A. testudinalis* проходит 13—15 дней. Скорость роста раковины подвержена значительным колебаниям и находится в тесной зависимости от комплекса тех факторов внешней среды, в которых живет и формируется популяция (Фричмен, 1961а, б). По Янгу (1962) и другим исследователям, процесс размножения у акмей может происходить в разное время года. У северных видов, например у *A. persona*, *A. fenestrata*, *A. digitalis*, личинки появляются в летние месяцы. У более южных видов, как *A. asmi*, большая активность их отмечается в зимний период.

Акмей — типичные фитофаги. *A. testudinalis*, живущие на сублиторали, питаются литотамвиями, а живущие на литорали — водорослями *Lithoderma* и *Hildenbradtia* (Кузнецов, Матвеева, 1948; Матвеева, 1955). Помимо макрофитов, они в весенний период могут переходить на питание зелеными нитчатými водорослями — *Cladophora* (Кузнецов, 1946). Являясь формой типично фитофагической, *A. testudinalis* ограничена в своем распространении по вертикали границей распространения водорослей (Матвеева, 1955). Тест (1945 а, б, в, г) также отмечает, что к определенным поясам водорослей приурочены определенные виды акмей. *A. tes-*

*tudinalis* и *A. limatula*, обитающие в приливно-отливной зоне, питаются исключительно водорослями *Ulva*, *Iridaea* и *Eutheromorpha*. Другие, как *A. instabilis*, — ламинарными. По Рикеттсу и Калвину (1962), на мелководных участках дна Южной Калифорнии *A. depicta* обитает среди зарослей *Zostera*, а *A. insessa* — среди зарослей *Egeria*.

Способ добывания пищи у них такой же, как у пателл: в поисках ее они перемещаются на небольшие расстояния, однако акмей не проявляют тенденции к возвращению на покинутые места прикрепления; некоторые, как *A. scabra*, вообще очень редко меняют место своего прикрепления.

По данным авторов, акмей живут, прикрепившись к скалам и водорослям и передвигаются при помощи мускулистой ноги. Передвижению моллюсков помогает ток воды, выбрасываемый в процессе очистки внутренней полости мантии.

Относительно глубин обитания акмей имеются следующие данные: по Кузнецову и Матвеевой (1948), *A. testudinalis* обитает на нижней части литорали на участках, подверженных действию прибоя. Плотность населения достигает иногда 300 экземпляров на 1 м<sup>2</sup>. По Матвеевой (1955), они обычно встречаются либо на литорали, либо в прибрежных водах, на глубинах 10—12, чаще 2—4 м. Молодь и взрослые формы существуют раздельно. Верхний отдел каменистой сублиторали является тем биотопом, где обитают молодые особи, а когда они становятся зрелыми, поднимаются на литораль.

Относительно глубин обитания акмей имеются следующие данные Теста (1945б, г), изучавшего этих моллюсков с побережья Калифорнии. Некоторые виды, например *A. fenestrata*, встречаются исключительно на песчаном грунте, другие, как *A. persona*, селятся под скалами. Большинство видов — *A. testudinalis*, *A. scutum*, *A. persona*, *A. instabilis*, *A. fenestrata* — предпочитают скалистые грунты в волноприбойной зоне. *A. depicta* встречается исключительно на плотных грунтах в полосе распространения зостеры. Тест приводит также примеры эвритопных видов. К ним относится *A. pelta*. Он считает, что вертикальное распространение акмей зависит от распространения водорослей, которыми они питаются; Доти (1946) предполагает, что распространение как тех, так и других зависит от одних и тех же факторов, а именно от уровней приливно-отливного цикла. По Рикеттсу и Калвину (1962), *A. scabra*, встречающаяся от берегов Калифорнии до Мексики, приурочена исключительно к скалистым грунтам мелководных участков дна. Совместно с этим видом иногда встречаются *A. digitalis* и *A. cassis*. На самой мелководной литорали, подверженной попеременному воздействию воды, воздуха и солнца, встречаются следующие виды акмей: *A. scutum*, *A. scabra*, *A. limatula*, *A. fenestrata* и *A. mitra*.

Акмеи предпочитают участки дна, подверженные интенсивному действию прибой и легко переносят частые изменения солености воды.

По Матвеевой (1955), быстрые течения и большие амплитуды приливов и отливов значительно сглаживают сезонные колебания температуры; это ускоряет процесс роста и повышает биологическую активность акмей. На некоторых участках литорали весной сказывается сильное действие пресных ручьев, образующихся от таяния снега. Действие опресненных масс воды чередуется с действием приливов нормальной океанической солености. Эти условия, по Матвеевой (1955), являются весьма благоприятными для жизни акмей и приводят к увеличению их численности, ускорению темпа роста и увеличению размеров раковины. Некоторые виды акмей, как, например, *A. depicta* (Тест, 1945б), способны жить в эстуариях и хорошо переносят опреснение.

Акмеи входят в состав многих разнообразных биоценозов. Шенк (1945) приводит списки моллюсков, собранных у берегов Калифорнии с глубин 50—150 м: *Acmaea mitra*, *Bittium asperum*, *Dentalium rectius*, *Cryptomya californica*, *Cuspidaria beringensis*, *Lucina annulata*, *Macoma charlottensis*, *Nucula tenuis*, *Leda homata*, *Pandora filosa*, *Chlamys diegensis*, *Hiatella arctica*, *Thracia trapezoides*. Этот же автор отмечает присутствие нескольких видов *A. digitalis*, *A. mitra*, *A. persona*, *A. scutum* у берегов Британской Колумбии в следующем комплексе: *Macoma incongrua*, *M. nasuta*, *Mya arenaria*, *Mytilus edulis*, *Solen sicarius*. Другой вид — *A. testudinalis* — указывается Кузнецовым и Матвеевой (1948) с берегов Восточного Мурмана в следующем сообществе: *Natica clausa*, *Lacuna vineta*, *Littorina saxatilis*, *Hydrobia ulvae*, *Purpura lapillus*, *Buccinum groenlandicum*, *Anomia squamula*, *Pecten islandicus*.

Представители рода встречаются начиная с триаса. Некоторые виды известны и в сарматских отложениях южных районов СССР, в Западной Европе, Северной Африке, Восточной Азии, в Америке, Австралии и Новой Зеландии.

## НАДСЕМЕЙСТВО TROCHACEA

### СЕМЕЙСТВО TURBINIDAE ALDER, 1838

#### Род *Turbo* Linné, 1758

Тип рода — *T. marmoratus* Linné, 1758. Тихий океан, у Филиппинских островов.

Представители рода широко распространены в теплых водах. Большое количество видов указывается из тропических морей (Кин, 1958; Додж, 1959).

Раковины конические, толстостенные, с округленными оборотами, гладкие или ребристые, иногда килеватые; последний оборот с неравномерно выпуклым основанием; крышечки известковые.

По анатомическим особенностям турбо, как и все турбиниды, сходны с трохидами (Янг, 1947). Фреттер и Грэхем (1962) основным отличием этих двух групп моллюсков считают характер крышечки, которая у трохид роговая, а у турбинид — известковая. Такого же мнения придерживался и Пельзенеер (1935). Некоторые отличия имеются и в строении мантийного комплекса органов: левая гипобранхиальная железа и прямая кишка у *T. rugosus* несколько более вытянуты вперед, свободные края жаберных лепестков утолщены (Янг, 1947). Щупальца как головные, так и располагающиеся на ноге — эпиподальные, щетинистые и подвижные; при передвижении животного они свободно колеблются.

Сведений о характере размножения турбинид у нас мало. Аи Тосио и др. (1964) наблюдали нерест и развитие *T. cornutus*. Нерест происходил при температуре около 25°, причем яйца и спермии выбрасывались непосредственно в воду.

Представители рода — фитофаги (Кин, 1935; Фреттер, Грэхем, 1962). Примечательно, что характер пищи влияет на окраску раковины. Как отмечает Ино (1953, 1958), при питании *T. cornutus* водорослью *Eisenia* растущая часть раковины становилась белой, при питании саргассумом — новые части оборотов приобретали коричневый оттенок, а при питании *Gelidium* цвет молодой части раковины становился черновато-зеленым, смешанным с коричневым. При смешанном питании раковина приобретала мозаичную окраску. В зависимости от пищи меняется и характер шиповатости.

Турбо относятся к эпибиосу и являются такими же активными формами, как трохиды. По Мортону (1964), для них характерны бипедальные движения ноги. Правая и левая половины ноги разграничены по срединной линии, поэтому перемещение моллюска осуществляется попеременным сокращением то одной, то другой половины. При этом происходит уменьшение в объеме сначала

одной половины ноги, которая сокращается, приподнимается, продвигается вперед и опускается. Затем то же самое проделывает вторая половина ноги.

Населяют различные грунты, преимущественно каменистые. По Гердману (1903), *T. margaritaceus* встречается у побережья Цейлона на грубом желтом песке, на песке с мертвыми кораллами и ракушей. На побережье Калифорнии и Перу *T. fluctuosus* и *T. saxosus* отмечаются на каменистых и скалистых грунтах (Кин, 1958).

Представители рода характерны для сравнительно небольших глубин. *T. margaritaceus*, например, отмечается от 15 до 36 м (Гердман, 1903). *T. saxosus* и *T. squamiger* характерны для литорали западного побережья Америки в полосе тропиков, *T. fluctuosus* широко распространен на сублиторали.

Современные турбо встречаются исключительно в теплых тропических и субтропических водах. Для местообитания *T. margaritaceus* Гердман указывает придонную температуру около 25°.

Обитают, судя по имеющимся данным, в хорошо аэрируемых водах, богатых кислородом.

Представители рода входят в состав прибрежных биоценозов. Так, Гердман (1903) указывает *T. margaritaceus* в комплексе с *Venus lamarki*, *Cardium rugosum*, *Pinna bicolor*, *Pectunculus*, *Arca*, *Teredo*, *Murex tenuispina*, *Olivia candida*, *Conus marmoratus* и др.

В геологической истории в Западной Европе, Африке, Северной Америке, Австралии, Японии известны с юры. На территории СССР встречаются в торфоне Западной Украины, в эоцене Грузии.

#### СЕМЕЙСТВО TROCHIDAE ORBIGNY, 1837

##### Род *Gibbula* Leach in Risso, 1826

Тип рода — *Trochus magus* Linné, 1758. Средиземное море, Атлантический океан.

Многочисленные виды этого рода встречаются в Атлантическом, Тихом и Индийском океанах, в северных и дальневосточных морях СССР, в Средиземном, Мраморном и Черном морях. В Черном море характерными формами являются *G. pontica*, *G. divaricata*, *G. albida*, *G. deversa*, *G. euxinica* (Зернов, 1913; Милашевич, 1916; Виноградова, 1950). В северных и дальневосточных морях СССР распространена *G. tumida* (Филатова, Зацепин, 1948; Шаронов, 1948; Галкин, 1955).

Раковины конические, со слабо и неравномерно выпуклыми оборотами; последний оборот крупный, у основания округленный. Спираль слабо приподнятая. Обороты отделены глубокими швами. Устье округленно-четырёхугольное. Наружная губа сильно скошенная, у шва вогнутая. Внутренняя губа со слабо развитым отворо-

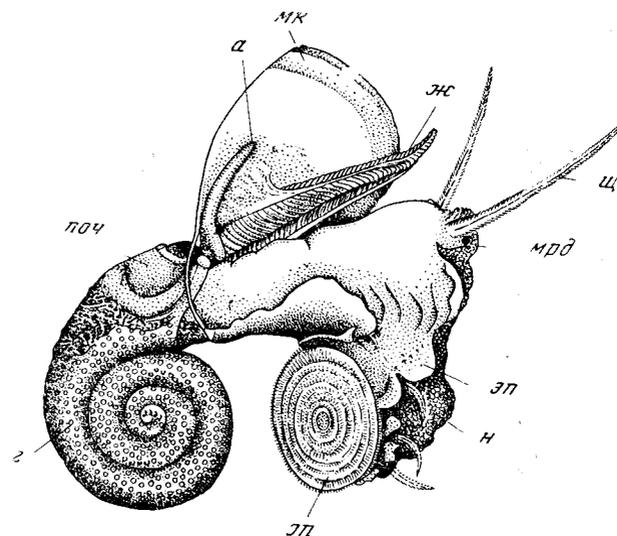


Рис. 4. Анатомическое строение *Gibbula cineraria* (по Фреттер, Грэхему)

а — анус; г — гонада; ж — жабры; мк — мантийный край; мрѳ — морда; н — нога; ол — крышечка; поч — почка; ц — щупальце; эп — эпиподий

том. Пупок широкий и глубокий, окаймлен спиральным валиком. Наружная поверхность спирально ребристая или сетчатая. Раковины перламутровые, без фарфоровидного слоя внутри устья.

Анатомическое строение трохид детально приводится в работе Галкина (1955). Так как все трохида характеризуются примерно одинаковым типом строения, мы приводим здесь общую схему строения всех трохид, отмечая черты, свойственные лишь гиббулам. Голова моллюска небольшая, переходящая книзу в морду (мрѳ), на конце которой расположен рот. На голове имеются три пары придатков: глазные стебельки с глазами, шиловидные щупальца (ц), у многих видов покрытые ресничками и расположенные за щупальцами головные лопасти. Шиловидные щупальца обычно длиннее глазных стебельков, а у личинок трохид они на концах разветвленные. Головные лопасти гиббул имеют бахромчатые края (рис. 4).

Нога (н) хорошо развита и имеет плоскую ползательную подошву, разделенную продольной бороздкой на две части. В передней части ноги расположена передняя краевая железа, которая выделяет слизь, имеющую чрезвычайно важное значение при ползании. Основание ноги сверху окаймлено складкой (эп — эпипо-

дием), которая тянется от глазных стебельков до заднего конца ноги. По бокам ноги эпилодий развит слабее и несет на себе покрытые ресничками щупальца, которые способны вытягиваться на значительную длину. У гиббул имеется по три щупальца с каждой стороны. У основания щупалец находятся так называемые эпилодидальные папиллы, которые являются органами осязания.

Мантийный комплекс органов состоит из прямой кишки с анальным отверстием, гипобранхиальной железы, двух наружных почечных отверстий и жабр (ж) с осфрадием в основании. Между жаброй и прямой кишкой в верхней части мантийной полости находится гипобранхиальная железа. Слизистое клейкое вещество железы служит для захвата, обволакивания, склеивания и удаления посторонних частичек, попадающих в мантийную полость. В период размножения секрет гипобранхиальной железы играет существенную роль в выведении половых продуктов.

Сердце заключено в перикардий, примыкающий к задней стенке мантийной полости, и состоит из желудочка и двух предсердий. Желудочек сердца пронизывается прямой кишкой.

Пищеварительная система состоит из ротовой полости, глотки, пищевода, желудка и кишки; кроме того, имеются слюнные железы и печень. Между ротовой полостью и глоткой расположены конхиновые челюсти. Толстая вентральная стенка глотки образует плотный мускулистый валик — язык, передний конец которого свободно выдается в полость глотки. Радула состоит из основной пластинки, на которой находятся поперечные ряды многочисленных зубов. Каждый ряд состоит из центрального зуба, по бокам которого находятся 1—10 латеральных и 10—200 маргинальных зубов. Форма и число зубов у различных видов варьируют, что в большой степени зависит от характера пищи. Слюнные железы открываются в глотку над передним концом языка. Глотка переходит в пищевод, передний конец которого расширен в виде зоба.

Желудок имеет форму мешка и разделен на две части: заднюю и переднюю. Пища всасывается в печени и тонкой кишке.

Органы выделения представлены двумя почками. Правая и левая почки друг с другом не сообщаются, и их функции различны. Правая почка находится между перикардием, желудком и печенью. Она несет экскреторную функцию, а также служит для выведения половых продуктов. Левая почка находится слева от прямой кишки и примыкает к перикардию. Относительно ее функции существуют разные взгляды. По мнению одних исследователей, она служит для накопления запасных белковых веществ, а другие считают ее фагоцитарным органом. Некоторые авторы полагают, что левая почка является дополнительным половым органом.

Нервная система представлена церебральными, плевроальными, бранхиальными, глоточными и другими ганглиями. Имеются спе-

циализированные органы чувств: глаза,статоцисты, осфрадий. Глаза пигментированные, глазные бокалы открываются маленьким округлым отверстием. Статоцисты являются органами равновесия, а осфрадий — органом химического чувства, определяющим качество воды, поступающей в мантийную полость. В глотке помещаются чувствительные бугорки, являющиеся органами вкуса. Органами осязания служат головные и эпилодидальные щупальца и папиллы.

Гиббулы, так же как и остальные трохиды, раздельнополы.

Способ откладки яиц зависит от температурных условий среды, в которой обитает данный вид. У тепловодных форм, например у *G. magus*, откладываются одиночные яйца. Виды, обитающие в бореальных водах, например *G. tumida*, откладывают яйца в комочки слизи, выделяемой гипобранхиальной железой. Внутри комков яйца разбросаны беспорядочно (Галкин, 1955). Кладки прикрепляются к субстрату. Из свободнооткладываемых яиц развивается планктонная личинка, трохифора, которая затем превращается в велигер, способный переноситься течением на значительные расстояния. У велигера имеются уже все зачатки органов взрослого животного. Во время дальнейшего развития происходит торсионный процесс (закручивание), после чего велигер теряет личиночные органы, опускается на дно и превращается во взрослого моллюска. В тех случаях, когда яйца откладываются в кладках, развитие идет внутри яйца и наружу вылупляется уже почти сформировавшийся моллюск, способный ползать.

Гиббулы относятся к эпибиосу и являются довольно активными моллюсками. При помощи характерных ползательных движений ноги они свободно передвигаются с места на место. Милашевич (1916) и Виноградова (1950) отмечают, что особи *G. divaricata* в летнее время часто выползают в прибойную зону так близко к берегу, что их можно собирать руками. Эванс (1948) наблюдал в опытных условиях *G. umbilicalis*, ползущей вверх по стенкам сосуда. Посредством мощной подошвы моллюск способен также довольно крепко присасываться к субстрату, камням и водорослям (Эблинг и др., 1948).

Гиббулы, как и все трохиды, являются фитофагами. *G. divaricata* и *G. euxinica* питаются диатомовыми водорослями и цистозирой (Виноградова, 1950; Гаевская, 1958). По Коробкову (1950) и Мортону (1958а), наиболее плотные популяции гиббул расположены в поясе водорослей. По Гаевской (1958), основной пищей *G. divaricata* является покрывающий водоросли диатомовый перифитон, сами же донные водоросли потребляются лишь в незначительной степени как вынужденная пища. Количество суточного потребления пищи невелико и составляет всего 7,2% веса тела. Максимум пищи потребляется в дневные часы.

Населяют самые различные грунты, но предпочитают песчаные и песчано-каменистые. По Остроумову (1896), *G. guttadauri* встречается в Мраморном море на песчаном и литотамниевом грунтах; *G. albida* — на песчаном и илисто-песчаном; *G. ardens* и *G. magus* — на литотамниевом. *G. tumida* живет на смешанных песчано-каменистых, песчаных грунтах, битой ракушке и в зарослях водорослей (Шаронов, 1948; Филатова, Зацепин, 1948; Коробков, 1950; Галкин, 1955; Мортон, 1958а). *G. divaricata* селится на камнях, крепко присасываясь к ним при помощи мощной подошвы ноги, или же живет под ними (Виноградова, 1950; Ильина, 1966). В массовом количестве встречается в зоне цистозирры (Бекман, 1940). *G. cineraria* отмечается Эблингом и др. (1948) со скалистого дна с зарослями ламинарий. Большое число особей этого вида живет на самих водорослях. *G. umbilicalis* находят часто в расщелинах скал литорали, но моллюск свободно двигается по скалам и вне этой зоны (Мортон, 1954а). *G. pennanti* у берегов Нормандии встречается среди камней и водорослей (Фишер, Гайар, 1956). В Японском море в заливе Петра Великого *G. derjugini* обитает в листьях zostеры на песчаном и заиленно-песчаном дне (Зенкевич, 1963).

Гиббулы — преимущественно мелководные формы. Остроумов (1896) отмечает в Мраморном море *G. guttadauri* с глубин 14—20 м, *G. albida* — с 6—50 м, *G. adriatica* — с 40 м, *G. ardens* — с 20 м и *G. magus* — с 30 м. *G. tumida* живет в Черном море в прибрежной зоне до 50 м (Милашевич, 1916; Виноградова, 1950). Из других черноморских видов гиббул *G. albida pontica* попадается от 2 до 25 м, *G. deversa* — до 94 м, *G. euxinica* — до 40 м (Зернов, 1913; Милашевич, 1916; Гроссу, 1956; Зенкевич, 1963). Для литорали британских вод характерной формой является *G. cineraria* (Эванс, 1948). *G. pennanti* и *G. umbilicalis* живут на литорали Ла-Манша, атлантического побережья Франции, Испании, Португалии. Последняя встречается даже в лужах, остающихся после высоких приливов и в зоне заплеска (Эванс, 1948; Фишер, Гайар, 1956). *G. divaricata* в Черном море встречается до 40 м, а в массовом количестве на 0,2—0,5 м (Гроссу, 1956; Ильина, 1966).

Большинство современных видов обитает в водах с нормальной соленостью; однако многие живут в Черном море с соленостью 18—20‰. Многие виды ископаемых гиббул известны из миоценовых отложений бассейнов с пониженной соленостью (чокракские, сарматские и другие формы). Исходя из этих фактов, можно заключить, что род в целом — эвригалинный, но отдельные виды приспособлены к различным условиям солевого режима. К стеногалинным видам относятся *G. tumida*, которая, по Галкину (1955), выдерживает колебания солености лишь в пределах 1—2,5‰.

Как и все трохиды, гиббулы предпочитают воды со значительным содержанием кислорода (75—95% насыщения). Галкин (1955)

отмечает, что трохиды, обитающие среди водорослей, выносят перенасыщение кислородом до 110%. К числу таких трохид относятся и гиббулы. О том, что гиббулы живут в водах, насыщенных кислородом, говорит и тот факт, что эти моллюски населяют прибрежные воды, а зачастую прибойную полосу, где сильные перемещения водных масс обеспечивают хорошую аэрацию. По Гаевской (1958), *G. divaricata* в среднем за сутки потребляет 0,827 мг кислорода на 1 г живого веса моллюска, причем суточная дыхательная ритмичность совпадает во времени с пищевой, т. е. максимум потребления кислорода приходится на дневные часы.

Гиббулы — тепловодные моллюски и предпочитают воды с положительными температурами. По наблюдениям Милашевича (1916) и Виноградовой (1950), черноморские *G. divaricata* выплзали в прибойную зону (сильно прогреваемую) в теплое летнее время. *G. tumida*, по Галкину (1955), живет при температуре от 0 до 25°. Как отмечают Филатова, Зацепин (1948) и Зенкевич (1963), этот бореальный вид в связи с потеплением в 20—30-х годах распространился у берегов Мурмана, стал обычным в Колском заливе и прилежащем районе Баренцова моря. По наблюдениям Эванса (1948), *G. umbilicalis* в опытных условиях при температуре 26—27° ползла вверх по стенкам сосуда. Моллюск продолжал ползать и при 31°, но при этом движения его были бесцельные и без определенного направления. Смерть наступала при температуре в среднем 42,1°. Другой вид, *G. cineraria*, активно ползал при 26—27°, а при 30—31° наблюдались лишь слабые движения щупалец. Смерть наступала при температуре в среднем 36°. Таким образом оба названных вида переносят довольно высокие температуры.

Гиббулы довольно выносливы по отношению к динамике вод. Эблинг и др. (1948) изучали влияние течений на некоторые долгие организмы, в том числе и гиббул. Наблюдения проводились в узком проливе, где скорость течения достигала до 3 м/сек. Оказалось, что наиболее подвержены воздействию течения те организмы, которые живут на ламинариях — *G. cineraria*, *Patina pellucida*. В местах со сравнительно слабым течением *G. cineraria* многочисленны. В случаях с очень сильным течением многие взрослые экземпляры были смыты с водорослей. У особей различного возраста устойчивость к скорости течений различная. Очень сильные течения затрудняют оседание личинок.

Гиббулы входят в состав биоценозов литорали и сублиторали. По Галкину (1955), они являются компонентами группировок различных водорослей. Эблинг и др. (1948) указывают *G. cineraria* в зарослях ламинарий *Saccorhiza bulbosa* вместе с *Bittium reticulatum* и *Rissoa parva*. Шаронов (1948) приводит следующий комплекс фации песка и битой ракушки с восточного побережья Мурма-

на: *Pecten islandicus*, *Anomia squamula*, *Yoldia hyperborea*, *Cyprina islandica*, *Nucula tenuis*, *Hiatella arctica*, *Gibbula tumida*, *Margarita groenlandica*, *Cylichna alba*, *Natica candida* и др. Для листьев зостеры в заливе Петра Великого характерными моллюсками являются: *Lacuna divaricata*, *Alaba vladivostokensis*, *Gibbula derjugini*, *Rissoa sp.* С биоценотической точки зрения очень интересны данные Виноградовой (1950). Этот исследователь отмечает, что в условиях аквариума *G. euxinica* может жить только совместно с теми моллюсками, с которыми встречается в природе (*Mytilaster*, *Nassa*, *Rissoa* и др.). Этот факт Виноградова связывает с наличием в биоценозах каких-то хемотропических взаимоотношений между его компонентами. Таким образом роль биоценотического фактора в жизни гиббул не менее важна, чем абиотические факторы.

Все трохида в большом количестве истребляются ластоногими, птицами, рыбами, а также хищными беспозвоночными — *Natica clausa* и др. (Галкин, 1955).

Представители рода известны, начиная с верхнего мела. Широко распространены в неогене южных районов СССР, в Западной Европе, Северной и Южной Америке, Индонезии, Японии, Новой Зеландии.

**Род *Calliostoma* Swainson, 1840**

Тип рода — *Trochus conulus* Linné, 1758. Средиземное море. Многочисленные представители этого рода встречаются в умеренных и теплых морях.

Раковины толстостенные, перламутровые внутри, высокие, конические, с почти плоским основанием и высокой спиралью (рис. 5). Устье округленно-четырёхугольное. На столбиковой части внутренней губы имеется небольшой выступ, связанный с пупочным наплывом. Столбик вогнутый, гладкий. Пунок прикрыт мозо-

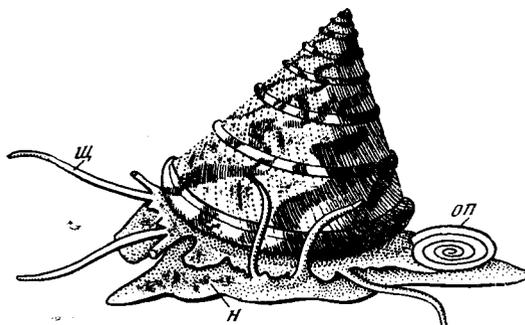
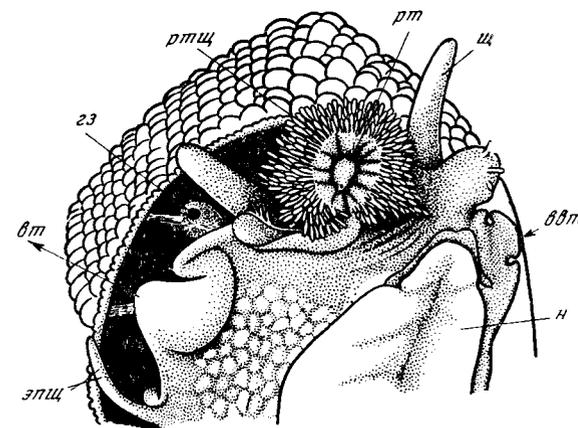


Рис. 5. *Calliostoma zizyphinum*. Общий вид животного с раковиной (по Фишеру)

н — нога; оп — крышечка; щ — щупальце

Рис. 6. Передняя часть тела *Calliostoma papillosum* (по Фреттер, Грэхему)

евт — вводной ток; ет — выводной ток; га — глаз; н — нога; рт — рот; ртщ — околоротовые щупальца; щ — щупальце; эпщ — эпиподияльное щупальце



листым утолщением. Наружная поверхность со спиральными, иногда узловатыми, ребрами или гладкая.

Строение тела мало отличается от остальных трохид, анатомия которых рассмотрена в разделе о гиббулах. Имеются незначительные отличия. Головные лопасти очень маленькие или отсутствуют. В отличие от гиббул передняя краевая железа у каллиостом хорошо дифференцирована и представляет собой многоклеточную сложную железу со своим выводным каналом. В головных долях эпиподия правая и левая доли почти равны, тогда как у других трохид они асимметричны. Число эпиподияльных щупалец — четыре с каждой стороны (рис. 6). Центральный зуб радулы сзади более или менее расширен, с треугольным, сильно зазубренным лезвием; промежуточных зубов четыре-девять, обычно пять, с маленькими заостренными лезвиями; хорошо развита челюсть.

Представители рода раздельнополы. Характер размножения зависит от температуры среды (Галкин, 1955). У одних видов, например тепловодных — *C. granulata*, яйца откладываются в воду поодиночке. Другие виды, например, *C. zizyphinum*, откладывают яйца в кладках в виде длинной ленты, прикрепленной одним концом к какому-либо подводному предмету. Такая кладка может содержать несколько сот яиц, каждое из которых имеет в диаметре 0,28 мм. Фреттер и Грэхем (1962) отмечают, что у этого вида наблюдается половой диморфизм.

По образу жизни каллиостомы мало отличаются от других трохид. Моллюск медленно ползает при помощи ноги, которая снабжена обильными слизистыми железами.

Пищу каллиостом, в частности *C. zizyphinum* составляет, по Фреттер и Грэхему (1962), растительный детрит и мелкие водо-

росли. Однако Тарк (1963) отмечает, что *C. zizyphinum* и вообще трохины могут питаться и животной пищей. *C. zizyphinum*, помещенные в аквариум, питались не только водорослями, но поедали кусочки мяса рыб и разложившихся морских анемонов.

Представители рода отмечаются с самых разнообразных грунтов, от скалистых и песчаных до глинистых. Большинство видов характерно для плотных скалистых, каменистых и песчаных грунтов. *C. occidentale* указывается с каменистого, гравийного и песчаного дна (Однер, 1912; Филатова, Зацепин, 1948; Галкин, 1955). *C. miliare* отмечается Однером (1912) со скалистых, каменистых, ракушечных, песчаных и глинистых грунтов, а *C. zizyphinum* — с песчаного и ракушечного. По Оливеру (1926), *C. tigris* у берегов Новой Зеландии живет на скалистом дне. *C. striata* и *C. granulatum* отмечаются Бюкененом (1958) с песчаных грунтов. Встречаются каллиостомы также на водорослях (Кин, 1963).

Большинство видов обитает на небольших и умеренных глубинах в зоне водорослей, хотя некоторые формы указываются до 1000 м и более. *C. occidentale* встречается, по Однеру (1912), от 18 до 1800 м, по Спарку и Торсону (1933), на 30—40 м и глубже, по Торсону (1944), от 19 до 1000 м, по Филатовой и Зацепину (1948), до 200 м, по Галкину (1955) — от 40 до 310 м. *C. zizyphinum* отмечается от 0 до 950 м (Однер, 1912; Фреттер, Грэхем, 1962), а *C. miliare* — от 19 до 727 м (Однер, 1912; Торсон, 1944). *C. montagui* на побережье Португалии живет на глубинах 30—40 м, а *C. dubium* — до 25 м (Гидальго, 1916). Оливер (1926) указывает следующие глубины для новозеландских видов каллиостом: *C. opus-tum* — 90 м, *C. osbornei* — 50 м, *C. pellucidum* — 54 м, *C. pagoda* и *C. cunninghamii* — 36 м. *C. striata* и *C. granulata* встречаются на глубинах до 90 м (Гидальго, 1916; Бюкенен, 1958). В тропических водах Западной Америки *C. nepheloide* встречается на глубинах 90 м (Кин, 1958). Для рода в целом Кин (1963) указывает глубины до 900 м.

Представители рода являются обитателями вод с нормальной соленостью. Галкин (1955) отмечает, что *C. occidentale* встречается в водах с соленостью, близкой к океанической (в Баренцовом море, где соленость прибрежных вод равна 32‰), и считает этот вид стеногалинным. На способность некоторых представителей рода переносить несколько пониженные солености, возможно, указывает тот факт, что ископаемые каллиостомы встречаются в отложениях сарматского эвксинского бассейна.

Данные о влиянии газового режима и динамики вод на каллиостом весьма скудны. По Галкину (1955), *C. occidentale* придерживается мест с сильными токами воды, т. е. с хорошей аэрацией. О стенооксибионтности рода свидетельствует и приуроченность популяций отдельных видов к зоне водорослей.

В целом род может быть охарактеризован как эвритермный, так как он объединяет виды как тропические (*C. angelenum*, *C. antonii*, *C. bonita*, *C. tigris*, *C. pellucidum* и др.), так и бореально-арктические (*C. occidentale*). Большинство видов обитает в теплых и умеренных водах. Бюкенен (1958) указывает *C. striata* и *C. granulata* с побережья Ганы, где температура придонных вод составляет 17—20°.

Данных о биоценологических взаимоотношениях каллиостом у нас мало. Исходя из распространения отдельных видов, можно заключить, что они входят в состав биоценозов прибрежных скал, песчаников и ракушечников. Бюкенен (1958) указывает *S. striatum* и *C. granulatum* в следующем сообществе песков сублиторали: *Cardium kobelti*, *Xenophora senegalensis*, *Crassatella triquetra*, *Corbula striata*, *C. sulcata*, *Pitar tellinoides*, *Leda bicuspidata*, *Pecten jacobaeus*, *Acteocina knockeri*, *Ringicula conformis*, *Cylichna gramaldi*, *Phos grateloupianus*, *Circulus striatus*, *Turris torta*, *Marginella olivaeformis*.

Род известен, начиная с мела поныне в Западной Европе, Индии, на о-ве Тайвань, в Японии, Северной и Южной Америке, Новой Зеландии, Австралии. На территории СССР широко распространен в сарматских отложениях.

## НАДСЕМЕЙСТВО PYRAMIDELLACEA

## СЕМЕЙСТВО PYRAMIDELLIDAE GRABAU, 1847

Род *Odostomia* Fleming, 1819

Тип рода — *Turbo plicatus* Montagu, 1803. Средиземное море. Современные представители рода широко распространены почти во всех морях преимущественно теплых и умеренных широт. В Атлантическом океане у берегов Европы и Восточной Америки (Винклей, 1909; Винкворт, 1932; Спарк, Торсон, 1933; Торсон, 1941), в Средиземном, Мраморном и Черном морях встречаются *O. eulimoides*, *O. conoidea*, *O. unidentata*, *O. pupoides*, *O. turrata*, *O. plicata*, *O. acuta*, *O. rissoides*, *O. novegradensis* (Остроумов, 1896; Милашевич, 1916). По Кин (1958), у берегов Панамы встречаются до 110 видов одостомий. Австралийские виды, по Лейзерону (1959), *O. corpulenta*, *O. recta*, *O. clara*, *O. oxia*, *O. adiposa*, *O. mera*, *O. metata*, *O. objecta*, *O. stricta*, *O. anxia*, *O. bulbosa*.

Раковины маленькие, непостоянной формы (конические, башенкообразные или веретенообразные), малооборотные, быстро расширяющиеся книзу. Устье овальное или грушевидное, слегка заостренное в парietальной области. Наружная губа равномерно изогнутая. Отворот внутренней губы очень узкий. Имеется одна столбиковая складка — то пластинчатая, то зубовидная. Пупок отсутствует. Наружная поверхность гладкая. Протоконх гетерострофный, иногда гомеострофный (Робертсон, Опп, 1961).

Анатомическое строение подробно приводится в работах Фреттера и Грэхема (1949, 1962). На голове находится очень подвижные ушковые щупальца (*щ*) (рис. 7), поверхность которых снабжена многочисленными ресничками, обеспечивающими сильный ток воды в мантийную полость. Благодаря наличию многочисленных нервных клеток щупальца отличаются высокой чувствительностью. Между щупальцами находятся глаза (*гз*). На голове расположены два отверстия: ротовое (*рт*) и половое. Нога (*н*) короткая, с ползательной подошвой, широкая в передней части и суживающаяся кзади, где дорсально она несет крышечку (*оп*). На подошве имеется срединная бороздка, которая впереди переходит в сильно развитую слизистую железу ноги. Мантийная полость широкая, глубокая. Жабры представлены маленькой треугольной пластинкой (ктенидии отсутствуют); дыхательный ток воды в мантийной полости обеспечивается деятельностью ресничного покрова. Нервные центры сконцентрированы в области головы, пищевода (*пвц*) и остальной части пищеварительного тракта. Несколько нервных узлов сосредоточено в ноге и мантийной полости.

Наиболее интересным органом пирамиделлид, одостомий в том числе, является длинный вытяжной хоботок с присоской на конце

(рис. 7). Хоботок снабжен специальным колющим аппаратом (*ка*), который находится в особой трубке, примыкающей к парным слюнным железам. Эта трубка, в свою очередь, находится внутри другой, оральной, трубки, ведущей в глоточную полость (*гп*). Она состоит из двух мускулистых мешков, глоточного насоса и его стенок. Глоточный насос переходит в пищевод, а последний — в желудок и печень. Короткая кишка оканчивается анусом. Радула отсутствует.

Одостомии, как и все пирамиделлиды, — гермафродиты. Сравнительно молодые экземпляры функционируют как самцы. Позднее развиваются яйца, и особь уже может функционировать как самка. Половые продукты попадают в мантийную полость, а оттуда через половое отверстие наружу. Кладки одостомий имеют вид неправильной формы кучек. Отдельные яйца кладки склеены друг с другом при помощи слизи в компактную массу, которая, в свою очередь, слизистым же веществом прочно фиксируется на субстрате. Такого типа кладки наблюдались у *O. rissoides*, *O. plicata*, *O. eulimoides* и др. Количество яиц в кладке может быть до 500 штук.

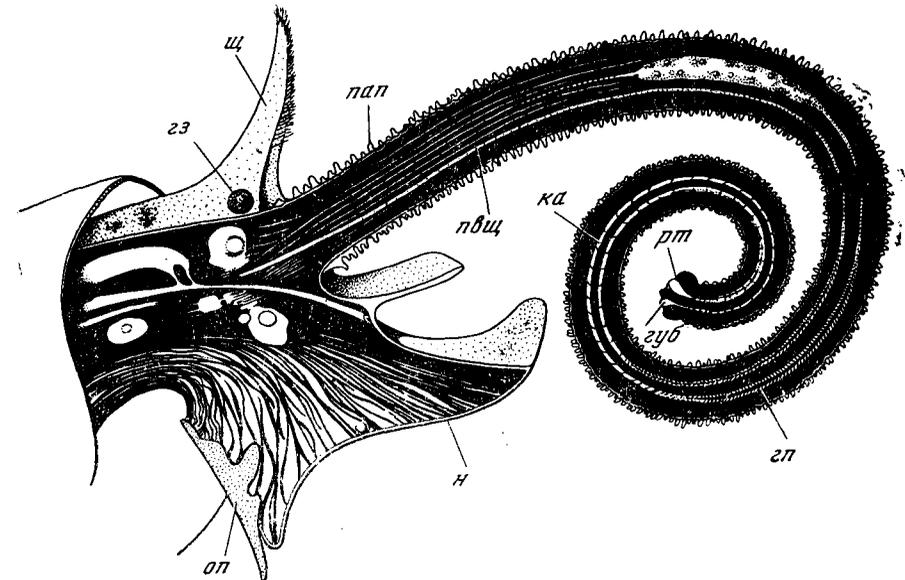


Рис. 7. *Odostomia unidentata* с выдвинутыми из раковины головой и ногой (по Фреттер, Грэхему)

гз — глаз; гп — глоточная полость; губ — губы; ка — колющий аппарат; н — нога; оп — крышечка; пвц — эпителиальные папиллы; пвц — пищевод; рт — рот; щ — щупальце

Развивающиеся из яиц личинки в начальных стадиях используют в пищу белковую оболочку яйца, переходя затем в свободноплавающую стадию. По Робертсону и Орру (1961), у видов с гетерострофным протоконхом эта стадия довольно продолжительна, у форм же с гомеотрофным протоконхом пелагическая стадия или отсутствует, или же очень короткая. Наблюдения показали, что во втором случае личинка очень рано начинает паразитический образ жизни. У *O. eulimoides* при температуре около 18° пелагическая стадия длится от 10 до 12 дней. По Лебур (1932), Фреттер и Грэхему (1949), пелагическая стадия у большинства видов одостомий длится три-четыре дня, после чего личинка оседает на дно и претерпевает метаморфоз. В момент оседания уже хорошо различимы влагалище хоботка, колющий аппарат, глоточный насос, слюнные железы.

По Уэлсу (1959), кладки *O. impressa* прикрепляются к раковинам устриц и содержат от 15 до 40 яиц. Этот вид размножается летом, максимальное количество яиц откладывается в мае. Продолжительность жизни особей этого вида около двух лет. Другой вид, *O. plicata*, откладывает яйца в расщелинах скал и камней, где живут и взрослые особи.

Одостомии, как и все пирамиделлиды, относятся к эпихсосу и свободно ползают при помощи ползательной подошвы ноги. Образ жизни этих моллюсков тесно связан с характером их пищи. Все представители надсемейства являются хищными формами, а большинство — эктопаразитами со специфичной средой, т. е. связаны с определенным видом хозяина. Процессу питания и характеру пищи одостомий посвящено много работ (Стронг, 1928; Медков, 1948; Кол, Ханкок, 1955; Флеминг, 1957; Аллен, 1958; Кин, 1958; Никол, 1960; Фреттер, Грэхем, 1949, 1962, и др.). Фреттер и Грэхем наблюдали за процессом питания у различных видов семейства и пришли к выводу, что процесс этот у различных видов происходит примерно одинаково. Он сводится к присасыванию одостомии к какому-либо участку тела хозяина и высасыванию из него жидкого содержимого. Это осуществляется следующим образом. Присасывание происходит при помощи присоски на конце хоботка. Затем действием хитинового колющего аппарата прокалывается тело хозяина, после чего колющее приспособление вытаскивается. Затем приходит в действие глоточный насосный аппарат, посредством которого жидкое содержимое из тела хозяина перекачивается в кишечник одостомии. В большинстве случаев паразитизм одостомий не вызывает гибели хозяина. Но иногда они могут причинить и значительный урон популяциям промысловых моллюсков. Как отмечают Кол и Ханкок (1955), в некоторые годы ущерб, наносимый *O. eulimoides* популяциям устриц рыночных размеров, составлял около 30%. Представители рода паразитируют на различных

группах sessильных животных: кишечно-полостных, полихетах, ракообразных, иглокожих, моллюсках и других (Робертсон, Орр, 1961). Как показали наблюдения, каждый вид одостомий и вообще пирамиделлид паразитирует на определенном хозяине. Например, *O. unidentata* и *O. lukisii* на *Pomatoceros triquetra* (полихета), *O. scalaris* — на *Mytilus edulis* (мелкие экземпляры), *O. eulimoides* — на *Pecten maximus*, *Chlamys opercularis*, устрицах, *O. trifida* — на *Mya arenaria*, *O. impressa* — на *Crassostrea virginica*, *Bittium varium*, *O. conoidea* — на *Astropecten irregularis*, *O. chitonicola* — на хитонах, *O. seminuda* — на *Crepidula fornicata* и т. д. (Стронг, 1928; Медков, 1948; Кол, Ханкок, 1955; Робертсон, 1957; Флеминг, 1957; Фреттер, Грэхем, 1949, 1962). Работы в направлении выявления хозяев многочисленных видов одостомий продолжают и, как отмечает Кин (1958), паразитизм этих моллюсков, возможно, распространяется на многие группы беспозвоночных.

Одостомии паразитируют на самых различных участках тела своего хозяина. *O. eulimoides*, например, живет в области ушек *Pecten maximus*, используя в пищу его фекалии (Флеминг, 1957). *O. scalaris* в большом количестве встречается на *Mytilus edulis* (рис. 8, 9). Одостомия сначала закрепляется у края одной из створок, затем выдвигает свой хоботок и просовывает его в сифональное отверстие мидии и в таком положении остается несколько дней, высасывая из моллюска жидкое содержимое. В случаях с устрицами одостомий находили уже в теле последних, между створками. На каждой устрице часто встречается от трех до шести одостомий. Последние, раздражая мантию устрицы, вызывают ее отхождение и способствуют образованию в раковине камер. После образования камеры одостомия продвигается еще дальше в глубь тела устрицы и живет там постоянно, выбираясь на поверхность только в период размножения.

В связи с паразитическим образом жизни местообитания одостомий связаны с местообитаниями их хозяев. Поэтому эти моллюски встречаются на самых различных грунтах и глубинах. По Остроумову (1896), в Мраморном море *O. conoidea* указывается с илистого, песчаного и илисто-песчаного грунтов, *O. unidentata* — с илистого, *O. plicata* — с литогамния, *O. pupoides* — с илистого и илисто-песчаного, *O. eulimoides* — с ила с ракушей, *O. rissoides* — ила с песком, *O. trifida*, *O. bisuturalis*, *O. winkleyi* отмечаются с илистого дна литорали восточного побережья Америки (Винклей, 1909). *O. fetella* встречается на скалах и прочих твердых предметах в заливе Нью-Порт (Калифорния), где в изобилии распространены *Ostrea lurida* (Стронг, 1928).

Для рода характерен значительный диапазон глубин. По Остроумову (1896), в Мраморном море *O. conoidea* встречается от 8 до 400 м, *O. unidentata* — до 400 м, *O. eulimoides* — до 18 м, *O. rissoi-*

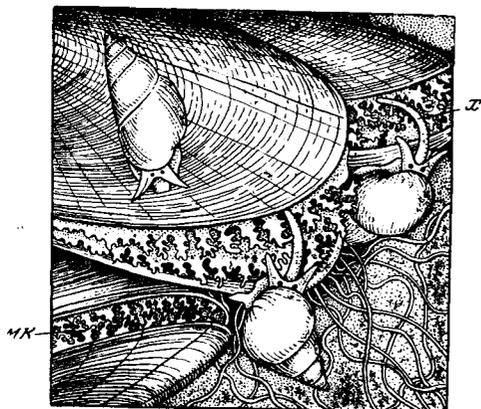


Рис. 8. *Odostomia scalaris*, паразитирующая на мидии (по Фреттер, Грэхему)

mk — мантийный край мидии;  
x — хоботок

*formis* — до 62 м. Милашевич (1916) и Гроссу (1956) указывают следующие глубины для некоторых видов одостомий Черного моря: *O. novegradensis* — 13—60 м, *O. rissoiformis* — 3—36 м, *O. acuta* — 50—60 м, *O. plicata* — 18 м. Лейзерон (1959) приводит следующие глубины для австралийских видов одостомий: *O. recta*, — 2—6 м, *O. clara*, *O. adiposa* — 7,2—25 м, *O. oxia* — 9—18 м, *O. mera* — 36 м, *O. metata* — 30—36 м, *O. spirabilis*, *O. objecta* — 9—18 м, *O. stricta* — 1,8—25 м, *O. anxia* — до 18 м, *O. bulbosa* — 30—36 м.

Большинство современных представителей рода встречается в морях с нормальной соленостью. Наличие одостомий в фауне Мраморного (Остроумов, 1896) и Черного (Милашевич, 1916) морей говорит о способности этих моллюсков переносить заметное понижение солености. На это же указывают данные Уэлса (1959),

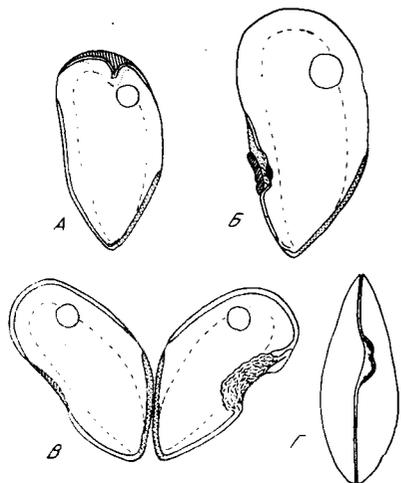


Рис. 9. Раковины мидий со следами паразитирования одостомий (по Колу, Ханкоку)

A — у заднего края; B — в ventральной области; B — внутренняя поверхность мидии со следами нападения одостомии у ventрального края; Г — ventральная часть раковины мидии со следами паразитирования одостомии

который отмечает *O. impressa* из участков устричников с *Crassostrea virginica* с низкой соленостью вод.

Для одостомий характерна и значительная эвритермность. Представители рода известны и из бореальных вод, и из теплых морей (Торсон, 1941; Лейзерон, 1959; Фреттер, Грэхем, 1949, 1962). Арктические виды нам не известны. Наибольшее число видов характерно для тропических морей (Кин, 1958).

Как уже отмечено, одостомии населяют те участки дна, где встречаются их хозяева. Наиболее обычны они в биоценозах литорали и сублиторали теплых и умеренных морей. Многие виды указываются из устричников и мидневых банок.

Из врагов одостомий Степ (1955) указывает *Scaphander lignarius*, который в большом количестве уничтожает *O. rufa*.

В геологической истории представители рода известны, начиная с верхнего мела. В пределах СССР встречаются в миоцене (тортон, чокрак, сармат) южных районов.

### Род *Pyramidella* Lamarck, 1799

Тип рода — *Trochus dolabratus* Linné, 1758. Вест-Индия.

Представители рода широко распространены в теплых морях. *P. rotundata* (Кейзиот, 1902) встречается у берегов Франции. Кин (1958) указывает 12 видов пирамиделл из западной тропической Америки.

Раковины небольшие, башенковидные, с гладкими низкими оборотами. Последний оборот умеренно большой, резко изогнутый или килеватый по периферии основания. Основание выпуклое. Устье заостренное в париетальной области. Пулук щелевидный или закрытый. Столбик с двумя-тремя выдающимися складочками.

Анатомическое строение сходно с остальными представителями семейства.

Как и все другие представители семейства, пирамиделлы являются гермафродитами.

Рассматриваемые формы являются паразитами полихет, двустворок и брюхоногих. По Робертсону и Орру (1961), пирамиделлы паразитируют и на иглокожих. Например, *P. dolabrata* в Мозамбике была встречена на *Echinodiscus*.

Мы располагаем весьма скудными сведениями по экологии пирамиделл. По Кин (1963), представители рода встречаются на водорослях в литоральной зоне. *P. rotundata* указывается Кейзиот (1902) с песчаного дна.

Пирамиделлы обитают на небольших глубинах. Согласно Кин (1958, 1963), представители рода живут на глубине до 100 м. *P. hancocki* встречается от 5 до 15 м, *P. mazatlanica* — до 28 м, *P. panamensis* — до 100 м, *P. linearum* — до 40 м.

Современные представители рода указываются лишь из морей с нормальной соленостью.

Как уже отмечалось, пирамиделлы живут в теплых морях. Наибольшее число видов характерно для тропических вод.

В геологической истории известны, начиная с палеоцена. В пределах СССР встречаются в миоцене южных районов (тарханский горизонт).

### Род *Turbonilla* (Leach) Risso, 1826

Тип рода — *Turbo lacteus* Linné, 1776. Средиземное море. Представители рода широко распространены в современных теплых и умеренных морях. В Черном море, по Милашевичу (1916), встречаются *T. pupaeformis* и *T. delicata*; последний является атлантическим видом и известен от берегов Великобритании на юг до Средиземного и Мраморного морей. Помимо отмеченных видов, из Мраморного моря Остроумов (1896) указывает *T. densecostata*, *T. lactea*, *T. clathrata*. Из тропической Западной Америки (Панамская провинция) Кин (1958) указывает около 190 видов турбонилл. В водах Северной Австралии встречаются следующие виды: *T. tenuissima*, *T. darvinensis*, *T. ninona*, *T. vitrea*, *T. conica*, *T. felicitata* и др.

Раковины рассматриваемых форм небольшие, высококонические, стройные, малооборотные. Обороты низкие, плоские или очень слабо выпуклые, разделенные неглубоким немного скошенным швом. Пришовные участки оборотов волнистые, бугорчатые или зубчатые. Устье округленно-четырёхугольное. Околоустье нецельное. Отворот внутренней губы слабый. Единственная складка столбика слабая, едва заметная. Пушка нет. Наружная поверхность со складкообразными или валикообразными поперечными ребрами.

По своим анатомическим особенностям турбониллы мало отличаются от остальных пирамиделл, например от одостомий. По Фреттеру и Грэхему (1949), эти отличия заключаются в следующем. В отличие от одостомий у рассматриваемых форм имеется единственная оральная трубка, в которой находится и колющий аппарат хоботка. Терминальный участок пищевода турбонилл несколько шире остальной части. Наконец, у представителей рода лучше развиты слюнные железы.

Характер размножения, образ жизни и питание турбонилл в основном также сходны с одостомиями. Имеются указания (Фреттер, Грэхем, 1949), что турбониллы в поисках пищи могут зарываться в донные осадки, чего не наблюдали у других пирамиделл (рис. 10). Зарывание происходит очень медленно. Во время питания *T. elegantissima* внутри осадков частички ила, попадающие в тело моллюска, склеиваются слизью, выделяемой гиллобранхиальной



Рис. 10. Участок дна с турбониллами (по Фреттеру, Грэхему)

железой, и удаляются через особый выводной канал узкой длиной мантийной полости: стенки этого канала вытягиваются из раковины в виде ложечковидного сифона (Фреттер, Грэхем, 1962).

Согласно данным большинства исследователей, турбониллы являются эктопаразитами и питаются кровью и жидким содержимым тела различных беспозвоночных (Аллен, 1958; Робертсон, Опп, 1961; Фреттер, Грэхем, 1949, 1962, и др.). Имеется высказывание Сандерса (1958, по Робертсону и Оппу, 1961) о грунтоядном способе питания некоторых турбонилл, которые, однако, полностью отвергаются Робертсоном и Оппом. Большинство представителей рассматриваемого рода питается на кишечнополостных. Например, хозяином *T. jeffreysii* являются гидроиды рода *Halecium*, а *T. elegantissima* — полихеты *Audouinia tentaculata*, *Amphitrite gracilis* (Робертсон, Опп, 1961; Фреттер, Грэхем, 1949, 1962). По Аллену (1958), *T. rufescens* живет на трубках некоторых аннелид.

Встречаются на различных грунтах, преимущественно мягких, *T. densecostata* указывается с песка и ила с ракушей; *T. lactea* — с ила; *T. clathrata* — ила с песком, галькой и ракушей; *T. delicata* — с лиготамния (Остроумов, 1896). *T. winkleyi* встречается на илистых грунтах (Винклей, 1909). *T. tridentata* отмечается Стронгом (1928) с песчаного дна. *T. elegantissima* наиболее часто попадает на илистые и песчаных участках между камнями, где обычно живут sessильные полихеты; *T. fulvocincta*, *T. crenata* обитают на песчано-илистых грунтах; *T. fenestrata* — на илистых; *T. jeffreysii* — на гравийно-илистых (Фреттер, Грэхем, 1962).

Представители рода характерны для небольших глубин, хотя отдельные виды попадают и на значительных глубинах. *T. den-*

*secostata* отмечается с 14—18 м, *T. lactea* — до 1400 м, *T. clathrata* — до 62 м (Остроумов, 1896). *T. winkleyi* и *T. iridentata* встречаются в приливно-отливной зоне (Винклей, 1909; Стронг, 1928). *T. delicata* указывается в Средиземном и Черном морях от 13 до 32 м (Милашевич, 1916; Гроссу, 1956). Лейзерон (1959) отмечает следующие глубины для некоторых австралийских видов турбонилл: *T. ninona* — 25—72 м, *T. conica* и *T. felicitata* 25—36 м. Фреттер и Грэхем (1962) приводят глубины для некоторых видов турбонилл: *T. crenata*, — 5—70 м, *T. delicata* — 20 м, *T. fenestrata* — 12—20 м, *T. fulvocincta* — 30—150 м, *T. jeffreysi* — 4—80 м, *T. rufescens* — 36—90 м.

Прямых данных относительно солевого режима турбонилл у нас нет. Большинство современных видов встречается в морях с нормальной соленостью. Однако наличие представителей рода в Черном и Мраморном морях свидетельствует о способности этих моллюсков переносить несколько пониженную соленость.

Как уже отмечалось, турбониллы встречаются в теплых и умеренных морях. Наибольшее число видов указывается из тропических областей: например, из Панамской провинции известно около 190 видов (Кин, 1958).

Турбониллы, как и все пирамиделлиды, характерны для тех биоценозов, в которых встречаются их хозяева. Это в основном биоценозы литорали и сублиторали.

В геологической истории представители рода известны с эоцена. В пределах СССР встречаются в тортоне Западной Украины, а также в среднем миоцене южных районов.

## ПОДОТРЯД MESOGASTROPODA

## НАДСЕМЕЙСТВО LITTORINACEA

## СЕМЕЙСТВО LACUNIDAE GRAY, 1857

Род *Lacuna* Turton, 1827

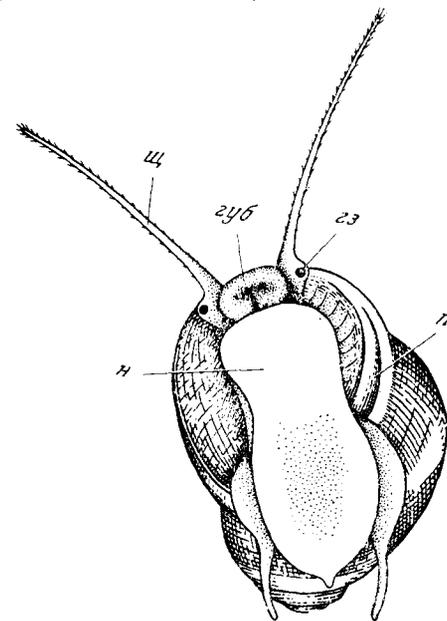
Тип рода — *Helix lacuna* Montagu, 1815. Атлантический океан.

Представители рода широко известны с побережий Атлантического и Тихого океанов Европы, Азии и Америки, а также — в Средиземном море. Дотцанбер, Фишер (1912), Гурьянова (1928) и другие исследователи прослеживают их вдоль европейских берегов от Средиземного моря до Гренландии; Долл (1924), Закс (1933), Дерюгин (1939) отмечают формы этого рода вдоль азиатских берегов — от Японии до Берингова пролива и вдоль берегов Америки — от Калифорнии до Аляски. По Гурьяновой и Ушакову (1928), Ушакову (1931) — вдоль северных берегов Азии представители этого рода не встречаются.

Раковина полушаровидной формы. Основание с открытым окаймленным пупком. Устье округлое или овальное, немного косое с

Рис. 11. *Lacuna vineta*. Вид с брюшной стороны (по Фреттер, Грэхему)

гз — глаз; губ — губа;  
н — нога; п — пупок;  
щ — щупальце



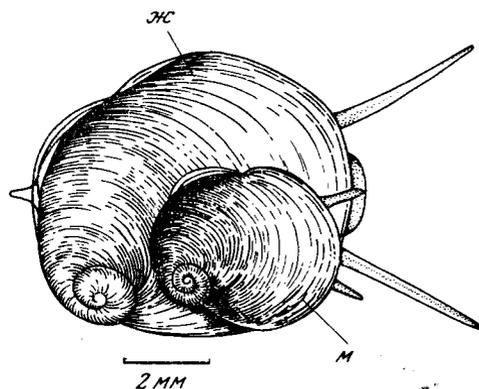


Рис. 12. *Lacuna pellucida*  
(по Фреттер, Грэхему)

ЖС — женская особь; М — мужская особь

гладким уплощенным столбиком. Скульптура наружной поверхности представлена тонкими спиральными штрихами или отсутствием. На последнем обороте иногда имеется киль. Крышечка тонкая роговая.

Общий вид моллюска дан на рис. 11. Лакуны раздельнополые. Оплодотворение внутреннее. Половой диморфизм выражается в меньшем размере самцов по сравнению с самками (рис. 12). После оплодотворения яйца выметываются в виде кладок от 3 до 6 мм в диаметре. Одна самка производит от 6 до 25 кладок; каждая содержит в среднем до 600 яиц. Размножение лакун происходит в течение всего года, достигая максимума в июне — августе. С июня по сентябрь происходит массовый выход в планктон личинок, а с сентября по декабрь — массовое появление молоди. Последняя внешне ничем не отличается от взрослых моллюсков, ведет тот же образ жизни и питается за счет ламинарий. Рост особей продолжается в течение всего года. Половозрелыми лакуны становятся в возрасте 7—8 месяцев. Наибольшая продолжительность жизни от 14 до 20 месяцев. Рост и размножение моллюска происходит в течение всего периода жизни.

Способ размножения описан многими авторами (Хертлинг, 1931; Е. Смит, 1944; Кузнецов, 1948, и др.).

Лакуны — типичные фитофаги. По Кузнецову и Матвеевой (1948), *L. vineta* занимает лишь узкую полосу побережья. Это объясняется тем, что существование моллюска целиком связано с водорослями, на которых он живет, питается и к которым прикрепляются кладки. В летний период лакуны селятся среди зарослей зостеры и ламинарий, а зимой уходят на большие глубины, в полосу распространения красных водорослей. Являясь типичным представителем литоральных моллюсков, *L. pellucida* летом в теп-

лые годы поднимается в литораль до зоны *Fucus vesiculosus*, а в холодные годы — лишь до зоны *F. inflatus* или *Ascophyllum nodosum*. Другой вид — *L. vineta* — летом встречается главным образом на ламинариях, иногда в нижнем отделе литорали, на глубине 6—8 м, среди *Halosaccion ramentaceum* и *Rhodymenia palmete*, а также среди *Desmarestia aculata*.

По Кузнецову (1948), популяции *L. vineta* в условиях Восточного Мурмана живут совместно с популяциями *Margarita helicina*.

Представители рода имеют широкое геологическое распространение. Они известны в нижнем и среднем эоцене Франции; в олигоцене Майнского бассейна; в тороне Северной Румынии; в постплиоцене Калифорнии. Некоторые виды лакун встречаются в палеоцене Северного Кавказа.

#### СЕМЕЙСТВО LITTORINIDAE GRAY, 1840

##### Род *Littorina* Ferrussac, 1821

Тип рода — *Turbo littoreus* Linné 1758, Средиземное море. Представители рода широко распространены на побережье Атлантического и Тихого океанов и Средиземного моря.

Раковины средней величины, с низкой спиралью, имеют пять-семь оборотов, диаметр которых быстро возрастает. Последний обычно сильно вздутый. Шов поверхностный. Устье округлой формы с хорошо выраженным парietальным каналом. Наружная губа неокайменная, плавовыпуклая, скошенная, заостренная, со слегка извилистым профилем. Отворот внутренней губы тесно прилегает к основанию. Пупок отсутствует. Наружная поверхность большей частью со спиральной скульптурой. Спиральные слабо выступающие ребра тесно прилегают друг к другу. Крышечка роговая.

Форма раковин весьма изменчива. Фишер и Гайар (1961) произвели визуальный анализ изменчивости раковин литторин. Выяснилось, что от побережья Ла-Манша до северного побережья Испании *L. rudis* постепенно сменяется *L. rudissima*. В двух северных сборах — на балтийском побережье Дании и в Осло-Фьорде (Норвегия) — преобладали формы *L. groenlandica* и *L. rudis*.

По Тотерзалю (1920), Элмхорсту (1923), Линке (1933) и Лизату (1941), размножение обычно происходит в марте, апреле и мае. Рубинчик (1961) изучал размножение *L. littorea* в Кандалакшском заливе. Эти моллюски становятся здесь половозрелыми в возрасте четырех лет. Половые продукты начинают развиваться и у трехлетних литторин, но не созревают полностью и дегенерируют. Выяснено, что, чем выше темп роста, тем скорее наступает половозрелость.

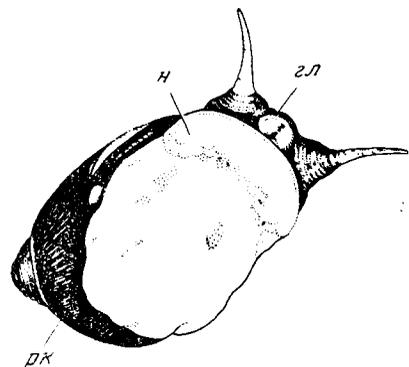


Рис. 13. *Littorina neritoides*. Вид с брюшной стороны (по Фреттер, Грэхему)

гл — голова; н — нога;  
рк — раковина

Последняя зависит от размера раковины и в данном районе наступает при высоте раковины в 17—17,5 мм. Развитие гонад и созревание гамет заканчивается к концу мая, но нерест начинается при температуре воды 8—10°. Продолжительность нереста зависит тоже от температуры: чем она выше, тем интенсивнее нерест. По Кузнецову и Матвеевой (1948), *L. saxatilis* (= *L. rudis*), обитающая у берегов Восточного Мурмана, является живородящим моллюском. Выход молоди происходит с мая по август или сентябрь. В это время в выводковых сумках самок бывает от 100 до 250 зародышей. *L. obtusa* производит две кладки (с июня по сентябрь); из кладок выходит вполне сформировавшаяся молодежь. В статье Полянского (1955) очень подробно рассмотрены все стадии развития кладок литторин.

Литторины обычно считаются фитофагами. По Шефферу (1950), *L. littorea* питается не только растительностью, но и мясом. Таким образом, названный автор предполагает, что данный вид литторин является всеядным моллюском. По Ньюэллу (1958), *L. littorea* питается водорослями *Ulva* и *Eutheromorpha*, а также соскабливает с субстрата диатомей и другие мелкие водоросли.

Строение радулы настолько характерно, что кладется в основу классификации (Аллен, 1952). Радула представляет собой спирально свернутую пластинку. В продольном разрезе имеется три типа зубов: медиальные, по обе стороны от них — ряды латеральных, а по внешнему краю — ряды маргинальных.

Литторины очень подвижны. Ползают они при помощи мощной ноги (н), выставив вперед довольно крупную голову (гл), несущую пару коротких толстых щупалец (щ), которые беспрестанно ощупывают субстрат. В основании щупалец имеются глаза (гз), на нижней стороне головного отдела помещается небольшой щелевидный рот, а на задней части ноги имеется крышечка

ка — он (рис. 13 и 14). По Говенлоху и Хейсу (1926), скорость передвижения литторин в среднем около 2 см/мин. При резком изменении внешних условий, например силы света, животное моментально вбирает тело в раковину.

Мур (1937, 1940) считает *L. littorea* одним из наиболее распространенных видов на побережье Плимута. Обычно особи этого вида встречаются среди водорослей, камней, на гравии, на мягких и песчаных грунтах. Ньюэлл (1958) отмечает, что их U-образные следы ползания можно встретить как на песчанистом грунте, так и на скалах, где они селятся в трещинах и расселинах. По Френкелю (1961), в районе Вильфранша на Средиземном море *L. neritoides* большую часть своей жизни проводит на камнях вне воды.

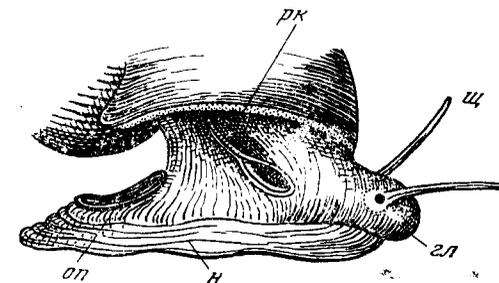
Таким образом, литторины в основном населяют песчаные или каменистые прибрежные грунты, особенно трещины и расселины среди скал и камней.

Диапазон глубин для литторин колеблется в довольно широких пределах, но обычно они встречаются в волноприбойной зоне. Отмечаются как на морском побережье, так и в эстуариях рек.

Эванс (1947а) отмечает в районе Плимута большое количество раковин *L. neritoides*, где они приурочены к горизонтальным поверхностям скал, на глубинах порядка 4—4,5 м. *L. rudis* чаще всего встречается среди раздробленных скал, в трещинах и расселинах, часто в лужах в зоне заплеска. Нижний предел распространения *L. rudis* весьма непостоянен. *L. littoralis* занимает обычно более высокие зоны побережья, чем *L. littorea*. Тот же автор (1948) отмечает, что *L. littorea* обитает в зоне *Fucus spirorbis*, а также в зоне *Arcophillum nodosum*. По Кузнецову и Матвеевой (1948), на Восточном Мурмане более всего распространены два вида: *L. saxatilis* (= *L. rudis*) и *L. obtusa*. Первый встречается в массовом количестве почти всюду на литорали, забираясь нередко выше линии прилива и опускаясь до нижней границы отлива. Второй вид встречается всюду в нижней части литоральной зоны, летом на водорослях, а зимой под камнями. *L. littorea* встречается

Рис. 14. *Littorina neritoides*. Вид сбоку (по Фреттер, Грэхему)

гл — голова; н — нога;  
он — крышечка; рк — раковина; щ — щупалец



реже, плотность поселений в нижнем отделе литорали 15 экземпляров на 1 см<sup>2</sup>. Во всех случаях это — взрослые особи.

Ньюэлл (1958) отметил, что литторины распространены по всей литорали с преобладанием на среднем горизонте; встречаются у оснований камней, на волнорезе, в лужах. В течение большей части приливно-отливного цикла они почти неподвижны и становятся активными в период, когда происходит прилив или отлив. В это время они совершают U-образные пищевые миграции и возвращаются на прежнее место. Берри (1961) отмечает, что *L. saxatilis* в обилии распространены в верхнем горизонте литорали по берегам Атлантического и Тихого океанов. Плотность популяций этого вида достигает 3000 экземпляров на 1 м<sup>2</sup>. Наблюдения названного автора показали, что активность передвижения и питания у *L. saxatilis* повышается во время отлива, поэтому наиболее благоприятные условия обитания для них создаются в самой верхней части литорали, где популяции этого вида достигают максимума. По Дж. Петерсену (1962), на скалистой литорали Годхавна (юго-западный берег Гренландии) встречается большое количество *L. saxatilis*. Литторины зимой укрываются в трещинах приливно-отливной зоны около среднего уровня стояния воды. Наблюдаются сезонные миграции литторин: летом они широко распространены от низкого до высокого уровней, осенью — концентрируются в углублениях, например, в пустых раковинах баланусов между низким и средним уровнями стояния воды. По Рикетсу и Калвину (1962), у берегов Калифорнии литторины встречаются на самых мелководных участках побережья, более или менее защищенных от сильных ударов волн.

Многочисленные наблюдения (Ньюэлл, 1958) показали, что в зимние месяцы, когда температура и интенсивность освещения падают, литторины становятся неподвижными. Активное движение литторины начинают лишь при 8—10°. С повышением температуры от 10 до 25° скорость движения возрастает от 15 до 40 см/мин. Эвансом (1948) были проведены опыты над литторинами при повышенных температурах. *L. littorea* и *L. littoralis* еще активны при 32°. При 34° движение ноги и щупалец становится замедленным, а при 36° наступает состояние коматоза. На основании опытов, Осавы (1956) установил, что у *L. granularis* диапазон оптимальной температуры 15—40°. По Френкелю (1961), *L. neritoides*, обитающая на берегах Средиземного моря, обладает большой устойчивостью к высокой температуре. В лаборатории этот моллюск в течение одного-двух часов выдерживает температуру 46—47°, а на воздухе 48—49°. Это самая высокая температура, которая когда-либо отмечалась для беспозвоночных, и она указывает, очевидно, на адаптацию к существованию на постоянно перегретых участках прибрежных скал.

Интенсивность освещения также влияет на скорость движения моллюска, но лишь при соответствующей температуре воды; поэтому в ноябре — марте даже в солнечные дни моллюски на литорали не активны. Опыты показали (Чарлз, 1961), что *L. littoralis*, *L. saxatilis* и *L. neritoides* реагируют на источник света. *L. littoralis* воспринимает свет различной интенсивности.

На основании опытов Осавы (1956) было установлено, что большинство литторин хорошо переносит понижение солености. По Слуннеру и Муру (1940), *L. saxatilis* встречается в эстуарии р. Тамар.

На литторинах постоянно паразитирует *Cercaria* и *Metacercaria*. Мужские особи литторин обычно поражаются у основания щупалец метацеркариями, на женских особях чаще паразитируют личинки церкарии (Лизат, 1941; Ротшильд, 1941). Авторы пытаются объяснить это явление различием размеров мужских и женских особей у литторин.

Род *Littorina* распространен очень широко. Представители его входят во многие биоценоотические группировки мелководных зон побережья почти всех морей и океанов.

Большое количество видов литторин известно в кайнозойских отложениях, начиная с эоцена, в СССР, в Западной Европе, в Северной и Южной Америке.

## НАДСЕМЕЙСТВО RISSOACEA

## СЕМЕЙСТВО RISSOIDAE ADAMS, 1854

Род *Rissoa* Desmarest, 1814

Тип рода — *Rissoa ventricosa* Desmarest, 1814. Средиземное море.

Современные многочисленные представители этого рода распространены в Атлантическом океане от Скандинавии до Средиземноморской провинции и на западном побережье Центральной Америки (Форбс, Хенли, 1853; Бюкуа и др., 1887—1888; Милашевич, 1916; Винкворт, 1932; Виноградова, 1950; Гаевская, 1954; Маккавеева, 1959; Аллен, 1962; Фреттер, Грэхем, 1962; Зенкевич, 1963).

Раковина небольшая, довольно высокая, состоит из 6—9 низких, слабо выпуклых оборотов, отделенных простым, слегка скошенным швом. Протокоих гладкий. Последний оборот высокий, с очень пологим переходом к удлиненному, лишенному пупка основанию. Устье большое, суженное сзади и расширенное впереди. Наружная губа вертикальная, круто изогнутая, с прямым профилем, окаймленная снаружи варикозным утолщением, а внутри со слабыми насечками. Отворот внутренней губы маленький, расширяющийся впереди и сзади. Наружная поверхность с валикообразными поперечными ребрами и тонкой струйчатостью или гладкая.

Моллюск имеет голову, вытянутую в морду (*мрд*), с двумя длинными щупальцами (*щ*), в основании которых помещаются глаза (рис. 15). Нога (*н*) обычно угловатая спереди и заостренная сзади. Эпиподий бахромчатый. Лопасть, несущая крышечку с придатками (Форбс, Хенли, 1853; Милашевич, 1916).

Четко определенных сроков размножения нет, однако в Черном море у *R. splendida* наблюдается явная приуроченность к определенным сезонам года. Размножение начинается осенью и продолжается зимой и ранней весной; тогда же происходит выход велигеров; в конце осени, зимой и весной наблюдается оседание моллюды и рост; летом продолжается рост и развитие моллюсков. К осени вся популяция достигает предельных размеров (Маккавеева, 1959). По Фреттер и Грэхему (1962), *R. parva* у Плимута (Великобритания) может размножаться в течение всего года, однако максимума размножение достигает весной и летом.

Риссой откладывают свои многочисленные кладки на водорослях. Из яиц развивается личинка-велигер, которая довольно долго находится в планктоне. *R. euxinica* достигают половозрелости через 56 дней (Виноградова, 1950). По Гостану (1958), показате-

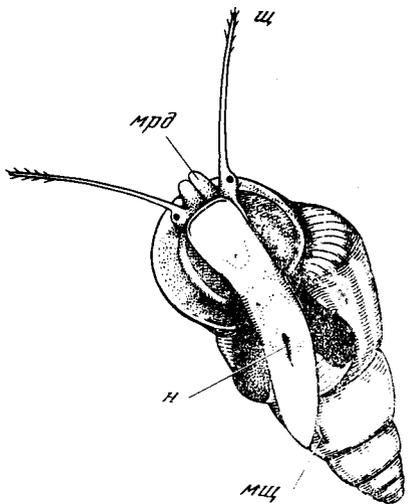


Рис. 15. *Rissoa parva* (по Фреттер, Грэхему)

*мрд* — морда; *щ* — метаподиальное щупальце; *н* — нога; *щц* — щупальца

лем половозрелости может служить образование на раковине толстого и широкого терминального ребрышка на последнем этапе роста и формирования раковины. Продолжительность жизни большинства особей этого моллюска — 1 год.

Живут обычно в зарослях морских трав (Форбс, Хенли, 1853; Гидальго, 1916; Виноградова, 1950; Гроссу, 1956; Маккавеева, 1959; Фреттер, Грэхем, 1962), однако встречаются и под камнями (*R. parva*, *R. querini*). В зарослях zostеры, на цистозире, филлофоре и энтероморфе обитают *R. splendida*, *R. venusta* и *R. euxinica*; *R. parva* живет на zostере, плоканиуме, нитофиллуме; *R. querini* — на водоросли кодium и др. (Фреттер, Грэхем, 1962). Риссой прочно прикрепляются к ветвям водорослей при помощи мускулистой ноги, но будучи оторваны от субстрата, повисают на тонкой прозрачной слизистой нити, которая выпускается моллюском в момент падения. Поедая выпущенную нить, животное сравнительно быстро возвращается на старое место прикрепления. Моллюск способен висеть на этих слизистых нитях 15 мин. и, возможно, дольше (Маккавеева, 1959).

По Гаевской (1954), основной пищей *R. splendida* служат не сами водоросли, такие как цистозира, филлофора и энтероморфа, а их диатомовый оброст. Одна особь риссой потребляет в сутки около 120 тыс. клеток диатомей. 80% этого количества составляет *Grammatophora marina*, являющаяся основной частью диатомового оброста на цистозире на глубинах до 2—3 м. На потребление цистозир и энтероморф риссон переходят вынужденно только после истощения диатомового оброста, резко снижая при этом пи-

тенсивность потребления пищи. Отношение риссои к филофоре оказалось совершенно отрицательным: после выедания диатомового оброста риссой вымирали, но не переходили на потребление филофоры. У риссой отчетливо выражены суточные пищевые ритмы: моллюск потребляет пищу наиболее интенсивно в светлые часы суток, а с наступлением темноты снижает интенсивность питания, практически прекращая его ночью.

Представители рода живут многочисленными популяциями в прибрежной полосе моря на глубине до 20 м. Некоторые виды обитают и в сублиторальной зоне; существуют виды, которые в отдельных случаях спускаются от прибрежной зоны до батимальных глубин. Например, *R. costata* указывается от 3 до 1400 м (Бюкуа и др., 1887—1888).

Гидальго (1916) отмечает следующие глубины для некоторых видов с побережья Португалии: *R. inconspicua* — 40 м, *R. membranacea* — 8 м, *R. oblonga* — 30 м, *R. proxima* — 40 м, *R. punctata* — 50 м, *R. semistriata* — 40—50 м. По Зенкевичу (1951), у побережья Дании риссой обитают на значительных глубинах.

Риссои эвригалы. Они живут в морях с соленостью, близкой к нормальной, а также в солоноватоводных бассейнах. Форбс и Хенли (1853) отмечают присутствие *R. ulvae* в пресных водах и эстуариях, а *R. anatus* — в опресненных болотах у Гринвича. Зенкевич (1963) указывает *R. euxinica* и *R. venusta* из открытых частей Азовского моря, с несколько повышенной для этого моря (до 17,5‰) соленостью.

Представители рода обитают в прибрежной полосе морей, богатой кислородом. В потреблении кислорода наблюдается ритмичность, которая у *R. splendida*, например, совпадает во времени с пищевой ритмичностью. Среднее количество кислорода, потребляемого риссой на 1 г живого веса в сутки при 20°, составляет 0,68 мг (Гаевская, 1954). Те виды риссой, которые обитают в опресненных болотах, по-видимому, могут переносить ухудшение газового режима и даже присутствие болотных газов.

Живут как в южных, так и в северных морях.

У *R. parva* отмечено стремление к свету, или фотофилия (Корбков, 1950).

Некоторые наблюдатели отмечают, что риссои вполне могут жить в условиях мутной воды, причем в мелких загрязненных бухтах их индивидуальный вес и размеры меньше и численность больше, чем у особей, обитающих в больших бухтах со сравнительно прозрачной водой (Маккавеева, 1959).

В Черном море *R. splendida* является доминирующим компонентом биоценоза *Zostera marina* (Зернов, 1913) и бурой водоросли *Cystoseira barbata* (Маккавеева, 1959). В Средиземном море *R. violacea* встречается в ассоциации с *Columbella rustica*, *Nassa*

*incrassata*, *Ocenebra edwardsi*, *Conus mediterraneus* и *Patella caerulea*. В этом же море, в биоценозе *R. grossa* и *R. fragilis* встречаются вместе с *Cardium edule*, *Abra ovata*, *Scrobicularia plana*, *Loripes lacteus*, *Nassa reticulata*, *Cyclonassa neritea*, крабами и др. (Перес, Пикар, 1958).

Врагами риссой являются различные донные рыбы. Например, *R. splendida* занимает значительное место в питании бычковых рыб (Арнольди, 1949), а также зеленухи, зеленушки, ошибия (Виноградова, 1950). С июля по октябрь мальки кефали также питаются мелкими бентонными животными, в том числе и *R. splendida* (Ткачева, 1952).

Геологическое распространение рода: мел — ныне. Отдельные виды встречаются в палеогене и миоцене Западной Украины и Кавказа, в четвертичных отложениях Черного моря.

## СЕМЕЙСТВО HYDROBIIIDAE FISCHER, 1885

### Род *Hydrobia* Hartmann, 1821

Тип рода — *Cyclostoma acutum* Draparnaud, 1801. Современные пресноводные бассейны.

*Hydrobia* — род морского происхождения. Однако ныне его представители широко распространены в солоноватых и пресных водах; встречаются и в нормально-морских водоемах. Наиболее широко известны виды *H. ventrosa* (Атлантический океан, Средиземное, Адриатическое, Мраморное, Черное и Азовское моря) и *H. ulvae* — бореальный вид, встречающийся в пределах СССР в Баренцевом и Белом морях (Милашевич, 1916; Винкворт, 1932; Мак-Миллан, 1948а, б; Филатова, Зацепин, 1948; Воробьев, 1949; Мэсс, 1963).

Раковины небольшие, конической или башенковидной формы, с 5—7 выпуклыми оборотами. Протококн малооборотный, низкий. Шов отчетливый, углубленный. Устье небольшое, грушевидное. Наружная губа не наклоненная, с прямым профилем. Крышечка роговая.

Сведения по анатомии приводятся в работах Милашевича (1916), Иванова (1940), Фреттер и Грэхема (1962). Нога (*n*) большая, уплощенная, с широкой подошвой, снабженной хорошо развитой железой (рис. 16). Хоботок довольно длинный; щупальца (*щ*) удлинненные, с глазами (*гз*), расположенными при их основании снаружи. У *H. ulvae* наблюдается гипертрофия ресничного покрова левого щупальца, которое выполняет функцию главным образом органа осязания. В каждом слуховом пузырьке имеется по одному отолиту. Центральный зуб радулы обыкновенно с

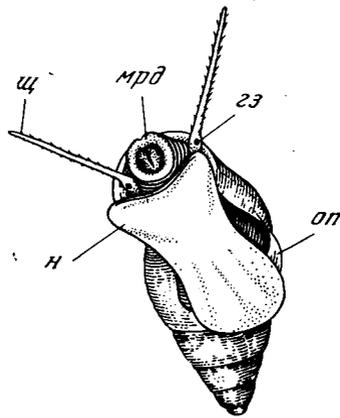


Рис. 16. *Hydrobia ulvae*  
(по Фреттер, Грэхему)

гз — глаз; мрд — морда; н — нога; оп — крышечка; щ — щупальце

одним или несколькими зубчиками в основании. Характерно наличие кристаллического стебелька.

Фреттер и Грэхем (1962) отмечают у *H. ulvae* половой диморфизм: у самок завиток выше и обороты более выпуклые, чем у самцов. По Филатовой и Зацепину (1948) и Фреттер и Грэхему (1962), представители этого вида откладывают яйца на раковинах особей того же вида или других моллюсков, например мидий, в виде кладок, содержащих до 300 яиц. Из яйца развивается личинка с пелагической стадией различной продолжительности, от нескольких дней до месяца и более. Благодаря этому популяции гидробий быстро распространяются на значительных пространствах. Продолжительность жизни гидробий — от трех до пяти лет (Комфорт, 1957; Фреттер, Грэхем, 1962).

Представители рода — довольно подвижные моллюски, они легко перемещаются с места на место в поисках пищи. Особенно многочисленны на водорослях. Гидробии способны также зарываться в донные осадки, спасаясь таким образом от врагов и высыхания. Зарываются они на глубину не более 1 см (Фреттер, Грэхем, 1962).

Представители рода являются фитофагами. Пищу *H. ulvae* составляют одноклеточные зеленые водоросли и растительный детрит (Фреттер, Грэхем, 1962; Бескупская, 1963). *H. ventrosa* питается микрофауной и микрофлорой, имеющейся на водорослях, а также трупными остатками животных (Воробьев, 1949; Ильина, 1966). С характером пищи связана и приуроченность огромных популяций гидробий к зоне водорослей. По названию одной из них, *Ulva lactuca*, дано наименование *H. ulvae*. Гидробии многочисленны и на зоостере, а также на энтероморфе и других водорослях (Мэсс, 1963).

Обитают на различных мягких грунтах, преимущественно илистых. Мак-Миллан (1948а, б) указывает *H. ulvae* и *H. ventrosa* с мягкого илистого и илисто-песчаного дна. В Азовском море *H. ventrosa* приурочена к серому жидкому глинистому илу с небольшой примесью ракуши (Воробьев, 1949). По Фреттер и Грэхему, 1962), *H. ulvae* предпочитает плотный илистый или илисто-песчаный грунт, но встречается и на гравийном и других участках дна. Как отмечают эти авторы, характер донных осадков мало влияет на распространение *H. ulvae*. *H. ventrosa* обитает на тонком мягком иле, но более характерна для водорослей.

Судя по имеющимся у нас данным, гидробии являются мелководными формами. Милашевич (1916) и Гроссу (1956) отмечают в Черном море *H. ventrosa* — от 4 до 55 м, а *H. maritima* — до 20 м. *H. ulvae* обитает в литорали и верхах сублиторали (Дерюгин, 1915; Филатова, Зацепин, 1948). В Белом море этот вид весьма распространен в средней зоне литорали с осушением от 6 до 12 час. в сутки (Соколова, 1963). Именно в литоральной зоне этот моллюск образует наиболее плотные популяции. Количественный учет *H. ulvae* на 12 станциях литорали в заливе Клайд у берегов Англии показал, что численность популяции этого вида превышает здесь 30 млрд. особей (Г. Рассел, 1962). В мелководных заливах побережья Дании популяции другого вида *H. neglecta* имеют плотность 2000—5000 экземпляров на 1 м<sup>2</sup> (Мэсс, 1963). По Фреттер и Грэхему (1962), гидробии (*H. ulvae*, *H. ventrosa*) населяют литоральную зону, мелководные заливы, лагуны и эстуарии.

По данным многих авторов (Мак-Миллан, 1948а, б; Воробьев, 1949; Фреттер, Грэхем, 1962; Мэсс, 1963, и др.), основным фактором, определяющим распространение гидробий, является соленость. Род в целом характеризуется значительной эвригалинностью. Отдельные виды встречаются как в полисоленых водах, так и в почти пресных; у других видов солевой диапазон более узок. Так, *H. ulvae* переносит колебания солености от 34,7 до 10‰, а *H. ventrosa* выдерживает понижение солености до 2‰ и ниже (Фреттер, Грэхем, 1962; Ильина, 1966, и др.). Коли (1961) указывает для гидробий соленость 4—6‰, а Иванов (1940) отмечает этих моллюсков из оз. Байкал. Относительно *H. ulvae* Филатова и Зацепин (1948) пишут, что этот вид выносит сильное опреснение. Мак-Миллан (1948а) приводит для *H. ventrosa* в лабораторных условиях соленость не менее 24,5‰. Очевидно, в природе этот вид более устойчив по отношению к колебаниям солености. Тот же автор (Мак-Миллан, 1948б) для *H. ulvae* указывает нижний солевой предел около 7,7‰. Мэсс приводит солевой диапазон для трех видов гидробий с побережья Дании: *H. ventrosa* — 6—20‰, *H. ulvae* — 10—24‰, *H. neglecta* — 10—33‰. По Воробье-

ву (1949), биоценоз гидробии в Азовском море встречается при солености 5—9‰. Сравнивая данные разных авторов по одним и тем же видам, можно заметить между ними значительные расхождения: разные авторы имеют в виду различные виды; кроме того, вероятно различная устойчивость к колебаниям солености одних и тех же видов из разных местообитаний. По этому признаку, т. е. по различной степени адаптации к колебаниям солености, Мак-Миллан предлагал выделять расы гидробий (1948б).

Представители рода предпочитают воды со значительным содержанием кислорода, но отдельные виды способны переносить условия некоторого дефицита кислорода и присутствия сероводорода. Об этом свидетельствуют данные Воробьева (1949). Согласно этому автору, в Азовском море *H. ventrosa* хорошо приспособлена к условиям резкого снижения содержания кислорода в воде летом и к почти ежегодным заморам. Биоценоз *Hydrobia* — *Nephtys* занимает всю центральную часть моря и приурочен к жидкому глинистому илу с запахом сероводорода. *H. ventrosa* хорошо переносит дефицит кислорода и на побережье Англии (Фреттер, Грэхем, 1962). С другой стороны, *H. ulvae* очень чувствительна к дефициту кислорода и избегает илов с ограниченным содержанием кислорода, где *H. ventrosa* встречается в большом количестве.

Большинство представителей рода живет в морях с умеренными температурами. Некоторые виды переносят значительные температурные колебания. По Дерюгину (1928), бореальный вид *H. ulvae* в Белом море является реликтом, приспособившимся к суровым условиям данного водоема. По Иванову (1940), *H. aporensis* (в Италии) приспособились к жизни в горячих источниках с температурой от 44 до 53°. *H. ulvae* переносит нагревание до 30°. От температуры зависит и количество потребляемого кислорода. По Фреттер и Грэхему (1962), потребление кислорода от 35 мг/кг/час при 2° увеличивается до 490 мг/кг/час при 20°. Гидробии переносят довольно продолжительное время перегрев и высушивание, что часто наблюдается во многих заливах и лагунах во время отлива, когда температура в летнее время на поверхности осадков значительно выше температуры воды, когда-либо отмечаемой в данной местности. При этих условиях гидробии не теряют активности.

Различные виды по-разному относятся к фактору динамики вод. *H. ulvae* обитает у открытых незащищенных берегов, подверженных сильному действию прибоя. Особи этого вида защищаются от ударов волн зарыванием в грунт. *H. ventrosa* и *H. neglecta* предпочитают селиться в спокойных участках (Фреттер, Грэхем, 1962; Мэсс, 1963).

Гидробии входят в состав многих биоценозов литорали. Биоценоз *Hydrobia* — *Nephtys* является одним из главных в Азов-

ском море. К основным его элементам относятся, кроме названных форм, *Abra* и *Nereis*. *H. ventrosa* входит также в состав других биоценозов Азовского моря (Зернов, 1913; Воробьев, 1949). *H. ulvae* отмечается Дерюгиным (1915) в комплексе с *Rissoa aculeus*, *Macoma baltica*, *M. calcarea*, *Mytilus edulis* и др. Этот же вид указывают Фреттер и Грэхем (1962) из сообщества *Macoma baltica* и *Scrobicularia*.

Гидробии являются пищевым объектом для многих рыб. *H. ulvae* в Белом море — одна из основных кормовых объектов гаги (Дорош, 1963). По Николу (1960), у *H. ulvae* найден паразит (трематода).

В геологической истории гидробии известны начиная с мела. В пределах СССР широко распространены в южных районах от олигоцена доныне.

## НАДСЕМЕЙСТВО CERITHIACEA

## СЕМЕЙСТВО CERITHIIDAE FLEMING, 1828

Род *Cerithium* Bruguière, 1789

Тип рода — *Cerithium vulgatum* Bruguière, 1789. Средиземное море.

Представители рода обитают в настоящее время в Атлантическом и Тихом океанах, Средиземном, Мраморном, Черном и Азовском морях.

Раковина средней величины, башенковидная, со слегка выпуклой образующей конуса, многооборотная, украшенная спиральным рядом бугорков, ребрышками и струйками. Бугорки иногда сливаются в вытянутые в осевом направлении валикообразные поднятия. Последний оборот с округлой периферией. Устье небольшое, с узким парietальным каналом вверху и с коротким, широким, глубоким и отогнутым сифональным каналом внизу. Профиль устья почти прямой.

Нога продолговато-овальной формы, уплощенная, слегка приплюснутая спереди, с краевой бороздкой. Голова широкая и длинная, с двумя щупальцами, несущими глаза. Сифон короткий. Центральный зуб терки зазубренный, боковые зубы секировидные, краевые — узкие с гребенчатыми кончиками.

Церитиумы — раздельнополые животные. Половые отличия выражены в строении крышечки. У Неаполя церитиумы откладывают яйца в июне-июле. В июле иногда можно встретить уже личинки. У Севастополя личинки церитиумов встречаются с конца июля до сентября. Яйца откладываются в виде длинной неправильной спирали с пережимами.

Относительно грунтов и глубин, на которых обитают церитиумы, имеются следующие сведения. На глубинах от 10 до 50 м на песчаном грунте с обломками литотамния и галькой Остроумов (1896) отмечает присутствие *C. vulgatum*. Этот же вид был указан на глубине 140 м. Согласно исследованиям названного автора, области распространения церитиумов приурочены к зоне водорослей. Грэффе (1903) отмечает огромное количество раковин *C. vulgatum* в Триестской бухте (Адриатическое море) в тех местах, где последняя сильно заросла водорослями. *C. ponticum oraria* отмечается Зерновым (1913) в Мраморном, Черном и Азовском морях на глубинах от 18 до 22 м. В районе Севастополя эти виды встречаются на устричных банках.

По Пересу и Пикару (1958), *C. vulgatum* отмечается в Средиземном море на глубинах от 40 до 80 м, на грунтах, представленных плохо отсортированным песком, среди *Lithothamnium calca-*

*reum*, в сообществе с *Pecten jacobaeus*, *Lima inflata* и др. Другой вид — *C. rupestre* — отмечается на глубинах до 40 м в зоне распространения светлюбивых водорослей, на скалистых грунтах в сообществе с *Patella caerulea*, *Purpura haemastoma*, *Gibbula udan-soni*, *Rissoa diversa* и др. Местами церитиумы встречаются на глубинах 70—80 м в сообществе с *Arca diluvii*, *Arcopsis lactea*, *Venus casina*, *V. brongniarti*, *Astarte fusca*, *Tellina balaustina*, *Isocardia cor*, *Corbula gibba*, *Aporrhais pes-pelecani*, *Turritella triplicata* и др.

Относительно солености, при которой обитают церитиумы, имеются следующие сведения. По Абботу (1948), *C. microspora* и *C. cingulatum* встречаются у берегов Японии и Китая в солоноватоводной приливно-отливной зоне. По Паркеру (1955), *C. pliculosa* и *C. variabilis* встречаются у берегов Техаса (Мексиканский залив), при солености, изменяющейся в пределах от 5 до 35‰. Тот же автор (1959) отмечает присутствие церитиумов в бухтах побережья центрального Техаса. Эти мелководные, заросшие водорослями, осолоненные бухты находятся вблизи проливов, откуда постоянно поступает вода нормальной солености. Глубина этих бухт чрезвычайно мала, от 0,3 до 0,6 м; соленость достигает 42‰. Дно представлено глинистым песком.

Представители рода известны начиная с верхнего мела доныне в Европе, Северной Африке, Азии, Северной Америке и Австралии. В пределах СССР широко распространены в кайнозой южных районов.

## СЕМЕЙСТВО POTAMIDIDAE

Род *Potamides* Brongniart, 1810Род *Tympanotonos* Schumacher, 1817

Тип рода — *Potamides lamarcki* Brongniart, 1810. Оligоцен Западной Европы.

Тип рода — *Murex fuscatus* Linné, 1767. Ныне у берегов Анголы.

Экологию родов *Potamides* и *Tympanotonos* мы рассматриваем совместно. Существуют некоторые незначительные различия в особенностях морфологического строения раковин. Так же незначительны различия в анатомическом строении тела, которое очень сходно с таковым типичных церитиумов. Разграничить эти два рода по их экологическим особенностям невозможно.

Современные представители рода *Potamides* распространены на побережье Атлантического, Индийского и Тихого океанов, *Tympanotonos* — лишь у берегов Анголы.

Раковины как потамидесов, так и тимпанотоносов башенковидные. У первых форма устья более овальная, у вторых — четырех-

угольная. Париеальные каналы слабо развиты, сифональные каналы — неглубокие и у тимпанотоносов они более широкие. Наружная губа у представителей обоих родов имеет впереди выступающую часть в виде лопасти (у потамидесов) или в виде кашюшона (у тимпанотоносов), а в задней части наружной губы имеется резкий вырез. Наружная поверхность со спиральными гранулированными ребрами. У тимпанотоносов верхнее пришовное ребро имеет килевидную форму. Следует отметить, что скульптура раковин потамидесов чрезвычайно изменчива. Штраус (1956) изучил этот вопрос и на позднелиоценовых потамидесах. У *P. plicatus* характер спиральных ребер, а также число бугорков весьма изменчивы. В противоположность этому скульптура начальных оборотов бывает постоянной. В начале появляются три спиральных ребра, которые позже становятся бугорками. Потом появляется очень слабый ряд бугорков, между двумя первыми спиральными рядами, который, усиливаясь, через 2—4 оборота делается равным смежным рядам. На самых верхних оборотах *P. plicatus* два спиральных ребра образуют вместе со скрещенными осевыми ребрами решетковидный узор, над которым впоследствии появляется новый ряд бугорков.

Данные по экологии потамидесов и тимпанотоносов ограничены. Живут эти моллюски большей частью на илистых, илисто-песчаных и тонкопесчаных грунтах, в зоне распространения ламинарий. Это — растительноядные моллюски. Глубинный диапазон колеблется в пределах от 5 до 100 м. Некоторые авторы (Сенеш, 1958) отмечают их батиметрический диапазон от сублиторали до ламинариевой зоны. Представители обоих упомянутых родов отличаются значительной эвригалинностью, от 5 до 30%. Оптимальные условия для их процветания колеблются, по-видимому, в пределах от 10 до 20%. В ископаемом состоянии представители этих родов *P. plicatus* и *T. margaritaceum* встречаются в отложениях солоноватоводных бассейнов совместно с гидробиями, циренами и другими эвригалинными родами.

Представители рода *Potamides* встречаются, начиная от мела и доныне, в основном — в кайнозое южных районов СССР и в Западной Европе. Представители рода *Timpanotonos* известны тоже от мела доныне, главным образом в верхнем мелу Закавказья и в олигоцене Армении и Западной Европы. Кроме того, в кайнозое Африки, Азии, Америки (Северной и Южной). *P. lamarki* отмечен Алименом (1948) в олигоцене Франции. *P. plicatus* и *T. margaritaceum* указываются Штраусом (1956) в олигоцене Венгрии. *P. plicatus* описан Альбрехтом и Валком (1943) из олигоцена Южного Лимбурга, а *T. margaritaceum* из олигоцена Южного Лимбурга, Германии, Северной Италии, Австрии, Франции, а также из миоцена Франции и плиоцена Италии.

## СЕМЕЙСТВО BITTIIDAE COSSMANN, 1906

Род *Bittium* Gray, 1847

Тип рода — *Strombiformis reticulatus* Costa, 1779. Атлантический океан.

Современные представители рода известны в Атлантическом океане, в Средиземном, Мраморном, Черном и Азовском морях.

Типичным представителем названного рода является *Bittium (Bittium) reticulatum*, обитающий в настоящее время в Черном море.

Раковина небольшая, стройная, конусообразная или башенковидная, многооборотная, с высоким завитком и острой вершиной. Протококх с двумя спиральными струйками. Остальные обороты — со спиральными и осевыми ребрами, при пересечении которых образуются бугорки. Последний оборот — с округлой периферией и умеренно выпуклым основанием, украшенным спиральными ребрышками. Обычно присутствуют спорадические варикозные утолщения. Устье небольшое, овальное, с коротким сифональным каналом. Столбик короткий, вогнутый, гладкий. Пупка нет.

Биттиумы — раздельнополые моллюски. Процесс откладывания яиц приурочен к самому теплomu времени года.

По способу питания они относятся к типичным фитофагам. Штармюлер (1955) исследовал содержимое желудка *B. reticulatum*, собранных со скалистой литорали Капо-ди-Сорренто (Италия). Выяснилось, что эти моллюски питаются не самими водорослями, на которых они селятся, а их диатомовым обростом, что подтвердилось и опытами Гаевской (1956). В процессе этих опытов изучалось отношение *B. reticulatum* к пище, представленной разными видами донной растительности. Опытами установлено, что независимо от того, на какой водоросли (*Cystoseira*, *Pagina*, *Eutherotomorpha*, *Phillophora*) обитает моллюск, пищей для него служат не сами водоросли, а их диатомовый оброст. К питанию *Cystoseira* моллюск переходит лишь в случае крайней необходимости, а к остальным — относится совершенно отрицательно вплоть до того, что после истощения запаса диатомей не притрагивается к другим водорослям, а переходит на питание илом и детритом. Гаевская наблюдала, кроме того, у нормально питающегося *B. reticulatum* хорошо выраженную суточную пищевую ритмичность. Наиболее интенсивно моллюск употребляет пищу в светлые часы суток, а в темноте прекращает питание. В условиях неудовлетворительного питания ритмичность наблюдать не удастся. Она почти совсем утрачивается. Потребление кислорода тоже происходит ритмично, совпадая по интенсивности с питанием. Среднее количество кислорода на 1 г живого веса в сутки при 20° составляет 0,957 мг.

## НАДСЕМЕЙСТВО TURRITELLACEA

## СЕМЕЙСТВО TURRITELLIDAE CLARCK, 1851

Род *Turritella* Lamarck, 1799

Тип рода — *Turbo terebra* Linné, 1758. Атлантический океан. Представители рода распространены почти во всех морях и океанах, за исключением арктических и антарктических вод.

Раковины бывают самой разнообразной величины, но всегда башенкообразной формы, узкие и многооборотные. Обороты — округлые, выпуклые, плоские, иногда вогнутые или килеватые, разделенные отчетливым швом. Основание плоское или умеренно вогнутое. Устье округлое или овальное. Наружная губа скошена у шва. Внутренняя губа, как правило, не утолщенная, отогнутая к основанию. Поверхность раковины почти всегда несет спиральную скульптуру.

Внутренние органы помещаются во внутренностном мешке, который не заполняет начальные обороты раковины: животное изолируется от них поперечными септами. Нога небольшая, но мощная. Головной отдел обособлен от остального тела.

Туррителлы — раздельнополые моллюски. Лебур (1933в) наблюдала процесс откладывания яиц *T. communis* в лабораторных условиях. Этот процесс начался в мае и продолжался до августа. Самка моллюска периодически откладывала небольшие толстостенные капсулы, наполненные яйцами, которые после созревания выбрасывались наружу. По Пальмеру (1958), два экземпляра *T. pilsbri*, найденные в миоценовых песках свиты Йорктаун (Виргиния), содержали внутри многочисленные эмбриональные раковинки того же вида. Пальмер полагает, что это случай живорождения.

Относительно процесса питания имеются следующие сведения. По Ханту (1925), туррителлы питаются детритом, выбираемым из придонного слоя воды; по Лебур (1933в) в лабораторных условиях эти моллюски долгое время жили, питаясь детритом со стенок аквариума; по Янгу (1937), они питаются диатомеями и придонными водорослями; по Грэхему (1938), туррителлы являются детритоядными моллюсками — пищевые частицы, пригодные для питания, затягиваются током воды во вводную апертуру и затем продвигаются с помощью реснитчатого эпителия по пищевому желобку, направляясь в желудочный тракт. В более поздней работе тот же автор (1949) высказывает предположение, что туррителлы питаются также и мельчайшими водорослями, соскабливая их с предметов с помощью радулы. Направление токов воды, несущих питательные частицы, дано на рис. 17. На основании всех этих данных можно сделать вывод, что туррителлы являются детритоядными моллюсками, но некоторые виды, вероятно, фитофаги.

Относительно грунтов и глубин, на которых обитают биттиумы, Остроумов (1896) приводит результаты драгирования бентоса на различных глубинах. Согласно сведениям названного автора, биттиумы могут обитать на различных глубинах и грунтах: илистых, песчаных, литоманиевых, каменистых. Это объясняется, вероятно, тем, что места обитания этих животных зависят не от характера грунта, а от растительности, на которой они живут и обростом которой питаются.

Гилен (1930) называет *B. reticulatum*, как редкого обитателя Гальмард-Фьорда на глубине 5,5—12,5 м. Здесь он селится на «мелкорослой кустистой водоросли». Шенк (1945) отмечает присутствие *B. asperum*, *B. catalinense*, *B. intertassa*, *B. subplanum* у берегов Калифорнии на глубине 50—150 м. Штармюлер (1955) описывает *B. reticulatum* со скалистой литорали Капо-ди-Сорренто. Этот же вид обильно заселяет «солнечную литораль» — ареал распространения водорослей *Holophitus*, *Digenea*, *Cystoseira*, а также и «теневую сублитораль» в зарослях *Dialopteris*. На цистозирах и дигенеях биттиумы составляют 1/4 всей обитающей на них фауны брюхоногих моллюсков. В основном — это молодые особи. Взрослые чаще встречаются на глубинах до 3 м. У берегов Швеции биттиумы часто можно встретить в сообществе с *Rissoa variabilis*. По Пересу и Пикару (1958), биттиумы отмечаются на Средиземноморском побережье на глубинах до 40 м, среди зарослей *Posidonia*, где наибольшее развитие получили различные виды *Rissoa* и *Alvania*.

Биттиумы являются обитателями теплых вод. Шенк (1945) называет четыре вида биттиумов (*B. asperum*, *B. catalinense*, *B. intertassa*, *B. subplanulatum*), которые встречаются у берегов Калифорнии, на глубинах от 50 до 250 м, при температуре придонного слоя воды от 1,5 до 14°. Этот же автор у берегов Калифорнии отмечает несколько видов, которые встречаются в сообществе с различными видами *Nucula*, *Tellina*, *Lucina*, *Hiatella*, *Nemocardium*, *Cuspidaria*, *Leda*, *Thracia*.

Паркер (1959) приводит сообщества беспозвоночных из бухт побережья центрального Техаса и лагуны Мадре. Здесь на небольших глубинах, на глинисто-песчаном грунте биттиумы встречаются вместе с *Bulla*, *Caecum*, *Crepidula*, *Neritina*. В более изолированных частях лагун распространены *Tellina tampaensis*, *Cerithium variabilis* и др.

Представители рода известны, начиная от олигоцена донныне в Европе, начиная от миоцена во Франции, Италии, Венском бассейне, в плиоцене и плейстоцене Франции, Италии, Англии, северо-западной Африки, плейстоцене Черноморской области. На территории СССР широко распространены в миоценовых отложениях южных районов, в плейстоцене Черноморской области.

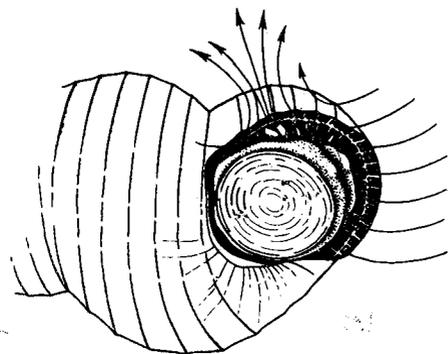


Рис. 17. Устьевая часть *Turritella communis* и направление токов воды (по Анкелю)

Относительно образа жизни туррителл имеются весьма разнообразные сведения. Так, по Янгу (1946), они ведут зарывающийся образ жизни. Животное, помещенное на подходящий субстрат, немедленно высовывает небольшую, но достаточно мощную ногу и, упираясь ею, начинает вбуривать раковину в грунт острием вперед, наподобие штопора. Далее голова и нога втягиваются внутрь, а особая железа выделяет состав, который скрепляет грунт вокруг устья, чтобы оно не засорилось осадком. В зарывшемся положении туррителла может оставаться продолжительное время. Анкель (1959) приводит результаты своих наблюдений над *T. communis*. Согласно этим данным, длинная ось раковины закопанного моллюска располагается под углом  $45^\circ$  к поверхности субстрата, а последний оборот повернут таким образом, что наружный край раковины нависает над устьем, защищая его от загрязнения. На малоподвижный образ жизни туррителл указывают и поселения активной (*Sagartia*) на последнем обороте, который остается вне грунта (рис. 18). По Бюкенену (1958), *T. annulata*, встречающаяся в большом количестве у берегов Ганы, зарывается в субстрат частично: два-три последних оборота остаются над поверхностью грунта, и моллюск прикрепляется к водорослям, которыми, по-видимому, и питается.

Грунты, на которых обитают туррителлы, весьма разнообразны. По К. Петерсену (1915), эти моллюски встречаются на твердом грунте (Каттегат); по Заксу (1933), *T. fortiterata* образует скопления исключительно на илстых грунтах (Японское море); по Дерюгину (1939), биоценоз *T. fortiterata* — *Nucula tenuis* — *Venus fluctuosa* встречается на илстом и илсто-песчаном грунтах (залив Петра Великого). По Парендану (1940), туррителлы живут на илстом и илсто-песчаном дне (Неаполитанский залив); по Холму (1950), на песчаном грунте с примесью гальки, битой ракушки и гравия (Большой Австралийский залив). По Бюкенену (1958),

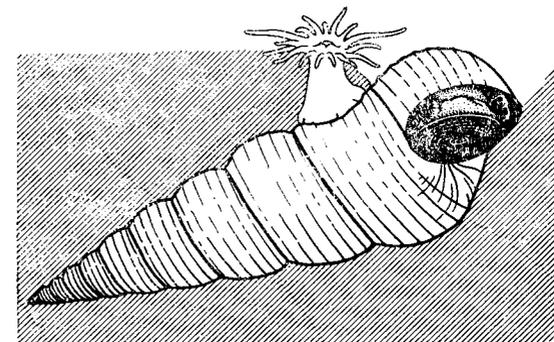


Рис. 18. Положение *Turritella communis* в грунте и поселившаяся на ней актиния (по Анкелю)

*T. annulata* обитает на песчаном илу (материковый шельф на побережье Ганы). Таким образом, туррителлы живут большей частью на мягких грунтах.

Глубины, на которых поселяются туррителлы, колеблются большей частью в сравнительно небольших пределах. По Холму (1950), популяции *T. communis* отмечаются на глубинах 3—10 м (побережье Большого Австралийского залива); по Заксу (1933), *T. fortiterata* обитает на глубинах до 40 м (Японское море); по Дерюгину (1939), биоценоз, в состав которого входит *T. fortiterata*, отмечен на глубинах 12—15 м (залив Петра Великого); по Парендану (1940), туррителлы обитают на глубинах, не превышающих 70 м (Неаполитанский залив); по Шенку (1945), *T. cooperi* встречается на глубинах от 80 до 150 м, а *T. pedroensis* — на глубинах порядка 250 м (Калифорния); по Малароде (1956), туррителлы эврибатны и способны жить на глубинах от 1 до 400 м; Бюкенен (1958) приводит примеры донных сообществ с туррителлами с разных глубин, в пределах от 15 до 35 м (Гана). На основании изложенного можно заключить, что туррителлы живут главным образом на глубинах от 10 до 80 м, но некоторые виды встречаются как в более мелких (1 м), так и в более глубоких (400 м) водах.

Туррителлы — обитатели вод нормальной солености. По К. Петерсену (1915), эти моллюски выживают при нижнем пределе солености от 20 до 30‰. Туррителлы — обитатели вод теплого и умеренного поясов; предпочитают температуру придонного слоя воды не ниже  $18-19^\circ$ . Лишь некоторые виды, например *T. cooperi*, отмечаются в более холодных водах у берегов Калифорнии, где температура воды  $14-1^\circ$  (Шенк, 1945).

Сообщества, в которых чаще всего можно встретить туррителл, представлены (по Ханту, 1925) двустворчатыми моллюсками *Nucula*, *Lucina*, *Thyasira*, *Tellina*, *Hiatella* и брюхоногими *Cerithium*, *Polinices*, *Odostomia* и др.

Туррителлы распространены широко, начиная с мела; в пределах СССР встречаются в нижнем мелу Крыма, Закавказья, Средней Азии; в палеогене Поволжья, Украины, Тургайского прогиба, Северного Приаралья, Средней Азии; в неогене Кавказа, Западной Украины, Молдавии, Сахалина и Камчатки.

СЕМЕЙСТВО VERMETIDAE ORBIGNY, 1840

Род *Vermetus* Daudin, 1800

Тип рода — *Vermetus adansoni* Daudin, 1800. Средиземное море.

Представители рода *Vermetus* обитают в Атлантическом океане (у берегов Западной Африки), во всей Индо-Тихоокеанской провинции, а также в Средиземном море.

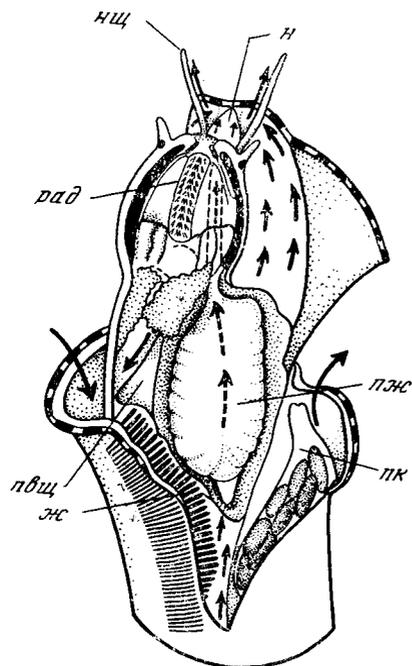


Рис. 19. *Serpulorbis zelandicus*. Внутреннее строение (по Мортону)

н — нога; ж — жабры; нц — ножные (педальные) щупальца; пжс — педальная железа; пвц — пищевод; пк — прямая кишка; рад — радула

Раковины самой различной величины и формы: червеобразные, свернутые в клубок, спиральные. Иногда представляют причудливо изогнутые трубки, напоминающие трубки сидячих полихет, и отличаются от них только наличием спирально завернутых первых оборотов, характерных для брюхоногих. Внутри имеются продольные пластины. Наружная поверхность трубок несет волнистые продольные ребра и струйки. Наиболее крупные формы достигают 28 см в длину и 3—4 см в диаметре.

Мортон (1951) подробно рассмотрел биологию одного из родов Vermetidae, а именно *Serpulorbis*. Типичными новозеландскими видами рода являются *S. zelandicus* и *S. aoteuroa*.

*Серпулорбис* имеет небольшую голову, несущую два коротких щупальца, у основания которых помещаются глаза (рис. 19) и небольшую ногу (н) с двумя длинными педальными

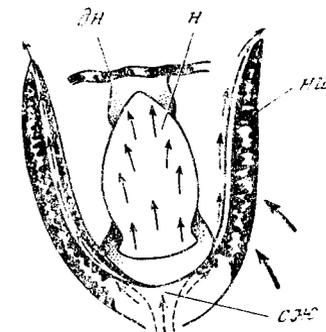


Рис. 20. *Serpulorbis zelandicus*. Строение ноги (по Мортону)

дн — диск ноги; н — нога; нц — ножные щупальца; сж — слизистая железа

щупальцами (нц), направленными вперед (рис. 20). Голову и ногу животное способно глубоко вбирать в раковину. По левую сторону от ноги проходит вводной ток, а по правую — выводной.

Верметусы — раздельнополые моллюски. По Салински (1885—1886), яйца верметусов откладываются в особых мешочках, которые прикрепляются ко внутренней поверхности раковины. Обычно у одной особи можно встретить яйца различных стадий развития. Этот автор дает подробное описание всех стадий от оплодотворения яйца до формирования взрослого моллюска. Процесс развития спермы, плазмы и яйца детально изучен Кушакевичем (1911), а также Мортонем (1951).



Рис. 21. *Vermetus limbricalis* (по Фишеру)

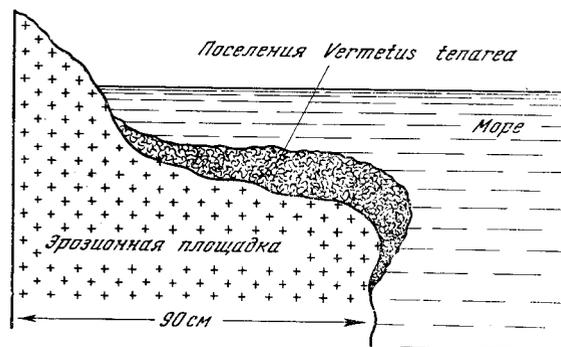


Рис. 22. Поселения верметусов на выступе скалы в волноприбойной зоне (по Пересу, Пикару)

Верметусы — детритоидные моллюски. Они в основном питаются планктоном, захватывая его при помощи слизи, выделяемой в виде пленочки или нитей (Бётгер, 1930). Когда к этой слизи прилипает пища, она втягивается животным внутрь. Названный автор, однако, полагает, что, помимо планктона, верметусы могут питаться и более крупными органическими частицами. Янг (1932) считает, что верметусы — типичные фитофаги. Питание происходит при помощи действия особого реснитчатого приспособления. У верметусов хорошо развит кристаллический стебелек, столь характерный для растительноядных моллюсков. По мнению Янга, верметусы являются прямыми потомками примитивных брюхоногих, имевших кристаллический стебелек, но питавшихся при помощи радулы и челюстей. Чаще всего их можно встретить в области развития водорослей (*Cystoseira*).

Верметусы образуют плотные популяции (рис. 21) и ведут неподвижный образ жизни, прикрепляясь к твердым предметам, обычно к кораллам. Они цементируются быстро твердеющим органическим веществом, которое выделяется на поверхности раковины. Трубка (раковина) животного обычно покрыта толстым слоем обрастания литотамниевых водорослей или мшанками; открытым остается лишь отверстие под крышечкой.

Сведения относительно грунта, глубин, солености и температур имеются у многих авторов (Кушакевич, 1911; Бётгер, 1930; Янг, 1932, 1938; Мортон, 1951). Согласно этим данным, верметусы чаще всего живут, прикрепившись к коралловым рифам в мелководной зоне побережья (*V. novaehollandicae*), но некоторые виды (*V. gigas*) встречаются в более спокойных и глубоких водах. Чаще всего они живут в условиях сильного движения водных

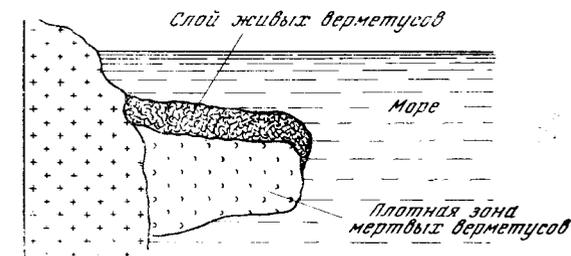


Рис. 23. Поселения верметусов в виде выступа на скале, обращенной к морю (по Пересу, Пикару)

масс и хорошей аэрации. По Пересу и Пикару (1958) и Молинье (1955), верметусы часто поселяются на небольших выступах прибрежных скал, образующихся в результате эрозии известковых и кремнистых пород в зоне действия бурунов. На краях таких выступов, куда особенно сильно бьет волна, верметусы находят благоприятные условия для существования (гидродинамика, кислородный режим и т. д.) и образуют большие поселения (рис. 22). Иногда верметусы образуют поселения и на вертикальных плоскостях скал в виде карнизов, 20—30 см амплитуды и 20—25 см высоты (рис. 23).

Чаще всего в зоне прибоя и бурунов на мелководной литорали обитают такие виды как *V. triqueter* и *V. arenarius*, совместно с ними встречаются *Patella caerulea*. Значительные скопления образует и такой вид, как *V. (Spiroglyphus) cristata*.

Верметусы являются типичными обитателями теплых морских вод нормальной солености.

Абботт (1958) отмечает присутствие большого количества верметусов у берегов Антильских островов в следующем комплексе моллюсков: здесь отмечено большое разнообразие видов *Barbatia*, *Lithophaga*, *Chlamys*, *Lima*, а также *Diodora listeri*, *D. minuta*, *Fissurella nodosa*, *F. fascicularis*, *Actaea jamaicensis*, *Xenophora conchyliophora*, *Conus regius*, *C. mus*.

Представители рода имеют чрезвычайно широкое распространение в палеогене Украины (киевская свита, мандриковские слои), Дагестана, Грузии, Мангышлака (нуммулитовые известняки), Тургайского прогиба и Северного Приаралья (чеганская свита); в неогене Западной Украины и Молдавии, в третичных отложениях Дальнего Востока СССР, Западной Европы, Северной Африки, Северной Америки.

## НАДСЕМЕЙСТВО CALYPTRAEACEA

## СЕМЕЙСТВО CAPULIDAE

Род *Capulus* Montfort, 1810

Тип рода *Patella hungarica* Linné, 1766. Атлантический океан. Представители рода *Capulus* в настоящее время известны во всех морях и океанах мира, кроме арктической области.

Раковина имеет форму фригийской шапочки. Устье очень широкое, без крышечки. Несимметричный, широкооткрытый спереди, мускульный отпечаток расположен в значительном отдалении от переднего края раковины. Наружная поверхность покрыта тонкими волнистыми радиальными ребрами и грубыми следами нарастания.

Подробное описание анатомического строения имеется в ряде работ (Ортон, 1912, 1949, 1950; Янг, 1938; Грэхем, 1954; Шарман, 1956; Опп, 1962, и др.). В работе Янга (1938) имеется схематическое изображение строения мягкого тела *C. ungaricus* (рис. 24). Нога (*н*) тупая, закругленная сзади и суженная впереди. Голова (*гл*) — небольшая, невытянутая. Она несет два коротких уплотненных щупальца (*щ*), имеющих у своих оснований глаза (*гз*). На переднем окончании головы находится ротовое отверстие, хоботок (*х*) и радула. Последняя обычно выполняет функции передат-

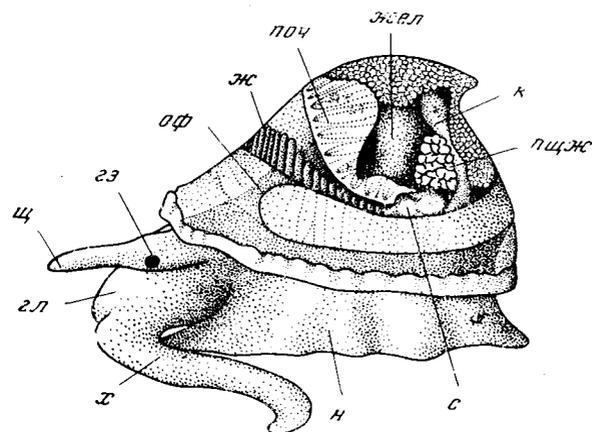


Рис. 24. *Capulus ungaricus* (по Фреттер, Грэхему)

гз — глаз; гл — голова; ж — жабры; жел — желудок; к — кишечник; н — нога; оф — осфрадий; поч — почка; кишж — пищеварительная железа; с — сердце; х — хоботок; щ — щупальце

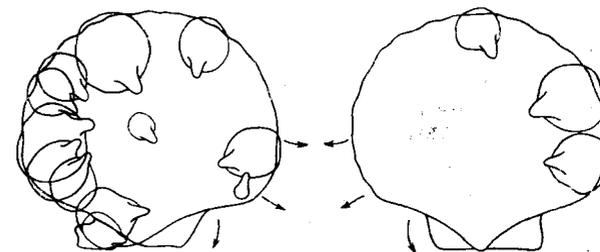


Рис. 25. Расположение *Capulus ungaricus* на раковинах пектена. Правая створка. Левая створка (по Шарман)

чика пищи, поступающей с жаберных листочков по пищевой бороздке в ротовое отверстие и далее в желудок (*жел*). Жабры (*ж*) развиты особенно сильно, так как к дыхательной функции прибавилась их роль как коллекторов пищевого материала. Имеются крупная, хорошо развитая почка (*поч*), пищеварительная железа (*пищж*), кишка (*к*) и осфрадиум (*оф*).

Периодичность размножения точно не установлена. От апреля до декабря встречаются как половозрелые самки, так и вполне развитые велигеры. Последние имеют хорошо развитые глаза и веллум (Лебур, 1937).

После стадии метаморфоза наступает стадия активно ползающего по поверхности субстрата моллюска. Наблюдения Шарман (1956) показали, что молодые каплулы селятся на раковинах двустворок и чаще всего на раковинах хламисов. Они обычно располагаются вблизи потока, вводящего питательные пищевые частицы в полость мантии хламисов (рис. 25).

Ортон (1912) предполагает, что каплулы ведут полупаразитический образ жизни. Другие авторы (Опп, 1962) считают, что в данном случае имеет место антагонистический симбиоз, т. е. каплулы пользуются пищей хламисов. Капулулы ведут очень малоподвижный образ жизни, плотно прикрепившись к раковинам двустворчатых моллюсков (Янг, 1938), или в некоторых случаях — к раковинам мертвых моллюсков и камням (Опп, 1962).

Питание осуществляется с помощью тока воды, создаваемого движением ресничек на жаберных нитях. Вода, несущая питательные частицы, поступает в полость мантии через вводной канал, образованный вытянутыми краями мантии по левую сторону головного отдела. После того как этот поток проходит мимо жабер, где осуществляется дыхание и осаждение питательного материала, он выходит через выводной канал наружу направо от головы.

Капулулы — детритоядные моллюски. Исследование содержимого желудка у *C. danieli* обнаружило в фекалиях кусочки расте-

ний и песчинки. Отсутствие остатков мяса в фекалиях исключает предположения некоторых авторов о том, что эти моллюски — хищники. Обосновавшись на раковинах хламисов, капулусы действительно иногда разрушают края их раковин, вследствие этого, как предполагает Шарман (1956) и Опп (1962), брюхоноготому легче просунуть хоботок к пищевому каналу хламисов и черпать оттуда пищу, предназначенную для питания последних. Этим и объясняется тот факт, что капулусы всегда располагаются поближе к вводу каналу хламисов. Опп (1962) сообщает о двух видах капулусов (*C. danieli* и *C. sycophanta*) из Новой Каледонии и Австралии, которые, по мнению автора, являются хищниками, так как они найдены почти во всех случаях на просверленных раковинах пектинид.

Ввиду того, что капулусы обычно селятся на раковинах *Pecten* и *Chlamys*, естественно предположить, что они приспособлены к тем же условиям обитания, что и представители названных родов. Пектены, как известно, избегают илистых грунтов, предпочитая им плотный песчаник (Дейкин, 1909; Гатселл, 1931, и др.), селятся в мелководной зоне, и для большинства пектинид обычны весьма умеренные глубины. Подавляющее большинство видов капулусов плохо переносят значительные колебания температур. Те биоценоотические группировки, в которых они обычно встречаются, также подтверждают вышеприведенные данные.

Винкворт (1932) у берегов Британии отмечает следующее сообщество моллюсков, в которое входят капулусы *Capulus ungaricus*, *Arca tetragona*, *Pinna fragilis*, *Tellina squalida*, *Macoma baltica*, *Abra tenuis*, *Patella vulgata*, *Turritella communis*, *Calyptraea ungaricus*, *Crepidula fornicata*, *Aporrhais pes-pelecani* и др. Шенк (1945) с берегов Калифорнии указывает: *Capulus californicus*, *Cryptomya californica*, *Lucina annulata*, *Chlamys diegensis*, *Hiatella arctica*, *Murex petri*, *Natica salimba*, *Polinices cristallina*, *Turritella cooperi* и многие другие формы.

Род *Capulus* имеет широкое геологическое распространение, начиная от мела. В пределах СССР широко распространены в отложениях кайнозоя южных районов.

#### СЕМЕЙСТВО CALYPTRAEIDAE

#### Род *Calyptraea* Lamarck, 1799

Тип рода — *Patella chinensis* Linné, 1758. Атлантический океан и Средиземное море.

Современные представители рода распространены в Атлантическом и Тихом океанах. *C. fastiginata*, *C. trochiformis* и *C. acutellata* обитают вдоль тихоокеанского побережья Америки, от Аляски до Южной Калифорнии (А. Смит, 1959; Кин, 1963); *C. chinensis* — в Атлантическом океане, от побережья Англии до Португалии, а также в Средиземном, Адриатическом и Черном морях (Милашевич, 1916; Фреттер, Грэхем, 1962).

Раковина колпачковидная, спирально-коническая, малооборотная с почти центральной макушкой. Основание большое, округлого очертания, резко ограниченное заостренным, часто зубчатым краем последнего оборота. Базальная пластинка очень тонкая, спиральная, образующая в центре воронковидную полость типа пупка. Устье узкое, расположенное на основании. Наружная губа имеет извилистое очертание. Скульптура концентрическая или радиальная.

Голова (*гл*) короткая (рис. 26). В передней ее части имеются короткие цилиндрической формы щупальца (*щ*), у наружных оснований которых на особых бугорках помещаются глаза. Нога (*н*) присоскообразная, почти круглая, тупая сзади, угловатая спереди. Моллюск имеет также жабры (*ж*), с помощью реснитчатого покрова которых он улавливает пищу, и осфрадий (*оф*) — орган осязания. Мантийный край (*мк*) — волнистый (Милашевич, 1916; Иванов, 1940).

Представители рода — гермафродиты. Наблюдается изменение полов, которое происходит всегда на определенной стадии жизнен-

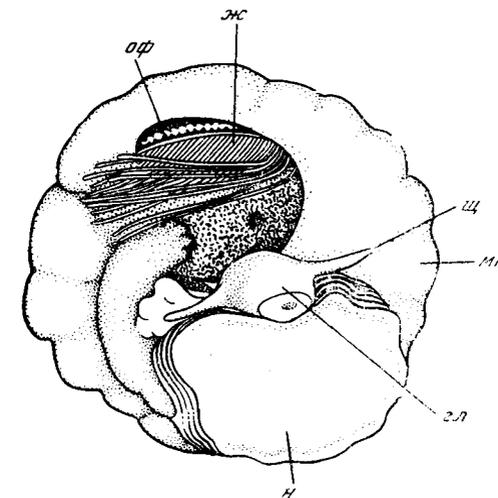


Рис. 26. *Calyptraea chinensis* (по Фреттер, Грэхему)

гл — голова; жс — жабры; мк — мантийный край; н — нога; оф — осфрадий; щ — щупальце

ного цикла (Бакки, 1951). В начальной стадии каждая особь выделяет только мужские половые продукты, а в последующие сезоны размножения — только женские (Фреттер, Грэхем, 1962). Период размножения у *C. chinensis* длится от апреля до сентября (Виноградова, 1950; Фреттер, Грэхем, 1962). Наибольшее число самок с развивающимися зародышами встречено в июне. Размеры половозрелой самки колеблются от 6 до 13 мм. Кладки совершенно прозрачные — 2—3 мм в диаметре. Приклеиваясь друг к другу клейкой массой, они образуют гроздь. Диаметр яиц, находящихся в кладках, — около 0,3 мм. В каждой кладке от 12 до 24 яиц. Развитие зародыша длится около трех недель при минимальной температуре 15—16°. По-видимому, каждое яйцо снабжено достаточным количеством запасного питательного материала в виде желтка. К моменту выхода молоди кладка становится мягкой, почти студенистой. Моллюски сразу начинают вести самостоятельную образ жизни (Виноградова, 1950), прикрепляясь к нижней части различных предметов, например пустых раковин двустворок (Уизт, 1960).

Калиптреи — фитофаги. По Фреттеру и Грэхему (1962), они питаются фитопланктоном и детритом. По-видимому, представители рода, так же как и другие малоподвижные брюхоногие, являются фильтраторами, т. е. получают пищу, процеживая токи воды сквозь реснитчатый покров жабр.

Ведут малоподвижный образ жизни, присасываясь к различным предметам широкой ногой и остаются в таком положении длительное время. Однако они могут передвигаться на небольшие расстояния, особенно в период размножения.

Селятся калиптреи обычно на камнях, ракушечнике, песчанике и на илистых грунтах. В последнем случае они всегда забираются под камни, где меньше опасности занесения илом (Бекман, 1940; Виноградова, 1950; Уизт, 1960; Фреттер, Грэхем, 1962). По Степу (1955), у калиптрей, прикрепленных к ракушкам, конус раковины очень низкий, почти плоский, а у живущих на мелкой гальке — более высокий.

Глубины, на которых обитают калиптреи, в общем невелики. В Черном море они живут от прибойной зоны до зоны фазеолинового ила (Виноградова, 1950). По А. Смигу (1959), *C. centralis* распространена от 7 до 45 м, а *C. fastigiata* — от 18 до 120 м.

Калиптреи — обитатели вод нормальной солености. Однако, судя по тому, что *C. chinensis* встречается в Черном море, а некоторые калиптреи встречаются в сарматских отложениях Юга СССР, они могут выносить значительное понижение солености — до 18‰ и ниже.

Калиптрей можно считать эвритермными моллюсками. Они предпочитают воды умеренных температур, но живут почти на

всех широтах, кроме арктических. Встречаются в сообществе с *Ostrea taurica*, *Mytilus galloprovincialis*, *Pecten ponticus*, *Cardium exiguum*, *Venus gallina*, *Pitar rudis*, *Tellina donacina*, *Abra ovata*, *Thracia papiracea* и др.

Представители рода известны начиная с мела. Отдельные виды являются руководящими для различных отложений мелового и третичного времени. На территории СССР встречаются в палеогене Украины, Поволжья, Закавказья, в неогене южных районов.

### Род *Crepidula* Lamarck, 1799

Тип рода — *Patella fornicata* Linné, 1758. Атлантический океан.

Род широко известен в Атлантическом и Тихом океанах на побережье Европы и Америки, а также в Средиземном море.

Раковина имеет форму туфельки. Макушка сильно загнута и смещена назад. Протоконх, если он сохранился, спирально завернут. Основание плоское, с волнистым краем. Наружная поверхность раковины слаборебристая или гладкая.

Анатомическое строение представителей рода (на примере *C. fornicata*) подробно рассмотрено в работах Ортона (1912) и Янга (1938). В последней дается схематическое изображение строения внутренних органов этого моллюска (рис. 27).

Голова моллюска крупная. На ней помещается пара щупалец (*щ*) с глазами, а впереди — ротовое отверстие (*рт*). Нога (*н*) сильная, округлой формы. Жабры (*ж*) очень мощные. Так же, как у капулусов, они несут двойную функцию: органов дыхания и коллекторов пищи. Осфрадий (*оф*) хорошо развит.

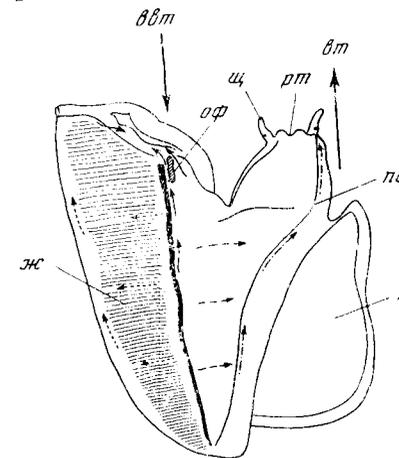


Рис. 27. *Crepidula fornicata*. Схема строения внутренних органов (по Янгу)

ввт — вводный ток; ввт — выводной ток; ж — жабры; н — нога; оф — осфрадий; пб — пищевая бороздка; рт — рот; щ — щупальце

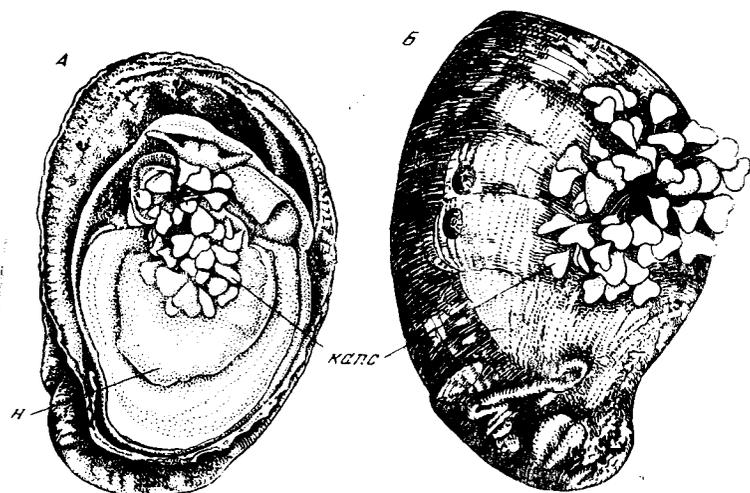


Рис. 28. *Crepidula fornicata* (по Фреттер, Грэхему)

А — женская особь с капсулами, прикрепленными к ноге;  
Б — капсулы, прикрепленные к раковине; капс — капсулы; н — нога

Крепидулы — гермафродиты. Процесс размножения в различных местообитаниях происходит в разное время. По Ортону (1912) и Чипперфилду (1951), у берегов Америки этот процесс протекает в апреле-мае, а у берегов Европы — от марта до ноября. Так же, как у калиптрей, наблюдается своего рода «забота о потомстве» (рис. 28). Одна женская особь откладывает 50—60 капсул, с 200—250 яйцами в каждой. Капсулы скрепляются тончайшими нитями и прикрепляются к поверхности грунта под материнской особью, где они находятся под защитой раковины и тела взрослого моллюска в течение месяца, после чего начинают появляться подвижные личинки, которые покидают свое убежище. Стадия подвижной личинки продолжается две недели, затем молодь начинает прикрепляться к твердым предметам при помощи известковистого вещества, выделяемого железами ноги.

Крепидулы — типичные фильтраторы. Процесс питания осуществляется, во-первых, улавливанием пищи из воды с помощью жаберных ресничек и дальнейшего препровождения ее в виде пищевых шариков по пищевой бороздке (нб) в глоточную полость совместным действием тех же ресничек и радулы (Янг, 1938; Мак-Гинити, Дж. и Н., 1949), а во-вторых, собиранием водорослевого оброста с помощью радулы (Ортон, 1912; Готхард, 1961). Пейл (1937) установил отсутствие износа зубов радулы у представителей рода *Crepidula*.

Наблюдая за процессом питания *C. fornicata*, Ортон (1912) отметил, что, живя в большинстве случаев в сообществе с устрицами *Ostrea edulis* и поселяясь на их раковинах, крепидулы питаются той же пищей, что и устрицы. В желудочном тракте как тех, так и других обнаружены песчинки, иглы, диатомей, растительные остатки, радиолярии и фораминиферы.

Стоун (1893) называет четыре вида крепидул, обитающих на побережье Атлантического океана — *C. fornicata*, *C. convexa*, *C. plana* и *C. glauca*, из которых первые три обычно селятся на более выпуклой створке раковин пластинчатожаберных, а *C. plana* только на плоской или вогнутой створке. Ортон (1912) во всех случаях находил крепидул прикрепившимися к раковинам устриц. Делглиш (1933) отметил примеры крепидул, прикрепленных к раковинам мидий.

По Хитоши (1936), разновозрастные особи *C. aculeata* ведут себя различно. Молодь и самцы свободно ползают по поверхности субстрата. Зрелые особи, самки и гермафродиты прочно присасываются. Особи *C. walshi* плотно прикрепляются к внутренней стороне мертвых раковин *Polinices*, *Bursa*, *Rapana*, *Cancellaria*.

На раковинах двустворчатых моллюсков они встречаются значительно реже. По Мак-Гинити Дж. и Н. (1949), крепидулы прикрепляются к раковинам других брюхоногих моллюсков. Некоторые виды, например *C. nivaea*, поселяются только на мертвых раковинах. По Рикеттсу и Калвину (1962), *C. adunea* встречается у берегов Южной Калифорнии на раковинах *Tegula brunnea*.

Анализируя условия, в которых живут обычно *Ostrea*, *Polinices*, *Rapana* и некоторые другие моллюски, на раковинах которых поселяются крепидулы, мы можем сделать следующие выводы. Глубины обитания крепидул приурочены, как правило, к приливо-отливной зоне, к водам нормальной и пониженной солености и к хорошо аэрируемым участкам дна, где ощущается движение водных масс.

Крепидулы почти всегда присутствуют в биоценозах мелководных зон теплых морей. Кин у берегов Калифорнии изучала биоценозы различных глубин и грунтов (приведено у Шенка, 1945). На песчаном грунте мелководной зоны отмечены *Kellia laperosi*, *Macoma irus*, *Mytilus californianus*, *Hiatella arctica*, *Acmaea asmi*.

В этом биоценозе отмечено два вида крепидул: *C. adunea* и *C. numaria*. Шенк (1945) у берегов Британской Колумбии отмечает присутствие одного вида крепидул (*C. numaria*) совместно с двустворчатыми и брюхоногими: *Macoma irus*, *Mya arenaria*, *Mytilus edulis*, *Solen sicarius*, *Acmaea mitra*, *A. scutum*, *Littorina scutulata*, *Polinices lewisi* и др.

Род имеет широкое распространение начиная с мела. Часто встречается в третичных отложениях Дальнего Востока. Особенно широко распространен в третичных отложениях США и Японии.

## НАДСЕМЕЙСТВО XENOPHORACEA

## СЕМЕЙСТВО XENOPHORIDAE

Род *Xenophora* Fischer-Waldheim, 1807

Тип рода — *Trochus conchyliophorus* Born, 1780. Атлантический океан.

Представители рода в настоящее время в основном распространены в тропических и субтропических морях.

Раковины сравнительно небольшой величины, имеющие форму низкого конуса. Обороты слабывыпуклые, разделенные резким углубленным швом. Основание широкое, плоское или вогнутое, ограниченное резким килем. Пушок слабозаметный, широкий или целевидный. Наружная губа почти без усложнений, с прямоугольным или слабовогнутым профилем, сильно отклонена к спинной поверхности. Отворот внутренней губы тонкий, слегка развернутый у основания, с неровным краем. Периферический киль то фестончатый, то зубчатый, то усаженный длинными шипами. Наружная поверхность с косыми бороздками, пересеченными ребрышками, сильно агглютинированная. Некоторые виды агглютинируют всей поверхностью, другие — только по шву и по периферическому килю.

Подробное описание анатомического строения с иллюстрациями дано в работе Мортон (1958б).

Нога килевидная, мощная, с крышечкой, которая прикрывает устье и служит животному опорой, когда оно находится в своем обычном состоянии, а именно — апертурой обращено к субстрату.

Желудок представляет собой тонкостенный мешок, в котором сортируется весь попадающий туда материал как пригодный, так и непригодный для питания моллюска. Кристаллический стебелек хорошо развит. Пищевод, находящийся позади глотки, расширяется в тонкостенный зоб, суживающийся впереди и сзади. По обеим его сторонам располагаются слюнные железы. Жаберные листочки сильно удлинненные и реснитчатые, а мантийная полость хорошо приспособлена для удаления попадающих в нее частиц субстрата. Радула мощная. Центральные и латеральные зубы имеют острые края, которые служат для соскабливания пищи. В общем строение радулы сходно с таковым у апорансов (Мортон, 1958б). Желудочный тракт часто содержит большое количество диатомей, флагеллат, фораминифер и других простейших. Все эти продукты питания попадают внутрь в неотсортированном состоянии и большая часть их, которая не может быть воспринята организмом моллюска, выбрасывается наружу.

Ксенофоры ведут довольно подвижной образ жизни, активно перемещаясь по поверхности грунта. Процесс передвижения имеет характер карабканья, ползания и прыжков, причем нога играет роль рычага. Она способна сильно сжиматься и удлиняться. Однако иногда моллюск подолгу остается на одном месте. Объясняется это тем, что ксенофоры обладают весьма своеобразной особенностью прикреплять к своей наружной поверхности раковины других моллюсков, песчинки и разные мелкие предметы. Раковины некоторых видов, как, например, *X. conchyliophora*, *X. corrugata*, *X. pallidula*, *X. digitata*, довольно сильно обременены таким грузом. Чаще всего ксенофоры прикрепляют к себе раковины мелких моллюсков. Для того чтобы агглютинировать посторонний предмет, животному определенный период приходится находиться в неподвижном состоянии. Вещество, которым моллюск прикрепляет к своей раковине всякие предметы, выделяется специальной железой. На экземплярах вида *X. corrugata* Мортон (1958б) обнаружил спиккулы губок, раковины плеченогих, гидробий, кусочки кораллов, трубки червей и четыре вида асцидий из семейства *Aplidiidae*.

По данным ряда исследователей (Бюкенен, 1958; Абботт, 1958), большинство видов ксенофор обитает на песчанистом грунте.

Они предпочитают небольшие глубины. В Карибской тропической провинции встречаются на небольших глубинах, 12—45 м, чаще всего — 20 м (Вальтер, 1893; Абботт, 1958). У берегов Ганы (Аккра) они отмечены Бюкененом (1958) на глубинах от 40 до 100 м. *X. neozelandica* встречается на глубине 80 м у берегов Новой Зеландии (Мортон, 1958б).

Те же авторы отмечают, что ксенофоры обитают при солености 34—35‰.

Живут только на тех неглубоких участках дна, где температура не ниже 20—23° (Бюкенен, 1958; Абботт, 1958). В некоторых местобитаниях (у берегов Ганы) температура воды доходит до 30°. Температуру ниже 16° они не переносят (Бюкенен, 1958).

Абботт (1958) отмечает *X. conchyliophora* в рифовой фации совместно с несколькими видами *Barbatia*, *Lithophaga*, *Chlamys*, *Lima*, *Diodora*, *Fissurella*, *Actaea* и др. По Бюкенену (1958), у берегов Ганы вид *X. senegalensis* встречается в следующем сообществе моллюсков: *Crassatella*, *Aloidis*, *Nuculana*, *Ringicula*, *Cylichna*, *Nassa*.

В геологическом прошлом представители рода известны начиная от верхнего мела. Встречаются в мелу Украины и Туркмении, в эоцене Украины и Грузии, в торфоне Западной Украины.

## НАДСЕМЕЙСТВО NATICACEA

## СЕМЕЙСТВО NATICIDAE FORBES, 1838

Род *Natica* Scopoli, 1777

Тип рода — *Nerita vitellus* Linné, 1758. Тихий океан.

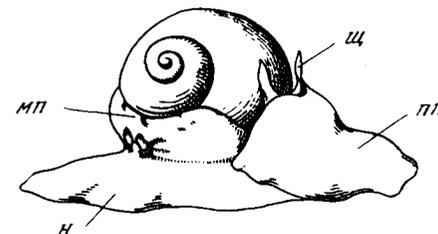
Род весьма широко представлен в современных морях. В Средиземном и Мраморном морях встречаются следующие виды: *N. fusca*, *N. macilenta*, *N. poliana*, *N. millepunctata* (Остроумов, 1896). *N. fusca* отмечается также и из прибосфорского участка Черного моря (Милашевич, 1916; Якубова, 1948). *N. clausa* арктическо-бореальный, циркумполярный вид, встречается в Средиземном море, в северной части Атлантического и Тихого океанов (Дерюгин, 1915; Гурьянова, Закс и Ушаков, 1930; Торсон, 1941; Филатова, Зацепин, 1948; Мак-Гинити, 1955). Помимо *N. clausa* в северных морях СССР встречается *N. candida* (Ушаков, 1931; Шаронов, 1948). У побережья Англии распространены *N. alderi*, *N. pallida*, *N. fusca*, *N. poliana*, *N. montagui* (Винкворт, 1932; Холм, 1961; Фреттер, Грэхем, 1962).

Раковины от небольшой до средней величины, почти шаровидные, со слабо выдающимся завитком, толстостенные. Завиток состоит из небольшого числа оборотов, последний оборот большой, сильно вздутый. Устье полукруглое или расширенно-грушевидное. Плоскость устья отклонена к спинной поверхности. Париетальный канал угловатый, с бороздкообразной центральной частью. Отворот внутренней губы с тремя мозолевидными напльвами, из которых пупочный наиболее развитый, а передний — слабый. Пупок широкий, открытый. Наружная поверхность раковин гладкая, иногда с рисунком. Линии нарастания косые. Крышечка известковая.

Анатомические особенности детально рассматриваются в работе Фреттер и Грэхема (1962). Характерна исключительно широкая и крупная (по сравнению с размерами раковины) нога (*н*), которая используется моллюском не только как орган передвижения, но и для выполнения значительной защитной функции. Сильно развитый передний отдел проподий (*пн*) отворачивается на раковину, прикрывая, таким образом, вход в мантийную полость. Расширяясь же доля метаподия (*мп* — задний отдел ноги) прикрывает заднюю часть раковины и скрывает крышечку. Нога натики снабжена сосудистой системой, в которой циркулирует вода. Благодаря этому она способна сильно раздуваться и сжиматься по мере надобности. Щупальца (*щ*) далеко отстоят друг от друга, уплотнены и соединены поперечной складкой. В основании их расположены маленькие глаза. У некоторых глаза отсутствуют (рис. 29).

Рис. 29. *Natica clausa*. Вид сбоку (по Кондакову, из Иванова)

*н* — нога; *щ* — щупальце; *пн* — проподий; *мп* — метаподий



Мантийная полость объемистая, хорошо изолирована от окружающей среды проподием. Легкие движения проподия регулируют ток воды в мантийной полости и задерживают инородные частички, которые взмучиваются при продвижении моллюска в донных осадках. При малейшей опасности *N. alderi* быстро прячется в раковину, втягивая в нее все тело. Устье раковины при этом закрывается крышечкой.

Хобот снабжен «сверлящей» железой (Иванов, 1940) и способен вворачиваться целиком внутрь наподобие пальца перчатки. Ротовая полость ведет в глотку, которая снабжена аппаратом для размельчения пищи (челюсти и радулы). У натики боковые челюсти сближены на спинной стороне. Центральный зуб радулы трапециевидный с тремя зубцами, боковой зуб снабжен одним большим средним зубцом и маленьким боковым; внутренний краевой зуб простой или раздвоенный, наружный краевой зуб простой.

Натики — раздельнополые моллюски. Продолжительность нереста у различных видов разная. У *N. nitida*, например, он продолжается от 2 до 6 месяцев. Яйца откладываются в виде характерных кладок, имеющих форму ожерелья или серпа. Поэтому у многих авторов натики фигурируют под названием «лунных» улиток (Гигльоли, 1955). Некоторые виды австралийских натики откладывают студенистые кладки, непохожие на кладки остальных видов семейства: в виде плотного инкрустированного воротничка (Муррей, 1962). У *N. clausa* кладки имеют вид инкрустированных песком колец, лежащих свободно на дне (Торсон, 1941; Мак-Гинити, 1955). Кладки натики изучались многими исследователями. Детально они рассматриваются в работе Гигльоли (1955). Согласно этому автору, натики могут быть разделены на две группы по характеру стенок их кладок. Для одной группы характерны кладки с толстыми (до 3 мм) прямыми стенками (высотой до 60 мм). Другая группа отличается кладкой с тонкими (до 1,5 мм) высокими (до 80 мм) стенками, апикально загибающимися, спадающими. Очень интересен сам процесс формирования кладки, который длится от 10 до 14 час. Он начинается на поверхности субстрата; сама кладка формируется на глубине 5—10 см, после чего выталкива-

ется на поверхность грунта. Одна самка натик за период размножения может выделить до 19 кладок (Цигельмейер, 1961). Велигеры выходят из яичных капсул через 11—12 дней. Дальнейшее развитие личинок в зависимости от видовой принадлежности происходит с пелагической стадией (*N. montagui*, *N. nitida*) или без нее (*N. pallida*, *N. clausa*) (Торсон, 1941, 1950).

Являются зарывающимися формами. Обычно зарываются неглубоко. Внутри осадков они довольно быстро передвигаются, оставляя на поверхности грунта след в виде заметного холмика. Двигается натика при помощи ноги, которая действует как плуг (рис. 30). Имеются указания, что натики способны и плавать при помощи волнообразных движений проподия.

Представители рода относятся к числу наиболее прожорливых хищных брюхоногих (Коробков, 1950; Беклемишев, 1952; Тернер, 1953; Фреттер, Грэхем, 1962; Тарк, 1963). Натики сверлят преимущественно раковины двустворчатых моллюсков, предпочитая гладкие или слегка ребристые формы. Они нападают также и на брюхоногих. Так, Бюкенен (1958) отмечает, что *N. fanel* у берегов Западной Африки в большом количестве уничтожает туррителл, просверливая и высасывая их из раковин. Из двустворок натики в массовом количестве истребляют венусов, тапесов, донаксов, мактр, спизул, сердцевидок и других (Пельзенеер, 1925; Ансел, 1960, 1961; Хамада, 1961). По Анселу, натика сверлит только мелкие формы двустворок и чем больше растет сама, тем большие формы выбирает для нападения. Таким образом, существует определенное соотношение между размерами хищника и выбираемой жертвой. На побережье Шотландии в первый год жизни популяции *Venus striatula* более 40% общей смертности было вызвано деятельностью натик; на второй год смертность достигала всего 5%, а на третий — только 1—2% (Ансел, 1960, 1961). По Саидовой и Беклемишеву (1963), только что вышедшая из яиц молодь натик уже способна питаться самостоятельно и тем же способом, как и взрослые особи. У натикид нередко отмечаются и случаи каннибализма (Фреттер, Грэхем, 1962). Сверления натик имеют правильную округлую

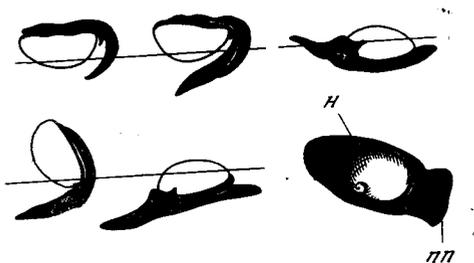


Рис. 30. Движения зарывания у натик (по Мортону)

n — нога; np — проподий

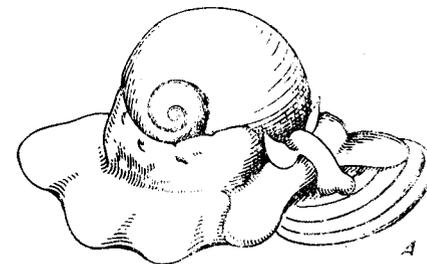
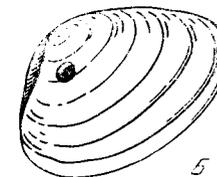


Рис. 31. А — *Natica clausa*, высасывающая мягкое тело двустворки; Б — раковина двустворки со следами сверления натики (по Иванову)



форму (рис. 31, Б). По определению Пельзенеера (1925), отверстие имеет форму кратера. В случаях, если отверстие просверлено не полностью, то в центре вогнутого основания кратера имеется маленькое возвышение, характерное для натикид. Натика всегда сверлит и поедает свою жертву внутри осадков, на некоторой глубине, поэтому спорным является вопрос о способе сверления натикид. Вопрос этот детально рассматривается в работах Тернер (1953), Фреттер и Грэхема и других. Одни исследователи считают, что натики протравливают отверстие в раковине жертвы при помощи кислоты, выделяемой «сверлящей» железой, которая находится на кончике хоботка (Анкель, 1937). Большинство же авторов относит натик к механическим сверлильщикам (Пельзенеер, 1925; Тернер, 1953; Хамада, 1961; Фреттер, Грэхем, 1962, и др.). Хамада (1961) описывает следующим образом процесс нападения и поедания натикой жертвы. При нападении *Tectonatica janthostomoides* на *Tapes japonica* первая прикрывает добычу ногой, обволакивает ее слизью и зарывается с ней в песок. Затем в примакушечной части моллюска жертвы натика при помощи терки и особых челюстных пластинок просверливает отверстие, в которое вводит свой хоботок (рис. 31, А). «Сверлящая» железа раздувается дискoidalно и прилегает к поверхности мягкого тела добычи, по-видимому, содействуя своим соком процессу пищеварения. Переваривание одной особи жертвы продолжается менее суток. Следы сверления натик на двустворках расположены обычно в примакушечной области, ближе к заднему краю. На венусах, по Анселу (1960), они приурочены к области вентрального края, за пределами мантийной линии там, где раковина тоньше.

Представители рода встречаются на самых разнообразных грунтах, преимущественно мягких. Остроумов (1896) приводит следующие грунты для некоторых видов: *N. fusca* — илистый, песчано-илистый; *N. macilenta* — илистый, ил с ракушей; *N. poliana* — ил с песком, галькой и ракушей. По Гердману (1903), *N. albumen* встречается на мягком илистом дне с ракушей, а также на песке с кораллами. *N. clausa* — арктическо-бореальный, циркумполярный вид, отмечается с илистых, песчаных, илисто-песчаных, гравийных, ракушниковых грунтов, но чаще всего этот вид попадает на илистом дне (Дерюгин, 1915; Гурьянова, Закс, Ушаков, 1930; Разин, 1934; Филатова, Зацепин, 1948; Шаронов, 1948; Мак-Гинити, 1955, и др.). *N. candida* указывается Шароновым (1948) в комплексе песчаного дна с битой ракушей. *N. millepunctata* встречается на песчаном и илистом дне (Сенеш, 1958). *N. alderi* характерна для илистых и илисто-песчаных грунтов (Кларк, Милн, 1955, Холм, 1961). *N. fanel* отмечается Бюкененом (1958) с песчано-илистых грунтов, а *N. collaria* и *N. marochiensis* с тонкопесчаных. Для *N. chemnitzii*, по Кин (1958), характерны илистые грунты.

Натики встречаются на самых различных глубинах от 0 до 300 м, но большинство видов характерно для небольших и умеренных глубин. Остроумов указывает батиметрический диапазон для *N. fusca* 80—250 м, *N. macilenta* — 18—700 м, *N. poliana* — 50—62 м, *N. millepunctata* — до 30 м. Последний вид, по Сенешу (1958), обитает начиная от неритовой зоны до сублиторали, от 3 до 91 м. Гердман (1903) приводит для *N. albumen* глубины 30—100 м. *N. clausa* указывается от 0 до 117 м (Дерюгин, 1915; Ушаков, 1931; Разин, 1934; Хириси, 1935; Филатова, Зацепин, 1948, Шаронов, 1948). Мак-Гинити (1955) приводит для этого вида глубины от 30 до 250 м. *N. affinis*, *N. glaucina* у берегов Португалии отмечаются на глубине 12—40 м, *N. maroccana*, *N. notabilis*, *N. operculata*, *N. punctata* — на 60—80 м (Гидальго, 1916). *N. candida* отмечается Ушаковым (1931) от 8 до 20 м. *N. alderi* встречается на глубинах 2—20 м (Кларк, Милн, 1955). *N. collaria* и *N. marochiensis* характерны для глубин от 5 до 14 м, а *N. fanel* — от 14 до 36 м (Бюкенен, 1958). Кин (1958) указывает следующие глубины для некоторых американских видов натик: *N. colima* 90 м, *N. grayi* 36 м, *N. othello* 12—80 м, *N. broderipiana* 54 м, *N. elenae* 36 м. *N. pallida* встречается, по Фреттер и Грэхему (1962), от нескольких до 300 м.

Большинство современных видов живет в морях с нормальной соленостью и являются стеногалинными формами. Однако некоторые представители рода все же могут переносить понижение солености. На это указывает тот факт, что натйки (*N. fusca*) встречаются в Мраморном море и в прибосфорском участке Черного моря с соленостью не более 28‰ (Остроумов, 1896; Якубова, 1948; Гроссу,

1956). Кроме того, Паркер (1955) отмечает, что *N. pusilla* в Мексиканском заливе переносит колебания солености от 20 до 42‰.

Прямых данных относительно газового режима у нас нет. Представители рода нередко обитают в темных глубинных плах, где часто наблюдается дефицит кислорода. Исходя из этого, можно предположить, что натйки способны переносить условия некоторого дефицита кислорода. На это указывает и состав сообществ (с нукулами, ледами, абрами и другими эвриоксибионтными формами), в которых встречаются натйки (Дерюгин, 1915; Ушаков, 1931).

Род в целом и отдельные его виды характеризуются значительной эвритермностью. Среди натик известны как арктические, так и тропические виды. Наибольшее число видов встречается в теплых морях. По Бюкенену (1958), *N. fanel* переносит лишь незначительные колебания температуры, от 27 до 23°, а *N. collaria* и *N. marochiensis* от 30 до 27°. С другой стороны, *N. alderi* отмечается из вод с колебаниями температуры от 6,5 до 16° (Холм, 1961).

Для биоценотической характеристики натик приведем несколько примеров. Кларк и Милн (1955) указывают *N. alderi* в комплексе илистого дна с *Abra alba*, *Cultellus pellucidus*, *Dosinia lupinus*. Этот же вид отмечается Холмом (1961) в комплексе илисто-песчаного дна вместе с *Nucula turgida*, *Tellina fabula*, *Abra alba* и другими. На побережье Западной Африки с тонкопесчаного грунта Бюкенен (1958) приводит следующий комплекс моллюсков: *Cultellus tenuis*, *Cardium ringens*, *Natica collaria*, *N. marochiensis*, *Dosinia lupinus*, *Maetra nitida*, *Cardita lacunosa*, *Leda rostrata*, *Clavatula milleti*, *Venus faliaceolamellosa*, *Solariella canaliculata*. Обычно натйки встречаются в эндобиозе и с теми формами моллюсков, которыми они питаются.

Брагами натик являются донные рыбы. Особенно сильную реакцию у натик вызывает приближение кальмаров (Коробков, 1950).

В геологической истории натйки известны начиная с верхнего мела. На территории СССР встречаются в мезозое и кайнозое южных районов, в третичных и четвертичных отложениях Дальнего Востока.

### Род *Polinices* Montfort, 1810

Тип рода — *Nerita mamilla* Linné, 1758. Индо-Тихоокеанская провинция.

Многие авторы относят представителей рассматриваемого рода к натикам, так как отличия между натиками и полиничесами (и морфологические, и экологические) весьма незначительны. В связи с этим в литературе часто один и тот же вид фигурирует в одних работах как *Natica*, в других как *Polinices*. Эти роды отличаются тем, что у натик крышечка известковая, в то время как у полини-

цесов она тонкая, прозрачная роговая (Долл, 1893а; Кин, 1958); некоторые отличия имеются и в строении раковин.

Представители рода широко распространены в современных морях теплых и умеренных широт. *P. groenlandicus* — арктический вид, проникающий на юг до побережья Дании и Великобритании (Спарк, Торсон, 1933; Гигльоли, 1955). Из средиземноморских видов можно отметить *P. josephinus*, *P. catena* (вид, близкий к *P. helicina* из миоценовых отложений Юга СССР). У северо-западных берегов Америки встречается 13 видов полинищесов, среди них *P. groenlandicus*, *P. acosmita*, *P. monterona*, *P. politiana*, *P. saurina*, *P. canonica*, *P. nanus*, *P. draconis* и др. (Долл, 1921; Мак-Гинити, 1955; Рикеттс, Калвин, 1962). Кин (1958) из западной тропической Америки отмечает 10 видов полинищесов.

Раковины от шаровидной до искаженно-яйцевидной формы, с короткой малооборотной спиралью и крупным выпуклым последним оборотом. Шов извилистый, неглубокий. Устье расширенно-грушевидного или неправильно округленно-треугольного очертания. Наружная губа тонкая, слегка отклоненная к спинной поверхности, с прямой или слабо извилистым профилем. Отворот внутренней губы мощный, с двумя слабо или полностью необособленными мозолевидными разрастаниями. Пупочное разрастание более массивное и обычно сливается с окончанием сильно развитого фушикула. Пупок целиком или почти целиком перекрыт. Наружная поверхность раковин гладкая.

По анатомическим особенностям полинищесы не отличаются от остальных натицид. Следует отметить лишь наличие пор по краям ноги, которые отсутствуют у натик, например у *N. alderi* (Фреттер, Грэхем, 1962). Через эти поры при втягивании ноги в раковину с силой выбрасывается фонтан воды. Долго со втянутой ногой полинищес не может оставаться, так как это затрудняет дыхание.

Для представителей рода характерны кладки в виде конусовидных колец, сходных с натиками. Ведут зарывающийся образ жизни, активно передвигаясь в осадках посредством мощной ноги. Фреттер и Грэхем (1962) отмечают способность полинищесов плавать. Например, *P. josephinus* плавает посредством волнообразных движений ноги, главным образом проподия.

Подобно натикам, представители рода являются хищниками и питаются различными моллюсками, в основном двустворками. Способ сверления механический (Тернер, 1953). Нередки случаи каннибализма, который наблюдался и в природе, и в лабораторных условиях при недостаточном количестве другой пищи (Пейн, 1963). Как отмечает Пейн, для полинищесов и для натицид вообще характерно то, что они выбирают себе жертву иногда значительно крупнее себя. У других форм хищных брюхоногих такие случаи не наблюдаются. У некоторых представителей рода характер пищи

влияет на цвет каллуса. По Тернер (1958), у *P. duplicatus* цвет каллуса становится белым при питании *Mya arenaria*, в то время как при недостатке пищи каллус этого моллюска окрашен в густой коричневый цвет. Об этой форме Тернер (1955) приводит и другие интересные данные. Как показали наблюдения, на раковинах *Ensis ensis*, съеденных *P. duplicatus*, отсутствуют характерные для натицид круглые следы сверления. По описанию Тернера, процесс поедания происходит следующим образом. Полинищес нападает на энзиса внутри осадков, прикрепляется к нему и раздражает его в области переднего края так, что двустворка начинает пятиться назад, вверх к поверхности субстрата. Затем полинищес выделяет обильную слизь, которая оказывает анестезирующее действие на энзиса. Последний при этом совершенно теряет активность, приоткрывает створки и таким образом становится жертвой хищника. Тернер наблюдала, как *Polinices* всего 15 мм длиной нападал на энзиса, достигающего в длину до 10 см.

Представители рода живут на мягких песчаных и илистых грунтах (Винклей, 1909; А. Смит, 1959; Кин, 1963). *P. nanus* отмечается Филатовой и Зацепиным (1948) с песчаного ила. *P. groenlandicus* указывается с илистых и илисто-песчаных участков (Шелфорд, 1935; Фреттер, Грэхем, 1962). По Рикеттсу и Калвину (1962), *P. draconis* является обычным обитателем песчаных грунтов, *P. lewisi* встречается на песчаном дне, но предпочитает участки с некоторой примесью ила. *P. reclusia* характерен для илистого песка.

Представители рода отличаются значительным батиметрическим диапазоном, встречаясь от небольших глубин до 2000 м и более. Большинство видов характерно для сравнительно глубоких вод. *P. groenlandicus* встречается от 2 до 120 м (Дерюгин, 1915; Гурьянова, Закс, Ушаков, 1930; Ушаков, 1931; Шелфорд, 1935; Фреттер, Грэхем, 1962). Долл (1921) приводит следующие глубины для полинищесов Северо-Западной Америки: *P. saurina* и *P. canonica* — 1500 м, *P. nanus* — 1100 м. Последний вид указывается Филатовой и Зацепиным (1948) с 50 м. По Мак-Гинити (1955), *P. monteronus* встречается от 40 до 250 м. Кин (1958) указывает глубины для некоторых видов из тропической западной Америки: *P. helicoides* — 36 м, *P. limi* — 3,6—12 м, *P. uber* — 3,6—90 м.

Как и натики, представители рода в большинстве своем являются обитателями морей с нормальной соленостью. Однако отдельные виды переносят некоторые изменения в солевом режиме бассейна. Так, *P. duplicatus* в Мексиканском заливе переносит колебания солености от 20 до 42‰ (Паркер, 1955). Другой вид, *P. groenlandicus*, по Гурьяновой, Заксу и Ушакову (1930), обитает в водах с несколько пониженной соленостью, около 29‰.

В целом рассматриваемый род, по-видимому, является эвриоксбионтным. Это можно предполагать, исходя из глубоководного

образа жизни многих видов на илистых грунтах и сопутствующего полиничесам комплекса.

Представители рода — эвритермные моллюски и встречаются в холодных, умеренных и тропических водах (Филатова, Зацепин, 1948; Кин, 1958, и др.). Мак-Гинити (1955) указывает *P. draconis* и *P. lewisi* из вод с колебаниями температуры от 11 до 23°. *P. groenlandicus* является холодноводным видом (Спарк, Торсон, 1933; Филатова, Зацепин, 1948). По А. Смигу (1959), полиничесы встречаются в сообществах, которые переносят широкие температурные колебания.

Полиничесы входят в состав многих биоценозов, связанных с мягкими песчаными и илистыми грунтами. Прежде всего они характерны для тех комплексов, в которых имеются двустворки, употребляемые ими в пищу. Например, Шелфорд (1935) указывает *P. groenlandicus* в сообществе *Pandora* — *Yoldia* с тихоокеанского побережья Северной Америки в комплексе с *Clymenella rubrocincta*, *Dendronotus giganteus*, *Yoldia ensifera*, *Scalibregma inflata*, *Nucula linki*, *Pandora filosa*, *Amphitrite rugosum*, *Crago franciscorum*. Рикеттс и Калвин (1962) и А. Смит (1959) отмечают полиничесов с песчаного дна в сообществах венусов, а Фреттер и Грэхем (1962) — из сообщества макбм (побережье Великобритании).

Как отмечают Рикеттс и Калвин, в раковинах *P. reclusia* часто живет краб *Hologagurus pilosus*. Из естественных врагов полиничесов эти авторы указывают морских звезд (*Picnropodia*) и некоторых натицид (каннибализм). В аквариуме наблюдали, как морская звезда в течение трех дней уничтожила двух полиничесов. Любопытно, что большое количество личинок рассматриваемых форм уничтожается теми двустворками, которые являются пищей взрослых натицид.

В геологической истории представители рода известны начиная с мела. В пределах СССР встречаются в верхнем меле Украины, в третичных и четвертичных отложениях южных районов и Дальнего Востока. Вне СССР распространены повсеместно.

## НАДСЕМЕЙСТВО STROMBACEA

### СЕМЕЙСТВО STROMBIDAE SWAINSON, 1840

#### Род *Strombus* Linné, 1758

Тип рода — *Strombus pugilis* Linné, 1758, Карибское море.

Стромбусы широко представлены в тропических морях и океанах, главным образом на западном побережье Африки, у берегов Бразилии и Перу.

Раковина от небольшой до крупной величины, толстостенная, с большим последним оборотом, который сильно расширен в верхней части и сужен в нижней. Устье низкое, удлиненное. Передний канал широко и глубоко вырезан. Задний — узкий, желобкообразный. Наружная губа сильно развернутая, с глубоким синусом впереди, с небольшой, несколько обособленной, передней лопастью и с задним расширением, которое тоже имеет различную величину и форму. Внутренняя губа тонкая и блестящая, образует широкий отворот. Наружная поверхность раковины несет ряды мощных бургов и спиральных ребер или же гладкая.

Нога (*н*) имеет крепкую высокую шейку, которой она соединяется с нижней частью тела (рис. 32). Передняя часть ее под головным отделом сильно вытянута вперед, задняя — тупо обрублена и несет большую крышечку (*оп*) — оперкулум. Эта крышечка служит животному опорой при передвижении, которое осуществляется скачками, а также является приспособлением для защиты от хищников — крабов и некоторых рыб. Крупная голова с небольшим узким ротовым отверстием несет длинные, цилиндрические стебельки с глазами. На внутренней стороне они имеют небольшие щупальца (*щ*). Необыкновенное строение глаз стромбусов издавна привлекает внимание исследователей. Изучением строения и функ-

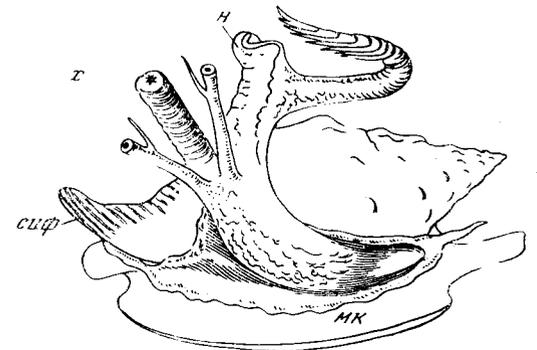


Рис. 32. *Strombus aurisdianae* (по Фишеру)

мк — край мантии; н — нога; сиф — сифон бронхиальный; щ — хоботок

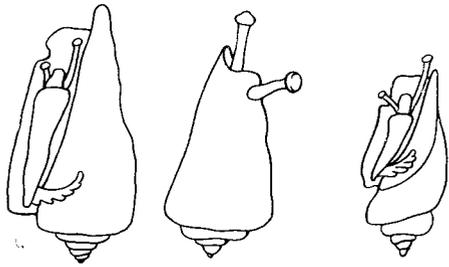


Рис. 33. Расположение глазных стебельков у *Strombus luhuanus* (слева и в центре) и *S. gibberulus* (справа) (по Фишеру)

ций этого органа занимались Берг (1895), Робертсон (1961) и др. Установлено, что при активном передвижении этих моллюсков стебельки, несущие глаза, направлены всегда вперед, но в несколько разные стороны: правый стебелек с глазом проходит через особое отверстие, имеющееся в раковине, тогда как левый стебелек, тоже несущий глаз, проходит по желобку очень короткого сифона (рис. 33).

Предполагалось, что хорошо развитый глазной аппарат стромбусов способствует их быстрой ориентировке при скачкообразном передвижении и что в особенности функции его обостряются при приближении опасности. Однако на основании проведенных опытов Фишер (1961) пришел к выводу, что глаза постоянно служат стромбусам как орган зрения. Находясь в воде, *S. gibberulus*, например, воспринимает предметы на расстоянии 1,5 см, а *S. luhuanus* даже на расстоянии 30 см.

Стромбусы — раздельнополые моллюски. Робертсоном (1959) проводились специальные наблюдения за процессом размножения трех видов стромбусов: *S. gigas*, *S. costatus*, *S. raninus*. По сведениям названного автора, процесс размножения у них происходит с конца июня до середины августа, вблизи берега, на глубинах не более 4 м (иногда 10—12 м), на мягком тонкопесчаном грунте, при температуре 28—30°.

В период размножения животные собираются в большие колонии. Яйца выметываются в виде желеобразной массы, к которой постепенно пристают песчинки, образуя общую губчатую цепочку длиной до 20—25 см. В ней содержится от 200 000 до 400 000 яиц, из которых через 3—4 суток появляется свободноплавающая молодь. Фишер (1954) отмечает, что процесс метаморфоза у *S. tricornis* протекает следующим образом: сначала первые два оборота раковины бывают почти гладкие, а на следующих оборотах появляются струйки и поперечные ребра, распадающиеся на отдельные бугорки. Между 8 и 9 оборотами возникают новые признаки, видимо, связанные с наступлением половой зрелости: появляются 3 высоких бугорка, начинает утолщаться губа, откладывается мозолистое утолщение на столбике. На нижней части губы, по краю сифональ-

ного канала возникает крыловидное расширение. Процесс развития стромбусов характерен тем, что уже в очень юном возрасте у них развивается большая, довольно толстая наружная губа с U-образно изогнутой выемкой у переднего края. Половая зрелость наступает при высоте раковины 6—7 см. Однако следует отметить, что величина раковин стромбусов сильно варьирует в зависимости от экологических условий.

Стромбусы — фитофаги; питаются также детритом, находящимся в песчанистом грунте (Робертсон, 1961). Фитофагия согласуется с наличием у стромбусов крупного кристаллического стебелька.

Образ жизни — весьма своеобразен. Они обитают на поверхности осадка, чаще всего в полосе развития водорослей и передвигаются резкими скачками.

Относительно характера грунтов, на которых обитают эти моллюски, имеется много данных (Берг, 1895; Абботт, 1960; Робертсон, 1959, 1961; Олсон, Мур, 1962). Предпочитают песчаные грунты, почти всегда в непосредственной близости от коралловых рифов и во всех случаях — в области развития водорослей. Абботт (1960) разделяет стромбусов, обитающих в Индо-Тихоокеанской области и Западной Атлантике на две большие группы: 1 — виды, встречающиеся у богатых водорослями песчаных берегов континентов и 2 — виды, обитающие в открытых океанических водах, омывающих небольшие коралловые острова и песчаные отмели.

Относительно глубин, на которых обитают эти моллюски, имеются следующие данные: большинство живет на глубинах до 7 м, некоторые — до 10 м и лишь немногие из них встречаются на глубинах до 25 м. Абботт (1960) приводит много примеров относительно глубин обитания различных видов. Так, *S. tricornis* (Красное море) встречается исключительно в мелководье; *S. thersistes* (берега Новой Каледонии) и *S. latissimus* (берега Филиппин и о-ва Фиджи) — на глубинах 7—12 м. Наиболее глубоководными из упомянутых автором видов являются *S. erithrinus* и *S. dentatus*, отмеченные в Красном море, у берегов Зап. Африки, Гавайских островов и о-ва Фиджи; они встречаются на глубинах до 50 м.

Таким образом, глубина обитания большинства видов стромбусов не превышает нескольких метров. Стромбусы предпочитают температуру не ниже 21°. Все они без исключения являются обитателями теплых вод тропической полосы.

Сообщества, в которых встречаются стромбусы, приурочены к побережьям вод в полосе тропиков.

Кин (1958) дает описание и изображение огромного разнообразия видов моллюсков с тропических берегов Западной Америки; среди них 4 вида стромбусов: *S. galeatus*, *S. gracilior*, *S. granulatus* и *S. geruvianus*, которые встречаются в мелководье у берегов Калифорнии вместе с различными видами *Olividae*, *Dosinia*, *Laevicar-*

*dium*, *Murex*, *Conus* и *Terebra*. Абботт (1960) в своей монографии о стромбусах приводит самые разнообразные сообщества, в которых они встречаются на побережьях Индо-Тихоокеанской области и в Западной Атлантике.

Стромбусы встречаются начиная с раннего миоцена. В этот период они были распространены во всех теплых морях континентов; в плиоцене и плейстоцене — в области всей Южной Азии; в тороне Украины.

## СЕМЕЙСТВО TEREPELLIDAE

### Род *Terebellum* Lamarck, 1799

Тип рода — *Bulla terebellum* Lamarck, 1799. Индийский океан.

Представители рода широко распространены в Индо-Тихоокеанской области.

Раковины тонкостенные с очень коротким притупленным завитком. Последний оборот большой, высокий, почти цилиндрической формы. Устье узкое, длинное. Тонкая наружная губа с пологоволнистым профилем. Поверхность раковины гладкая, без эпидермиса. Окраска светло-серая.

Внутреннее строение органов у *Terebellum* и *Strombus* очень сходно. Однако теребеллумы отличаются от стромбусов отсутствием щупалец на глазных стебельках, более слаборазвитой ногой, особенно в ее передней части и наличием нитеобразных выростов на заднем крае мантии. Внутреннее строение теребеллума подробно изучено Бергом (1895) (рис. 34, 35).

Ведут в основном зарывающийся образ жизни. По поверхности грунта они передвигаются скачками. Помещенные в аквариум с песчаным дном, эти животные, по Абботту (1960), ведут себя следующим образом: из раковины высовывается сначала нога, а затем и все тело моллюска. Стебельки, несущие круглые глаза, но лишённые щупалец, направлены вниз. Когда животное начинает зарываться в песок, один из стебельков, несущих глаза, направляется кверху. В то время как передняя часть тела уже покрывается грунтом, глазной стебелек все еще остается над поверхностью осадка. К тому времени как начинает погружаться и задняя часть моллюска, сквозь осадок просовывается сифон, образованный задними краями мантии. Эти края образуют закрытую трубочку, и, лишь высунувшись над поверхностью осадка, края сифона раскрываются, и ток воды поступает в полость мантии. Вслед за этим сквозь сифон просовывается второй стебелек, несущий глаз, а первый стебелек вбирается внутрь. Зарываются теребеллумы на глубину не более 2 см. Сифон несколько мощнее

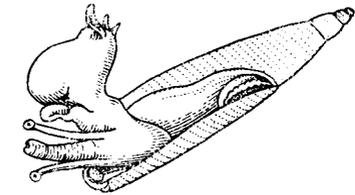


Рис. 34. *Terebellum subulatum* (по Фишеру)

и больше, чем у стромбусов, что, по мнению Абботта (1960), связано с зарывающимся образом жизни. Впрочем, Берг (1895) этого не отмечал и, наоборот, говорил о том, что сифоны у теребеллумов несколько слабее, чем у стромбусов. Этот же автор отмечал и асимметричность глазных стебельков, но Абботт (1960) отрицает это, признавая, однако, что эти стебельки неодинаково активны в своем действии. Способность теребеллумов неожиданно и быстро прыгать в сторону, а также способность их зарываться в грунт, выставляя на поверхность в виде перископа глазной аппарат, говорит о том, что эти животные в общем довольно хорошо приспособлены к защите от врагов.

Относительно биологии и экологии теребеллумов известно очень мало. Большинство обитает на песчаных грунтах, в области коралловых рифов.

Обычно они являются обитателями мелководья, в области развития водорослей *Thalassia*. Встречаются иногда на несколько больших глубинах (среди мертвых кораллов, покрытых водорослями). Обычно эти животные находятся на поверхности грунта, но чаще встречаются в зарывшемся состоянии (Абботт, 1962).

Теребеллумы живут в воде нормальной солености, но переносят и значительные изменения солевого режима, так как являются обитателями лагуны.

Предпочитают исключительно тепловодные участки бассейнов. По-видимому, переносят временный дефицит кислорода, так как ведут зарывающийся образ жизни.



Рис. 35. *Terebellum convolutum* (по Фишеру)

Теребеллумы большей частью отмечаются в тех же сообществах, что и стромбусы.

Встречаются эти моллюски начиная с палеоцена. Много видов известно из среднего и верхнего эоцена Украины, Казахстана и Грузии, а также из кайнозойских отложений Западной Европы, Африки, Северной Америки и Индонезии.

#### СЕМЕЙСТВО APORRHAIIDAE ADAMS, 1858

#### Род *Aporrhais* Costa, 1778

Тип рода — *Strombus pes-pelecani* Linné, 1758. Средиземноморская провинция.

Представители рода встречаются ныне в Средиземноморской области и на европейском побережье Атлантического океана, доходя на севере до Норвежских фьордов.

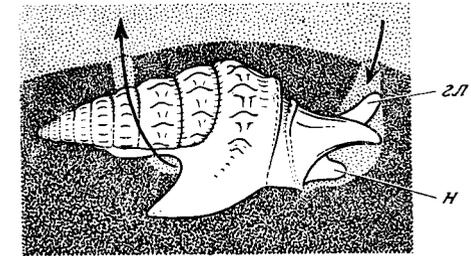
Раковина имеет сильно расширенный последний оборот. Наружная губа несет длинные отростки, и форма ее напоминает лапу водоплавающей птицы. Каждый отросток имеет желобок, а передняя лопасть сращена с сифональным выростом и имеет мечевидную форму. Задняя лопасть заходит выше начальных оборотов. Наружная поверхность раковины покрыта поперечными и спиральными ребрами, которые имеют более или менее развитые кили, несущие бугорки.

Анатомическое строение сходно с таковым у стромбусов. Нога узкая, очень вытянутая, имеющая на заднем окончании маленькую продолговатую крышечку. Голова удлиненной формы, заканчивающаяся хоботком, имеет на конце щелевидное ротовое отверстие. Так же как и у стромбусов, на голове имеются длинные, тонкие щупальца, у оснований которых на специальных выпуклостях помещаются крупные глаза. Сильные вводной и выводной токи, функционирующие при зарывании моллюска в грунт, указывают на хорошо развитый реснитчатый аппарат в полости мантии. Подробное описание анатомического строения тела апорраиса приводится в работе Янга (1937).

Апорраисы — раздельнополые моллюски. Относительно процесса размножения имеются следующие данные. Лебур (1933в) наблюдала процесс откладывания яиц у *A. pes-pelecani* и *A. serresiana* в аквариумных условиях, который продолжался в течение нескольких недель. Яйца очень маленькие, не более 2 мм в диаметре, сферические, одиночные, иногда слипшиеся по 2—3 вместе. Через некоторое время размер яйца увеличивается и из него появляется бесцветная, очень подвижная личинка, имеющая реснитчатый велум, при помощи которого она быстро и хорошо плавает. Личинка имеет глаза, рот и короткую ногу. Весь процесс

Рис. 36. Положение зарывшегося в грунт *Aporrhais pes-pelecani* (по Янгу)

гл — голова; н — нога



развития длится от мая до августа; в это время молодь уже начинает ползать по дну и питаться детритом.

Относительно способов питания существуют различные мнения: Вудвард (1875) относит апорраисов к числу моллюсков, питающихся растительным детритом; Дигби (1902) предполагает, что строение радулы апорраисов приспособлено к активному захватыванию пищи; Хант (1925) отнес апорраисов к группе моллюсков, питающихся детритом с поверхности грунта; Янг (1937) считает, что строение радулы апорраисов более всего похоже на строение радулы *Pteroceras* и *Strombus*, а представители этих родов являются несомненно фитофагами. По всей вероятности, апорраисы собирают при помощи хоботка пищевые частицы как растительного, так и животного происхождения. В более поздней работе Янг (1961) пишет, что в состав пищи этих моллюсков входит органический детрит, представленный водорослями и диатомеями.

Помещенный на мягкий грунт апорраис немедленно начинает зарываться. Зарывание происходит под некоторым углом, но погружившись целиком в грунт, животное занимает горизонтальное положение и продолжает сообщаться с водной средой при помощи вводного и выводного каналов. Процесс зарывания довольно длительный и, зарывшись, животное долгое время остается в таком положении (Янг, 1937) (рис. 36).

В те периоды, когда животное находится на поверхности грунта, оно передвигается довольно медленно, толчками, вытянув вперед головную часть туловища, несущую щупальца. По мнению Джеффриса (1867), наблюдавшего процесс передвижения апорраисов, толчки происходят от того, что раковина, будучи довольно тяжелой и крупной в процессе плавного скольжения маленькой узкой ноги, остается на месте и лишь потом резко подтягивается напряжением мускулов. В работе Вебера (1924) приводится подробное описание и хорошие изображения отдельных моментов процесса передвижения *A. pes-pelecani* по грунту, включая и момент преодоления препятствия (рис. 37). Названный автор отме-

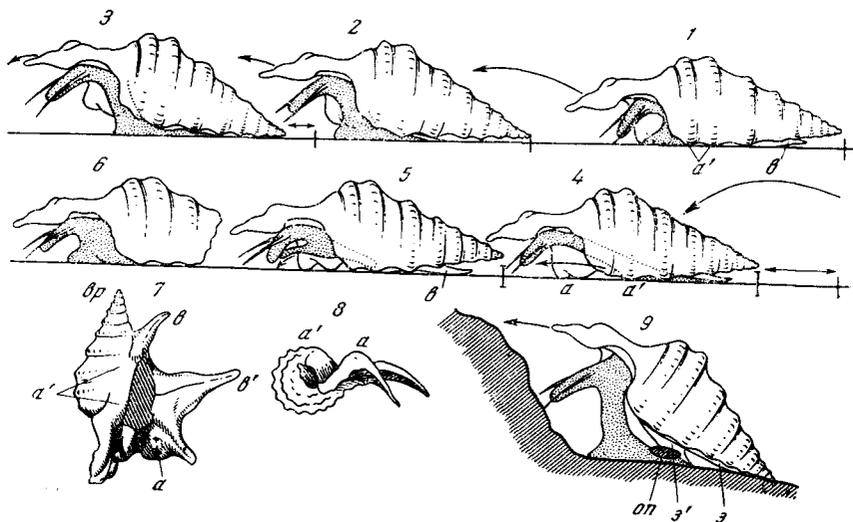


Рис. 37. Процесс передвижения *Aporrhais pes-pelecani* (по Веберу)

1—6 — локомоция животного, наблюдаемая с левой стороны (стрелки указывают направление движения животного); 7 — вид животного со стороны устья; 8 — вид животного со стороны основания; *a* — *a'* — основные опорные пункты во время движения; *в* — вершина раковины; *з* — *з'* — зазубрины и зубцы на поверхности раковины; *в* — *в'* — выросты наружной губы; *оп* — оперкулум; 9 — рисунок, изображающий момент преодоления препятствия

чает, что маленькая, но мощная и пластичная нога апорраисов очень устойчиво и плотно держится на грунте, хотя моментов присасывания не отмечается. Ползают эти моллюски хотя медленно, но довольно активно, преодолевая даже небольшие препятствия. Апорраисы способны поворачивать раковину сразу на 180°, а перевернутые устья кверху, при помощи ноги восстанавливают нормальное положение. Янг (1937) считает, что апорраисы ведут в основном зарывающийся образ жизни. Бернес и Бегенел (1952) в противоположность этому предполагают, что апорраисы живут на поверхности грунта. В доказательство приводятся многочисленные примеры того, что с песчанистого грунта с глубины 30—40 м собраны апорраисы, заросшие сидячими организмами, чаще всего *Balanus crenatus*. При этом отмечено, что молодые особи почти никогда не бывают заросшими, в то время как взрослые раковины несут почти сплошной обросль. Авторы объясняют это обстоятельство тем, что в грунт зарываются молодые особи, а когда они подрастают и у них развивается большая лапчатая наружная губа, они переходят к жизни на поверхности грунта.

Относительно характера грунтов и глубин, на которых обитают апорраисы, имеются следующие сведения. Форбс и Хенли (1853), а также Сарс (1878) отмечают их на песчанистых грунтах, а вертикальное распространение от 10 до 150 м; по Бухнеру (1913), *A. pes-pelecani* и *A. alatus* обитают в Атлантическом океане и в Средиземном море на глинисто-песчанистом и известковистом грунтах, на глубинах до 60 м; по Тиле (1931), апорраисы живут на илисто-песчанистом грунте, на глубинах до 20 м; по Паулусу и Марсу (1942), эти моллюски предпочитают песчанистые грунты и глубины, не превышающие 50 м.

Таким образом, апорраисы живут большей частью на песчаном грунте, на глубинах порядка 10—50 м.

Эти моллюски живут исключительно в водах нормальной солености, но способны переносить и некоторое ее понижение.

Апорраисы — теплолюбивые моллюски, обитающие только в водах теплых широт и в областях влияния теплых течений.

Винкворт (1932) отмечает сообщество моллюсков, в которое входит и *A. pes-pelecani* у берегов Британии: *Diodora apertura*, *Patella vulgata*, *Patina pellucida*, *Lacuna vineta*, *Littorina littorea*, *Actaea subcylindrica*, *Turritella communis*, *Capulus ungaricus*, *Calyptraea chinensis*, *Crepidula fornicata*, *Erato voluta*, *Cassidaria rugosa*.

Род известен начиная от мела. Представители его широко распространены в нижнем мелу Крыма и Кавказа, в палеоцене Северного Кавказа и Поволжья, в олигоценовых и миоценовых отложениях Юга СССР, в четвертичных отложениях Черного моря, в кайнозойских отложениях Западной Европы, Индии, Северной и Южной Америки.

## НАДСЕМЕЙСТВО СУПРАЕЦЕА

## СЕМЕЙСТВО ERATOIDAE

Род *Erato* Risso, 1826

Тип рода — *Marginella supraeola* Brocchi, 1814. Средиземное море.

В настоящее время представители рода обитают главным образом в морях и океанах тропической зоны, особенно у берегов Западной Америки (Кин, 1958), однако некоторые виды, например *E. voluta*, встречаются и у берегов Великобритании (Винкворт, 1932; Фреттер, 1951).

Раковины по внешнему виду сходны с раковинами ципрей, но они меньше по величине и имеют выдающийся конический завиток. Устье широкое. Поверхность — гладкая или покрытая небольшими бугорками.

Анатомическое строение внутренних органов сходно с таковым у ципрей. Подробное описание его имеется в работах Грэхема (1949), Фреттера (1951) и других авторов.

Эрато — раздельнополые моллюски. Оплодотворение — внутреннее. Капсулы с яйцами откладываются обычно на поверхность асцидий — *Botryllus schlosseri*. Процесс размножения и развития зародыша с момента оплодотворения до взрослого моллюска детально изучены Лебур (1933б).

Процесс и способ питания подробно описаны Фреттер (1951). Это — хищный моллюск. Питается он почти исключительно асцидиями. Моллюск, помещенный на *Botryllus*, сначала медленно ползает по его поверхности, затем длинный вводный сифон (*сиф*), который очень активен и беспрестанно находится в движении, нащупывает на поверхности асцидии ее ротовое отверстие, через которое последняя втягивает ток воды, несущий пищевые продукты. Эрато просовывает в это отверстие свой хоботок (*х*) и плотно закрывает его губами (*губ*). Передний конец хоботка, несущий челюсти, начинает разрывать внутренние ткани жертвы и с помощью радулы переправляет их в глотку (рис. 38).

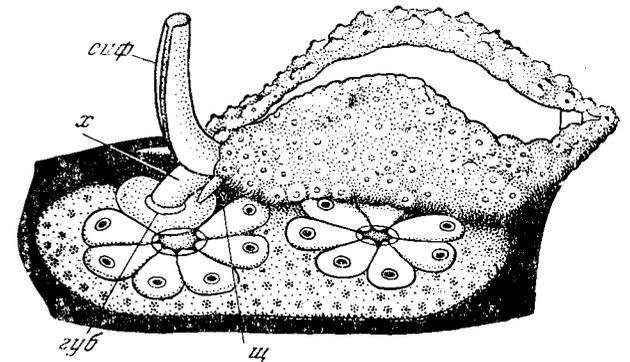
Если моллюска снять с асцидии и перенести его на небольшое расстояние, то он неизменно возвратится на старое место и продолжит процесс питания.

По данным ряда авторов (Фреттер, 1951; Кин, 1958; Аллен, 1962, и др.), эрато обитают обычно на песчаном, чаще на гравийном грунте, в области распространения асцидий.

Глубины, которые они заселяют, в общем невелики. По Фреттер (1951), эти моллюски встречаются на глубинах 30—40 м (Плимут); по Кин (1958) обитают исключительно в мелководье

Рис. 38. *Erato voluta*, поедающая *Botryllus schlosseri* (по Фреттер)

*губ* — губы; *сиф* — сифоны; *х* — хоботок; *щ* — щупальце



(Западная Америка); по Аллену (1962), *E. voluta* найдена на глубине порядка 70 м (Англия).

На основании имеющихся у нас немногочисленных сведений, которые касаются условий обитания эрато, можно сделать следующие выводы: эти моллюски обитают в водах нормальной солености; предпочитают теплые воды, но способны переносить некоторое понижение температуры. Они обитают всегда на небольших глубинах, следовательно, нуждаются в значительном количестве кислорода. Отсутствие их в приливно-отливной зоне указывает на то, что они избегают участков дна, где ощущается сильное движение водных масс.

У берегов Англии Винкворт (1932) и Аллен (1962) отмечают следующие сообщества брюхопогих: *Erato*, *Acmaea*, *Turritella*, *Bitium*, *Aporrhais* и др. Кин (1958) приводит примеры очень богатых и разнообразных комплексов моллюсков с берегов Западной Америки. В состав этих сообществ входит и эрато.

Геологическое распространение представителей рода отмечается начиная от эоцена. В обилии встречаются в верхнем эоцене Грузии (Ахалцихский район) и в тортоне Западной Украины.

Род *Trivia* Gray, 1832

Тип рода — *Supraea europea* Montagu, 1815. Атлантический океан.

В настоящее время представители рода встречаются в теплых водах — в средних широтах Атлантического океана и в Средиземном море. Однако они отмечаются и у берегов Великобритании (Винкворт, 1932; Фреттер, 1951; Аллен, 1962).

Раковина у тривий небольшая, вздутая, с притупленными концами, по форме очень сходная с раковинами ципрей. Завиток скрытый. Устье узкое, с широкими и глубокими каналами.

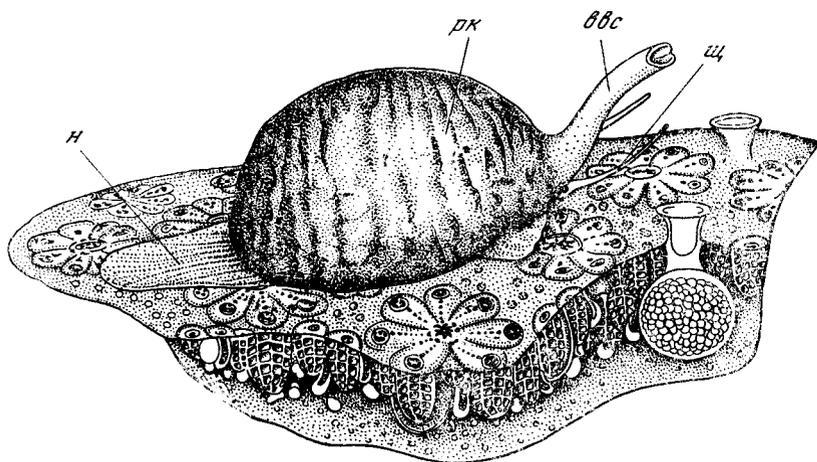


Рис. 39. *Trivia monacha*, ползущая по асцидии *Botryllus schlosseri* (по Фреттер, Грэхему)

вс — вводной сифон; н — нога; рк — раковина; щ — щупальце

Анатомическое строение также сходно с ципреями. Имеется крупная нога (н), вводной сифон (вс), щупальца (щ), расположенные на голове (рис. 39). Подробное описание имеется в работах Грэхема (1949) и Фреттер (1951).

Тривии — раздельнополюе моллюски. Процесс их размножения изучен Лебур (1933а). По данным названного исследователя, тривии откладывают капсулы с яйцами в углубления, которые они просверливают радулой в теле асцидий. *T. monacha*, например, откладывает капсулы в мягкие ткани *Botryllus*.

Тривии — хищники. Способ и процесс питания подробно описаны Грэхемом (1949) и Фреттер (1951). Вводной сифон в отличие от сифона эрато служит в основном для поисков объекта, пригодного для поедания. Хоботок тривий короче, чем у эрато и значительно шире. Кончик его железистый, поверхность покрыта кутикулярным эпителием. В пищеварительной полости тривий Вайсьё (1923) неоднократно обнаруживал остатки растений, фораминифер и различных микроскопических животных. Впрочем, он высказывал предположение, что все это могло попасть туда из пищеварительной полости асцидий, которыми питаются эти хищные моллюски. Тривии, посаженные на поверхность асцидий — *Diplosoma*, *Botryllus* или *Botrylloides* — немедленно выбирают в пищу *Diplosoma*. По Лебур (1933а), тривии питаются большей частью видом *Diplosoma listerianum*. В отличие от эрато тривии

не ищут обязательно ротового отверстия своей жертвы; они непосредственно отрывают куски тела жертвы и поглощают их. Так же, как у эрато, в процессе питания в пищеварительную систему поступает очень большое количество пищевого материала, но некоторая часть его, невоспринятая организмом, тут же выбрасывается обратно.

По Пельзенееру (1926), Винкворту (1932), Грэхему (1949), Фреттер (1951), Кин (1958) и Аллену (1962), тривии встречаются на гравийных и скалистых грунтах.

Глубины обитания, по данным тех же авторов, не превышают 70 м. Чаще всего они заселяют приливо-отливную зону. Тривии, в основном, тепловодные моллюски и обитатели вод нормальной солености.

Сообщества, в которых они встречаются, почти те же, что у ципрей и эрато.

Геологическое распространение представителей рода — начиная с эоцена. Много видов встречается в Западной Европе, Африке, Северной Америке. На территории СССР известны в кайнозойских отложениях южных районов.

#### СЕМЕЙСТВО СУПРАЕЦЕА FLEMING, 1828

##### Род *Cypraea* Linné, 1758

Тип рода — *Cypraea tigris* Linné, 1756. Тихий океан.

В большом разнообразии виды *Cypraea* ныне встречаются в Индийском и Тихом океанах, чаще всего у Филиппинских и Гавайских островов, у берегов Японии и Великобритании (Гриффитс, 1953, 1956, 1959, 1960, 1961; Кэй, 1957, 1960а, б, 1961а, б; Кэй, Клифтон, 1962; Шильдер, 1933, 1959, 1961; Шильдер Ф., Шильдер М., 1962; Кин, 1958; Уорд, 1959, и др.).

Раковины обычно крупной величины (от 10 до 15 см длиной), напоминающие по форме панцирь черепахи, покрытый толстым блестящим слоем. Устье, тянущееся во всю длину раковины, расположено почти центрально и имеет передний и задний каналы. У вершины заднего канала имеется углубление, в центре которого намечается бугорок вершины спирали. У некоторых видов здесь имеется стекловидный наплыв. Устье имеет резкую зубчатость.

Общий вид моллюска дан на рис. 40.

Подробное описание анатомии некоторых видов ципрей (например, *C. caputserpentis*) даны в работе Кэй (1960а). Автор отметил примитивность ряда анатомических особенностей этих моллюсков, в частности незамкнутость полового протока. Особое внимание было уделено изучению радулы, строение и величина которой сильно изменяются в зависимости от возраста и, соответствен-



Рис. 40. *Cypraea tigris* (по Фишеру)

но, от величины самого моллюска. Радула *C. leviathan*, высота которого достигает 55 мм, представлена единым рядом хорошо развитых, массивных зубов [для детального изучения строения радулы Боуэлли (1924) применил химическое окрашивание]. Внешний крайний зуб радулы вытянут горизонтально; центральный образует выступ; внутренний крайний имеет прямоугольную форму с выступающим кончиком.

Ципреи — раздельнополые моллюски. Они обладают весьма интересной особенностью «высиживать яйца», прикрывая их своим телом и раковиной до тех пор, пока появится молодежь (Кин, 1958). Это — своего рода «забота о потомстве».

Относительно полового диморфизма сведения несколько разноречивы: Вайсё (1923) не обнаружил зависимости между внешними признаками животного и его полом. Поппинс (1958), изучив ципрей с берегов Южной Австралии, отметил, что раковины женских особей *C. gracilis* несколько длиннее, шире и выше, чем раковины мужских особей того же вида. Гриффитс (1961), а также Шильдер Ф. и Шильдер М. (1962) определенно указывают на наличие полового диморфизма у ципрей.

По способу питания представителей рода следует отнести к хищникам, несмотря на их малоподвижный образ жизни. Такое сочетание ведет к упрощению строения желудка и в то же время к особой специализации радулы. По Мак-Гинити (1949), *C. spadicea* питается весьма разнообразной пищей: она поедает некоторых моллюсков, асцидий, губок и растительность.

На основании многочисленных данных ранее названных авторов можно сделать следующие выводы относительно экологических условий среды, в которых обитают ципреи.

Грунты, на которых селятся эти моллюски, обычно представлены плотным песчаным, каменистым или скалистым субстратом, часто в области распространения коралловых рифов.

Глубины, на которых они селятся, обычно невелики. У берегов Гавайских островов было отмечено большое разнообразие видов, в основном на глубинах до 70 м. По Хартлайну и Алисону

(1960), у берегов Калифорнии ципреи обитают на глубинах не более 10—15 м.

На основании имеющихся у нас данных можно сделать заключение, что ципреи являются обитателями вод нормальной океанической солености.

Эти моллюски обитают обычно в теплых водах полосы тропиков и субтропиков, но встречаются и у берегов Англии, что объясняется, вероятно, наличием там теплых течений.

Ципреи имеют весьма широкое геологическое распространение, начиная с эоцена. Встречаются в кайнозое Западной Европы и всей Средиземноморской провинции, в верхнем эоцене Парижского бассейна, в миоцене Италии; на территории СССР — в олигоцене Армении и Казахстана, в тортоне Западной Украины.

## НАДСЕМЕЙСТВО DOLIACEA

## СЕМЕЙСТВО CASSIDIDAE HERRMANNSEN, 1845

Род *Cassidaria* Lamarck, 1812

Тип рода — *Vuccinum echinophorum* Linné, 1766. Средиземное море.

В настоящее время представители рода встречаются на побережье Атлантического и Тихого океанов и в Средиземном море.

Раковина с умеренно выдающимся завитком, сложными, ступенчато расположенными килеватыми оборотами и большим высоким последним оборотом. Устье сравнительно широкое, с поверхностным удлинением, сильно изогнутым и не вырезанным на конце узким сифональным каналом. Отворот внутренней губы широкий, гладкий, не прилегающий. Наружная губа по краю слегка утолщена или отвернута, внутри складчатая. Наружная поверхность раковины со спиральными ребрами, несущими ряды бугорков или шипов.

Передняя часть головы образует углубление для хоботка (как у *Vuccinum*). В невытянутом состоянии он лишь слегка выдается вперед. Внутри проходит пищевод. Выворачивание хоботка вызывается напором жидкости из лакунарных пространств тела и сокращением кольцевой мускулатуры. Втягивание осуществляется действием специальных ретракторов.

По Мортону (1958а), кассидарии питаются или морскими сжамми или двустворками. Кроме того, эти хищные моллюски нападают и на морских звезд.

Обитают на поверхности плотного песчанистого или скалистого грунта. Селятся в трещинах скал в волноприбойной зоне, но часто встречаются и на больших глубинах. Обитают в пределах сублиторальной зоны (от 0 до 70 м). По Вальтеру (1893), *C. echinophora* и *C. tyrrhena* встречаются в Атлантическом океане и Средиземном море на глубинах 80—90 м. Являются обитателями теплых морей с нормальной соленостью.

Исследование экологии эоценовых, олигоценовых и миоценовых отложений Веммеля, Латдорфа, Касселя привели Сенеша (1958) к заключению, что предки современных *C. nodosa* плохо переносили колебания солености и жили в основном в сублиторальной зоне.

Они встречаются обычно вместе с такими брюхоногими, как *Teelus*, *Diastoma*, *Natica*, *Ampullina*, *Terebellum*, *Ficus*, *Conus*.

Много видов известно в кайнозое; в эоцене Украины, Грузии, Северного Кавказа, Казахстана. Встречаются также в палеогеновых отложениях Западной Европы, Африки, Северной Америки и Азии.

## ПОДОТРЯД NEOGASTROPODA

## НАДСЕМЕЙСТВО MURICACEA

## СЕМЕЙСТВО MURICIDAE FLEMING, 1828

Род *Murex* Linné, 1758

Тип рода — *Murex pecten* Montfort, 1810. Индо-Тихоокеанская провинция.

Современные представители рода распространены в Тихом, Атлантическом и Индийском океанах, а также в Средиземном море.

Раковины имеют весьма своеобразную форму: обороты умеренно высокие, последний составляет часто до  $\frac{2}{3}$  высоты раковины и имеет удлиненный столбик — сифональную область. Устье продолговато-овальное, с длинным узким задним каналом, без краевого выреза. Наружная губа зубчатая, внутренняя — с широким отворотом. Скульптура наружной поверхности раковины чрезвычайно разнообразна и красива: представлена она многочисленными резкими спиральными ребрами, несущими бугорки и шипы различной формы и величины: иглообразные, загнутые, острые, короткие, длинные или притупленные.

Общий вид моллюска дан на рис. 41.

Мурексы — раздельнополые моллюски. Откладываются капсулы с яйцами образуют или общую массу (*M. trunculus*), или же отдельные гроздья (*M. tuberculatus*). Прозрачная капсула диаметром до 3 мм содержит от 50 до 100 яиц, диаметром 0,15—0,17 мм (Фишер, Раффи, 1933). Капсулы прикрепляются к твердым предметам, камням или раковинам двустворок. Вылупившиеся личинки мурексов проходят пелагическую стадию, затем оседают на дно и начинают вести бентонный образ жизни (Торсон, 1940).

Ведут подвижный агрессивно хищный образ жизни.

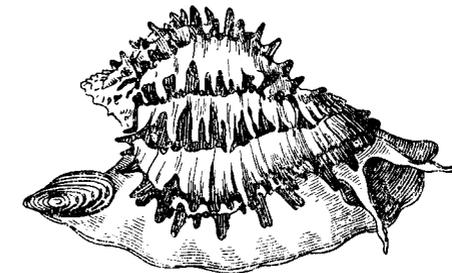


Рис. 41. *Murex radix*.  
Общий вид моллюска  
(по Фишеру)

Представители рода — плотоядные моллюски: питаются мясом двустворок. Интересны наблюдения Уэлса (1958) над *M. fulvescens*. Установлено, что при питании разными видами двустворчатых моллюсков мурекс вскрывает их раковину различными способами. Так, например, створки устриц *Crassostrea virginica* и *Ostrea equestris* он растягивает в стороны, просовывает в образовавшуюся щель хоботок и выедаёт тело. У *Modiolus demissus*, *Mercenaria mercenaria* и *Aequipecten irradians* мурекс обламывает часть края створок трением верхней губы устья своей раковины. За 51 день 8 *M. fulvescens* поглотили 134 *C. virginica*, 6 *Ostrea equestris*, 33 *Modiolus demissus*, 25 *Mercenaria mercenaria* и 6 *Aequipecten irradians*. По А. Смигу (1959), мурексы питаются также гастроподами.

Относительно грунтов, на которых живут мурексы, имеются следующие сведения: *M. tryoni*, *M. beauii*, *M. rufus*, *M. santarosana* встречаются на гравийном, а *M. gemma* на скалистом субстрате (А. Смит, 1959). На скалистом грунте живут также *M. fulvescens* (Уэлс, 1958) и *M. blainvillei* (Сенеш, 1958). Некоторые виды обитают на известняковом, песчаном и песчано-скальном грунтах (Паулус, Марс, 1942; Сенеш, 1958; А. Смит, 1959).

Глубины, на которых встречаются мурексы, обычно невелики — от 25 до 40 м. Однако некоторые виды являются весьма эврибатными. Таков *M. zelandicus*, встречающийся от ламинариевой зоны до абиссальных глубин — 1000 м (Сенеш, 1958). *M. tryoni* известен на глубинах 33—209 м; *M. beauii* найден на глубине от 150 до 330 м. Вертикальное распространение *M. rufus* от 10 до 91 м; *M. santarosana* — 2—55 м (А. Смит, 1959). *M. tarentinus* встречается на глубине от 38 до 95 м; *M. calcar* живет на батинальных глубинах (Сенеш, 1958). Пятнадцать видов мурексов (относящихся к *Murex* s. s.) отмечают Вокс (1963) в Западной Атлантике на глубинах от 20 до 400 м. Наиболее часто они встречаются на глубинах от 80 до 200 м.

Как правило, встречаются в водах только нормальной солёности (Мак-Гинити Дж., 1939), а некоторые виды этого рода, по-видимому, могут переносить также и значительное повышение солёности. Например, *M. turbinatus*, характерный для Персидского залива (Торсон, 1940), по-видимому, переносит колебания солёности от 32 до 40‰.

По Сенешу (1958), предпочитают участки дна с хорошей аэрацией. По Николу (1960), *M. brandaris* при температуре 18° расходует около 24—32 кг/час кислорода.

Мурексы теплолюбивы, живут во всех тропических водах и в некоторых морях умеренного пояса.

У *M. brandaris* и *M. trunculus* отмечено стремление к свету, или фототилия (Коробков, 1950).

В прибосфорском участке Черного моря *M. tarentinus* указан в ассоциации с коралловыми полипами — *Sympodium*, *Cariophilum* и *Virgularia mirabilis*; моллюсками — *Nucula sulcata*, *Venus brongniarti*, *Corbula gibba*, *Turritella communis*, *Gibbula deversa*, *Cyclonassa brusinae*; иглокожими — *Ophiotrix fragilis*; сипункулидой — *Golfingia minuta*; *Sternaspis scutata* и др. (Зенкевич, 1963). Сообщество, которое указывает Вокс (1963) в Западной Атлантике на глубинах до 100 м, включает *Murex*, *Conus*, *Arca*, *Strombus*, *Turritella* и др.

Геологическое распространение рода — от палеоцена доныне. Отдельные представители рода известны в палеогене, нижнем и среднем миоцене Юга СССР.

## НАДСЕМЕЙСТВО BUCCINACEA

## СЕМЕЙСТВО BUCCINIDAE LATREILLE, 1825

Род *Buccinum* Linné, 1758

Тип рода — *Buccinum undatum* Linné, 1758. Бореальная провинция.

Современные представители рода обитают в северной части Тихого и Атлантического океанов и в Северном Ледовитом океане (Форбс, Хенли, 1853; Рандольф, 1899; Винкворт, 1932; Филатова, Зацепин, 1948; Степ, 1955; Аллен, 1962).

Раковина с приподнятой спиралью, сложенной выпуклыми, довольно высокими, хорошо обособленными оборотами. Последний оборот умеренно большой. Устье широкое, овальное. Сифональный вырез широкий, глубокий, отклоненный под углом 40—50° от плоскости устья. Следы нарастания сифонального выреза грубые, расположенные на валикообразной широкой фасциоле, сильно скошенной и ограниченной узким, но вполне отчетливым ребром. Под этим ребром бывает видна неглубокая депрессия. Париеальный канал неотчетливый. Наружная губа без утолщения, у некоторых видов частично (соответственно широкому заднему вырезу) отвернута к спинной поверхности. Внутренняя губа с тонким и широким гладким отворотом. Столбик гладкий. Наружная поверхность разнообразно скульптурированная, часто покрыта спиральными и серповидно изогнутыми, широко расставленными поперечными ребрами, реже гладкая. Крышечка круглая или овальная, концентрическая, с центральным или смещенным к краю ядром.

Голова (гл) небольшая. Она снабжена парой заостренных на концах и сплюснутых в спинно-брюшном направлении щупалец (щ), которые способны сокращаться и вытягиваться. У основания щупалец с внешней стороны заметны глаза, расположенные на небольших возвышенностях (рис. 42). Длинный сифон (сиф) помещается в сифональном выросте раковины, но может вытягиваться из него на значительное расстояние. Через сифон вода поступает в мантийную полость; помимо этого, сифон снабжен чувствительными клетками и выполняет функцию органа осязания. Вправо от основания сифона расположен продолговато-овальный осфрадий (оф) — химический орган чувств. Предполагают, что он играет важную роль, контролируя пригодность для дыхания воды, поступающей к жабрам (ж).

Ротовое отверстие находится на конце длинного хоботка, способного втягиваться в специальное хоботное влагалище.

Пищеварительный канал состоит из глотки, снабженной радулой, пищевода, желудка, средней и задней кишки. На дне спинной

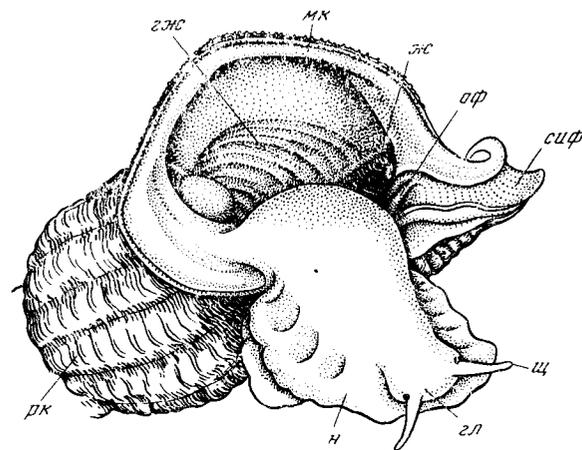


Рис. 42. *Buccinum undatum* (по Фреттер, Грэхему)

гж — гипобранхиальная железа; гл — голова; ж — жабры; мк — мантийный край; н — нога; оф — осфрадий; рк — раковина; сиф — сифон; щ — щупальце

стороны глотки имеется продолговатое возвышение, язык с радулой. Когда моллюск соскабливает радулой пищу, язык несколько выдается наружу через ротовое отверстие. Радула достигает 3 см в длину и состоит из гибкой основной пластинки, на которой расположены зубы. В середине каждого поперечного ряда лежит центральный зуб, вытянутый в поперечном направлении и снабженный на переднем крае 5—6 зубчиками. По бокам от него находится по одному латеральному зубу, маргинальные — отсутствуют. В пищевод открывается узкий проток непарной железы, характерной для всех *Stenoglossa*. У некоторых она ядовита.

Нога (н) большая (рис. 42). Нижняя уплощенная поверхность ее представляет ползательную подошву. Передний конец ноги притуплен, задний заострен. Сокращаясь, нога может значительно менять свою форму. Сзади, на спинной стороне она несет роговой диск — крышечку. Вся передняя часть ноги может вытягиваться и затем прикрепляться к субстрату, пока задняя часть подтягивается к ней.

Представители рода раздельнополые (Фреттер, 1941). Период размножения находится в прямой зависимости от температуры воды. В теплых участках откладывание яиц происходит в весенние месяцы, а в более холодных — в августе и даже в сентябре. Яйца заключены в капсулы, имеющие шероховатые или морщинистые верхние выпуклые поверхности и гладкие плоские ниж-

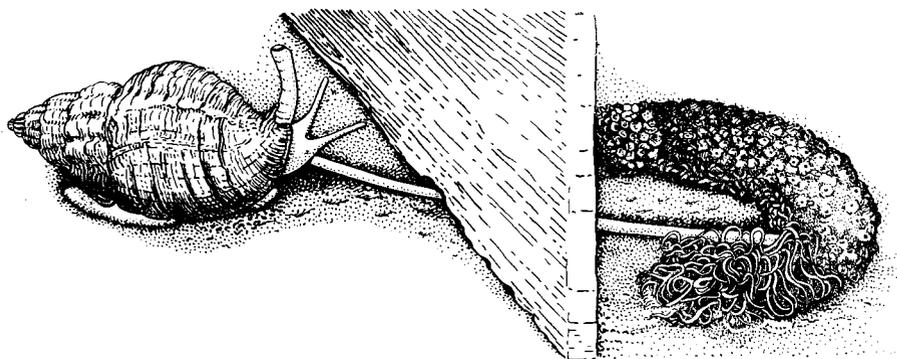


Рис. 43. *Buccinum undatum*, поедающий голотурию (по Фреттер, Грэхему)

ние. Они прикрепляются к подводным предметам, водорослям и, реже, к живым существам. В капсуле начинается развитие всех яиц, но основная масса их служит питательным материалом для нескольких личинок. Из 12—40 яиц полного развития достигают две-три особи. Примечательно, что личинки, развиваясь в яйце, уже проходят стадию велигера. В дальнейшем они, имея трехоборотную раковину, ногу и, обладая большинством признаков вполне сформировавшегося моллюска, прогрызают нижнюю поверхность кокона и покидают его.

Представители рода являются хищниками, питающимися мясом живых двустворок (Мортон, 1958а; Ханкок, 1960), а также других беспозвоночных (рис. 43). По Ханкоку (1960), моллюск не просверливает раковину своей жертвы, как это делают представители семейств Muricidae и Naticidae. Он открывает раковину двустворок, например сердцевидки, с помощью наружной губы своей раковины. Сначала хищник располагается так, что его наружная губа находится вдоль брюшного края сердцевидки. Затем он просовывает наружную губу между створками жертвы и выедаст содержимое.

Некоторые формы встречаются на грунтах всех типов — от илистых до смешанных каменистых. Таковы *B. undatum* и *B. groenlandicum* (Филатова, Зацепин, 1948; Аллен, 1962). Отдельные же виды, например *B. fragile* и *B. hydrophanum*, приурочены только к мягким илистым грунтам.

Букцинумы встречаются на всех глубинах от литорали до псевдоабиссали. По Дерюгину (1915), *B. hydrophanum* распространен в Кольском заливе на глубине около 400 м. Характерными мелководными формами являются *B. groenlandicum* и *B. gracile*. *B. tenue* обычно живет в мелководье, однако в Белом море спуска-

ется до самых больших глубин (Кузнецов, Матвеева, 1948; Степ, 1955; Зенкевич, 1963). Гидальго (1916) указывает *B. undatum* с глубин до 100 м. Глубоководными видами являются *B. angulosum* и *B. hydrophanum*, наиболее крупные представители которых встречаются на очень больших глубинах. *B. angulosum* обычен в глубоководных районах Баренцева, Карского и Сибирских морей (Филатова, Зацепин, 1948). По Степу (1955), *B. undatum* в зависимости от глубины местообитания и характера субстрата дает большое количество разновидностей. Например, *B. undatum littoralis* живет на илистом грунте в верхней части ламинарной зоны; *B. undatum flexuosa* обитает на твердом субстрате; *B. undatum pelagica* является глубоководной формой. Фреттер и Грэхем (1962) указывают для этого вида из британских вод глубины до 2000 м.

Большинство видов — жители морей с нормальной соленостью; однако отдельные виды выдерживают некоторое опреснение. По Фреттер и Грэхему (1962), *B. undatum* может выносить понижение солености до 14‰.

Представители рода — обитатели северных морей. Филатова и Зацепин (1948) выделяют следующие группы: 1. Бореальные виды — *B. undatum*, *B. finmarchianum*; 2. Арктический вид — *B. angulosum*; 3. Арктическо-бореальный вид — *B. fragile*; 4. Арктические циркумполярные виды — *B. groenlandicum*, *B. hydrophanum*, *B. glaciale*, *B. tenue*. Бореальные и арктическо-бореальные виды обитают в тех участках бассейнов, где в летнее время, хотя бы на короткий срок, обеспечена для размножения достаточно высокая температура (на глубине 10—15 м до 14°, на глубине 38 м — до 5°). Такова, например, Чешская губа в Баренцовом море, где в зимний период вода подвергается сильному и длительному охлаждению, а летом испытывает сильное прогревание верхней толщи (Зенкевич, 1963). Однако арктические и циркумполярные виды этого рода не заходят в Чешскую губу (Гурьянова, 1928). Многие виды букцинумов в связи с сезонными колебаниями температуры меняют глубину. Так, например, в Баренцовом море *B. groenlandicum* в осенне-зимнее время из каменистой литорали уходит в сублитораль (Зенкевич, 1963).

Большинство представителей рода обитает в прибрежных участках, подверженных действию прилива, хотя некоторые предпочитают более спокойные воды. Например, *B. undatum flexuosa* и *B. undatum striata* живут в кораллиновой зоне, где скалы меньше подвергаются эрозии (Степ, 1955). Некоторые виды входят в биоценоз зарослей ламинарий и красных водорослей; другие — в биоценоз песчанистого дна, где в обилии находятся пластинчатожаберные моллюски, являющиеся их пищей.

Гандольф (1899) отмечает *B. fischerianum* у Алеутских островов в следующем биоценозе: *Purpura lima*, *Tritonium oregonense*,

*Hiatella rugosa*, *Saxidomus squalidus*, *Modiolus modiolus*, *Mytilus edulis*, *Prototaca staminea*.

Врагами букцинумов являются разные рыбы. Так, например, по Филатовой и Зацепину (1948), *B. tenue* поедается пикшей и отчасти треской. В Англии, Шотландии и Ирландии *B. undatum* является промысловым моллюском.

Представители рода распространены от олигоцена доныне. *B. leucostoma* встречается в миоцене Дальнего Востока, а *B. undatum* — в четвертичных отложениях СССР.

#### СЕМЕЙСТВО NASSIDAE

##### Род *Nassa* Lamarck, 1799 (= *Nassarius* Dumeril, 1805)

Тип рода — *Buccinum arcularium* Linné, 1801. Тихий океан.

Представители рода распространены во всех морях, за исключением полярных. Широко известен вид *N. reticulata*, который встречается в Атлантическом океане, Средиземном, Адриатическом, Мраморном, Черном, Азовском морях (Остроумов, 1896; Зернов, 1913; Милашевич, 1916; Виноградова, 1950, и др.). На атлантическом побережье Англии широко распространены *N. obsoleta*, *N. trivittata* и *N. vibex* (Даймон, 1902, 1905). Из тропической Западной Америки Кин (1958) указывает 33 вида, из них наиболее обычными являются: *N. versicolor*, *N. luteostoma*, *N. tiarula*. С тихоокеанского побережья Америки Мак-Гинити (1935) и Рикеттс и Калвин (1962) отмечают *N. fossata* и *N. tugela*. У берегов Цейлона, по Гердману (1903), встречается *N. acuminata*. *N. fenestrata* — характерный вид Индо-Тихоокеанской провинции (Томлин, 1931). Из северной части Японского моря Хироси (1935) отмечает *N. caerata*.

Раковины изменчивой величины и формы, чаще всего расширенно-веретенообразные с низким завитком и вздутым последним оборотом. Обороты завитка ступенчатые. Устье нерасширенное, наружная губа утолщенная, складчатая внутри, слегка отклоненная, отворот внутренней губы широкий, резко ограниченный. Имеется отчетливый сифональный вырез, расположенный под углом 40—50° к плоскости устья. Пупка нет. Наружная поверхность покрыта резкими поперечными ребрами.

По анатомическим особенностям мало отличаются от букцинумов. Нога (*n*) большая, широкая в передней части и суженная сзади; имеется медиальная бороздка, по обе стороны от которой располагается по одному короткому метаподиальному щупальцу (*млц*). Нога служит не только для движения на субстрате и внутри осадков, но играет большую роль и в процессе размножения — при откладывании яиц (Фреттер, 1941; Рикеттс, Калвин, 1962;

Фреттер, Грэхем, 1962, и др.). Хоботок (*x*) длинный и может сильно вытягиваться. Кончик его обладает сильной присасывательной способностью. Благодаря этому моллюск может прикрепляться к пищевому объекту и при помощи радулы соскребать пищу на расстоянии. Сифон (*сиф*) способен выдвигаться на длину, превышающую длину раковины. Через него поддерживается постоянный вливной ток воды в мантийную полость (рис. 44, 45).

Раздельнополюе. Имеется одна гонада. По Виноградовой (1950), у нас наблюдается внешний половой диморфизм: у самок последний завиток более вздутый и широкий, чем у самцов; кроме того, самки немного крупнее. По Зернову (1913), в Черном море размножение *N. reticulata* начинается обычно при температуре 12—14° и продолжается с мая по июль. Согласно Виноградовой (1961), в сроках размножения этого вида наблюдается индивидуальная изменчивость. По ее данным, *N. reticulata* размножается с февраля до ноября, что резко противоречит данным Зернова. Мак-Гинити (1935) находил кладки насс в феврале, а Рикеттс и Калвин (1962) — в августе. Кладки *N. reticulata* достигают 3—5 мм в высоту (Виноградова, 1961; Фреттер, Грэхем, 1962). Они плотно прикрепляются к водорослям или к другому плотному субстрату при помощи клейкой массы. Кладки *N. fossata*, по Мак-Гинити, имеют 5,5 мм в длину, 3,8 мм в ширину и 1,1 мм в толщину. Весь процесс откладывания яиц и формирования кладки занимает по 12,5 мин. Каждая кладка содержит от 50 до 2000 яиц (Фреттер, Грэхем, 1962) у *N. reticulata* и несколько меньше у *N. incrassata* и *N. pygmaea*. Из яйца развивается свободноплавающая личинка. Пелагическая стадия довольно продолжительная, не меньше 15 дней (Шелтема, 1961; Фреттер, Грэхем, 1962). Шелтема (1961) экспериментально доказал, что при оседании моллюда на дно и для дальнейшего метаморфоза большое значение имеет характер субстрата. Продолжительность жизни нассид от 3 до 10 лет. *N. obsoleta* живет три года (Даймон, 1902; Комфорт, 1957), а *N. reticulata*, по Виноградовой (1961), — от 8 до 10 лет.

Нассы относятся к довольно активным формам бентонных моллюсков. Они обычно глубоко зарываются в грунт, выставив над поверхностью кончик сифона. В таком положении насса может оставаться довольно долго, пока какой-нибудь внешний раздражитель, например запах пищи, не выведет ее из состояния покоя (Виноградова, 1950). Передвигается характерными для брюхоногих ползательными движениями ноги. В поисках пищи моллюск способен проходить значительные расстояния. Как отмечает Мак-Гинити (1935), *N. fossata* находила кусочки мяса на расстоянии 30 м и более от местонахождения моллюска. Для добычи пищи нассы способны ползать даже вверх по вертикальным стенкам опытных сосудов (Мак-Гинити, 1935). Как отмечают исследова-

тели (Мак-Гинити, 1935; Стефенс, 1961; Фреттер, Грэхем, 1962), в двигательной активности наблюдается характерная ритмичность, связанная с приливно-отливными фазами. Во время отлива нассы прячутся под камнями или же зарываются в грунт (в субстрате насса располагается под некоторым углом к его поверхности); лишь одиночные экземпляры сохраняют в отлив активность. При приливе нассы снова начинают передвигаться довольно быстро как на поверхности осадков, так и внутри их. Американский вид *N. obsoleta* имеет максимальную активность при высоком приливе, при низком же уровне прилива передвигается сравнительно мало особей (Даймон, 1902; Фреттер, Грэхем, 1962). Все нассы ночью более активны, чем днем.

По данным большинства исследователей, нассы являются трупопадными формами (Мак-Гинити Дж., 1935; Иванов, 1940; Рикеттс, Калвин, 1962; Стикни, Страйнджер, 1957; Виноградова, 1950, 1961; Шелтема, 1961; Мак-Интайр, 1961; Фреттер, Грэхем, 1962; Тарк, 1963). Питаются мясом различных рыб, моллюсков, крабов, причем поедают его как в свежем, так и уже в разлагающемся состоянии. В опытах Виноградовой (1950, 1961) в рацион *N. reticulata* входило мясо рыб (ершей, султанки, ставриды, анчоуса и др.) и моллюсков (мидий, гребешков, модиолусов). Во время кормления на плоский камень, который лежал на дне аквариума, клали кусочки размельченного мяса. Как только появлялась пища, все моллюски выползали из грунта, устремлялись к пище и начинали ее поедать. Кусочки мяса заглатываются целиком. За время кормления *N. reticulata* проглатывает один за другим 4—5 кусочков мяса, всего весом до 200 мг. Через некоторое время, вероятно наевшись, нассы отходят в сторону и снова закапываются в грунт. В литературе имеются сведения и о хищническом образе жизни некоторых видов насид. *N. reticulata*, по Милашевичу (1916), — хищник, который может просверливать раковины тонкостенных двустворок. К хищным формам относится и *N. fossata* (Рикеттс, Калвин, 1962). Суммируя данные о характере пищи насид, можем заключить, что это — плотоядные моллюски, питающиеся в основном падалью; в отдельных случаях они ведут образ жизни активных хищников (рис. 46). Нассы могут использовать в пищу и органические остатки, содержащиеся в донных осадках. Например, *N. obsoleta*, по Шелтеме (1961), является грунтоядной формой.

Представители рода отличаются весьма высокой эврибионтностью. Поселяются на самых разнообразных грунтах, преимущественно на мягких песчаных и глинистых, а также на водорослях. *N. obsoleta* обитает на илистых и песчаных грунтах, в зоне устричников и водорослей; встречается также на деревянных подводных сооружениях (Даймон, 1902; Стикни, Страйнджер, 1957).

Рис. 44. Анатомическое строение *Nassa reticulata* (по Фреттер, Грэхему)

а — анус; гз — глаз; жс — жабры; мк — мантийный край; н — нога; оп — крышечка; оф — осфрадий; пк — прямая кишка; с — сердце; сиф — сифон; х — хоботок; ц — щупальце

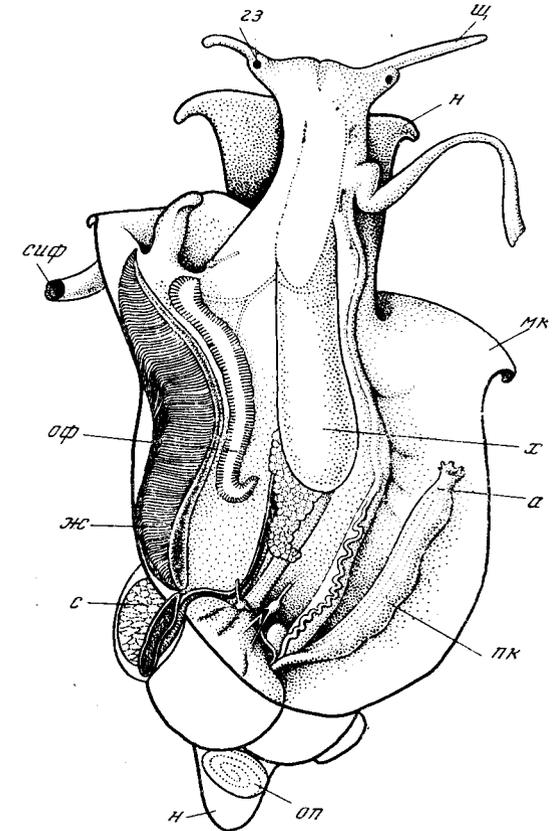
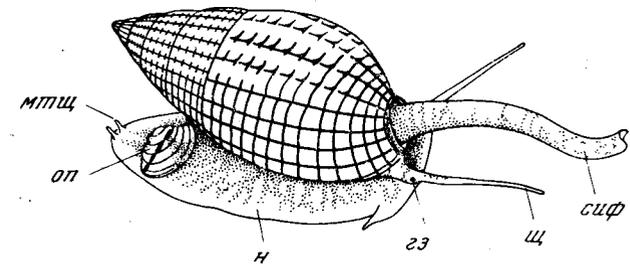


Рис. 45. *Nassa reticulata*. Общий вид моллюска (по Фреттер, Грэхему)

гз — глаз; мтц — метаподиальное щупальце; н — нога; оп — крышечка; сиф — сифон; ц — щупальце



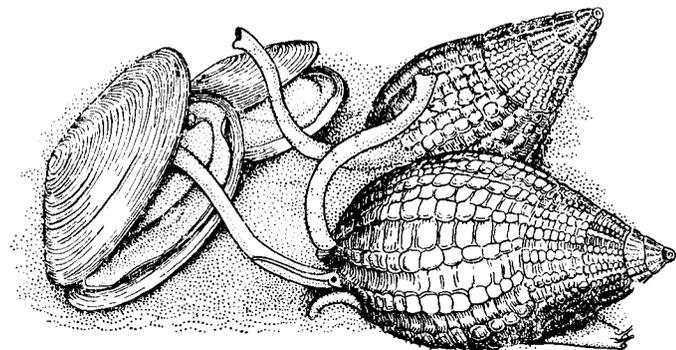


Рис. 46. *Nassia reticulata*, поедающая мертвую *Tellina crassa* (по Фреттеру, Грэхему)

*N. trivittata* встречается на тех же грунтах, что и *N. obsoleta*, за исключением илистых. *N. acuminata*, по Гердману (1903), встречается на мягком голубовато-сером иле с ракушкой. В Черном море *N. reticulata* обитает на песчаных грунтах, ракушечнике и илистом песке (Зернов, 1913; Виноградова, 1950, 1961; Никитин, Турпаева, 1956). На побережье Англии этот вид указывается также с илистого и песчаного дна (Кларк, Милл, 1955; Фреттер, Грэхем, 1962). *N. incrassata* часто образует большие скопления среди камней и в расщелинах скалистых берегов (Фреттер, Грэхем, 1962).

Нассы — преимущественно мелководные формы. *N. obsoleta*, *N. trivittata* и *N. vibex* характерны для литорали атлантического побережья США (Даймон, 1902; Шелтема, 1961). В отдельные годы плотность популяции молоди *N. obsoleta* в литоральных водах достигает 23 000 на 1 м<sup>2</sup> (Шелтема, 1961). *N. acuminata* встречается у берегов Цейлона на 13—15 м (Гердман, 1903). В Черном море *N. reticulata* распространена на глубинах от 1 до 80 м, а у берегов Англии — в приливной зоне (Милашевич, 1916; Гидальго, 1916; Никитин, Турпаева, 1956; Виноградова, 1950, 1961; Гроссу, 1956; Фреттер, Грэхем, 1962). У побережья Японии Хироси (1935) отмечает *N. caerata* с глубин до 160 м. Для *N. incrassata* Торсон (1941) указывает глубины от 0 до 188 м. Кин (1958) отмечает для американских форм нассид глубины до 400 м, в частности для *N. versicolor* — до 30 м, *N. myristicata* — до 40 м, *N. miser* — 250—500 м, *N. guayhasensis* — до 40 м, *N. gallegosi* — 18—100 м, *N. catta* — 36—300 м. Для *N. pygmaea* характерны сублиторальные глубины (Фреттер, Грэхем, 1962).

Представители рода отличаются высокой эвригалинностью и населяют как морские, так и солоноватоводные бассейны. *N. reti-*

*culata*, например, встречается в Атлантике, Средиземном, Черном, Азовском морях, в водах соленостью от 10 до 37‰. На эвригалинность *N. obsoleta* и *N. trivittata* указывает Даймон (1902). В опытах Никитина и Турпаевой (1956) экземпляры *N. reticulata*, пересаженные из черноморской воды в воду с соленостью 14‰, вели себя так же, как и в воде контрольного аквариума. У берегов Великобритании *N. reticulata* и *N. incrassata* живут в участках как с нормальной, так и с пониженной соленостью, причем в последних раковины отличаются меньшей массивностью (Даймон, 1902; Фреттер, Грэхем, 1962).

Относительно газового режима нассид имеются данные Никитина и Турпаевой (1956). В опытах этих исследователей *N. reticulata* продолжительное время жила в воде с ничтожным содержанием кислорода, а в течение семи дней в условиях полного отсутствия кислорода и наличия сероводорода.

В отношении температур нассы также выносливы, хотя большинство видов характерно для теплых морей. По Бэр-Быстрицки (1956), нассы — тепловодные формы. Из тропической Западной Америки Кин (1958) указывает более 30 различных видов. В то же время нассы образуют весьма многочисленные популяции в boreальных морях (Торсон, 1941; Фреттер, Грэхем, 1962, и др.). *N. reticulata* хорошо переносит как понижение, так и повышение температуры. Этот вид размножается обычно при температуре 12—13°, но яйца откладываются и при падении температуры до 10° (Виноградова, 1961).

Прямых данных относительно воздействия динамики вод у нас нет. Как формы прибрежные, нассы, вероятно, хорошо переносят воздействие волн. Имеется указание Мак-Гинити (1935), что *N. fossata* способна преодолевать значительную силу течения при отливе и для добычи пищи проходит иногда против течения расстояние более 30 м.

Нассы входят в состав большинства биоценозов литорали и сублиторали теплых и умеренных морей. В Черном море *N. reticulata* является важнейшим элементом биоценозов песка, ракушечника, скал, устричника, фазеолинового ила (Зернов, 1913; Никитин, Турпаева, 1956, и др.). Кларк и Милл (1955) указывают этот вид в следующем комплексе илистых грунтов: *Thyasira flexuosa*, *Venus casina*, *V. striatula*, *Venerupis rhomboides*, *Donax vittatus*, *Cultellus pellucidus*, *Ensis ensis*, *Cuspidaria cuspidata*, *Cylichna cylindracea*, а Реймонт (1949) в следующем: *Nucula nucleus*, *Lima loscombi*, *Mytilus edulis*, *Modiolus modiolus*, *M. phaseolinus*, *Venus striatula*, *Cultellus pellucidus*, *Hiatella arctica*, *Thyasira flexuosa*, *Cardium echinatum*, *Cylichna cylindracea*, *Hydrobia ulvae*.

В геологической истории нассы известны с эоцена. Весьма многочисленны они в кайнозое Юга СССР.

## СЕМЕЙСТВО COLUMBELLIDAE TROSCHEL

Род *Columbella* Lamarck, 1799

Тип рода — *Voluta mercatoria* Linné, 1758. Индо-Тихоокеанская провинция.

Современные представители рода приурочены главным образом к водам тропического и умеренного поясов. Единственный вид *C. (Astyris) rosacea* указан Филатовой и Зацепиным (1948) из северных морей СССР. Однако нужно отметить, что в «Основах палеонтологии» (1960) указанный подрод *Astyris* Adams, 1853, принят как самостоятельный род.

Представители рода обитают ныне по всему западному побережью Африки от Канарских островов до о-ва Св. Елены. В Атлантическом океане *C. cribraria* указана также у Антильских островов и в заливе Мальдонадо устья р. Ла-Плата. В Тихом океане у берегов Америки этот вид встречается от Калифорнийского п-ва до Галапагосских островов. Кроме того, несколько видов колумбелл отмечены в Новой Каледонии. Таковы: *C. versicolor*, *C. flava*, *C. ligula*, *C. tringa*, *C. troglodytes*, *C. gracilis*. Большое количество видов отмечено в Аравийском море в Аденском, Персидском и Оманском заливах и у берегов Индии (Долл, 1893б; Мелвилл, 1903; Лами, 1941; Рисбек, 1954). *C. rustica* встречается в Средиземноморской провинции — в Эгейском, Адриатическом и Черном морях (Бюкуа и др., 1887—1888).

Раковины небольшие, толстостенные, с невысоким завитком и крупным, расширенным коническим последним оборотом, иногда имеющим пологую депрессию в средней или верхней части. Наружная губа с внутренним утолщением и зубчатостью. Внутренняя губа и ее отворот с зубчиками, бугорками или складочками. Наружная поверхность раковины гладкая или с тонкой спиральной скульптурой.

Сведения по анатомии *C. versicolor* имеются в работе Рисбека (1954).

Голова (г) небольшая и снабжена парой длинных щупалец (щ). Последние в средней своей части с внешней стороны несут слабо выпуклые глаза. Сифон (сиф) довольно длинный. У его основания начинается хорошо развитый осфрадий, который так же, как жабры, тянется до перикардия. Жабры состоят из треугольных, довольно выпуклых листочков. Ротовое отверстие моллюска находится на конце длинного хоботка. Пищеварительный канал состоит из глотки, снабженной радулой, пищевода, желудка и короткого кишечника, заканчивающегося анусом. Радула насчитывает сотни рядов хорошо развитых зубов, из которых функционируют только 20. Каждый ряд состоит из одного, слабо развитого

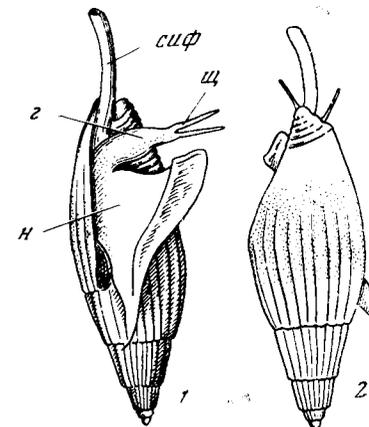


Рис. 47. *Columbella gracilis* (по Рисбеку)

1 — вид с брюшной стороны; 2 — вид со спинной стороны; г — голова; н — нога; сиф — сифон; щ — щупальце

центрального, и двух, усложненных боковых зубов. Пищевод расширен в передней части, далее суживается и вновь расширяется, переходя в желудок. Помимо слюнных желез, в пищевод открывается проток непарной железы. Почка расположена около перикардия с правой стороны в глубине мантийной полости.

Нога (н) животного довольно большая. Передний ее конец усечен, задний — заострен. Сзади, на спинной стороне, нога несет маленькую роговую крышечку (рис. 47).

Колумбеллы раздельнополые (Рисбек, 1954).

Относительно питания имеются сведения Рисбека (1954). В желудке *C. cribraria*, помещенной в сосуд вместе с икромечущим стромбусом, было обнаружено 400 эмбрионов последнего.

Встречаются на песчаных и скалистых грунтах. Так, по Доллу (1893а), *C. mercatoria* указана с илистого дна устья р. Ла-Плата (Южная Америка), а *C. cribraria* — со скалистых грунтов Аденского залива (Лами, 1941). Колумбеллы приурочены в основном к небольшим глубинам — к различным частям литорали. Например, в Атлантическом океане и в Средиземном море *C. rustica* встречается на глубине до 20 м (Бюкуа и др., 1887—1888), а *C. cribraria* — у самого берега, на скалах Аденского залива (Лами, 1941).

Большинство видов — жители морей с нормальной соленостью; однако отдельные формы могут жить при пониженной или при повышенной солености. Так, *C. rustica* живет в Черном море, а *C. cribraria* — в устье р. Ла-Плата при низкой солености. *C. pardalina* и *C. versicolor* обитают в Оманском и Персидском заливах Аравийского моря при солености, повышающейся до 38—40‰.

Колумбеллы теплолюбивы, обитают в морях тропического и умеренного поясов. Геологическое распространение рода — миоцен — ныне. Многие виды известны в СССР, Западной Европе, Северной Америке, Индонезии.

## НАДСЕМЕЙСТВО VOLUTACEA

## СЕМЕЙСТВО OLIVIDAE

Род *Olivella* Swainson, 1835

Тип рода — *Oliva dama* Mawe, 1883. Тихий океан.

Наибольшее число современных видов указывается у берегов Западной Америки (Кин, 1958). Известны они также у берегов Японии, Австралии, Индии. Наибольшего развития представители рода достигают вдоль Тихоокеанского побережья США, Канады и Южной Аляски. Известны они также у берегов Перу, однако совершенно отсутствуют у Чили. Олсон (1956) приводит около 20 видов этого рода, обитающих у атлантических берегов Флориды, Мексики, Панамы, Венесуэлы, Аргентины и Кубы.

Раковина небольшая, яйцевидно-удлиненной формы, с заостренной спиралью, с небольшим количеством плоских оборотов. Завиток довольно высокий и заостренный. Устье, слегка расширенное спереди и суженное сзади, оканчивается углубленным каналом. Наружная губа гладкая, без усложнений, внутренняя губа пересечена косыми складочками в количестве от 3 до 5. Имеется хитиновая крышечка, закрывающая устье. В некоторых случаях наблюдается сильная изменчивость как формы раковины, так и окраски ее (Столер, 1960). Размеры раковин во многих случаях зависят от гранулометрического состава грунта: на крупнозернистом песке мелкие экземпляры почти всегда отсутствуют.

Голова не обособлена от туловища, и граница ее с последним определяется местонахождением радульного мешка. По Олсону (1956), во время захватывания пищи мускулистый радульный мешок вытягивается наподобие хобота, терка радулы широкая и короткая, не менее как с 50 зубцами. Зубы радулы очень скоро изнашиваются, но заменяются новыми, нарастающими сзади. Центральные зубы острокопечные, а латеральные имеют непостоянную форму: они могут быть остроконечными, плоскими или с закругленными краями. Щупальца и глаза на голове отсутствуют (Мортон, 1958а). Ротовое отверстие находится на вентральной стороне короткой ноги. Передняя ее часть, проподий, отделен от задней, метаподия, глубокой поперечной бороздой, а сама передняя часть — иногда бывает расширена и образует выросты, наподобие щупалец. Метаподий обычно закруглен и укорочен.

Половой диморфизм почти не наблюдается, но самки крупнее самцов.

Способы передвижения весьма разнообразные: они ползают по поверхности грунта, плавают, взмахивая краями метаподия и за-

рываются в песок, сообщаясь при этом с окружающей средой посредством вводного канала (Мортон, 1958а).

Пищей в основном служат фораминиферы, мелкие ракообразные, как, например, *Ostracoda*, *Copepoda* и мелкие двустворки *Ervillea* и др. В свою очередь, оливеллы служат пищей своим более крупным сородичам — оливам. Олсон (1956) сообщает об одном наблюдении, проведенном им во время отлива на обнаженном дне у берегов Эквадора. Во время отлива на песке осталось очень много *Olivella semistriata*, которые ползали по дну или зарывались в песок. Находящиеся здесь же в значительно меньшем количестве *Oliva undatella* подползали к ним, покрывали своей ногой и затем целиком заглатывали. В желудке оливок маленькие оливеллы еще некоторое время не умирали и, будучи извлеченными оттуда через короткий промежуток времени, продолжали нормально жить.

Сведения относительно характера грунта, глубин обитания, газового, солевого и температурного режимов, при которых живут оливеллы, имеются в ряде работ (Вальтер, 1893; Шенк, 1945; Олсон, 1956; Уэлс, 1957; Мортон, 1958а). Они живут на песчаном грунте в чистой воде, в тех местах, где происходит значительное движение водных масс. В основном эти моллюски живут в мелководье. Во время отлива они собираются группами, а с началом прилива снова расползаются.

По Шенку (1945), у берегов Калифорнии оливеллы часто встречаются в сообществе с многочисленными и разнообразными двустворчатыми и брюхоногими моллюсками: *Mytilus*, *Hyatella*, *Actaea*, *Littorina* и др. Тот же автор обнаружил *O. biplicata* и *O. baetica* на глубинах 225 м, при температуре придонного слоя воды 16,6°. По Малароде (1956), оливеллы являются типичными морскими организмами, живущими в тропических и субтропических морях.

Представители рода распространены начиная с верхнего мела. Много видов встречается в среднем эоцене Украины, в верхнем эоцене Грузии; в кайнозое Западной Европы, Вест-Индии, Индии, Японии, Северной и Южной Америки.

## СЕМЕЙСТВО MITRIDAE

Род *Mitra* Martyn, 1784

Тип рода — *Mitra tessellata* Martyn, 1784. Индо-Тихоокеанская провинция.

Представители рода широко распространены в Индо-Тихоокеанской провинции, у берегов Австралии, Цейлона, Индии, Африки, Таити, Гавайских и Филиппинских островов, Полинезии; меньше

количество видов встречается в Панамской области, в Атлантическом океане. Они известны также в Средиземном и Мраморном морях (Мелвилл, 1888; Остроумов, 1896; Долл, 1921; Кин, 1935; Даллес, Хартлайн, 1935; Кейт, 1962а, б; Чэтфилд, 1964).

Раковины от небольшой до значительной величины, высокие, с удлинённым завитком и высоким, умеренно выгнутым последним оборотом. Устье сильно суженное сверху, с широким, слегка скошенным и умеренно глубоким сифональным вырезом. Наружная поверхность гладкая или с поперечными и спиральными ребрами, иногда со спиральными струйками или рядами мелких углублений.

У представителей рода отмечается половой диморфизм: самки заметно крупнее самцов, но по численности особей в популяциях преобладают самцы (Пельзенеер, 1935).

Митры — активные моллюски; они свободно ползают по поверхности донных осадков или зарываются под скалы (Кин, 1958; Кейт, 1962б). Распространение популяций этих моллюсков происходит, однако, главным образом в личиночной стадии, когда пелагическая трохофора разносится течениями на значительные расстояния (Алли, Шмидт, 1951).

Населяют различные грунты, преимущественно песчаные. Остроумов (1896) отмечает *M. littoralis* в Мраморном море на литоральном песке с камнями. *M. crebulirata* и *M. pyramidalis* на побережье Цейлона указываются с песчаного дна с кораллами и ракушей (Гердман, 1903), а *M. swainsoni* у берегов Калифорнии — с илистого (Даллес, Хартлайн, 1935). *M. tristis* и *M. dolorosa* встречаются под камнями в зоне литорали (Кин, 1958). Для рода *Mitra* в целом Кин (1963) указывает скалистые грунты, а для *M. lens* — песок и скалы. На песчаном дне встречаются также *M. erythrogramma* (Сфон, 1960), *M. tiarella*, *M. coffea* (Кейт, 1962б). Последние два вида указываются также под скалами, мертвыми кораллами на кораллово-галечном грунте.

Среди представителей рода имеются виды и мелководные, и глубоководные, но они проникают обычно не глубже 200 м. *M. littoralis* характерна для глубин до 20 м (Остроумов, 1896), *M. pyramidalis* встречается от 7 до 15 м, *M. crebulirata* — от 30 до 100 м (Гердман, 1903). *M. zaca* указывается на глубинах 10—40 м (Даллес, Хартлайн, 1935; Кин, 1958). Кин (1958, 1963) приводит глубины для следующих видов с побережья Америки: *M. mexicana* — 100—130 м, *M. solitaria*, *M. belcheri*, *M. hindsi* до 50—60 м, *M. lignaria* — 25 м, *M. muricata* — до 12 м. Для литорали характерны также *M. lens*, *M. rupicola*, *M. dolorosa*, *M. tristis* и др. На побережье Гавайских островов мелководными являются виды *M. coffea* (3—35 м), *M. tiarella* (7—35 м); более глубоководным — *M. emersoni* — 10—60 м (Кейт, 1962б).

Митры — теплолюбивые моллюски. Большинство видов встречается в тропических и субтропических областях. Гердман (1903) указывает для местонахождений *M. crebulirata* и *M. pyramidalis* температуру около 27°.

Живут в водах с нормальной морской соленостью, однако некоторое понижение солености переносят. Об этом свидетельствует наличие их в Мраморном море. Даллес и Хартлайн (1935) проводили наблюдения над особями *M. zaca*, помещенными в аквариум с водой пониженной солености. Две особи из трех погибли очень быстро, одна же прожила и нормально развивалась и росла в течение двух лет. Следует отметить, что в аквариум поступала вода неотфильтрованная; температура также не контролировалась. Таким образом, некоторые представители рода могут переносить пониженное содержание солей в воде.

Хорошо реагируют на свет и благодаря этому их собирают при помощи фонаря (Сфон, 1960). Этот же автор указывает, что *M. erythrogramma* переносит и довольно сильные течения.

Для биоценотической характеристики приводим данные Гердмана (1903) и Чэтфилда (1964). Согласно первому автору, на побережье Цейлона *M. crebulirata*, *M. militaris* и *M. pyramidalis* встречаются в комплексе с *Cerithium armatum*, *C. citrinum*, *Strombus pulchellus*, *Natica albumen*, *Pleurotoma tigris*, *Nassa* sp.

В Средиземном море, по Чэтфилду, *M. ebenus*, *M. tricolor* отмечаются вместе со следующими моллюсками: *Patella caerulea*, *Gibbula divaricata*, *G. adansonii*, *Rissoa splendida*, *Littorina neritoides*, *Aporrhais pes-pelecani*, *Cerithium vulgatum*, *C. rupestre*, *Bittium reticulatum*, *Murex trunculus*, *Nassa incrassata*, *Columbella rustica*, *Conus mediterraneus*, *Arca noae*, *Barbatia barbata*, *Mytilus galloprovincialis*, *Chlamys distorta*, *Lima lima* и др.

В геологической истории митры известны с палеоцена. На территории СССР встречаются в торфоне Западной Украины; указываются также из миоцена Западной Европы, Африки, Индии, Индонезии, Восточной Азии, Северной и Южной Америки, Австралии, Новой Зеландии.

## НАДСЕМЕЙСТВО CONACEA

## СЕМЕЙСТВО CONIDAE SWAINSON, 1840

Род *Conus* Linné, 1758

Тип рода — *Conus marmoreus* Linné, 1758. Индо-Тихоокеанская провинция.

Представители рода *Conus* (в широком его понимании) распространены во всех теплых океанических водах, достигая наибольшего развития и разнообразия в области субтропиков и тропиков, и лишь небольшое количество видов встречается в бореальных широтах на побережье Атлантического (Бискайский залив) и Тихого океанов (Кип, 1937).

Раковины очень варьируют по величине — от нескольких миллиметров до 30—40 см в высоту. Форма — коническая с невысоким завитком. Обороты перекрывающиеся, ступенчатые, с гладкими или слегка бугорчатыми краями. Последний оборот составляет  $\frac{4}{5}$  высоты всей раковины. Устье узкое с параллельными краями и сифональной выемкой впереди. Наружная поверхность раковины гладкая или бороздчатая (рис. 48).

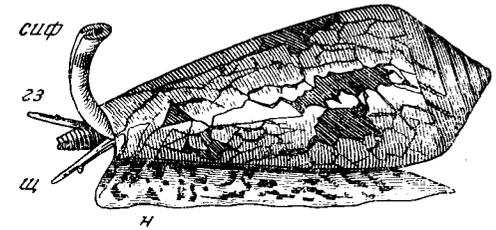
Анатомическое строение тела является типичным для хищных брюхоногих надсемейства *Conacea*. Особенно специфично устройство пищеварительной системы, описание которой нами приводится ниже, при рассмотрении способа питания.

Конусы — раздельнополые моллюски. Коно (1959а) наблюдал процесс откладывания яиц у различных видов конусов. Обычно около 15 000 яиц, диаметром 125—200 мк, находится в капсулах, которые прикрепляются к плотным предметам. Если таковых на песчаном дне не оказывается, то несколько пустых капсул, откладываемых прямо в песок, служат якорем для остальных, содержащих яйца. Располагаясь кустообразно, они на 5—6 см возвышаются над поверхностью грунта. Для некоторых видов Коно описано развитие зародышей внутри яйцевой капсулы: дробление яйца происходит на первый — третий день после откладывания; на второй — шестой день зародыши уже находятся в стадии трохофор, а на шестой — десятый — в стадии велигера. В течение некоторого времени (весьма различного для разных видов) велигер конусов ведет свободноплавающий образ жизни и, несколько дней спустя, опускается на грунт.

Конусы — хищники. Особый интерес представляет способ питания и связанное с ним сложное строение пищеварительной системы. По Абботту (1948), Коно (1956), Рю, Сиами (1958) и Сондерсу (1959) на переднем крае удлиненной головы, несущей щупальца (*щ*) с глазами (*гз*), имеется удлиненное ротовое отвер-

Рис. 48. *Conus textile* (по Фишеру)

гз — глаз; н — нога;  
сиф — сифон; щ — щупальце



стие, из которого высовывается мускулистый хоботок, имеющий форму трубочки. Хоботок обычно находится в сокращенном состоянии, внутри полого удлиненного отдела головы, но при падении на жертву он мгновенно вытягивается. В полость хобота открывается радульный аппарат, содержащий два ряда гарпуновидных зубов. Центральные и латеральные зубы на радуле отсутствуют, сохраняются лишь маргинальные, на которых отдельные зубцы не связаны друг с другом. Внутри каждого зуба проходит канал, по которому стекает яд, выделяемый особой железой. Для мелких организмов, которыми питаются конусы, он смертелен. Процесс переваривания пищи начинается уже в глоточной полости. Яд некоторых видов конусов может быть смертельным даже для человека. Предполагается, что яд конусов парализует мускулатуру.

У берегов Гавайских островов наблюдения Кона (1959б, в) показали, что *C. striatus* способен нападать даже на некоторых рыб: *Kuhlia sandvicensis* и *Entomacrodus marmoratus*. В тот момент, когда с помощью осфрадия определяется приближение жертвы, конус высовывает хоботок. Стимулом для выпуска жала (сильно развитого зуба радулы) является прикосновение хоботка к жертве. В этот момент ядовитое жало высовывается и поражает рыбу или другой живой организм. Далее сокращением хоботка жертва подтягивается гарпуновидным зубом радулы. Диаметр рта при этом сильно увеличивается (до 2 см), жертва втягивается в глоточную полость и уже частично переваренная поступает в желудок. Проверка пищеварительного тракта у 2000 конусов привела Кона (1959в) к выводу, что большинство из них питается червями (полихетами), другими брюхоногими, а также, как *C. striatus*, *C. obscurus* и *C. catus*, питаются исключительно рыбами. Алперс (1933), наблюдая конусов у берегов Неаполя, обнаружил, что они в большом количестве поедают аннелид. Конусы служат пищей осьминогам, морским звездам и крабам.

По Симроту (1881), конусы живут зарывшись в грунт. Этот автор следующим образом описывает процесс зарывания моллюска: нога (*н*) животного сворачивается в трубку и вонзается в

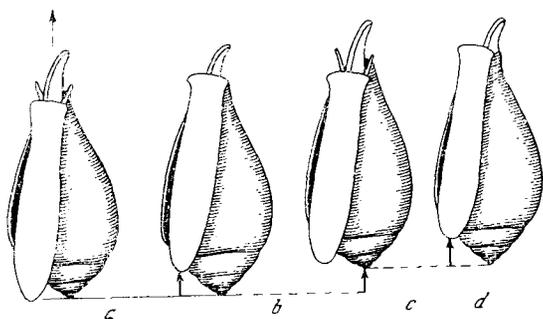


Рис. 49. Процесс передвижения конусов.  
Вид снизу, через стекло (по Веберу)

грунт, расчищая место для раковины. Закопавшись, животное выставляет наружу сифон (*сиф*), направляющий ток воды в мантийную полость. Поступающая вода все время омывает жабры и осфрадий, который у конусов очень высокоспециализирован — с помощью этого органа животное определяет местоположение пищи. По Веберу (1924), конусы живут на поверхности грунта и довольно подвижны. Процесс передвижения происходит следующим образом: сначала вперед плавно выдвигается нога, а затем при помощи сильного сокращения мускулов толчком подтягивается раковина (рис. 49). По Кону (1959в), некоторые виды конусов (*C. repnaseus*) в течение дня лежат, зарывшись в песок, а ночью передвигаются по поверхности субстрата.

Относительно грунтов, на которых обитают конусы, имеются следующие сведения. По Вальтеру (1893), эти моллюски обитают на песчаном и илесто-песчаном грунте, часто под камнями и скалами; по Граффе (1903), на песчано-каменистом грунте, поросшем водорослями (у Триеста); по Доллу (1910), *C. arcuatus* обитает на илестом грунте (берега Калифорнии и Панамы), *C. edaphus* и *C. sanguinolaris* — на скалистом грунте (берега Мексики и Эквадора); по Ватове (1928), на песчано-скалистом грунте, поросшем водорослями (берега Италии); по Кону (1959а, в), большое количество различных видов конусов было собрано на песчаном и гравийном грунтах под коралловыми рифами (Цейлон) и на уступах скал (Гавайские острова). Таким образом, конусы обитают на самых разнообразных грунтах: песчаных, илесто-песчаных, гравийных, каменистых и скалистых.

Глубины обитания конусов, по Вальтеру (1893), колеблются в пределах от 1 до 110 м; по Ватове (1928) и Штармюлеру (1955), они живут на скалистой литорали, поросшей водорослями (берега Италии); по А. Смиту (1959), *C. mazei* отмечается на глубинах

100—400 м (у берегов Кубы и Малых Антильских островов), а *C. flavenescens* — на глубинах 50—280 м (у мыса Гаггерас); по Кону (1959а, в), огромное разнообразие конусов отмечается на уступах скал, обнажающихся при отливе, на коралловых рифах и песчаных участках прибрежной зоны тропического моря (Цейлон и Гавайские острова). По-видимому, конусы предпочитают небольшие глубины и лишь некоторые виды спускаются до 400 м.

Исходя из сказанного, естественно предположить, что подавляющее большинство видов конусов заселяет хорошо аэрируемые участки дна с сильным движением и циркуляцией воды и достаточным количеством кислорода.

По данным всех авторов, конусы являются обитателями вод нормальной солености и, по-видимому, не переносят ее понижения.

Относительно температурного режима, который предпочитают эти моллюски, можно отметить следующее: по Абботту (1948), Хартлайну и Стронгу (1955), Кин (1958) и др. конусы являются обитателями исключительно тропических вод и лишь некоторые немногочисленные виды переносят понижение температуры воды до 19°. Лишь немногие виды конусов проникают в моря сравнительно умеренной зоны. Так, в Средиземном море встречается *C. mediterraneus*. Таким образом, конусы — исключительно теплолюбивые моллюски. По данным всех названных авторов, конусы встречаются почти во всех сообществах моллюсков мелководной зоны в полосе тропиков.

Представители рода имеют очень широкое геологическое распространение во всем мире, начиная от мела доныне. На территории СССР известны в палеогеновых и неогеновых отложениях южных районов.

#### СЕМЕЙСТВО TEREBRIDAE ADAMS, 1858

##### Род *Terebra* Adanson, 1757

Тип рода — *Buccinum subulatum* Linné, 1767. Побережье Филиппинских островов.

В настоящее время представители рода обитают в тропических и субтропических морях.

Раковина высокая, башенкообразная, узкая, многооборотная и достаточно толстостенная. Последний оборот высокий, устье небольшое, округлой или четырехугольной формы. Имеется глубокий сифональный вырез и валикообразная фасциола. Столбик с одной-двумя складочками. Шов ложный. Наружная поверхность раковины гладкая.

Пищеварительная система имеет такое же строение, как и у конусов (Иванов, 1940). Зубцы радулы тоже снабжены каналами,

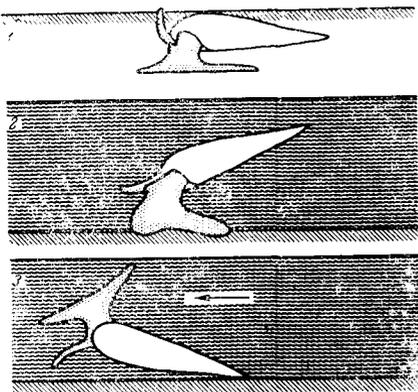


Рис. 50. Процесс зарывания *Terebra sallcana* в грунт (по Корникуру)

по которым стекает ядовитая жидкость, вырабатываемая особыми железами. С помощью этого яда теребры поражают мелкие живые организмы.

Образ жизни *T. sallcana* наблюдал Корникер (1961). Это маленький гладкий моллюск, 5 см длиной, встречается в приливно-отливной зоне у берегов Мексики. Обычно он зарывается в грунт при помощи ноги и выставляет наружу сифон.

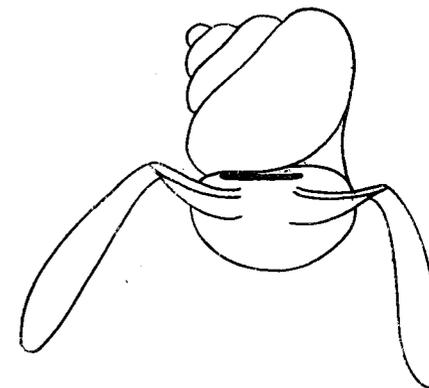
На рисунке изображен процесс зарывания моллюсков в грунт. Когда вода при отливе отступает, брюхоногое зарывается в мягкий песок, сообщаясь с наружной средой посредством сифона (рис. 50, 1). Во время прилива особь резкими толчками выбирается на поверхность грунта и, опираясь на ногу, высоко поднимает свою башенкообразную раковину, которая располагается под углом  $45^\circ$  (рис. 50, 2). Далее животное резким движением переворачивается ногою кверху, и, действуя ею, как парусом, волочится по дну силой наступающей воды. Таким способом животное может перемещаться на значительные расстояния (рис. 50, 3).

Живут теребры, как уже было сказано, на мягких песчаных грунтах, на небольших глубинах, в приливно-отливной зоне. Предпочитают нормальную соленость, хорошую аэрацию и много света. Места их обитания характеризуются сильным движением водных масс (Мелвилл, 1871—1872; Маррат, 1874; Флук, 1905; Абботт, 1954а; Корникер, 1961).

Мелвилл (1871—1872) у берегов Флориды отмечает сообщество: *Terebra dislocata*, многие виды *Oliva*, *Conus*, *Cypraea*, *Cerithium*, *Vermetus*, *Fissurella*. Из пластинчатожаберных встречаются несколько видов *Tellina*, *Chama*, *Cardita*.

Представители рода имеют весьма широкое распространение, начиная от верхнего мела до настоящего времени.

## ОТРЯД OPISTHOBRANCHIA



## ПОДОТРЯД ТЕСТИВРАНХИА

## НАДСЕМЕЙСТВО АСТЕОНАСЕА

## СЕМЕЙСТВО АСТЕОНИДАЕ ORBIGNY, 1842

Род *Acteon* Montfort, 1810

Тип рода — *Voluta tornatilis* Linné, 1767. Средиземное море.

Представители рода — морские моллюски, встречающиеся во многих как холодных, так и теплых морях (Бюкуа и др., 1887—1888; Кэмпбелл, 1896; Келси, 1898; Пост, 1899; Винкворт, 1932; Рикеттс, Калвин, 1962; Степ, 1955; Кин, 1958).

Раковина от небольшой до значительной величины, удлинено-овальной формы, с отчетливым, слабо углубленным швом. Последний оборот большой, высокий, выпуклый, с необособленным основанием. Устье удлиненное, ушкообразное, сильно суженное вверху, почти правильно закругленное и цельное внизу. Наружная губа незначительно выпуклая, почти вертикальная. Столбик с одной, немного скошенной складкой. Наружная поверхность раковины с плоскими, оближенными, волнистыми или зубчатыми по краям спиральными ребрами. Крышечка роговая.

Моллюск имеет большую широкую голову, впереди рассеченную на две части, с парой широких листовидных щупалец позади раковины. Мантия сильно развита. Задний ее край продолжается в длинный придаток, который, не помещаясь в раковине, может охватывать ее снаружи несколько раз. По краям мантии расположены железы, секрет которых токсичен для мелких животных. Нога крупная, расширенная в передней части, с щупальцевидными придатками (Иванов, 1940; Фреттер, Грэхем, 1962). Пищеварительная система детально изучена Фреттер (1938). Пищеварительный канал состоит из глоточной полости, в которую открывается пара слюнных желез, пищевода, желудка с протоками пищеварительной железы и спирально закрученной кишки. Радула снабжена шиповидными зубами, которые служат для захвата и проведения в пищевод мелких пищевых частиц. По сравнению с другими представителями подотряда хорошо развит желудок. Прохождение пищи через пищеварительный тракт осуществляется сокращением мышц, реснитчатые же токи служат для проведения жидкостей, слизи и самых мелких частиц. Жабры с осфрадием помещаются в верхней части мантийной полости.

Представители рода гермафродиты. По Хидли (1893), *A. punctocaelatus* размножается в июне; откладывает половые продукты в корнях морской травы в течение июня, июля и августа. Яйца находятся в капсулах, завернутых в спираль. Внешне они напоминают раковины взрослого животного.

Ведут зарывающийся образ жизни (Хидли, 1893). Как и все представители подотряда, актеоны являются хищниками. Об этом свидетельствует и наличие ядовитого секрета.

Обитают главным образом на песчаных грунтах (Фреттер, 1938). *A. punctocaelatus* отмечен Рикеттсом и Калвином (1962) из заболоченной бухты Ньюпортского залива (Калифорния).

Представители рода обычно живут в приливно-отливной зоне до глубины 80 м. Гидальго (1916) указывает *A. pusillus* с глубины 100 м, *A. globulinus* — с 200 м. *A. traskii* отмечается с глубины до 31 м (Кин, 1958), *A. punctatus* и *A. floridanus* — от 2 до 11 м (Симпсон, 1887). В Средиземном море *A. tornatilis* встречается на глубинах от 20 до 80 м, в зоне ламинарий и кораллов (Бюкуа и др., 1887—1888; Гидальго, 1916). Более глубоководными являются *A. panamensis* и *A. punctocaelatus* (Симпсон, 1887; Хидли, 1893). Последний вид, по мнению Хидли, выходит к берегу для откладки яиц. Наиболее глубоководным видом считается *A. exilis*, который встречен у берегов Англии на глубине 2211 м (Степ, 1955).

Актеоны — типичные морские моллюски. Однако *A. punctocaelatus*, по-видимому, может существовать в болотных условиях.

Представители рода живут в бореальных и умеренных водах. Отдельные виды встречаются в различных биоценозах. *A. tornatilis* у берегов Англии попадает в ассоциации с *Ostrea edulis*, *Lucina borealis*, *Taras rotundata*, *Cyprina islandica*, *Corbula gibba*, *Calyptraea chinensis*, *Buccinum undatum*, *Scaphander lignarius* и другими моллюсками (Степ, 1955). По Бэческу и др. (1957), этот же вид в Средиземном море встречается с *Glycymeris violacescens*, *Cardium tuberculatum*, *Spisula subtruncata*, *Ensis ensis*, *Lentidium mediterraneum*, *Nassa mutabilis*, крабами, червями, ежами и др.

Представители рода известны от верхнемелового времени до наших дней. *A. semistriatus* является характерным видом для тортон Украины.

## СЕМЕЙСТВО SCAPHANDRIDAE

Род *Scaphander* Montfort, 1810

Тип рода — *Bulla lignaria* Linné, 1760. Средиземное море.

Современные представители рода встречаются как в холодных, так и в умеренных водах. Бореальным видом является *Sc. punctostriatus* (Филатова, Зацепин, 1948; Степ, 1955). Более широко распространен *Sc. lignarius*, который живет как в северных водах, так и в водах умеренного пояса (Форбс, Хенли, 1853; Бюкуа и др., 1887—1888; Гарстенг, 1890; Степ, 1955). У берегов Ирана, в Пер-

сидском и Оманском заливах обитает *Sc. bushirensis* (Мелвилл, 1906).

Раковина овальная, расширенная в передней части и суженная сверху. Устье высокое, с угловатым выступом в верхней части. Макушка обычно погруженная. Поверхность раковины несет спиральную скульптуру. Крышечка отсутствует.

Большой квадратный головной щиток животного несет щупальца, которые, соединяясь, образуют лопасть позади головы. Мантия хорошо развита; задний ее край продолжается в длинный придаток. Мощные латеральные зубы радулы хорошо приспособлены для захватывания сравнительно крупной добычи, которая заглатывается целиком. Например, у *Sc. lignarius* в желудке были найдены три экземпляра *Turritella communis* со следами деятельности массивных пластинок радулы на раковинах. Желудок по сравнению с *Asteon* несколько редуцирован, однако настолько мощный, что способен размалывать раковины моллюсков. Нога широкая, короткая (Форбс, Хенли, 1853; Фреттер, 1938; Иванов, 1940; Филатова, Зацепин, 1948; Степ, 1955).

Ведут зарывающийся образ жизни (Томпсон, 1960а, б). По Степу (1955), зарываются при помощи ноги. По Мортону (1964), при этом используется широкая толстая подошва ноги так, как это происходит у натицид. Клиновидная форма тела и расширенный головной щиток способствуют успешному скольжению животного в грунте.

Представители рода — хищные моллюски. Они питаются разнообразными животными от фораминифер до кольчатых червей, остатки которых были найдены в желудке *Sc. lignarius*. Из моллюсков скафантеры поедают *Corbula gibba*, *Odostomia rufa*, *Turritella communis*, *Dentalium entalis* и др.

Гидальго (1916) указывает *Sc. lignarius* и *Sc. punctostriatus* с илистых грунтов. Живут главным образом в сублиторальной зоне. У берегов Англии *Sc. lignarius*, по Форбсу и Хенли (1853), встречаются на глубине от 2 до 100 м, а по Степу (1955), — на глубинах 91—163 м. Этот же вид в Средиземном море попадает в пределах от 20 до 80 м (Бюкуа и др., 1887—1888). *Sc. bushirensis* у берегов Ирана отмечен на глубинах от 273 до 378 м (Мелвилл, 1906). По Гидальго (1916), *Sc. lignarius* и *Sc. punctostriatus* — глубоководные виды.

Обитают в морях с нормальной соленостью. Однако присутствие *Sc. bushirensis* в Персидском заливе указывает на то, что этот вид может переносить некоторое повышение солености. Как известно, соленость в Персидском заливе колеблется от 32 до 40‰.

Живут как в холодных, так и в теплых водах. Наиболее эври-термным является *Sc. lignarius*.

По Котту (1940), некоторые виды используются в пищу рыба-

ми. Другие виды, по Томпсону (1960а), никогда не привлекают внимания рыб и не поедаются ими. Причиной Томпсон считает наличие у скафантеров защитного секрета, выделяемого железами, расположенными на всей поверхности мягкого тела.

Геологическое распространение рода — эоцен — ныне. Отдельные виды встречаются в хадумском горизонте (*Sc. dilatatus*), в среднем и верхнем миоцене Северного Кавказа, в тортоне западных районов Украины, а также в Западной Европе и Северной Америке.

### Род *Cylichna* Loven, 1846

Тип рода — *Bulla cylindracea* Pennant, 1777. Атлантический океан.

Представители рода широко распространены в современных, преимущественно холодных, морях. В северных морях СССР встречаются *C. densistriata*, *C. scalpta* и *C. alba* (Иванов, 1940; Филатова, Зацепин, 1948). С побережья Англии некоторые авторы отмечают *C. cylindracea* (Винкворт, 1932; Реймонт, 1949; Холм, 1953; Кларк, Милл, 1955). Горсон (1937) приводит *C. reinhardti* из Восточной Гренландии.

Для представителей рода характерны небольшие, узкие, цилиндрические формы, объемлющие раковины с широким верхним пупком. Устье узкое, высокое, иногда со слабой складкой на столбике. Наружная губа тонкая, почти вертикальная, прямая. Отворот внутренней губы узкий, слегка расширяющийся лишь в самой передней части. Наружная поверхность гладкая или со слабо развитыми радиальными ребрами. Имеется крышечка.

Данные по анатомии рода весьма скудны. По Филатовой и Зацепину (1948), нога у цилихн короткая, узкая, у *C. densistriata* сзади вильчато раздвоенная. У этого вида имеются небольшие боковые уплощенные крыловидные расширения ноги, так называемые пароподии. Головной щиток без лопастей. Челюсти очень маленькие. Срединная пластинка радулы маленькая, по краю мелкозубчатая. Желудок с тремя жевательными пластинками.

Как и представители рода *Scaphander* цилихны ведут зарывающийся образ жизни и являются хищниками.

Рассматриваемые формы встречаются на разнообразных грунтах. *C. cylindracea* указывается с илистых и песчаных грунтов, а также с илистого дна с песком, галькой и ракушкой (Остроумов, 1896; Холм, 1953; Кларк, Милл, 1955). *C. alba* отмечается Дерюгиным (1915) и Филатовой и Зацепиным (1948) с илистого и илисто-песчаного дна, а также из песка и гравия. Тот же вид приводится Ушаковым (1931) из крупнозернистого песка с примесью ила, а Шароновым (1948) — из песка с битой ракушкой. *C. rein-*

*hardtii* и *C. gramaldi* встречаются на песчаном дне (Торсон, 1937; Бюкенен, 1958). *C. densistriata* характерна для илистых грунтов (Филатова, Зацепин, 1948).

Представители рода известны с небольших и умеренных глубин. Остроумов (1896) указывает *C. cylindracea* с глубины до 700 м, а Холм (1953) — с 60 м. Дерюгин (1915) отмечает цилихн с 45—90 м. Ушаков (1931) указывает *C. alba* от 3 до 130 м, а *C. occulta* — до 180 м. Для *C. reinhardtii* Торсон (1937) приводит глубины до 20 м. По данным Филатовой и Зацепина (1948), *C. scalpta* в Белом, Баренцевом и Карском морях встречается на всех глубинах, а *C. densistriata* — на 41—274 м. Последний вид наиболее обычен на глубинах свыше 100 м. *C. gramaldi* указывается Бюкененом (1958) от 45 до 90 м. Кин (1958, 1963) приводит для рода глубины 3—135 м. По этому автору *C. fantasma* встречается в мелководных заливах. Современные цилихны известны из морей с нормальной соленостью. Некоторое понижение солености представители рода, по-видимому, все же переносят. Об этом можно судить по их присутствию в фауне Мраморного моря.

Как уже отмечалось, представители рода являются холодолюбивыми формами. Большинство видов характерно для арктической области, и лишь единичные формы (например, *C. fantasma* и *C. gramaldi*) встречаются в теплых морях при температуре 17—20° (Бюкенен, 1958; Кин, 1958). *C. alba*, *C. densistriata*, *C. occulta* и др. обитают в водах с отрицательными и низкими положительными температурами, от -1,39 до +4° (Ушаков, 1931).

Цилихны входят в состав многих прибрежных биоценозов. Дерюгин (1915) указывает этих моллюсков в Кольском заливе из биоценоза песка и ракушника. Шаронов (1948) отмечает богатство этого комплекса, в который входит более 80 видов моллюсков, в том числе *Cylichna alba*, *Pecten islandicus*, *Yoldia hyperborea*, *Anomia squamula*, *Cyprina islandica*, *Nucula tenuis*, *Hyatella arctica*, *Gibbula tumida*, *Natica candida* и др. Реймонт (1949) указывает *C. cylindracea* в следующем сообществе: *Nassa reticulata*, *Hydrobia ulvae*, *Cardium echinatum*, *Cultellus pellucidus*, *Hyatella arctica*, *Lima loscombi*, *Thyasira flexuosa*, *Modiolus modiolus*, *M. faeolinus*, *Mytilus edulis*, *Nucula nucleus*, *Venus striatula*. Для биоценотической характеристики тепловодного вида *C. gramaldi* приводим комплекс моллюсков сообщества грубого песка с побережья Ганы (Бюкенен, 1958). В состав этого комплекса входят *Acteocina knockeri*, *Ringicula conformis*, *Nassa miga*, *Phes grateloupianus*, *Cardium cobelti*, *Xenophora senegalensis*, *Crassatella triquetra*, *Corbula striatula*, *C. sulcata*.

В геологической истории цилихны известны, начиная с верхнего мела. В пределах СССР широко распространены в кайнозой южных областей.

## СЕМЕЙСТВО PHILINIDAE

### Род *Philine* Ascanius, 1772

Тип рода — *Bulla aperta* Linné, 1767. Средиземное море.

Современные представители рода обитают в арктических морях, в Тихом, Атлантическом океанах и Средиземном море (Форбс, Хенли, 1853; Бюкуа и др., 1887—1888; Гарстенг, 1890; Винкворт, 1932; Филатова, Зацепин, 1948; Степ, 1955; Хамада, Ино, 1957; Аллен, 1962).

Раковина маленькая, просвечивающая, полностью заключенная в мантию, намного меньше моллюска. Устье широкое, превышающее по величине раковину.

Головной щиток животного удлиненный или почти квадратный. Щупальца и глаза отсутствуют. Хорошо развиты боковые лопасти. Нога неспособна вытягиваться назад. Радула без средней пластинки, с одной парой крупных добавочных и иногда слабых боковых пластинок. Желудок несколько редуцирован, с тремя жевательными пластинками (Форбс, Хенли, 1853; Фреттер, 1938; Филатова, Зацепин, 1948). Важную роль в процессе переваривания пищи играет пищевод, который представляет своеобразную камеру, где пища действием мощной мускулатуры и ферментов полностью переваривается. Строение и работа пищеварительного аппарата детально описаны Фреттер (1938). Благодаря своеобразию пищеварительных органов *Philine* способны поедать не только мелкие частички, но и довольно крупную добычу. От величины и характера пищевых частиц зависит время ее прохождения через пищеварительный тракт. Так, две особи гидробий, съеденных хищником, переваривались в течение 12 час. (Фреттер, 1938).

На внезапное нарушение покоя моллюск реагирует общим сокращением тела. При этом поверхность тела животного, покрытая железами, выделяет кислоту. Кислотный секрет имеет защитное значение — отпугивает рыб, которые пытаются проглотить моллюска (Томпсон, 1960а, б).

Филине — гермафродиты (Форбс, Хенли, 1853). Яйца моллюска заключены в капсулы.

Ведут зарывающийся образ жизни. По Мортону (1964), филине, как и представители рода *Scaphander*, активно зарываются в грунт подобно натикам, используя широкую подошву ноги и клиновидную форму тела, орудуя большим кутикулярным щитком, хорошо приспособленным к скольжению вниз от поверхности грунта. По-видимому, эти моллюски могут плавать, используя для этого боковые лопасти ноги (Степ, 1955).

Характеризуются хищным образом жизни. При изучении содержимого пищеварительного канала *Ph. aperta* в нем были найдены диатомы, донные фораминиферы, мелкие моллюски и различные планктонные животные (Фреттер, 1938). По Хамаде и Ино (1957), *Ph. japonica* питается молодью двустворок, а также поедает ракообразных, иглокожих, рыб.

Живут на илистом, песчаном, илисто-песчаном и, реже, на гравийном грунтах (Форбс, Хенли, 1853; Фреттер, 1938; Филатова, Зацепин, 1948; Степ, 1955; Свеннен, 1961; Аллен, 1962).

Встречаются на различных глубинах, преимущественно до 200 м. Так, *Ph. aperta* у берегов Англии попадает от нижней границы отлива до 60—100 м (Форбс, Хенли, 1853). Этот же вид в Средиземном море отмечен в пределах 3—80 м (Бюкуа и др., 1887—1888). В британских водах *Ph. scabra* встречается на глубине от 10 до 100 м, *Ph. punctata* — до 120 м, *Ph. pruinosa* — до 140 м, а *Ph. quadrata* — в пределах 18—200 м (Форбс, Хенли, 1853; Свеннен, 1961). Гидальго (1916) приводит следующие глубины для некоторых видов филин с побережья Испании и Португалии: *Ph. scabra* — 8 м, *Ph. punctata* — 100 м, *Ph. monterosatoi* и *Ph. striatula* — 180 м. Хамада и Ино (1957) указывают на сезонное изменение глубин обитания *Ph. japonica* в Токийском заливе. Этот моллюск в период размножения, в зимние месяцы и весной обилие на глубине 4—5 м, летом же встречается глубже.

Обитают в морях с нормальной или близкой к нормальной соленостью. В основном являются жителями арктических и boreальных вод. Однако некоторые виды встречаются и в морях умеренного пояса.

В британских водах *Ph. aperta* и *Ph. quadripartita* встречаются в ассоциации с *Nucula tenuis*, *Leda minuta*, *Glycymeris*, *Arcopsis lactea*, *Anomia ephippium*, *Mytilus edulis*, *Musculus discors*, *Patella vulgata*, *Turritella communis*, *Calyptrea chinensis*, *Aporrhais pes-pelecani*, *Natica fusca* и другими моллюсками (Винкворт, 1932). У побережья Турции *Ph. aperta* отмечается в комплексе с *Bulla striata*, *Gastroperon rubrum*, *Chelidonura mediterranea*, *Retusa semi-sulcata*, *R. mammilata*, *Aplysia punctata* и др. (Свеннен, 1961).

Геологическое распространение рода: миоцен — ныне.

## ПОДОТРЯД PTEROPODA

## НАДСЕМЕЙСТВО EUTHECOSOMATA

## СЕМЕЙСТВО SPIRATELLIDAE

Род *Spiratella* Blainville, 1817 (= *Spirialis* Eudoux et Souleyet, 1840; = *Planorbella* Gabb, 1872)

Тип рода — *Limacina helicina* Phipps, 1836; современный bipolarный вид.

Род представлен несколькими (до 10) видами, распространенными почти во всех морях (Тиле, 1931). По Тешу (1946, 1948), большинство видов встречается в теплых морях, однако известны формы и из холодных вод. *S. helicina* — типичная арктическая форма, известная в Тихом и Атлантическом океанах. *S. retroversa* — boreальный вид, распространенный в Атлантическом океане в промежуточной области между арктической и субтропической зонами. *S. trochiformis* характеризуется очень маленькой раковиной, не более 1 мм в диаметре. Это весьма широко распространенный вид: встречается от boreальных вод до Средиземного моря и тропической области. *S. inflata* распространена в тропических и субтропических водах, обильно представлена в Средиземном море (Рамнал, 1963). *S. lesueri*, по Тешу (1946, 1948), космополитный вид, но более редкий. Встречается он и в Атлантическом океане и в тихоокеанских водах. *S. bulimoides* с высокой конической раковиной распространена в тропических областях Атлантического и Тихого океанов. Живет также в Средиземном море, но менее распространена здесь, чем *S. trochiformis*. Следует отметить еще *S. helicoides*, которую можно назвать гигантом среди спирателл: она достигает в диаметре до 12,5 мм. Вид встречается в Атлантическом океане, а также в южной части Тихого океана.

Характеризуются очень маленькой, изящной прозрачной и хрупкой леотропной (влево завернутой) раковиной. Небольшая, достигающая в диаметре не более нескольких миллиметров, раковина завернута в более или менее высокую спираль. Устье расширенное. Столбиковая часть устья ограничена впереди складочкой. Пупок отчетливый. Раковина обычно имеет поперечную штриховку, однако даже в пределах одного и того же вида встречаются иногда формы гладкие. Так, Гардинг и Тебл (1962) отмечают, что *S. helicina* в северной части Тихого океана представлена двумя формами. Первая характеризуется высокой спиралью с поперечной штриховкой и распространена в водах субарктики; вторая — с низкой спиралью, без штриховки, обитает в соседней

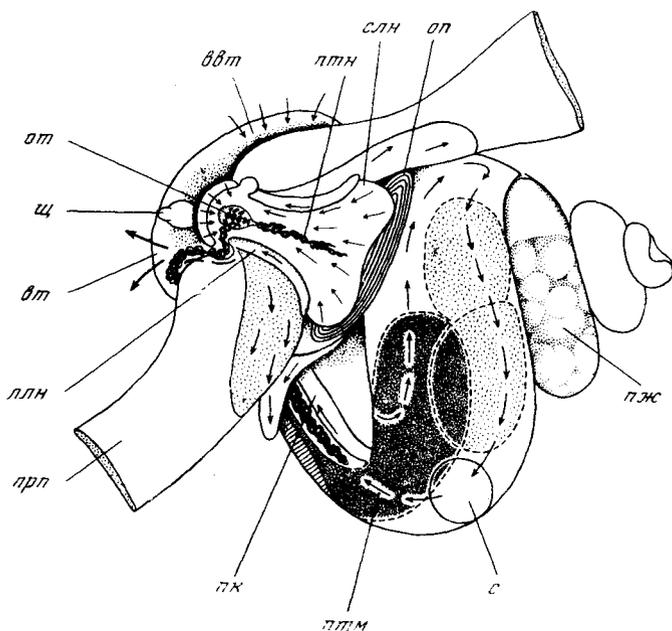


Рис. 51. Схема внутреннего строения *Spiratella retroversa* (по Мортону)

вет — вводный ток мантийной полости; ст — выводной ток мантийной полости; ллн — латеральная лопасть ноги; оп — крышечка; пж — пищеварительная железа; пк — прямая кишка; прп — параподий; птн — пищевой ток в мантийной полости; пр — рот с радулой; с — сердце; слн — срединная лопасть ноги; щ — щупальце

зоне, в Калифорнийском течении. Для спирателл характерно присутствие прозрачной, хитиновой золотисто-желтого цвета крышечки. Последняя располагается на задней части средней доли ноги.

Анатомическое строение довольно хорошо изучено Мортонем (1954б, 1958а). Голова животного слабо обособлена. Мантийная полость располагается дорзально. Органы дыхания отсутствуют. Нога (рис. 51) состоит из широкой уплощенной средней доли (слн) и боковых расширений — параподиев (прп). Они мускулисты у основания (ллн) и утолщаются к верхушкам, образуя прозрачные перепончатые «крылья», прекрасно приспособленные для плавания.

Пищеварительная система представлена ротовой полостью, пищеводом, желудком, кишкой и пищеварительной железой (пж) или печенью. Рот (пр) снабжен радулой и маленькой хитиновой

челюстью. Радула состоит из трех зубов в каждом поперечном ряду: одного среднего и двух боковых. Пищевод представляет собой тоненькую трубочку, выстланную реснитчатым эпителием. Узкий пищевод сзади расширяется в конический жевательный желудок, снабженный пятью зубами, представляющими пластинки кутикулярного происхождения. Желудок имеет два выхода: в кишку и печень. Движение ресничек печени направлено в сторону желудка, реснички же кишечника колеблются в сторону анального отверстия.

Данные о половой системе спирателл приводятся в работах Хсиао (1939а, б) и Мортон (1954б, в). Спирателлы — гермафродиты. В зависимости от возраста и, соответственно, размеров особи, она может функционировать как самец, самка или как самец и самка одновременно. Все это говорит о том, насколько осторожно следует подходить к выделению новых видов ископаемых спирателл в тех случаях, когда формы отличаются лишь величиной раковины. В то же время при наличии достаточного материала в некоторых случаях можно будет подойти к решению интересных вопросов половой дифференциации у ископаемых форм. Например, можно допустить, что известные из тарханских и чокракских отложений Юга СССР весьма близкие и сходные виды *Spiratella* [*Spirialis*] *tarchanensis* Kittl. и *S. subtarchanensis* Zhizh., отличающиеся лишь размерами и тем, что у *S. subtarchanensis* обороты слегка угловаты, представляют собой не самостоятельные виды, а лишь различные стадии индивидуального развития *S. tarchanensis* с различной половой характеристикой. Во всяком случае, на наш взгляд, такое допущение не лишено вероятности.

Спирателлы являются живородящими формами.

В пространственном распределении большую роль играют течения. Благодаря течениям пелагические популяции могут переноситься на значительные расстояния от своего первоначального местообитания. Интересный пример такого дрейфа популяции *S. retroversa* приводится Редфилдом (1939). *S. retroversa*, довольно редкая в заливе Мэн, в декабре 1933 г. в массовом количестве появилась в восточной части залива. Редфилд (1939) считает, что огромное число особей спирателл было занесено в залив течением с массой воды более высокой солености, чем соленость остальной части залива. В последующие месяцы популяция дрейфовала в залив и за четыре месяца прошла расстояние в 280 км. Популяция двигалась со скоростью, равной скорости течения, — 2,3 км в день.

Спирателлы являются свободноплавающими, пелагическими формами. Движения их осуществляются при помощи параподиев, мускулистые основания которых позволяют животному совершать интенсивные махательные движения (Мортон, 1954б; Мортон и

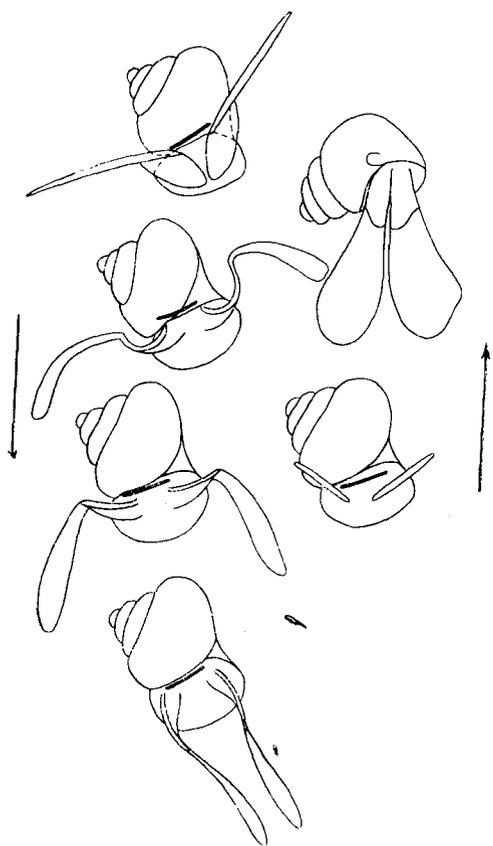


Рис. 52. Схема положения крыльев *Spiratella retroversa* при вертикальных движениях вверх и вниз (по Мортону)

др., 1956). Когда спирателла плавает, устье раковины обращено кверху. В лабораторных условиях перемещения ее состоят из цикла: вверх, к поверхности воды по широкой спиральной линии, и более стремительно прямо вниз. При подъеме вверх, благодаря ритмическому движению пароподиев, играющих роль весел, создается вихревая полоса, вдоль которой моллюск продвигается кверху. При опускании (погружении) животного пароподии неподвижно сомкнуты вместе над телом моллюска. Вес раковины и животного быстро увлекают его вниз (рис. 52).

Пищу составляют в основном жгутиковые, диатомеи и другой фитопланктон. Кроме того, имеются указания, что эти брюхоногие в качестве пищи могут использовать наннопланктон. Процесс питания пассивный. Благодаря ресничному покрову, выстилаю-

щему края широкого вводного отверстия мантийной полости, а также основания пароподиев и средней доли ноги, ко рту подаются два склеенных слизью пищевых шнура (рис. 51). Особого развития у спирателл достигает так называемая мантийная железа, функция которой состоит в снабжении животного слизью для склеивания пищевых частичек, попадающих с током воды в вводную часть мантийной полости. Один пищевой ток (*пгм*) проходит вдоль мантийной железы и с правой стороны подается ко рту, второй (*пгн*) — с левой стороны проходит по основанию средней доли ноги. Наиболее грубый материал измельчается в ротовой полости радулой, и вся пищевая масса заглатывается. Время, которое требуется для прохождения пищи в кишку, составляет, по Мортону (19546), 30 мин.

Обитают в поверхностных водах. Весьма характерны вертикальные суточные миграции: в определенное время спирателлы появляются на поверхности воды, на несколько часов, обычно ночью, а днем скрываются в глубинах (Остроумов, 1896). Глубины, на которых живут отдельные виды крылоногих днем, и время, в течение которого они находятся на поверхности моря, обычно ночью, зависят, по Стюбингу (1937), от того, что отдельные виды предпочитают различную интенсивность света. Этим и определяется их вертикальное распределение в толще воды. По Обервимеру (1898), большинство птеропод находится на поверхности в сумерки, а ночью спускается глубже. Фрайер (1869) различал среди крылоногих Атлантического и Тихого океанов формы ночные, дневные и сумеречные в зависимости от времени, когда животное поднимается на поверхность. Он же отмечал, что некоторые виды находятся на поверхности постоянно.

По Тешу (1946), все спирателлы, за исключением *S. helicina*, *S. retroversa* и *S. helicoides*, представлены эпипланктонными видами, т. е. обитателями поверхностных вод. Однако нулевые глубины обычно бедны фауной. Наиболее массовые скопления связаны с глубинами от 50 до 300 м. Как отмечает Бигелов (1926), спирателлы наиболее обычны на глубинах от 20—25 до 80 м, что подтверждают данные Паульсена (по Редфилду, 1939), согласно которым массы спирателл живут в североевропейских водах, главным образом на глубинах меньше 50 м.

Все современные формы обитают в морях нормальной солености. В Черном и Мраморном морях они не встречаются. Остроумов (1896) объясняет отсутствие птеропод в Мраморном море опресненностью его поверхностных вод, обусловленной влиянием Черного моря. Андрусов (1926) полагает, что современные представители рода *Spiratella* характерны для вод глубоких и холодных с нормальной соленостью. Однако имеются и данные другого характера, указывающие на относительную эвригалинность рода.

Так, Стьюбинг (1938) отмечает, что крылоногие могут жить на разных глубинах и при весьма различных температурных условиях; соленость также не имеет сколько-нибудь большого значения для распространения этих животных. По Тешу (1946), для батипелагического вида *S. helicoides* характерны весьма широкие амплитуды колебания факторов солености и температуры.

В Средиземном море по характеру распределения птеропод различаются две области — восточная и западная, отделяющиеся Сицилией. Восточная часть бедна птероподами по причинам, как отмечает Теш, хорошо известным: недостаток кислорода и пищи, обусловленный плохой циркулирующей вод. В западном Средиземноморье *Thecosomata* представлены 21 видом, в восточном — встречается на 5 видов меньше, а из Дарданелл указывается лишь один вид. Отсюда можно сделать вывод, что значительным ограничительным фактором в распространении птеропод является неблагоприятный газовый режим. В Средиземном море род представлен тремя видами: *S. inflata*, *S. trochiformis* и *S. bulimoides* (Теш, 1946).

Судя по имеющимся данным, спирателлы являются эвритермными животными. Хотя большинство видов широко распространено в теплых водах (*S. inflata*, *S. trochiformis*, *S. lesueri*, *S. bulimoides*), среди них известны и формы арктические, например, *S. helicina*.

В ископаемом состоянии спирателлы достоверно известны начиная с палеогена (Керри, 1965; Коробков, 1966). На территории СССР представители рода широко распространены в палеогеновых и миоценовых отложениях южных районов.

В советской литературе ископаемые крылоногие со спиральными раковинами до самого последнего времени были известны под родовыми названиями *Planorbella* и *Spirialis*. По «Основам палеонтологии» (1960) семейство Spiratellidae включает четыре рода, причем сведений о распространении ископаемых спирателл нет никаких: палеогеновые формы относятся в этой работе к родам *Valvatina* и *Planorbella*, а миоценовые — к *Spirialis*. За последние годы, однако, появились работы (Багдасарян, 1962, 1965; Коробков, 1966), в которых все перечисленные выше формы крылоногих моллюсков относятся к роду *Spiratella*. Такой объем рода *Spiratella* принимается и большинством исследователей современных крылоногих. В таком же объеме мы рассматриваем его в настоящем «Справочнике».

## ЛИТЕРАТУРА

- [Абботт Р. Т.] Abbott R. T. 1948. Handbook of medically important molluscs of the Orient and the Western Pacific.—Bull. Mus. Compar. Zool. Harvard College, vol. 100, N 3.
- 1954a. New Gulf of Mexico gastropods *Terebra* and *Ocenebra*.—Nautilus, vol. 68, N 2.
- 1954b. American sea shells. N. Y.
- 1958. The marine molluscs of Grand Cayman Island, British West Indies.—Monogr. Acad. Natur. Sci. Philadelphia, N 11.
- 1960. The genus *Strombus* in the Indo-Pacific Mollusca.—Proc. Acad. Natur. Sci. Philadelphia, v. 1.
- 1962. Observations on the Gastropod *Terebellum terebellum* (Linnaeus), with particular reference to the behaviour of the eyes during burrowing.—Veliger, vol. 5, N 1.
- Ап Тосио, Нонака Макото, Сасаки Тадаси. 1964. Нерест и раннее развитие *Turbo cornutus*. I. Нерестовое развитие в естественных условиях.—Bull. Japan. Soc. Sci. Fish., vol. 30, N 10.
- [Аллен Дж.] Allen J. 1952. The morphology of the radula of *Littorina irrorata* (Say).—Trans. Amer. Microscop. Soc., vol. 71, N 2.
- [Аллен Дж.] Allen J. 1958. Feeding habits of two species of *Odostomia*.—Nautilus, vol. 72, N 1.
- 1962. The fauna of Clyde Sea area Mollusca. Millport, Millport Scott. Marine. Biol. Assoc.
- [Алли В., Шмидт К.] Allee W., Schmidt C. 1951. Ecological animal geography. N. Y.—London.
- [Алимен М.] Alimen M. H. 1948. Considerations sur l'espèce oligocene Potamides Lamarcki Brong. et sur la repartition en France. Paris, 5 ser., t. 18, 1—3.
- [Алперс Ф.] Alpers Fr. 1933. Über die Nahrungsaufnahme von *Conus mediterraneus*, eines taxoglossen Prosobranchiers.—Publ. Staz. Zool. Napoli, vol. 11.
- [Альбрехт Я., Валк В.] Albrecht J., Valk W. 1943. Oligocäne Invertebraten von Süd-Limburg.—Meded. Geol. stichtung, C-XV-1, N 3. Maastricht.
- [Андруссов Н. И.] Andrussoff N. 1926. Sur le mode de vie du genre *Spirialis* des dépôts tertiaires de la Russie méridionale. Zvláštni otisk z Vest. statního geol. ustavu ČS! republiky, rocn. II, sesit I.
- [Анкель В.] Ankel W. E. 1936. Prosobranchia. Die Tierwelt des Nord- und Ostsee, Lief. 29. (Teil 6).
- 1937. Boring in Natica.—Biol. Zbl., Bd. 57.
- 1959. Beobachtungen on Pyramidelliden des Gullmar-Fjordes.—Zool. Anz. Bd. 162, N 1—2.

- [Анселл А.] Ansell A. 1960. Observation on predation of *Venus striatula* (da Costa) by *Natica alderi* (Forbes).— Proc. Malacol. Soc. London, vol. 34, N 3.
- 1961. Reproduction, growth and mortality of *Venus striatula* (da Costa) in Kames Bay, Millport.— J. Marine Biol. Assoc. U. K., vol. 41, N 1.
- [Арнольд Д.] Arnold D. 1957. The response of the limpet, *Patella vulgata* L., to waters of different salinities.— J. Marine Biol. Assoc. U. K., vol. 36, N 1.
- Арнольд Л. В. 1949. Материалы по количественному изучению зообентоса Черного моря.— Труды Севастоп. биол. ст., т. 7.
- Багдасарян К. Г. 1962. Происхождение и развитие чокракской фауны.— Тр. Ин-та палеобиологии АН ГССР, т. VII.
1965. Развитие моллюсковой фауны чокрака Грузии. Тбилиси.
- [Бакки Г.] Bacchi G. 1951. L'ermafroditismo di *Calyptraea chinensis* L. e di altri *Calyptraeidae*.— Publ. Staz. zool. Napoli, vol. 23.
- Беклемишев К. В. 1952. Питание хищных беспозвоночных и их пищевые взаимоотношения с промысловыми рыбами и птицами.— Тр. Всесоюз. Гидробиол. общ., т. 4.
- Бекман М. Ю. 1940. Фауна моллюсков Черного моря у Карадага.— Тр. Карадагской биол. ст. АН УССР, вып. 6.
- [Берг Р.] Berg R. 1895. Beiträge zur Kenntnis der Strombiden, besonders der Gattung *Terebellum* Klein.— Zool. Jahrb. Abt. Anat. und Ontog. der Tiere. Jena, Bd. 8.
- [Бернес Г., Бегенел Т.] Bernes H., Bagenal T. 1952. The habits and habitat of *Aporrhais pes-pelecani*.— Proc. Malacol. Soc. London, vol. 29, pt 2—3.
- [Берри А.] Berry A. J. 1961. Some factors affecting the distribution of *Littorina saxatilis* (Oliv.).— J. Animal Ecol., vol. 30, N 1.
- Бескупская Т. И. 1963. Питание некоторых массовых литоральных беспозвоночных Белого моря.— Тр. Кандалакшского гос. заповедника, вып. 4.
- [Бётгер К.] Boettger C. R. 1930. Studien zur Physiologie der Nahrungsaufnahme festgewachsener Schnecken. Die Ernährung der Wurm-schnecke *Vermetus*.— Biol. Zbl., Bd. 50.
- [Бигелоу Г.] Bigelow H. 1926. Plankton of the offshore waters of the Gulf of Maine.— Bull. U. S. Bur. Fish., vol. 40, pt 2.
- [Боуэлл Е.] Bowell E. W. 1924. The microscopy of the *Radula*.— Quechett Microscop. Club., vol. 15.
- [Бухнер О.] Buchner O. 1943. Einführung in die europäische Meeresmollusken Fauna. Stuttgart.
- [Бэр-Быстрицкий Е.] Beer-Bistricky E. 1956. Die Miozänen *Buccinidae* und *Nassaridae* des Wiener Beckens und Nieder Osterreichs.— Mitt. Geol. Ges., Bd. 49, Wien.
- [Бэческу М. и др.] Bačesco M., Dumitresco H., Manea O., Pop F. et Mayer R. 1957. Les sables à *Corbulomya* (*Aloidis*) *maeotica* Mil.— base trophique de premier ordre pour les poissons de la Mer Noire.— Trav. Muséum hist. natur. «Gr. Antipa», vol. 1, Bucuresti.
- [Бюкенен Дж.] Buchanan J. 1958. The bottom fauna communities across the continental shelf of Accra Ghana (Gold Coast).— Proc. Zool. Soc. London, vol. 130, pt 1.
- [Бюкуа Д. и др.] Bucquoy D., Dautzenberg Ph., Dollfus G. 1887—1888. Les mollusques marins du Roussillon, t. 2—3, Paris.
- [Вайсьё А.] Vaussière A. 1923. Recherches sur la famille des *Cypracidae*.— Ann. Mus. hist. natur. Marseille, vol. 18.
- [Вальтер Дж.] Walther J. 1893. Lebensweise des Meerentiere. Jena.
- [Ватова А.] Vatoва A. 1928. Compendio della Flora e Fauna del mare Adriatico presso Ravigno con la distribuzione.— Geogr. della specie bentonica. Mem., vol. 143.
- [Вебер Г.] Weber H. 1924. The movement in *Chenopus* (*Aporrhais*) and also in *Conus* and *Strombus*.— Z. vergl. Physiol., Bd. 2, H. 2.
- [Винкворт Р.] Winkworth R. 1932. The British Marine Mollusca.— J. Conchol., vol. 19, N 1—II.
- [Винклей Х.] Winkley H. 1909. Essex county notes.— Nautilus, vol. 23, N 7.
- Виноградова З. А. 1950. Материалы по биологии моллюсков Черного моря.— Тр. Карадагской биол. ст., вып. 9.
- 1961. О размножении и росте моллюсков Черного моря в лабораторных условиях.— Тр. Карадагской биол. ст., вып. 17.
- [Вокс Э. Г.] Vokes E. H. 1963. Cenozoic Muricidae of the Western Atlantic region. Pt. I *Murex* s. s.— Tulane Stud. Geol., vol. 1, N 3.
- Воробьев В. П. 1949. Бентос Азовского моря.— Тр. Аз.-Черн. научно-исслед. ин-та морского рыбного хозяйства и океанографии, вып. 13.
- [Вудвард С.] Woodward S. P. 1875. Manual of the Mollusca. London.
- Гаевская Н. С. 1954. Питание и пищевые связи животных, обитающих среди донной растительности и в береговых выбросах Черного моря. Сообщение I. Питание брюхоногого моллюска *Rissoa splendida* Eichw.— Тр. Ин-та Оксанол. АН СССР, т. 8.
- 1956. Питание и пищевые взаимосвязи животных, обитающих среди донной растительности и в береговых выбросах Черного моря. Сообщ. II. Питание.— Бюлл. МОИП, Отд. биол., т. 61, № 5.
- 1958. Питание и пищевые взаимосвязи животных, обитающих среди донной растительности и в береговых выбросах Черного моря. Сообщ. III. Питание брюхоногого моллюска *Gibbula divaricata*.— Тр. Моск. технол. ин-та рыбн. пром. и хоз., вып. 9.
- Галкин Ю. И. 1955. Брюхоногие моллюски трюхиды дальневосточных и северных морей СССР. М.— Л., Изд-во АН СССР.
- [Гардинг Дж., Тебл Н.] Harding J., Tebble N. 1962. Speciation in the sea.— Nature, vol. 193, N 4810.
- [Гарстенг В.] Garsteng W. 1890. A complete List of the Opisthobranchiata, Mollusca found at Plymouth.— J. Marine Biol. Assoc. U. K., vol. 1.
- [Гатселл Дж.] Gutsell J. S. 1931. Natural history of the Bay Scallop.— Bull. U. S. Bur. Fish., vol. 16.
- [Гердман В.] Herdman W. 1903. Description of the pearl oyster banks of the Gulf of Manaar.— Rept. Pearl Fish. Manaar, vol. 1.
- [Гиглиоли М.] Giglioli M. E. 1955. The egg masses of the Naticidae.— J. Fish. Res. Board Canada, vol. 12, N 2.
- [Гидальго Дж.] Hidalgo J. 1916. Molluscos testáceos marinos. Fauna malacológica de Espana, Portugal y Las Baleares. Madrid.
- [Гизлен Т.] Gislén T. 1930. Epibioses of the Gullmar Fjord.— Kristianbergs Zool. Stat., N 3, 4.
- [Говенлох Я., Хейс Ф.] Gowenloch J. N., Hayes F. R. 1926. Contribution to the study of marine gastropods. The physical factors, behaviour and intertidal life of *Littorina*.— Contrib. Canad. Biol. and Fisheries, vol. 3.
- [Гостан Г.] Gostan G. 1958. Correlation entre la croissance de la coquille d'un Prosobranché (*Rissoa parva* da Costa) et le développement des organes internes.— C. r. Acad. Sci., vol. 247, N 23.
- [Готтхард Р.] Gotthard R. 1961. Gebrauch und Abnutzung der *Radula* bei der Pantofelschnecke *Crepidula fornicata*.— Natur und Volk, Bd. 91, № 5.

- [Гриффитс Р.] Griffiths R. J. 1953. Cypraeidae at Akaba, Jordan.— J. Conch., vol. 23, N 10.
- 1956. Cypraea in north-west Malaga.— J. Conch., vol. 24, N 3.
- 1959. Subspeciation in two species of Cypraeidae.— Proc. Malacol. Soc. London, vol. 33, N 5.
- 1960. Sexual dimorphism in Cypraeidae. Proc. Malacol. Soc. London, vol. 34, N 4.
- 1961. Size and sex in Cypraeidae.— Proc. Malacol. Soc. London, vol. 34, N 6.
- [Гроссу А.] Grossu A. V. 1956. Fauna republicii populare România. Mollusca, vol. 3, fasc. 2. Gastropoda Prosobranchia și Opisthobranchia.
- [Граффе Е.] Graeffe E. 1903. Übersicht über die Fauna des Golfes von Triest. VI. Mollusca.— Arb. Zool. Inst. Wien-Triest, Bd. 14.
- [Грэхем А.] Graham A. 1938. On a ciliary process of food-collecting in the Gastropod *Turritella communis* Risso.— Proc. Zool. Soc. London (A), vol. 58, N 3.
- 1949. The molluscan stomach.— Trans. Roy. Soc. Edinburgh, vol. 61.
- 1954. The anatomy of the prosobranch *Trichotropis borealis* Broderip and Sowerby, and systematic position of the Capulidae.— J. Marine Biol. Assoc. U. K., vol. 33.
- Гурьянова Е. 1928. К вопросу о составе и распределении бентоса Чешской губы.— Тр. Ин-та по изучению Севера, т. 43.
- Гурьянова Е., Ушаков П. 1928. К фауне Черной губы на Новой Земле. Исслед. морей СССР, вып. 6.
- Гурьянова Е., Закс И., Ушаков П. 1930. Литораль Западного Мурмана. Исследование морей СССР, вып. 11.
- Давиашвили Л. Ш. 1937. К экологии животных рифовой фации среднего миоцена УССР.— Проблемы палеонтологии, т. 2—3. М.
- [Даймон А.] Dimon A. 1902. Quantitative study of the effect on environment upon the forms of *Nassa obsoleta* and *Nassa trivittata* from Cold Spring Harbor, Long Island.— Biometrika, vol. 2.
- 1905. The mud snail: *Nassa obsoleta*.— Cold Spring Harbor Monographs, Brooklyn Inst. Arts and Sci.
- [Даллес Д., Хартлайн Л.] Dallas D., Hertlein L. 1935. Longevity of *Mitra* in captivity.— Nautilus, vol. 48, N 3.
- [Дейкин В.] Dakin W. J. 1909. Memoir of *Pecten*. L. M. B. C. Mem. XVII. Liverpool.
- [Делглиш Я.] Dalglish J. G. 1933. *Crepidula fornicata*.— J. Conch., vol. 19, N 9.
- [Дерюгин К. М.] 1945. Фауна Кольского залива и условия ее существования.— Зап. Акад. Наук, сер. 8, т. 34.
- 1928. Фауна Белого моря и условия ее существования. Исслед. морей СССР, вып. 7—8.
- 1939. Зоны и биоценозы залива Петра Великого. Сб., посвящ. научн. деят. Н. М. Книповича. М.— Л.
- [Джеффрис Г.] Jeffreys J. C. 1867. British conchology, vol. 4. London.
- [Дигби Д.] Digby. 1902. On the structure and affinities of the Tanganyika gastropodes *Chyta* and *Linnotrochus*.— J. Lim. Lond. Zool., vol. 128.
- [Додж Г.] Dodge H. 1959. A historical review of the molluscs. Pt 7. Certain species of the genus *Turbo* of the class Gastropoda.— Bull. Amer. Mus., vol. 118, art. 5.
- [Долл В.] Dall W. 1893a. Tertiary molluscs of Florida.— Trans. Wagner Free Inst. Sci. Philadelphia, vol. 3.
- 1893b. Additional shells from the Coast of Southern Brazil.— Nautilus, vol. 6.
- [Долл В.] Dall W. 1910. Summary of the shells of the Genus *Conus* from the Pacific Coast of America.— Proc. United States Nat. Mus., vol. 38, N 1741.
- 1921. Summary of the marine shellbearing molluscs of the Northwest coast of America.— U. S. Nat. Mus. Bull., vol. 112.
- Дорош Е. П. 1963. Запасы кормовых беспозвоночных для птиц и рыб на литорали островов Кандалакшского гос. заповедника, вып. 4.
- [Дотт М.] Doty M. S. 1946. Critical tide factors that are correlated with the vertical distribution of marine algae and other organisms along the Pacific Coast.— Ecology, vol. 27.
- [Дотцанбер Ф., Фишер Г.] Dautzenberg F., Fischer H. 1912. Mollusques provenant compagnes de l'Hirondelle et de la princesse Alice dans les Mers du Nord.— Result. Compar. Sci. Monaco, vol. 37.
- Закс И. Г. 1933. Морские беспозвоночные Дальнего Востока. М.— Хабаровск, Дальгиз.
- Зенкевич Л. А. 1951. Фауна и биологическая продуктивность моря. М.— Л.
- 1955. Моря СССР, их фауна и флора. М.— Л.
- 1963. Биология морей СССР.— Изв. АН СССР, Москва.
- Зернов С. А. 1913. К вопросу об изучении жизни Черного моря.— Зап. АН, сер. 8, т. 32, № 1.
- Иванов А. В. 1940. Руководство по зоологии. Т. II. Беспозвоночные. Брюхоногие моллюски. Под ред. В. А. Догеля и Л. А. Зенкевича. М.— Л., Изд-во АН СССР.
- Ильина Л. Б. 1966. История гастропод Черного моря. М., изд-во «Наука».
- [Ино Т.] Ino T. 1953. Экологическое исследование *Turbo cornutus* Solander (*Gastropoda*). I. Изменения шипов на раковине в зависимости от внешних условий. Нихон суйсан гаккайси.— Bull. Japan Soc. Scient. Fisheries, vol. 19, N 4.
- 1958. Ecological studies of the topshell, *Turbo cornutus*. II. Relation between diet and coloration of the shell.— Fish. Res. Lab., vol. 22, p. 33—36.
- [Кейзиот Е.] Caziot E. 1902. Note on the pairing of *Pyramidella rotundata* (Müll.) with *Vitrea lucida* (Drap.).— Nautilus, vol. 5, N 1.
- [Кейт Дж.] Cate J. 1962a. On the identifications of five Pacific *Mitra*.— Veliger, vol. 4, N 3.
- 1962b. Revision of some Hawaiian Mitrid species.— Veliger, vol. 4, N 3.
- [Келси Ф.] Kelsey F. 1898. San Diego, California, as a collecting ground.— Nautilus, vol. 12, N 8.
- [Керри Д.] Curry D. 1965. The English Palaeogene pteropods.— Proc. Malacol. Soc. London, vol. 36, p. 357—374.
- [Кин М.] Keen M. 1937. An abridged check list and bibliography of West American Marine Mollusca. California, Stanford Univ. Press.
- 1958. Sea shells of Tropical West America. Stanford, Stanford Univ. Press, California.
- 1963. Marine molluscan genera of Western North America. California, Stanford Univ. Press.
- [Кип Дж.] Keep J. 1935. West coast shells. A description in familiar terms of the principal marine fresh-water and land molluscs of the U. S. California, Stanford Univ. Press.
- [Кларк Б., Милн А.] Clark M., Milne A. 1955. The sublittoral fauna of the sandy bays on the Isle at Cumbrae firth of Clyde.— J. Marine Biol. Assoc. U. K., vol. 34, N 1.
- [Кол Г., Ханкок Д.] Cole H., Hancock D. 1955. *Odostomia* as a pest of oysters and mussels.— J. Marine Biol. Assoc. U. K., vol. 34.
- [Колли Л.] Koli L. 1961. Die Molluskenfauna des Brackwassergebietes bei Twärmine, Südwestfinnland.— Ann. Zool. Soc. «Vanamo», Bd. 22, N 5.

- [Комфорт А.] Comfort A. 1957. The duration of life in molluscs.— Proc. Malacol. Soc. London, vol. 32, N 6.
- [Кohn A.] Kohn A. 1956. Piscivorous gastropods of the Genus *Conus*.— Proc. Nat. Acad. Sci. U. S. A., vol. 42, N 3.
- 1959a. Ecological notes on *Conus* in the Trincomalee region of Ceylon.— Ann. and Mag. Natur. Hist., vol. 2, N 17.
- 1959b. The Hawaiian species of *Conus* (Mollusca Gastropoda).— Pacif. Sci., N 4.
- 1959в. The ecology of *Conus* in Hawaii.— Ecol. Monogr., vol. 29.
- [Корникер Л.] Kornicker L. S. 1961. Observations on the behaviour of the littoral Gastropod *Terebra salleana*.— Ecology, vol. 42, N 1.
- Коробков И. А. 1950. Введение в изучение ископаемых моллюсков. Изд. Ленинградского гос. ун-та. Л.
- 1955. Справочник и методическое руководство по третичным моллюскам. Брюхоногие. Л.
- 1966. Крылоногие (Mollusca, Pteropoda) палеогеновых отложений юга СССР. В сб.: «Вопр. палеонтологии», т. 5, Ленинград.
- [Котт Г.] Cott H. 1940. Adaptive coloration in animals. London.
- Кузнецов В. В. 1946. Питание и рост растенияядных морских беспозвоночных Вост. Мурмана.— Изв. АН СССР, № 4.
- 1948. Биологическая характеристика массовых видов морских беспозвоночных. Биологический цикл *Lacuna vineta*.— Тр. Мурманской биол. ст., т. 1.
- Кузнецов В. В., Матвеева Г. А. 1948. Материалы к биоэкологической характеристике морских беспозвоночных Восточного Мурмана.— Тр. Мурманской биол. ст., № 1.
- [Кущакевич С.] Kuschakewitsch S. 1911. Über die Entwicklung des Spermien bei *Conus mediterraneus* Brug. und *Vermetus gigas* Biv.— Biol. Zbl., Bd. 31.
- [Кэй А.] Kay A. 1957. The genus *Cypraea*.— Nature, vol. 180, N 4599.
- 1960a. The functional morphology of *Cypraea caputserpentis* L. and an interpretation of the relationships among the *Cypraeacea*.— Internat. Rev. ges. Hydrobiol., Vol. 45, N 2.
- 1960b. Generic revision of the *Cypraeinae*.— Proc. Malacol. Soc. London, vol. 33, p. 278—287.
- 1961a. Zoogeographical analysis of species of *Cypraea* in the Hawaiian Islands.— Proc. Malacol. Soc. London, vol. 34, pt 4.
- 1961b. On *Cypraea tigris schilderi* Cate.— Veliger, vol. 4, N 1.
- [Кэй А., Клифтон С.] Kay A., Clifton S. 1962. The genus *Cypraea*.— Hawaiian Shell News, vol. 2, N 1.
- [Кэмпбелл И.] Campbell E. 1896. Marine shells on the Southern California Coast.— Nautilus, vol. 10, N 5.
- [Лами Э.] Lamy Ed. 1941. Note sur la distribution géographique du *Columbella cribraria* (Mollusca Gastropoda).— Bull. Mus. nat. Hist. natur., ser. 2, t. XIII.
- [Лебур М.] Lebour M. 1932. The eggs and early larvae of two commensal gastropods, *Stylifer stylifer* and *Odostomia eulimoides*.— J. Marine Biol. Assoc. U. K., vol. 18.
- 1933a. The British species of *Trivia*: *T. arctica* and *T. monacha*.— J. Marine Biol. Assoc. U. K., vol. 18.
- 1933b. The larval stages of *Erato voluta* (Montagu).— J. Marine Biol. Assoc. U. K., vol. 18.
- 1933в. The eggs and larvae of *Turritella communis* Lamk. and *Aporrhais pes-pelecani* Lamk.— J. Marine Biol. Assoc. U. K., vol. 18.
- 1937. Eggs and larvae of British Prosobranchs with special reference to those living in the Plancton.— J. Marine Biol. Assoc. U. K., vol. 22, N 3.

- [Лейзерон К.] Laseron C. 1959. The family Pyramidellidae from Northern Australia.— Austral. J. Marine Freshwater Res., vol. 10, N 2.
- [Лизат А.] Lysaght A. M. 1941. The biology and trematode parasites of the gastropod *Littorina neritoides* (L) on the Plymouth breakwater.— J. Marine Biol. Assoc. U. K., vol. 25.
- [Линке О.] Linke O. 1933. Morphologie und Physiologie des Genitalapparates der Nordseelittorinen.— Wiss. Meeresuntersuch. Abt. Helgoland., Bd. 19, Abh. N 5.
- [Льюис Дж.] Lewis J. R. 1953. The ecology of rocky shores around Anglesey.— Proc. Zool. Soc. London, vol. 123, N 3.
- Маккавеева Е. Б. 1959. Динамика численности и биомассы *Rissoa splendida* Eichw. прибрежного участка Крыма.— Тр. Севастоп. биол. ст., т. XI.
- [Мак-Гинити Дж.] Mac Ginitie G. 1935. Ecological aspects of a California Marine estuary.— Amer. Midland Naturalist, vol. 16, N 5.
- 1939. Some effects of fresh water on the faunae of a marine harbour.— Amer. Midland Naturalist, vol. 21, N 3.
- 1955. Distribution and ecology of the marine invertebrates of Point Barrow, Alaska.— Smithsonian miscellaneous collections, vol. 128.
- [Мак-Гинити Дж., Мак-Гинити Н.] Mac Ginitie G., Mac Ginitie N. 1949. Natural history of marine animals. McGraw-Hill Book, N. Y.
- [Мак-Интайр А. Д.] McIntyre A. D. 1961. Quantitative differences in the fauna of boreal mud association.— J. Marine Biol. Assoc. U. K., vol. 41.
- [Мак-Миллан Н.] McMillan N. 1948a. Possible biological cases in *Hydrobia ulvae* (Pennant) and their varying resistance to lowered salinity.— J. Conch., vol. 23, N 1.
- 1948b. The resistance of *Hydrobia ventrosa* (Montagu) to low salinities.— J. Conch. vol., 23, N 1.
- [Маларода П.] Malaroda P. 1956. Memorio dell'Istituto di geologia e Mineralogia della Università di Padova, fondata nel 1912 da Glorio dal Plaz, vol. 19.
- [Маррат Ф.] Marrat F. P. 1874. A list of West African shells including three new Pleurotomae and one new *Columbella*, vol. 1, N 1—17.
- Матвеева Т. А. 1950. Влияние опреснения на размножение мидий Восточного Мурмана.— Докл. АН СССР, т. 75, № 1. М.— Л.
- 1955. Биология *Purpura lapillus* (L.) в районе Восточного Мурмана.— Тр. Мурманской биол. ст., т. 2.
- [Медков Дж.] Medcove J. 1948. A small commensal with the soft-shell clam.— J. Fish. Res. Board Canada, vol. 7, N 5.
- [Мелвилл Дж.] Melville J. C. 1871—1872. List of Mollusca obtained in South Carolina and Florida.
- 1888. Description of fifteen new *Mitras*.— J. Conch., vol. 5.
- 1903. A revision of the *Columbellidae* of the Persian Gulf and North Arabian Sea, with description of *C. calliope* n. sp.— J. Malacol., vol. 10, N 2.
- 1906. Descriptions of 31 Gastropoda and one Scaphopod from the Persian Gulf and Gulf of Oman, dredged by F. W. Townsend 1902—1904.— Proc. Malacol. Soc. London, vol. 7, N 2.
- Милашевич К. О. 1916. Моллюски Черного и Азовского морей. Фауна России, т. 1.
- [Молинье Р.] Molinier R. 1955. Les plant-forms et corniches récifales de Vermets (*V. cristatus* Biondi) en Méditerranée occidentale.— C. r. Acad. Sci., vol. 240, N 3.
- [Мортон Дж.] Morton J. E. 1951. The structure and adaptation of the New Zealand *Vermetidae*.— Trans. Proc. Roy. Soc. New Zealand, vol. 79.

- 1954a. The crevice faunas of the upper intertidal zone at Wembury.— J. Marine Biol. Assoc. U. K., vol. 33.
- 1954b. Sex in *Limacina*.— *Discovery Repts*, vol. 27.
- 1958a. Mollusca. London, Hutchison Univ. Library.
- 1958b. The adaptations and relationships of the Xenophoridae (Mesogastropoda).— *Proc. Malacol. Soc. London*, vol. 33.
- 1964. Locomotion. Physiology of mollusca, vol. I. N. Y.— London, Acad. Press.
- [Мортон Дж. и др.] Morton J., Forest J., Bidder A., Rees W., Boycott B. 1956. Pelagic mollusca: swimmers and drifters.— *Nature*, vol. 177, N 4518, 22.
- [Мур Х.] Moore H. 1937. Biology of *Littorina littorea*. Part I. Growth of the shell and tissues, spawning, length of life and mortality.— *J. Marine Biol. Assoc. U. K.*, vol. 21, N 2.
- 1940. The biology of *Littorina littorea*. Pt II. Zonation in relation to other Gastropods on stony and muddy shores.— *J. Marine Biol. Assoc. U. K.*, vol. 24, N 1—2.
- [Муррей Ф.] Murray F. 1962. Gelatinous masses spawned by some naticids (sand-snails).— *Austral. J. Sci.* vol. 25, N 2.
- [Мюсс Б.], Muss B. 1963. Some Danish Hydrobiidae with the description of a new species *Hydrobia neglecta*.— *Proc. Malacol. Soc. London*, vol. 35, N 4.
- Никитин В. Н., Турнаева Е. П. 1956. К вопросу о эвригалиности черноморского бентоса.— *Тр. Ин-та океанологии*, т. 20. Биология морей.
- [Никол К.] Nicol C. 1960. The biology of marine animals. London.
- [Ньюэлл Г.] Newell G. 1958. The behaviour of *Littorina littorea* L. under natural conditions and its relation to position on the shore.— *J. Marine Biol. Assoc. U. K.*, vol. 37, N 1.
- [Обервимер А.] Oberwimmer A. 1898. Mollusken. II. Heteropoden und Pteropoden.— *Zool. Ergebn. X. Denkschr. Akad. Wiss. Wien*, Bd. 65.
- [Однер Н.] Odhner N. 1912. Prosobranchia. I. Diotocardia. Northern and Arctic invertebrates in the collection of the Swedish state museum.— *Kgl. Svenska Vet. Handl.*, bd 48, N 1.
- [Оливер В.] Oliver W. 1926. New Zealand species of *Calliostoma*.— *Proc. Malacol. Soc. London*; vol. 17, pt II—III.
- [Олсон А.] Olsson A. A. 1956. Studies on the Genus *Olivella*.— *Proc. Acad. Natur. Sci. Philadelphia*, vol. 108.
- [Олсон А., Мур Д.] Olsson A. A., Moore D. K. 1962. A neglected West Atlantic *Strombus*.— *Nautilus*, vol. 75, N 4.
- [Орр В.] Orr V. 1962. The drilling habit of *Capulus danielli*.— *Veliger*, vol. 5, N 2.
- [Ортон Дж.] Orton J. H. 1912. The mode of feeding *Crepidula* with an account of the current-producing mechanisms in the mantle cavity.— *J. Marine Biol. Assoc. U. K.*, vol. 9.
- 1928. Observation on *Patella vulgata*.— *J. Marine Biol. Assoc. U. K.*, vol. 15.
- 1949. Note on the feeding habit of *Capulus ungaricus*.— *Rept. Marine Biol. Stat. Pt. Erin.*, N 61.
- 1950. The recent extension in the distribution of the American slipper limpet *Crepidula fornicata* into Lyme Bay in the English Channel.— *Proc. Malacol. Soc. London.*, vol. 28.
- [Ортон Дж., Соутворд А.] Orton J., Southward A. 1961. Studies on the biology of limpets. IV. The breeding of *Patella depressa* Pennant on the North Cornish Coast.— *J. Marine Biol. Assoc. U. K.*, vol. 41, N 3.
- [Осава В.] Ohsawa W. 1956. The species difference in the concentration and temperature response relations and the heat tolerance of periwinkles.— *J. Inst. Polytechn. Osaka City Univ.*, vol. 7.
- Основы палеонтологии. 1960. Моллюски. Брюхоногие. Под редакцией В. Ф. Пчелинцева и И. А. Коробкова. Гос. научн.-тех. изд. М.
- Остроумов А. А. 1896. Отчет о драгировках и планктонных уловах экспедиции «Селяника». Изв. импер. АН, т. 5, № 1.
- [Пальмер К.] Palmer K. 1958. Viviparous *Turritella pilsbryi* Gardner.— *J. Paleontol.*, vol. 32, N 1.
- [Паренцан Б.] Parenzen B. 1940. Biocenologia bentonica dei fondi morinia fondo.— *Boll. Idrobiol. Caccia e Pesca del Africa Orientale Italiana*, vol. 1.
- [Паркер Р.] Parker R. 1955. Changes in the invertebrate fauna, apparently attributable to salinity changes in the bays of Central Texas.— *J. Paleontol.*, vol. 29, N 2.
- 1959. Macro-invertebrate assemblages of Central Texas Coastal bays and Laguna Madre.— *Bull. Amer. Petrol. Geologists*, vol. 43, N 9.
- [Паулус М., Марс О.] Paulus M., Mars O. 1942. Guide malacologique de Marseille.— *Bull. Mus. hist. natur. Marseille*.
- [Пейл А.] Peile A. J. 1937. Some radula problems.— *J. Conchol.*, vol. 20.
- [Пейн Р.] Paine R. 1963. Tropic relationships of 8 sympatric predatory gastropodes.— *Ecology*, vol. 44, N 1.
- [Пельзенеер П.] Pelseener P. 1925. Gastropodes marins carnivores *Natica* et *Purpura*.— *Ann. Soc. roy. zool. Belgique*, vol. 55.
- 1926. Notes d'embriologie Ponte et développement de *Cypraea europa*, *Triforis perversa* et *Lucina lactea*.— *Bull. Biol.*, vol. 60.
- 1935. Essai d'éthologie zoologique d'après l'étude des mollusques.— *Acad. Roy. Belg. Gl. Sci. Pub. de la Fond. A de Potter*, N 1.
- [Перес Ж., Пикар Ж.] Peres J., Picard J. 1958. Manuel de bionomie benthique de la Mer Méditerranée.— *Recueil trav. Stat. Mar. Endoume*, N 23.
- [Петерсен К.] Petersen C. G. 1915. Volution of the sea. II. The animal communities of the sea bottom and their importance of marine Zoogeography.— *Rept. Danisch. Biol. Stat.*, vol. 21.
- [Петерсен Дж.] Petersen G. H. 1962. The distribution of *Balanus balanoides* (L.) and *Littorina saxatilis* Olivi in Northern West Greenland.— *Medd. Groenland*, vol. 159, N 9.
- Полянский Ю. И. 1955. Стойкость к отрицательным температурам некоторых литоральных и сублиторальных моллюсков Баренцева моря на эмбриональных и постэмбриональных стадиях развития.— *Тр. Мурманск. биол. ст.*, II.
- [Поппинс В.] Poppins V. 1958. Observations on Cowries found at Woolgola N. S. W.— *Marine Zoologist Sydney*, vol. 1, 6.
- [Пост И.] Post E. 1899. Collecting on the Gulf Coast of Florida.— *Nautilus*, vol. 13, N 5.
- Разин А. 1934. Морские промысловые моллюски Южного Приморья.— *Изв. ТИРХ*, т. 13.
- [Рампал Ж.] Rampal J. 1963. Pteropodes thécosomes de pêches par paliers entre les Baléares, la Bardaigne et la côte nord-africaine.— *Rapp. et proces-verbaux réunions Commiss. internat. explorat. scient. Mer. méditer.* vol. 17, N 2.
- [Рандольф П.] Randolph P. B. 1899. Collecting shells in the Klondike Country.— *Nautilus*, vol. 12, N 10.
- [Ранхэм Н.] Runham N. 1961. The histochemistry of the radula of *Patella vulgata*.— *Quart. J. Microscop. Sci.*, vol. 102, N 3.
- [Рассел Е.] Russel E. S. 1907. Environmental studies on the Limpet.— *Proc. Zool. Soc. London*.
- 1909. The growth of the shell of *Patella vulgata* L.— *Proc. Zool Soc. London*.

- [Рассел Г.] Russel H. 1962. On a population of a *Hydrobia ulvae* in the Clyde Estuary.— *Glasgow Naturalist*, vol. 18, N 4.
- [Редфилд А.] Redfield A. 1939. The history of a population of *Limacina retroversa* during its drift across the Gulf of Maine.— *Biol. Bull.*, vol. 76, N 1.
- [Реймонт Дж.] Raymond J. 1949. A fish cultivation experiment in an Arm of Sea-loch. IV. The bottom fauna of Kyle Scotnish.— *Proc. Roy. Soc. Edinburgh*, vol. 64, B, pt 1.
- [Рикеттс И., Калвин Дж.] Ricketts E., Calvin J. 1962. Between Pacific Tides. Stanford, Stanford Univ. Press.
- [Рисбек Ж.] Risbec J. 1954. Sur l'anatomie des Columbelles (Gastropodes Prosobranchies).— *Bull. Soc. Zool. France*, vol. 79.
- [Робертсон Р.] Robertson R. 1957. Gastropod host of an *Odostomia*.— *Nautilus*, vol. 70, N 3.
- 1959. Observations on the spawn and Veligers of Conchs (*Strombus*) in the Bahams.— *Proc. Malacol. Soc. London*, vol. 33, pt. 4.
- 1961. The feeding of *Strombus* and related herbivorous marine gastropods with a review and field observations.— *Nat. Acad. Natur. Sci. Philadelphia*, N 343.
- [Робертсон Р., Опп В.] Robertson R., Orr V. 1961. Review of Pyramidellid hosts, with notes on an *Odostomia* parasitic on a *Chiton*.— *Nautilus*, vol. 74, N 3.
- [Ротшильд М.] Rotschild M. 1941. The effect of trematode parasites on the growth of *Littorina nertitoides* (L.).— *J. Marine. Biol. Assoc. U. K.*, vol. 25, N 1—2.
- Рубинчик М. А. 1961. К биологии размножения *Littorina littorea* (L). Белого моря. Сб. биол. Белого моря, т. 1. Моск. ун-т.
- [Рэй К., Сиами Е.] Ray C., Siami E. 1958. The underwater guide to Marine life. London.
- Сайдова Х. М., Беклемишев К. В. 1963. О нахождении в морских осадках фораминифер, просверленных молодью гастропод.— *Докл. АН СССР*, т. 92, № 5.
- [Салинский В.] Salinsky W. 1885—1886. Zur Entwicklungsgeschichte von *Vermetus*.— *Biol. Zbl.*, vol. 36 (5).
- [Сарс Г.] Sars G. O. 1878. Bidrag til kundskaben on Nordes Arktike Fauna. I. Mollusca regions arcticae Norvegiae Christiania.
- [Свеннен С.] Swennen C. 1961. On a collection of Opisthobranchia from Turkey.— *Zool. Meded.*, deel vol. 38, N 3.
- [Сенеш Я.] Senes J. 1952. Studium über Aquitanische Stufe.— *Geol. práce*, t. 31. Bratislava.
- 1958. Pectunculus-Sande und egerer Faunentypus im Tertiär bei Kovačov in Karpatenbecken. *Geol. práce. Monogr. seria I. Bratislava*.
- [Симпсон С.] Simpson C. 1887. Record of a two days' dredging cruise in Tampa Bay, Florida.— *Conchologists' Exchange*, vol. 1, N 8.
- [Симрот Г.] Simroth H. 1881. Über die Bewegung und Bewegungsorgane von *Cyclostoma elegans* und einheimisches Schwanken überhaupt.— *Z. Wiss. Zool*.
- [Смит А.] Smith A. 1959. Paleocology of molluscan fauna from the Trent formation.— *J. Paleontol.*, vol. 33, N 5.
- [Смит Е.] Smidt E. L. 1944. Biological studies of the invertebrate fauna of the Harbour of Copenhagen.— *Vidensk. Medd. Dansk. naturhist. foren.*, bd. 107.
- Соколова М. Н. 1963. Условия существования и биоценотические связи массовых видов беспозвоночных эпифауны литорали Кандалакшского залива Белого моря. Тр. Кандалакшского гос. заповедника, вып. 4.

- [Сондерс П.] Saunders P. 1959. Some observations on the habits of *Conus californicus* Hinds.— *Veliger*, vol. 1, N 3.
- [Спарк Р., Торсон Дж.] Spark R., Thorson G. 1933. Marine gastropoda Prosobranchiata. Copenhagen. Repts from Zool. of the Faroes at the expence of the Carlsberg-fund.
- [Спуунер Г., Мур М. А., Мур Х. Б.] Spooner G. M., Moore M. A., Moore H. B. 1940. The ecology of the Tamar Estuary. VI. An account of the Macrofauna of the intertidal muds.— *J. Marine Biol. Assoc. U. K.*, vol. 24, N 1—2.
- [Степ И.] Step E. 1955. Shell life, an introduction to the British Mollusca. London.
- [Стефенс Дж.] Stephens G. 1961. Activity rhythms in the mud snail, *Nassa obsoleta*. Rept 5th Internat. Conf. Stockholm.
- [Стефенсон Т.] Stephenson T. A. 1936. The marine ecology of the South African Coasts, with special reference to the habit of limpets.— *Proc. Linnean Soc. London*, vol. 148.
- [Стикни А., Страйнджер Л.] Stickney A., Stringer L. 1957. A study of the invertebrate bottom fauna of Greenwich bay, Rhode Island.— *Ecology*, vol. 38, N 1.
- [Столер Р.] Stohler R. 1960. Studies on mollusca populations. IV.— *Nautilus*, vol. 73, N 2, 3.
- [Стоун У.] Stone U. 1893. On Atlantic *Crepidulas*.— *Nautilus*, vol. 6, N 4.
- [Стронг А.] Strong A. 1928. Notes on microscopic shells from Newport Bay, California.— *Nautilus*, vol. 42, N 1.
- [Стьюбинг Г.] Stubing H. 1937. Pteropoda.— *Sci. Rept. Murray Exped.*, vol. 5.
- [Сфон Г.] Sphon G. 1960. Range extensions of two Panamic Gastropods.— *Veliger*, vol. 3, N 1.
- [Тарк С.] Turk S. 1963. Dietary extensions in some species of marine mollusca.— *J. Conch.*, vol. 25, N 4.
- [Тернер Г.] Turner H. 1953. The drilling mechanism of the Naticidae.— *Ecology*, vol. 34, N 1.
- 1955. How clam drills capture razor clams.— *Nautilus*, vol. 69, N 1.
- 1958. The effect of nutrition on the color of the callus of *Polinices duplicatus*.— *Nautilus*, vol. 72, N 1.
- [Тест А.] Test A. R. G. 1945a. Description of new species of *Acmaea*.— *Nautilus*, vol. 58.
- 1945b. Ecology of California *Acmaea*.— *Ecology*, N 26.
- 1945c. Taxonomy, natural history, phylogeny and bibliography of the Genus *Acmaea*.
- 1945 г. Substrate and movements of the marine gastropod *Acmaea asmi*.— *Anner. Midl. Naturalist*, vol. 33.
- 1946. Speciation in limpets of the genus *Acmaea*.— *Ann. Arbor Mich. Univ. Michigan*.
- [Теш Дж.] Tesch J. 1946. The Thecosomatous Pteropods. I. The Atlantic.— *Dana Repts*, vol. 28.
- 1948. The Thecosomatous Pteropods. II. The Indo-Pacific.— *Dana Repts*, vol. 30. Copenhagen.
- [Тиле Я.] Thiele J. 1928. Arktische Loricaten, Gastropoden, Scaphopoden und Bivalven.— *Fauna Arctica*, Bd. 5, Lief. 2.
- 1931. Handbuch der systematischen Weichtierkunde, Bd. I. Jena.
- Ткачева К. С. 1952. К биологии мальков кефали, встречающихся в Черном море у Карадага.— *Тр. Карадагской биол. ст.*, вып. 12.
- [Томлин Дж.] Tomlin J. 1931. *Nassarius fenestratus*.— *J. Conch.*, vol. 19, N 4.

- [Томпсон Т.] Thompson T. 1960a. Defensive acid-secretion in marine gastropods.— J. Marine Biol. Assoc. U. K., vol. 39.
- 1960b. Defensive adaptations in Opisthobranchs.— J. Marine Biol. Assoc. U. K., vol. 39.
- [Торсон Дж.] Thorson G. 1937. Marine Molluscs.— Medd. Grønland, bd. 104, N 17.
- 1940. Studies of the egg masses and larval development of Gastropoda from the Iranian Gulf.— Danish Scient. Invest. in Iran, Pt. 2.
- 1944. Marine Gastropoda Prosobranchiata.— Zool. Iceland, vol. 4, N 60.
- 1950. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates.— Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc., vol. 25, N 1.
- [Тотерзаль В.] Tottersall W. 1920. Notes on the breeding habits and life history of the Perwinkl.— Sci. Invest. Fish. Br. Isc. N 1.
- [Уиэт Г.] Wyatt H. V. 1960. Response of larvae of *Calyptraea chinensis* (L.) to light.— Nature, vol. 186, N 4721.
- [Уорд Х.] Ward H. T. 1959. Cypræidae.— Hawaiian Schell News, vol. 7.
- Ушаков П. В. 1931. Бентонические группировки Маточкина Шара.— Исслед. морей СССР, вып. 12.
- [Уэлс Г.] Wells H. W. 1957. Coral Reefs.— Geol. Soc. America Mem., vol. 1, N 67.
- 1958. Feeding habits of *Murex fulvescens*.— Ecology, vol. 39, N 3.
- 1959. Notes on *Odostomia impressa*.— Nautilus, vol. 72, N 4.
- Флатова З. А., Зацепин В. И. 1948. Определитель фауны и флоры северных морей СССР. Брюхоногие моллюски. Госиздат «Сов. Наука».
- [Фишер П.] Fischer P. H. 1954. Metamorphoses de la coquille chez *Strombus tricornis* Lmk.— J. Conch., vol. 94, N 4.
- 1955. Gastropodes excavateurs de roches littorales.— J. Conch., vol. 95, N 1.
- 1961. Observations sur la vision des Pterocères et des Strombes.— J. Conch., vol. 101, N 2.
- [Фишер П. Е., Гайяр Ж.] Fischer-Piette E., Gaillard J. 1956. Sur l'écologie comparée de *Gibbula umbilicalis* de Costa et *G. pennanti* Phil.— J. Conch., vol. 96, N 3.
- 1961. Etudes sur les variations de *Littorina saxatilis*. II. Modifications des caractères au long des estuaries et rias.— J. Conch., vol. 100, N 1.
- [Фишер П., Кисх Б.] Fischer P., Kisch B. 1958. Habitacles de patelles crusés sur le test d'autres patelles.— J. Conch., vol. 98, N 4.
- [Фишер П., Раффи А.] Fischer P., Raffi A. 1933. La poda *Murex trunculus* L.— Bull. Inst. Oceanol. Monaco, N 618.
- [Флеминг К.] Fleming K. 1957. The genus *Pecten* in New Zealand.— N. Z. Geol. Survey. Paleont. Bull., N 26.
- [Флук В.] Fluck W. H. 1905. Shell collecting on the Mosquito coast of Nicaragua.— Nautilus, vol. 19, N 1.
- [Форбс Е., Хенли С.] Forbes E., Henley S. 1853. A history of the British Mollusca and their shells, vol. 1—4. London.
- [Фрайер Дж.] Fryer G. 1869. A contribution to our knowledge of pelagic mollusca.— J. Asiatic Soc. Bengal., vol. 38.
- [Френкель Г.] Fränkel G. 1961. Resistance to high temperatures in a Mediterranean Snail *Littorina neritoides*.— Ecology, 42, N 3.
- [Фреттер В.] Fretter V. 1938. The structure and function of the alimentary canal of some tectibranch molluscs, with a note on excretion.— Trans. Roy. Soc. Edinburgh, vol. 59, pt. III.
- 1941. The genital ducts of some British stenoglossan Prosobranch.— J. Marine Biol. Assoc. U. K., vol. 25, N 1.
- 1951. Observations on the life history and functional morphology of *Cerithiopsis tubercularis* Montagu and *Triphota perversa* (L.).— J. Marine Biol. Assoc. U. K., vol. 29.
- [Фреттер В., Грэхем А.] Fretter V., Graham A. 1949. The structure and mode of life of the Pyramidellidae, parasitic opisthobranchs.— J. Marine Biol. Assoc. U. K., vol. 28.
- 1962. British Prosobranch molluscs, their functional anatomy and ecology. London.
- [Фричмен Г.] Fritschmen H. E. 1961a. A study of the reproductive cycle in the California Acmaeidae (Gastropoda). Pt. I Veliger, vol. 3 (3).
- 1961 б. A study of the reproductive cycle in California Acmaeidae (Gastropoda). Pt. II. Veliger, vol. 3 (4).
- [Фрэнсис М.] Francis M. 1958. Observations on limpets. Research, vol. 11, N 4; Young Scientist, vol. 1, N 2.
- Хамада С. 1961. Поведение и механизм сверления у *Tectonatica janthostomoides*. Кайруйгаку дзасси, Venus, 21, № 2.
- [Хамада С., Ино Т.] Hamada S., Ino T. 1957. Изучение экологии *Philine japonica* — врага промысловых двустворчатых моллюсков.— Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab., N 16.
- [Ханкок Д.] Hancock D. A. 1960. The ecology of the molluscan enemies of the edible mollusca.— Proc. Malacol. Soc. London, vol. 34, N 3.
- [Хант О.] Hunt O. D. 1925. The food of the bottom fauna of the Plymouth fishing grounds.— J. Marine Biol. Assoc. U. K., vol. 13.
- [Хартлайн Л., Алисон Е.] Hartlein L., Allison E. K. 1960. Species of the genus *Cypraea* from Clipperton Island.— Veliger, vol. 2.
- [Хартлайн Л., Стронг А.] Hartlein L., Strong A. 1955. Marine mollusca collected at the Galapagos Islands during the voyage of the *Veleiro*.— Ess. Nat. Sci. Atlan. Hancock. Los Angeles, Univ. South Calif.
- [Хертлинг Г.] Hertling H. 1934. Über den Einfluss des veränderten Mediums auf die Entwicklung der *Lacuna divaricata*.— Wiss. Meeresuntersuch. Abt. Helgoland, vol. 18, N 7.
- [Хидли С.] Hedley C. 1893. San Pedro as a collecting ground.— Nautilus, vol. 7, N 7.
- [Хирози Н.] Hirosi N. 1935. On the soundings from the banks between the Oga Peninsula and Sado Island, in the Northeastern Part of the Japan Sea.— J. Imp. Fish. Inst. vol. 31.
- [Хитоши И.] Hitoschi I. 1936. Sex changes in Japanese slipper limpets *Crepidula aculeata* and *C. walshi*.— J. Sci. Hiroshima Univ. Ser. B. Div. I. Zool., vol. 4, Art. 5—7.
- [Холм Н.] Holme N. A. 1950. The bottom fauna of Great West Bay.— J. Marine Biol. Assoc. U. K., vol. 29.
- 1953. The biomass of the bottom fauna in the English Channel of Plymouth.— J. Marine Biol. Assoc. U. K., vol. 32, N 1—2.
- 1961. The bottom fauna of the English Channel.— J. Marine Biol. Assoc. U. K., vol. 41.
- [Хсiao С.] Hsiao S. 1939a. The reproduction of *Limacina retroversa*.— Biol. Bull., vol. 76, N 2.
- 1939b. The reproduction system and spermatogenesis of *Limacina (Spiratella) retroversa* (Flem.).— Biol. Bull., vol. 76, N 1.
- [Цигельмейер Ф.] Ziegelmeier F. 1961. Zur Fortpflanzungsbiologie der Naticidea (Gastropoda, Prosobranchia).— Helgoländer Wiss. Meeresuntersuch., Bd. 8, N 1.
- [Чарлз Г.] Charles G. H. 1961. The mechanism of orientation of freely moving *Littorina littoralis* (L.) to polarised light.— J. Exptl. Biol., vol. 38, N 1.

- [Чипперфилд Ф.] Chipperfield Ph. D. 1951. The breeding of *Crepidula fornicata* (L.) in the River Brachwater Essex.— *J. Marine Biol. Assoc. U. K.*, vol. 30, N 1.
- [Чэтфилд Дж.] Chatfield J. 1964. Marine mollusca at Split, Yugoslavia.— *J. Conch.*, vol. 25, N 7.
- [Шарман М.] Sharman M. 1956. Note on *Capulus ungaricus* L.— *J. Marine Biol. Assoc. U. K.*, vol. 35, N 2.
- Шаронов И. В. 1948. Сублиторальные бентонические группировки губы Ярнышной.— *Тр. Мурм. биол. ст.*, № 1.
- [Шелтема Р.] Scheltema R. 1961. Metamorphosis of the veliger larvae of *Nassarius obsoletus* (Gastropoda) in response to bottom sediment.— *Biol. Bull.*, vol. 120.
- [Шелфорд В.] Shelford V. 1935. Some marine biotic communities of the Pacific coast of North America. Part. I. General survey of the communities.— *Ecol. Monogr.*, vol. 5, N 3.
- [Шенк Г.] Schenck H. 1945. Geologic application of biometrical analysis of molluscan assemblages.— *J. Paleontol.*, vol. 19, N 5.
- [Шефер В.] Schäfer W. 1950. Über Nahrung und Wanderung im Biotop bei der Strand-Schnecke *Littorina littorea*.— *Arch. Molluskenkunde*, Bd. 79, N 1—3.
- [Шильдер Ф.] Schilder F. A. 1933. Cypraeacea from Hawaii.— *B. P. Bishop. oceanogr. Pap.*, vol. 10 (3).
- 1959. Neue Gesetzmässigkeiten bei der Rassenbildung der Porzellanschnecken.— *Zool. Anz., Suppl.*, Bd. 22.
- 1961. Beziehungen zwischen Geschlecht, Radula und Schale bei den Porzellanschnecken.— *Zool. Anz., Suppl.* Bd. 24.
- [Шильдер Ф., Шильдер М.] Schilder F. A., Schilder M. 1937. Die Cypraeidae des Bismarksarchipels.— *Zool. Anz.* Bd. 119.
- 1938—1939. Prodrôme of a Monograph of living Cypraeidae.— *Proc. Malacol. Soc. London*, vol. 23.
- 1952. Ph. Dautzenberg's Collection of Cypraeidae.— *Inst. Sci. Nat. Belg.*, 2, vol. 45.
- 1962. Zur Kenntniss der Cypraeidae. 4. Geschlechtsunterschiede bei *Monetaria moneta*.— *Arch. Molluskenkunde*, Bd. 91, N 1—3.
- [Шотуэлл Ж.] Shotwell J. A. 1950. Distribution of volume and relative linear measurement changes in *Acmaea* the limpet.— *Ecology*, vol. 31, N 1.
- [Штармюлер Ф.] Starmühler F. 1955. Zur Molluskenfauna des Felslitorals und submariner Höhlen an Capo di Sorrento.— *Osterreich. Zool. Z.* Bd. 6, H. I—II, Wien.
- [Штраус Л.] Straus L. 1956. Adatok felsöoligocen *Cerithium felék* változékóyságher.— *Földt. közlöny, köt. 86, für. 3.*
- [Эблинг Ф. и др.] Ebling F. J., Kitching J. A., Purchon R. D., Basindall R. 1948. The ecology of the lough in a repids with special reference to water currents.— *J. Animal Ecol.*, vol. 17, N 2.
- [Эблинг Ф. и др.] Ebling F. J., Sloane J., Kitching J. A., Davies H. M. 1962. The ecology of Lough Inc. XII. The distribution and characteristics of *Patella* species.— *J. Animal Ecol.*, vol. 31, N 3.
- [Эванс Р.] Evans R. 1947a. The intertidal ecology of selected localities in the Plymouth neighbourhood.— *J. Marine Biol. Assoc. U. K.*, vol. 37, N 1—2.
- 1947b. Studies on the biology of British limpets. I. The genus *Patella* in Cardigan Bay.— *Proc. Zool. Soc. London*, vol. 117.
- 1948. The lethal temperatures of some common British litoral mollusca.— *J. Animal. Ecol.* vol. 17, N 2.
- 1953. Studies on the biology of British limpets — the genus *Patella* on the south coast of England.— *Proc. Zool. Soc. London*, vol. 123, N 2.

- 1958. The genus *Patella* on the west coast of France.— *J. Conch.*, vol. 48, N 3. Paris.
- [Элмхорст Р.] Elmhirst R. 1923. Annual Report of the Scott. Marine Biol. Assoc. for the year 1922.
- Якубова Л. И. 1948. Особенности биологии приборосфорского участка Черного моря.— *Тр. Севастопольской биол. ст.*, т. 6.
- [Янг К.] Yonge C. M. 1932. Notes on feeding and digestion in Pterocera and *Vermetus*, with a discussion on the occurrence of the crystalline style in the Gastropoda.— *Sci. Rpts. G. Barrier Reef. Exped. Brit. Mus. (Natur. Hist.)*, vol. 1.
- 1937. The biology of *Apporhais pes-pelecani* (L.) and *A. serresiana* Mich.— *J. Marine Biol. Assoc. U. K.*, vol. 21.
- 1938. Evolution of ciliary feeding in the Prosobranchian with an account of feeding in *Capulus ungaricus*.— *J. Marine Biol. Assoc. U. K.*, vol. 22, N 2.
- 1946. On the habits of *Turritella communis* Risso.— *J. Marine Biol. Assoc. U. K.*, vol. 26, N 3.
- 1947. The pallial organs in the Aspidobranch Gastropoda and their evolution through the Mollusca.— *Philos. Trans. Roy. Soc. London, ser. B*, vol. 232.
- 1961. Life and environment on the bed of the sea.— *Nature*, vol. 191, Suppl.
- 1962. Ciliary currents in the mantle cavity of species of *Acmaea*.— *Veliger*, vol. 4, N 3.

## УКАЗАТЕЛЬ АВТОРОВ

- Абботт Р. Т. (Abbott R. T.) 10, 55, 65, 75, 87, 88, 89, 120, 123, 124  
 Аи Тосно 19  
 Аллен Дж. (Allen J.) 32, 37, 42, 46, 94, 95, 97, 104, 106, 131, 132  
 Алли В. (Allee W.) 118  
 Алимен (Alimen) 56  
 Алисон Е. (Allison E. K.) 98  
 Алперс Ф. (Alpers Fr.) 121  
 Альбрехт Я. (Albrecht J.) 56  
 Андрусов Н. И. 137  
 Анкель В. (Ankel W. E.) 60, 61, 79  
 Ансел А. (Ansell A.) 78, 79  
 Арнольд Д. (Arnold D.) 14  
 Арнольди Л. В. 49  
 Багдасарян К. Г. 138  
 Бакки Г. (Bacchi G.) 70  
 Басивдал (Bassindall R.) 23, 24, 25  
 Бегенел Т. (Bagenal T.) 92  
 Беклемишев К. В. 78  
 Бекман М. Ю. 24, 70  
 Берг Р. (Berg R.) 86, 87, 88, 89  
 Бернес Г. (Bernes H.) 92  
 Берри А. (Berry A. J.) 44  
 Бескупская Т. И. 50  
 Бётгер К. (Boettger C. R.) 64  
 Бигелоу Г. (Bigelow H.) 137  
 Биддер А. (Bidder A.) 135  
 Бойкотт Б. (Boycott B.) 135  
 Боуэлл Е. (Bowell E. W.) 98  
 Бухнер О. (Buchner O.) 93  
 Бэр-Бистрицкий Е. (Beer-Bistricky E.) 113  
 Бэческу М. (Bačesco M.) 127  
 Бюкенен Дж. (Buchanan J.) 28, 29, 60, 61, 75, 78, 80, 81, 130  
 Бюкуа Д. (Bucquoy D.) 46, 48, 114, 115, 126, 127, 128, 131, 132  
 Вайсье А. (Vayssiere A.) 96, 98  
 Валк В. (Valk W.) 56  
 Вальтер Дж. (Walther J.) 75, 100, 117, 122  
 Ватова А. (Vatova A.) 122  
 Вебер Г. (Weber H.) 91, 92, 122  
 Винкворт Р. (Winkworth R.) 30, 46, 49, 68, 76, 93, 94, 95, 97, 104, 126, 129, 131, 132  
 Винклей Х. (Winkley H.) 30, 33, 37, 38, 83  
 Виноградова З. А. 13, 20, 23, 24, 25, 26, 46, 47, 49, 70, 108, 109, 111, 112, 113  
 Вокс Э. Г. (Vokes E. H.) 102, 103  
 Воробьев В. П. 49, 50, 51, 52, 53  
 Вудвард С. (Woodward S. P.) 91  
 Гаевская Н. С. 23, 25, 46, 47, 48, 57  
 Гайяр Х. (Gaillard) 24, 41  
 Галкин Ю. И. 20, 21, 23, 24, 25, 26, 27, 28  
 Гардинг Дж. (Harding J.) 133  
 Гарстенг В. (Garsteng W.) 127, 131  
 Гатселл Дж. (Gutsell J. S.) 68  
 Гердман В. (Herdman W.) 20, 80, 108, 112, 118, 119  
 Гиглиоли М. (Giglioli M. E.) 77, 82  
 Гидальго Дж. (Hidalgo J.) 28, 47, 48, 80, 107, 112, 127, 128, 132  
 Гизлен Т. (Gislen T.) 58  
 Говенлох Я. (Gowenloch J. N.) 43  
 Гостан Г. (Gostan G.) 46  
 Готхард Р. (Gotthard R.) 72  
 Гриффитс Р. (Griffits R. J.) 97, 98  
 Гроссу А. (Grossu A. V.) 24, 34, 38, 47, 51, 80, 112  
 Граэffe Е. (Graeffe E.) 54, 122  
 Грахем А. (Graham A.) 8, 9, 11, 12,

- 16, 19, 21, 27, 28, 30, 31—33, 34, 35, 36, 37, 38, 39, 40, 42, 43, 46, 47, 49, 50, 51, 52, 53, 59, 66, 69, 70, 72, 76, 78, 79, 80, 82, 83, 84, 94, 96, 97, 104—107, 109, 110, 111, 112, 113, 126, 127  
 Гурьянова Е. Ф. 39, 76, 80, 83, 107  
 Давиташвили Л. Ш. 9  
 Даймон А. (Dimon A.) 108, 109, 111, 112, 113  
 Даллес Д. (Dalles D.) 118, 119  
 Дейвис Г. (Davis H.) 14, 23—25  
 Дейкин В. (Dakin W. J.) 68  
 Делглиш Я. (Dalgliesh J. G.) 73  
 Дерюгин К. М. 39, 51—53, 60, 61, 76, 80, 81, 83, 106, 129, 130  
 Джеффрис Г. (Jeffreys J. G.) 91  
 Дигби (Digby O.) 91  
 Додж Г. (Dodge H.) 19  
 Долл В. (Doll W.) 39, 81, 82, 83, 114, 115, 118, 122  
 Доллфусс Г. (Dollfuss G.) 46, 48, 114, 115, 126, 127, 128, 131, 132  
 Дорон Е. П. 53  
 Доти М. (Doty M. S.) 17  
 Дотцанбер Ф. (Dautzenberg F.) 39, 46, 48, 114, 115, 126, 127, 128, 131, 132  
 Думитреску Э. (Dumitresco E.) 127  
 Закс К. Г. 39, 60, 61, 76, 80, 83  
 Зацепин В. И. 20, 24, 25, 28, 49, 50, 51, 76, 80, 83, 84, 104, 106, 107, 108, 114, 127, 128, 129, 130, 131, 132  
 Зенкевич Л. А. 12, 14, 24, 25, 46, 48, 103, 107  
 Зернов С. А. 13, 20, 24, 48, 53, 54, 108, 109, 112, 113  
 Иванов А. В. 9, 49, 51, 52, 69, 77, 79, 111, 123, 126, 128, 129  
 Ильина Л. Б. 24, 50, 51  
 Ино Т. (Ino T.) 19, 131, 132  
 Калвин Дж. (Calvin J.) 17, 44, 73, 82, 83, 84, 108, 109, 111, 126, 127  
 Кейзиот Е. (Caziot E.) 35  
 Кейт Дж. (Cate J.) 118  
 Келси Ф. (Kelsey F.) 126  
 Керри Д. (Curry D.) 138  
 Кип М. (Keen M.) 19, 20, 28, 30, 32, 33, 35, 36, 38, 68, 80, 81, 82, 83, 84, 87, 94, 95, 97, 98, 108, 112, 113, 116, 117, 118, 120, 123, 126, 127, 130  
 Кип Дж. (Keep J.) 118  
 Китчинг И. (Kitching J.) 14, 23, 24, 25  
 Кисх В. (Kisch B.) 15  
 Кларк Б. (Clark B.) 80, 81, 112, 113, 129  
 Клифтон С. (Clifton S.) 97  
 Коли Г. (Cole H.) 32, 33, 34  
 Коли Л. (Koli L.) 51  
 Комфорт А. (Comfort A.) 50, 109  
 Коэн А. (Kohn A.) 120, 121—123  
 Корникер Л. (Kornicker L. S.) 124  
 Коробков И. А. 23, 24, 48, 78, 81, 102, 138  
 Котт Г. (Cott H.) 129  
 Кузнецов В. В. 16, 17, 18, 40, 41, 43, 107  
 Кушакевич С. (Kuschakewitsch S.) 63, 64  
 Кэй А. (Kay A.) 97  
 Кэмпбелл И. (Campbell E.) 126  
 Лами Э. (Lamy Ed.) 114, 115  
 Лебур М. (Lebour M.) 32, 59, 67, 90, 94, 96  
 Лейзерон К. (Laseron C.) 30, 34, 35, 38  
 Лизат А. (Lysaght A. M.) 41, 45  
 Линке О. (Linke O.) 41  
 Льюис Дж. (Lewis J. R.) 14  
 Маккавеева Е. Б. 46, 47, 48  
 Мак-Гинити Дж. (Mac-Ginitie G.) 72, 73, 76, 77, 80, 82, 83, 84, 98, 102, 108, 109, 111, 113  
 Мак-Интайр А. Д. (Mac-Intyre A. D.) 111  
 Мак-Миллан Н. (Mac-Millan N.) 49, 51, 52  
 Маларода Р. (Malaroda P.) 61, 117  
 Манеа В. (Manea V.) 127  
 Маррат Ф. (Marrat F. P.) 124  
 Марс О. (Mars O.) 93, 102  
 Матвеева Т. А. 16, 17, 18, 40, 42, 43, 107  
 Медков Дж. (Medcoff J.) 32, 33  
 Мейер Г. (Mayer G.) 127  
 Мелвилл Дж. (Melvill J. G.) 114, 118, 124, 128  
 Милашевич Дж. 20, 23, 24, 25, 30, 34, 36, 38, 46, 49, 51, 69, 76, 108, 111, 112  
 Милн А. (Milne A.) 80, 81, 112, 113, 129  
 Молинье Р. (Molinier R.) 65  
 Мортон Дж. (Morton J. E.) 11, 12,

- 13, 19, 23, 24, 62, 63, 64, 74, 75, 78, 100, 106, 116, 117, 128, 131, 134, 135, 136, 137  
 Мур Х. (Moore H.) 43, 45, 87  
 Муррей Ф. (Murray F.) 77  
 Мэсс Б. (Muss B.) 49, 50, 51, 52
- Никитин В. Н.** 112, 113  
**Никол К.** (Nicol C.) 32, 53, 102  
**Нонака Мамото** 19  
**Ньюэлл Г.** (Newell G.) 42, 43, 44
- Обервиммер А.** (Oberwimmer A.) 137  
**Однер Н.** (Odhner N.) 284  
**Оливер В.** (Oliver W.) 28  
**Олсон А.** (Ollson A. A.) 87, 116, 117  
**Орр В.** (Orr V.) 30, 32, 33, 35, 37, 66, 67, 68  
**Ортон Дж.** (Orton J. H.) 8, 13, 66, 67, 71, 72, 73  
**Осава В.** (Ohsawa W.) 44, 45  
**Остроумов А. А.** 10, 24, 30, 33, 34, 36, 37, 38, 54, 58, 76, 79, 80, 108, 118, 129, 130, 137
- Пальмер К.** (Palmer K.) 59  
**Паренцан Б.** (Parensen B.) 60, 61  
**Паркер Р.** (Parker R.) 55, 58, 80, 83  
**Паулус М.** (Paulus M.) 93, 102  
**Парчон Д.** (Purchon D.) 23, 24, 25  
**Пейл А.** (Peile A. J.) 72  
**Пейн Р.** (Paine R.) 82  
**Пельзенер П.** (Pelseneer P.) 19, 78, 79, 97, 118  
**Перес Ж.** (Peres J.) 14, 15, 49, 54, 58, 64, 65  
**Петерсен К.** (Petersen C. G.) 60, 61  
**Петерсен Дж.** (Petersen G. H.) 44  
**Пикар Ж.** (Picard J.) 14, 15, 49, 54, 58, 64, 65  
**Полянский Ю. И.** 42  
**Поппинс В.** (Poppins V.) 98  
**Пор Ф.** (Por F.) 127  
**Пост И.** (Post E.) 126
- Разин А.** 80  
**Рампал** (Rampal J.) 133  
**Рандольф П.** (Randolf P. B.) 104, 107  
**Ранхэм Н.** (Runham N.) 12  
**Рассел Е.** (Russel E. S.) 13  
**Рассел Г.** (Russel H.) 51  
**Раффи А.** (Raffi A.) 101
- Редфилд А.** (Redfield A.) 135, 137  
**Рис В.** (Rees W.) 135  
**Реймонт Дж.** (Reymont J.) 113, 129, 130  
**Рикеттс Е.** (Ricketts E.) 17, 44, 73, 82, 83, 84, 108, 109, 111, 126, 127  
**Рисбек Ж.** (Risbec J.) 114, 115  
**Робертсон Р.** (Robertson R.) 30, 32, 33, 35, 37, 86, 87  
**Ротшильд М.** (Rotschild M.) 45  
**Рубинчик М. А.** 41  
**Рэй К.** (Ray C.) 12, 120
- Саидова Х. М.** 78  
**Салинский В.** (Salinsky W.) 63  
**Сарс Г.** (Sars G. O.) 93  
**Сасаки Тадаси** 19  
**Свеннен К.** (Swennen C.) 132  
**Сенеш Я.** (Senes J.) 56, 80, 100, 102  
**Сиами Е.** (Ciami E.) 12, 120  
**Симпсон С.** (Simpson C.) 127  
**Симрот Г.** (Simroth H.) 121  
**Слоун И.** (Sloane I.) 14, 23—25  
**Смит А.** (Smit A.) 68, 70, 83, 84, 102, 122  
**Смит Е.** (Smidt E. L.) 40  
**Соколова М. Н.** 51  
**Сондерс П.** (Saunders P.) 1120  
**Соутворд А.** (Southward A.) 13  
**Спарк Р.** (Spark R.) 28, 30, 82, 84  
**Спуунер Г.** (Spooner G. M.) 45  
**Степ И.** (Step E.) 35, 70, 104, 107, 126, 127, 128, 131, 132  
**Стефенс Дж.** (Stephens D.) 111  
**Стефенсон Т.** (Stephenson T. A.) 12, 13, 14  
**Стикни А.** (Stickney A.) 111  
**Столер Р.** (Stohler R.) 116  
**Страйнджер Л.** (Stringer L.) 111  
**Стоун У.** (Stone U.) 73  
**Стронг А.** (Strong A.) 32, 33, 37, 38, 123  
**Стьюбинг Г.** (Stubing H.) 137, 138  
**Сфон Г.** (Sphon G.) 118, 119
- Тарк С.** (Turk S.) 28, 78, 111  
**Тейл Н.** (Tebble N.) 133  
**Тернер Г.** (Turner H.) 78, 79, 82, 83  
**Тест А.** (Test A. R.) 15, 16, 17, 18  
**Теш Дж.** (Tesch J.) 133, 137, 138  
**Тиле Я.** (Thiele J.) 93, 133  
**Ткачева К. С.** 49  
**Томлин Дж.** (Tomlin J.) 108  
**Томпсон Т.** (Thompson T.) 128, 129, 131

- Торсон Дж.** (Thorson G.) 28, 30, 35, 76, 77, 78, 82, 83, 84, 101, 102, 112, 113, 129, 130  
**Тотерзаль В.** (Tottersall W.) 41  
**Турпаева Е. П.** 112, 113  
**Уизт Г.** (Wyatt H. V.) 70  
**Уорд Х.** (Ward H. T.) 97  
**Ушаков П. В.** 39, 76, 80, 81, 83, 129, 130  
**Уэллс Г.** (Wells H. W.) 32, 34, 102, 117
- Филатова З. А.** 20, 24, 25, 28, 49, 50, 51, 76, 80, 83, 84, 104, 106, 107, 108, 114, 127, 128, 129, 130, 131, 132  
**Фишер П.** (Fischer P. H.) 15, 24, 26, 39, 41, 63, 85, 86, 89, 98, 101, 121  
**Флеминг К.** (Fleming C.) 32, 33  
**Флук В.** (Fluck W. H.) 124  
**Форбс Е.** (Forbes E.) 46, 47, 48, 58, 93, 104, 127, 128, 131, 132  
**Форест Я.** (Forest J.) 135  
**Фрайер Дж.** (Fryer G.) 137  
**Френкель Г.** (Frankel G.) 43, 44  
**Фреттер В.** (Fretter V.) 8, 9, 11, 12, 16, 19, 21, 27, 28, 30, 31, 32, 33, 34, 35, 36, 37, 38, 39, 40, 42, 43, 46, 47, 49, 50, 51, 52, 53, 66, 69, 70, 72, 76, 78, 79, 80, 82, 83, 84, 94, 95, 96, 97, 105, 106, 107, 108—110, 111, 112, 113, 126, 127, 128, 131, 132  
**Фричмен Г.** (Fritschmen H. E.) 16  
**Френсис М.** (Francis M.) 12
- Хамада С.** 78, 79, 131, 132  
**Ханкок Д.** (Hancock D. A.) 32, 33, 34, 106  
**Хант О.** (Hunt O. D.) 59, 61, 91  
**Харплайн Л.** (Hartlein L.) 98, 118, 119, 123  
**Хейс Ф.** (Hayes F. R.) 43
- Хенли С.** (Henley S.) 46, 47, 48, 93, 104, 127, 128, 131, 132  
**Хертлинг Г.** (Hertling H.) 40  
**Хидли С.** (Hedley C.) 126, 127  
**Хироси Н.** (Hirosi N.) 80, 108, 112  
**Хитоши И.** (Hitoschi I.) 73  
**Холм Н.** (Holme N. A.) 60, 61, 76, 80, 81, 129, 130  
**Хсиао С.** (Hsiao S.) 135
- Цигельмейер Ф.** (Zigelmeier F.) 78
- Чарлз Г.** (Charles G. H.) 45  
**Чипперфильд Ф.** (Chipperfield Ph. D.) 72  
**Чэтфилд Дж.** (Chatfield J.) 118, 119
- Шарман М.** (Sharman M.) 66, 67, 68  
**Шаронов И. В.** 20, 24, 25, 76, 80, 130  
**Шелтема Р.** (Scheltema R.) 109, 111, 112  
**Шелфорд В.** (Shelford V.) 83, 84  
**Шенк Г.** (Schenk H.) 18, 58, 61, 68, 73, 117  
**Шефер В.** (Schäfer W.) 42  
**Шильдер Ф. М.** (Schilder F. M.) 97, 98  
**Шмидт К.** (Schmidt C.) 118  
**Штармюлер Ф.** (Starmühler F.) 57, 58, 122  
**Штраус Л.** (Strausz L.) 56
- Эблинг Ф.** (Ebling F. J.) 14, 23, 24, 25  
**Эванс Р.** (Evans R.) 13, 15, 23, 24, 25, 43, 44  
**Элмхорст Р.** (Elmhirst R.) 41
- Якубова Л. И.** 75, 76, 80  
**Янг К.** (Jonge C. M.) 16, 19, 59, 60, 64, 66, 67, 71, 72, 90, 91, 92

## УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ

- Abra* 53  
*Abra alba* 81  
*Abra ovata* 49, 71  
*Abra tenuis* 68  
 Acmaeidae 15  
*Acmaea* 15, 75, 95, 117  
*Acmaea asmi* 16, 73  
*Acmaea cassis* 17  
*Acmaea depicta* 17, 18  
*Acmaea digitalis* 16, 17, 18  
*Acmaea fenestrata* 16, 17  
*Acmaea insessa* 17  
*Acmaea instabilis* 17  
*Acmaea limatula* 17  
*Acmaea mitra* 15, 17, 18, 73  
*Acmaea pelta* 17  
*Acmaea persona* 16, 17, 18  
*Acmaea scabra* 17  
*Acmaea scutum* 17, 18, 73  
*Acmaea subcylindrica* 93  
*Acmaea tessulata* 16  
*Acmaea testudinalis* 15, 16, 17, 18  
*Acmaea jamaicensis* 65  
*Acteocina knockeri* 29, 130  
 Acteonaceae 126  
 Acteonidae 126  
*Acteon* 126, 128  
*Acteon exilis* 127  
*Acteon floridanus* 127  
*Acteon globulinus* 127  
*Acteon panamensis* 127  
*Acteon punctocaelatus* 126, 127  
*Acteon punctatus* 127  
*Acteon pusillus* 127  
*Acteon semistriatus* 127  
*Acteon toratilis* 127  
*Acteon traskii* 127  
*Actinia equina* 14  
*Aequipecten irradians* 102
- Alaba vladivostokensis* 26  
 Aloidis 75  
 Alvania 58  
*Amphitrite gracilis* 37  
*Amphitrite rugosum* 84  
 Ampullina 100  
*Anomia ephippium* 10, 132  
*Anomia squamula* 18, 26, 130  
 Aplidiidae 75, 90  
*Aplysia punctata* 132  
 Aporrhaidae 90  
*Aporrhais* 90, 95  
*Aporrhais alatus* 93  
*Aporrhais pes-pelecani* 55, 68, 90, 91, 92, 93, 119, 132  
*Aporrhais serresiana* 90  
 Arca 20, 103  
*Arca diluvii* 55  
*Arca noae* 119  
*Arca tetragona* 68  
 Archaeogastropoda 8  
*Arcopsis lactea* 10, 55, 132  
*Ascophyllum nodosum* 41, 43  
*Astarte fusca* 55  
*Astropecten irregularis* 33  
*Audouinia tentaculata* 37
- Balanus crenatus* 92  
*Balanus perforatus* 15  
*Barbatia* 65, 75, 119  
 Bittidae 57  
*Bittium* 57, 95  
*Bittium asperum* 18, 58  
*Bittium catalinense* 58  
*Bittium intertassa* 58  
*Bittium reticulatum* 25, 57, 58, 119  
*Bittium subplanulatum* 58  
*Bittium subplanum* 58

- Bittium varium* 33  
*Botryllus* 94, 96  
*Botrullus schlosseri* 94, 95, 96  
 Buccinacea 104  
 Buccinidae 104  
*Buccinum* 100, 104,  
*Buccinum angulosum* 107  
*Buccinum arcularium* 108  
*Buccinum echinophorum* 100  
*Buccinum finmarchianum* 107  
*Buccinum fischerianum* 107  
*Buccinum fragile* 106, 107  
*Buccinum gracile* 106, 107  
*Buccinum groenlandicum* 18, 106, 107  
*Buccinum hydrophanum* 106, 107  
*Buccinum leucostoma* 108  
*Buccinum subulatum* 123  
*Buccinum tenue* 106, 107, 108  
*Buccinum undatum* 104, 105, 106, 107, 108, 127  
*Buccinum undatum, litoralis* 107  
*Buccinum undatum flexuosa* 107  
*Buccinum undatum pelagica* 107  
*Buccinum undatum striata* 107  
 Bulla 58  
*Bulla aperta* 131  
*Bulla cylindracea* 129  
*Bulla lignaria* 127  
*Bulla striata* 132  
*Bulla terebellum* 88  
 Bursa 73
- Caecum 58  
*Calliostoma* 26  
*Calliostoma angelenum* 29  
*Calliostoma antonii* 29  
*Calliostoma bonita* 29  
*Calliostoma cunninghamii* 28  
*Calliostoma dubium* 28  
*Calliostoma granulata* 27, 28, 29  
*Calliostoma miliare* 28  
*Calliostoma montagui* 28  
*Calliostoma nefeloides* 28  
*Calliostoma occidentale* 28, 29  
*Calliostoma onustum* 28  
*Calliostoma osbornei* 28  
*Calliostoma pagoda* 28  
*Calliostoma papillosum* 27  
*Calliostoma pellucidum* 28, 29  
*Calliostoma striatum* 28, 29  
*Calliostoma tigris* 28, 29  
*Calliostoma zephyphinum* 26, 27, 28  
 Calyptraeacea 66  
 Calyptraeidae 68  
*Calyptraea* 68  
*Calyptraea chinensis* 68, 69, 70, 93, 127, 132  
*Calyptraea fastiginata* 68, 70  
*Calyptraea acutellata* 68  
*Calyptraea trochiformis* 68  
 Cancellaria 73  
 Capulidae 66  
*Capulus* 66, 68  
*Capulus californicus* 68  
*Capulus danieli* 67, 68  
*Capulus sycophanta* 68  
*Capulus ungaricus* 66, 67, 68, 93  
*Cardium echinatum* 113, 130  
*Cardium edule* 49  
*Cardium exiguum* 71  
*Cardium kobelti* 29, 130  
*Cardita* 124  
*Cardita lacunosa* 81  
*Cardium ringens* 81  
*Cardium rugosum* 20  
*Cardium tuberculatum* 127  
 Cariophyllum 103  
 Cassidaria 100  
*Cassidaria echinophora* 100  
*Cassidaria nodosa* 100  
*Cassidaria rugosa* 93  
*Cassidaria tyrrhena* 100  
 Cassidiidae 100  
 Cercaria 45  
 Cerithiacea 54  
 Cerithiidae 54  
*Cerithium* 54, 61, 124  
*Cerithium armatum* 119  
*Cerithium cingulatum* 55  
*Cerithium citrinum* 119  
*Cerithium microspora* 55  
*Cerithium ponticum* 54  
*Cerithium reticulatum* 10  
*Cerithium rupestre* 55, 119  
*Cerithium variabilis* 55, 58  
*Cerithium vulgatum* 54, 119  
 Chama 124  
*Chama gryphoides* 15  
*Chelidonura mediterranea* 132  
*Chlamys* 65, 68, 75  
*Chlamys diegensis* 68  
*Chlamys distorta* 119  
*Chlamys opercularis* 33  
*Circulus striatus* 29  
*Clavatula milleti* 81  
 Cladophora 16  
*Clymenella rubrocincta* 84  
 Columbella 114  
*Columbella cribraria* 114, 115  
*Columbella flava* 114  
*Columbella gracilis* 114, 115

- Columbella ligula* 114  
*Columbella mercatoria* 115  
*Celumbella pardalina* 115  
*Columbella rosacea* 114  
*Columbella rustica* 48, 114, 115, 119  
*Columbella tringa* 114  
*Columbella troglodytes* 114  
*Columbella versicolor* 114, 115  
 Columbelloidea 114  
 Conacea 120  
 Conidae 120  
*Conus* 88, 100, 103, 120, 124  
*Conus arcuatus* 122  
*Conus catus* 121  
*Conus edaphus* 122  
*Conus flavenescens* 123  
*Conus marmoreus* 20, 120  
*Conus mazei* 122  
*Conus mediterraneus* 49, 119, 123  
*Conus mus* 65  
*Conus obscurus* 121  
*Conus pennaceus* 122  
*Conus regius* 10, 65  
*Conus sanguinolaris* 122  
*Conus striatus* 124  
*Conus textile* 121  
 Copepoda 117  
*Corbula gibba* 55, 103, 127, 128  
*Corbula striata* 29  
*Corbula striatula* 130  
*Corbula sulcata* 29, 130  
*Crago franciscorum*  
*Crassatella acuminata* 9  
*Crassatella triquetra* 29, 130  
*Crassostrea virginica* 33, 35, 102  
*Crepidula* 58, 71, 72  
*Crepidula aculata* 73  
*Crepidula adunea* 73  
*Crepidula convexa* 73  
*Crepidula fornicata* 33, 68, 71, 72, 73, 93  
*Crepidula glauca* 73  
*Crepidula nivaea* 73  
*Crepidula numaria* 73  
*Crepidula plana* 73  
*Crepidula walshi* 73  
*Cryptomya californica* 18, 68  
*Cultellus pellucidus* 81, 113, 130  
*Cultellus tenuis* 81  
 Cuspidaria 58  
*Cuspidaria beringensis* 18  
*Cuspidaria cuspidata* 113  
*Cyclonassa brusinae* 103  
*Cyclonassa neritea* 49  
*Cyclostoma acutum* 49  
*Cylichna* 75, 129  
*Cylichna alba* 26, 129, 130  
*Cylichna cylindracea* 113, 129, 130  
*Cylichna densistriata* 129, 130  
*Cylichna fantasma* 130  
*Cylichna gramaldi* 29, 130  
*Cylichna occulta* 130  
*Cylichna reinhardti* 129, 130  
*Cylichna scalpta* 129, 130  
 Cypraea 97, 124  
*Cypraea caputserpentis* 97  
*Cypraea europea* 95  
*Cypraea gracilis* 98  
*Cypraea leviathan* 97  
*Cypraea spadicea* 98  
*Cypraea tigris* 97, 98  
 Cypraeacea 94  
 Cypraeidae 97  
*Cyprina islandica* 26, 127, 130  
*Cystoseira* 57, 58, 64  
*Cystoseira barbata* 48  
  
*Dendronotus giganteus* 84  
*Dentalium entalis* 128  
*Dentalium rectius* 18  
*Desmarestia aculata* 41  
*Diatoma* 100  
*Diatopteris* 58  
 Digenea 58  
 Diodora 75  
*Diodora apertura* 93  
*Diodora listeri* 65  
*Diodora minuta* 65  
*Diplosoma listerianum* 96  
 Doliacea 100  
*Donax vittatus* 113  
 Dosinia 87  
*Dosinia lupinus* 81  
  
*Echinodiscus* 35  
 Egeria 17  
 Eisenia 19  
*Ensis ensis* 83, 113, 127  
*Entomacrodus marmoratus* 121  
*Erato* 94, 95  
*Erato voluta* 93, 94, 95  
 Eratoidae 94  
*Ervilia* 117  
*Euthecosomata* 133  
*Eutheromorpha* 17, 42, 57  
  
**Ficus** 100  
*Fissurella* 8, 75, 124  
*Fissurella fascicularis* 10, 65  
*Fissurella fimbriata* 9  
*Fissurella fumata* 9

- Fissurella gibberula* 10  
*Fissurella graeca* 9  
*Fissurella mamillata* 9  
*Fissurella maxima* 9  
*Fissurella nodosa* 10, 65  
*Fissurella reticulata* 9  
*Fissurella sieboldi* 9  
 Fissurellidae 8  
*Fucus evesciculosus* 14, 41  
*Fucus inflatus* 41  
*Fucus spirorbis* 41, 43  
*Fucus vesiculosus* 14, 41  
  
*Gastropteron rubrum* 132  
 Gelidium 19  
*Gibbula* 20  
*Gibbula adansoni* 55, 119  
*Gibbula adriatica* 24  
*Gibbula albida* 20, 24  
*Gibbula albida euzinica* 24  
*Gibbula albida pontica* 24  
*Gibbula ardens* 24  
*Gibbula cineraria* 21, 24, 25  
*Gibbula derjugini* 24, 26  
*Gibbula deversa* 20, 24, 103  
*Gibbula divaricata* 20, 23, 24, 25, 119  
*Gibbula euzinica* 20, 23, 24, 26  
*Gibbula guttatauri* 24  
*Gibbula magus* 23, 24  
*Gibbula pennanti* 24  
*Gibbula pontica* 20  
*Gibbula tumida* 20, 23, 24, 25, 26, 130  
*Gibbula umbilicalis* 23, 24, 25  
*Glycymeris* 132  
*Glycymeris violacescens* 127  
*Golfingia minuta* 103  
*Grammatophora marina* 47  
  
**Halécium** 37  
*Halosaccion ramentaceum* 41  
*Helix lacuna* 39  
*Hiatella* 58, 61, 117  
*Hiatella arctica* 18, 26, 68, 113, 130  
*Hiatella rugosa* 108  
*Hildenbrandtia* 16  
*Holophitus* 58  
*Hydrobia* 49  
*Hydrobia aporensis* 52  
*Hydrobia maritima* 51  
*Hydrobia neglecta* 51, 52  
*Hydrobia ulvae* 18, 49, 50, 51, 52, 53, 113, 130  
*Hydrobia ventrosa* 49, 50, 51, 52, 53  
 Hydrobiidae 49  
  
**Iridaea** 17  
*Isocardia cor* 55  
  
**Kellia** *laperousi* 73  
**Kelliella** *miliaris* 10  
**Kuhlia** *sandvicensis* 121  
  
**Lacuna** 39  
*Lacuna divaricata* 26  
*Lacuna pellucida* 40, 41  
*Lacuna vincla* 18, 39, 40, 41, 93  
 Lacunidae 39  
*Laevicardium* 87  
*Leda* 58  
*Leda bicuspidata* 29  
*Leda homata* 18  
*Leda minuta* 132  
*Leda rostrata* 81  
*Lentidium mediterraneum* 127  
*Leptidoderma africanum* 13  
*Lima* 65, 75  
*Lima hians* 10  
*Lima inflata* 55  
*Lima lima* 119  
*Lima loscombi* 113, 130  
*Limacina helicina* 133  
*Lithophaga* 65, 75  
*Lithoderma* 16  
*Lithothamnium* 12, 14  
*Lithothamnium calcareum* 54  
*Littorina* 41, 45, 117  
*Littorina ahenea* 10  
*Littorina granularis* 44  
*Littorina groenlandica* 41  
*Littorina littoralis* 14, 43, 44, 45  
*Littorina littorea* 14, 40, 41—43, 44, 93  
*Littorina neritoides* 14, 42, 43, 44, 45, 119  
*Littorina obtusa* 42, 43  
*Littorina rudis* 41, 42, 43  
*Littorina rudissima* 41  
*Littorina saxatilis* 18, 42, 43, 44, 45  
*Littorina scutulata* 73  
 Littorinacea 39  
 Littorinidae 41  
*Loripes lacteus* 49  
*Lucina* 58, 61  
*Lucina annulata* 18, 68  
*Lucina borealis* 127  
  
**Macoma** *baltica* 53, 68  
**Macoma** *calcareae* 53  
**Macoma** *charlotensis* 18  
**Macoma** *incongrua* 18, 73  
**Macoma** *nasuta* 18  
**Mactra** *nitida* 81

*Margarita groenlandica* 26  
*Margarita halicina* 41  
*Marginella cypraeola* 94  
*Marginella olivaeformis* 29  
*Mercenaria mercenaria* 102  
Mesogastropoda 39  
*Mitra* 117, 118  
*Mitra belcheri* 118  
*Mitra coffea* 118  
*Mitra crebulirata* 118, 119  
*Mitra dolorosa* 118  
*Mitra ebenus* 119  
*Mitra emersoni* 118  
*Mitra erythrogramma* 118, 119  
*Mitra hindsi* 118  
*Mitra lens* 118  
*Mitra lignaria* 118  
*Mitra littoralis* 118  
*Mitra mexicana* 118  
*Mitra militaris* 119  
*Mitra muricata* 118  
*Mitra pyramidalis* 118, 119  
*Mitra rupicola* 118  
*Mitra solitaria* 118  
*Mitra swainsoni* 118  
*Mitra tessellata* 117  
*Mitra tiarella* 118  
*Mitra tricolor* 119  
*Mitra tristis* 118  
*Mitra zaca* 118, 119  
Mitridae 117  
*Modiolus demissus* 102  
*Modiolus modiolus* 108, 113, 130  
*Modiolus phaseolinus* 113, 130  
*Murex* 88, 101, 102, 103  
*Murex beauii* 102  
*Murex blainvillei* 102  
*Murex brandaris* 102  
*Murex calcar* 102  
*Murex fulvescens* 102  
*Murex fuscatus* 55  
*Murex gemma* 102  
*Murex pecten* 101  
*Murex petri* 68  
*Murex radix* 101  
*Murex rufus* 102  
*Murex santarosana* 102  
*Murex tarentinus* 102, 103  
*Murex tenuispina* 20  
*Murex trunculus* 101, 102, 119  
*Murex tryoni* 102  
*Murex tuberculatus* 101  
*Murex turbinatus* 102  
*Murex zelandicus* 102  
Muriceae 101

Muricidae 101, 106  
*Musculus discors* 132  
*Mya arenaria* 18, 33, 73, 82  
*Mytilaster* 26  
*Mytilus* 117  
*Mytilus californianus* 73  
*Mytilus edulis* 14, 18, 33, 53, 73, 108, 113, 130, 132  
*Mytilus galloprovincialis* 71, 73, 119

*Nassa* 26, 75, 108, 119  
*Nassa acuminata* 108, 112  
*Nassa caerata* 108, 112  
*Nassa catalla* 112  
*Nassa fenestrata* 108, 111  
*Nassa fossata* 108, 109, 113  
*Nassa gallegosi* 112  
*Nassa guayhasensis* 112  
*Nassa incrassata* 49, 109, 112, 113, 119  
*Nassa luteostoma* 108  
*Nassa miga* 130  
*Nassa miser* 112  
*Nassa mutabilis* 127  
*Nassa myristicata* 112  
*Nassa obsoleta* 108, 109, 111, 112, 113  
*Nassa pygmaea* 109, 112  
*Nassa reticulata* 10, 49, 108, 109, 110, 111, 112, 113, 130  
*Nassa tiarula* 108  
*Nassa trivittata* 108, 112, 113  
*Nassa tugela* 108  
*Nassa versicolor* 108, 112  
*Nassa vibex* 108, 112  
*Nassarius* 108  
Nassidae 108  
*Natica* 76, 81, 100  
*Natica affinis* 80  
*Natica albumen* 80, 119  
*Natica alderi* 76, 77, 80, 81, 82  
*Natica broderipiana* 80  
*Natica candida* 26, 76, 80, 130  
*Natica chemnitzii* 80  
*Natica clausa* 18, 26, 76, 77, 78, 79, 80  
*Natica collaria* 80, 81  
*Natica colima* 80  
*Natica elenae* 80  
*Natica fanel* 78, 80, 81  
*Natica fusca* 76, 78, 80, 132  
*Natica glaucina* 80  
*Natica grayi* 80  
*Natica macilenta* 76, 80  
*Natica maroccana* 80  
*Natica marochiensis* 80, 81  
*Natica millepunctata* 76, 80

*Natica montagui* 76, 78  
*Natica nitida* 77, 78  
*Natica notabilis* 80  
*Natica operculata* 80  
*Natica othello* 80  
*Natica pallida* 76, 78, 80  
*Natica poliana* 76, 80  
*Natica punctata* 80  
*Natica pusilla* 80  
*Natica salimba* 68  
Naticaceae 76  
Naticidae 76, 106  
*Nemocardium* 58  
Neogastropoda 101  
*Nephtys* 52  
*Nereis* 53  
*Nerita mamilla* 81  
*Nerita vitellus* 76  
*Neritina* 58  
*Nucula* 58, 61  
*Nucula linki* 84  
*Nucula nucleus* 113, 130  
*Nucula sulcata* 10, 103  
*Nucula tenuis* 18, 26, 60, 130, 132  
*Nucula turgida* 81  
*Nuculana* 75

*Ocenebra edwardsi* 49  
*Odostomia* 30, 61  
*Odostomia acuta* 30, 34  
*Odostomia anxia* 30, 34  
*Odostomia adiposa* 30, 34  
*Odostomia bisuturalis* 33  
*Odostomia bulbosa* 30, 34  
*Odostomia chitonicola* 33  
*Odostomia clara* 30, 34  
*Odostomia conoidea* 30, 33  
*Odostomia corpulenta* 30  
*Odostomia eulimoides* 30, 31, 32, 33  
*Odostomia fetella* 33  
*Odostomia impressa* 32, 33, 35  
*Odostomia lukisii* 33  
*Odostomia mera* 30, 34  
*Odostomia metata* 30, 34  
*Odostomia novegradensis* 30, 34  
*Odostomia objecta* 30, 34  
*Odostomia oxia* 30, 34  
*Odostomia plicata* 30, 31, 32, 33, 34  
*Odostomia pupoides* 30, 33  
*Odostomia recta* 30, 34  
*Odostomia rissoiformis* 30, 31, 33, 34  
*Odostomia rufa* 35, 128  
*Odostomia scalaris* 33, 34  
*Odostomia seminuda* 33  
*Odostomia spirabilis* 34  
*Odostomia stricta* 30, 34  
*Odostomia trifida* 33  
*Odostomia turrata* 30, 33  
*Odostomia unidentata* 30, 31, 33  
*Odostomia winkleyi* 33  
*Oliva* 124  
*Oliva biplicata* 117  
*Oliva bulbosa* 10  
*Oliva caerulea* 10  
*Oliva candida* 20  
*Oliva dama* 116  
*Oliva undatella* 117  
*Olivella* 116  
*Olivella semistriata* 117  
Olividae 87, 116  
*Ophiotrix fragilis* 103  
Opisthobranchia 125  
*Ostracoda* 117  
*Ostrea* 73  
*Ostrea edulis* 73, 127  
*Ostrea equestris* 102  
*Ostrea lurida* 33  
*Ostrea taurica* 71  
*Pagina* 57  
*Pandora* 84  
*Pandora filosa* 18, 84  
*Patella* 11, 14, 15  
*Patella argenvillei* 14  
*Patella aspera* 13—15  
*Patella barbara* 14  
*Patella caerulea* 11, 14, 15, 49, 55, 65, 119  
*Patella chinensis* 68  
*Patella cochle* 12, 14  
*Patella compressa* 13  
*Patella depressa* 13, 15  
*Patella fornicata* 71  
*Patella granatina* 14  
*Patella granularis* 13, 14  
*Patella hungarica* 66  
*Patella intermedia* 12  
*Patella longicosta* 13, 14  
*Patella lusitanica* 14  
*Patella oculus* 13, 14  
*Patella pontica* 13, 14  
*Patella vulgata* 12, 13—15, 68, 93, 132  
Patellacea 11  
Patellidae 11  
*Patina pellucida* 25, 93  
*Pecten* 29, 68  
*Pecten islandicus* 18, 26, 130  
*Pecten maximus* 33  
*Pecten ponticus* 71  
*Pecten jacobaeus* 29, 55  
*Pectunculus* 20  
*Philine* 131

- Philine aperta* 132  
*Philine monterosatoi* 132  
*Philine japonica* 132  
*Philine pruinosa* 132  
*Philine punctata* 132  
*Philine quadrata* 132  
*Philine quadripartita* 132  
*Philine scabra* 132  
*Philine striatula* 132  
 Philinidae 131  
 Phillophora 57  
*Phos grateloupianus* 29, 130  
 Picnopia 84  
*Pinna bicolor* 20  
*Pinna fragilis* 68  
*Pinna pernula* 10  
*Pitar rudis* 71  
*Pitar tellinoidea* 29  
 Planorbella 138  
*Pleurotoma tigris* 119  
 Pleurotomariacea 8  
*Polinices* 61, 73, 81, 83  
*Polinices acosmita* 82  
*Polinices canonica* 82, 83  
*Polinices catena* 82  
*Polinices caurina* 82, 83  
*Polinices cristallina* 68  
*Polinices draconis* 82, 83, 84  
*Polinices duplicatus* 82, 83  
*Polinices groenlandicus* 81, 82, 83, 84  
*Polinices helicina* 82  
*Polinices helicoides* 83  
*Polinices josephinus* 82  
*Polinices lewisi* 73, 83, 84  
*Polinices limi* 83  
*Polinices monteronus* 82, 83  
*Polinices nanus* 82, 83  
*Polinices politiana* 82  
*Polinices reclusia* 83, 84  
*Polinices uber* 83  
*Pomatoceros triqueter* 33  
 Posidonia 58  
*Potamides* 55, 56  
*Potamides lamarchi* 55, 56  
*Potamides plicatus* 56  
 Potamididae 55  
 Prosobranchia 7  
*Prototaca staminea* 108  
*Psammobia vespertina* 9  
 Pteroceras 91  
 Pteropoda 133  
*Purpura haemastoma* 55  
*Purpura lapillus* 18  
*Purpura lima* 107  
*Pyramidella* 35  
*Pyramidella hancocki* 35  
*Pyramidella linearum* 35  
*Pyramidella nazatlanica* 35  
*Pyramidella panamensis* 35  
*Pyramidella rotundata* 35  
 Pyramidellacea 30  
 Pyramidellidae 30  
*Rapana* 73  
*Retusa mammilata* 132  
*Retusa semisulcata* 132  
*Rhodymenia palmete* 41  
 Ringicula 75  
*Ringicula conformis* 29, 130  
*Rissoa* 26, 46, 58  
*Rissoa aculeus* 53  
*Rissoa anatus* 48  
*Rissoa costata* 48  
*Rissoa diversa* 55  
*Rissoa euzinica* 46, 47  
*Rissoa fragilis* 49  
*Rissoa grossa* 49  
*Rissoa inconspicua* 48  
*Rissoa membranacea* 48  
*Rissoa oblonga* 48  
*Rissoa parva* 25, 46, 47, 48  
*Rissoa proxima* 48  
*Rissoa punctura* 48  
*Rissoa querini* 47  
*Rissoa semistriata* 48  
*Rissoa splendida* 10, 46, 47, 48, 49, 119  
*Rissoa variabilis* 58  
*Rissoa venusta* 47, 48  
*Rissoa ventricosa* 46  
*Rissoa violacea* 48  
*Rissoa ulvae* 48  
 Rissoacea 46  
 Rissoidae 46  
*Saccorhisa bulbosa* 25  
 Sagartia 60  
*Saxidomus squalidus* 108  
*Scaphander* 127, 129, 131  
*Scaphander bushirensis* 128  
*Scaphander dilatatus* 129  
*Scaphander lignarius* 35, 127, 128  
*Scaphander punctostriatus* 127, 128  
*Scalibregma inflata* 78  
 Scaphandridae 127  
 Scrobicularia 53  
*Scrobicularia plana* 49  
*Serpulorbis aotearoa* 62  
*Serpulorbis zelandicus* 62, 63  
*Solariella canaliculata* 81  
*Solen sicarius* 18, 73  
*Spiratella* 133, 137

- Spiratella bulimoides* 133, 138  
*Spiratella helicina* 133, 137, 138  
*Spiratella helicoides* 133, 137, 138  
*Spiratella inflata* 133, 138  
*Spiratella lesueri* 133, 138  
*Spiratella retroversa* 133, 134, 135, 136, 137  
*Spiratella subtarshanensis* 135  
*Spiratella (Spirialis) tarshanensis* 135  
*Spiratella trochiformis* 133, 138  
 Spiratellidae 133, 138  
*Spirialis* 133, 138  
*Spisula subtruncata* 127  
 Stenoglossa 105  
*Sternaspis scutata* 103  
 Strombacea 85  
 Strombidae 85  
*Strombiformis reticulatus* 57  
*Strombus* 85, 88, 91, 103  
*Strombus aurisdianea* 85  
*Strombus costatus* 86  
*Strombus dentatus* 87  
*Strombus erithrinus* 87  
*Strombus galeatus* 87  
*Strombus geruvianus* 87  
*Strombus gibberulus* 86  
*Strombus gigas* 86  
*Strombus gracilior* 87  
*Strombus granulatus* 87  
*Strombus latissimus* 87  
*Strombus lukuanus* 86  
*Strombus pes-pelecani* 90  
*Strombus pugilis* 85  
*Strombus pulchellus* 119  
*Strombus raninus* 86  
*Strombus scutata* 103  
*Strombus thersistes* 87  
*Strombus tricornis* 86, 87  
*Strombus tricornis* 86, 87  
*Sympodium* 103  
*Tapes japonica* 79  
*Taras rotundata* 127  
 Tectibranchia 126  
*Tectonatica janthostomoides* 79  
 Tectus 100  
*Tegula brunnea* 73  
*Tellina* 58, 61, 124  
*Tellina balaustina* 55  
*Tellina calcarea* 53  
*Tellina donacina* 10, 71  
*Tellina fabula* 81  
*Tellina littoralis* 9  
*Tellina squalida* 68  
*Tellina tampaensis* 58  
 Terebellidae 88  
*Terebellum* 88, 100  
*Terebellum subulatum* 89  
*Terebellum convolutum* 89  
*Terebra* 88, 123  
*Terebra dislocata* 124  
*Terebra pertusa* 10  
*Terebra sallicana* 124  
 Terebridae 123  
 Teredo 20  
*Thais lapillus* 14  
 Thalassia 89  
 Thecosomata 138  
 Thracia 58  
*Thracia trapezoides* 18  
*Thracia papyracea* 71  
*Thyasira* 61  
*Thyasira flexuosa* 113, 130  
*Tritonium oregonense* 107  
 Trivia 95  
*Trivia monacha* 96  
 Trochaceae 19  
 Trochidae 20  
*Trochus conchyliophorus* 74  
*Trochus conulus* 26  
*Trochus magus* 20  
 Turbinidae 19  
 Turbo 19  
*Turbo cornutus* 19  
*Turbo fluctuosus* 20  
*Turbo lacteus* 36  
*Turbo littoreus* 41  
*Turbo margaritaceus* 20  
*Turbo marmoratus* 19  
*Turbo plicatus* 30  
*Turbo rugosus* 19  
*Turbo saxosus* 20  
*Turbo squamiger* 20  
*Turbo terebra* 59  
 Turbonilla 36  
*Turbonilla clathrata* 36—38  
*Turbonilla conica* 36, 38  
*Turbonilla crenata* 37, 38  
*Turbonilla darwinensis* 36  
*Turbonilla delicata* 36, 37, 38  
*Turbonilla densecostata* 36, 37  
*Turbonilla elegantissima* 36—38  
*Turbonilla felicitata* 36, 38  
*Turbonilla fenestrata* 37, 38  
*Turbonilla fulvocincta* 37, 38  
*Turbonilla jeffreysii* 37, 38  
*Turbonilla lactea* 36, 37, 38  
*Turbonilla ninona* 36, 38  
*Turbonilla pupaeformis* 36  
*Turbonilla rufescens* 37, 38  
*Turbonilla tenuissima* 36  
*Turbonilla tridentata* 37, 38

<i>Turbonilla vitrea</i> 36	<i>Vermetus arenarius</i> 15, 65
<i>Turbonilla winkleyi</i> 37, 38	<i>Vermetus gigas</i> 64
<i>Turris torta</i> 2	<i>Vermetus cristata</i> 65
<i>Turritella</i> 59, 95, 103	<i>Vermetus limbricalis</i> 63
<i>Turritella annulata</i> 60, 61	<i>Vermetus novaehollandicae</i> 64
<i>Turritella communis</i> 59, 60, 61, 68, 93, 103, 128, 132	<i>Vermetus tenarea</i> 64
<i>Turritella cooperi</i> 61, 68	<i>Vermetus triqueter</i> 15, 65
<i>Turritella fortiterata</i> 60, 61	<i>Virgularia mirabilis</i> 103
<i>Turritella pedroensis</i> 61	<i>Voluta mercatoria</i> 114
<i>Turritella pilsbri</i> 59	<i>Voluta tornatilis</i> 126
<i>Turritella sanguinea</i> 10	<i>Volutacea</i> 116
<i>Turritella triplicata</i> 55	
<i>Turritellacea</i> 59	<i>Ulva</i> , 17 42
<i>Turritellidae</i> 59	<i>Ulva lactuca</i> 50
<i>Tympanotonos</i> 55, 56	
<i>Tympanotonos margaritaceum</i> 56	<i>Xenophora</i> 74
	<i>Xenophora conchyliophora</i> 10, 65, 75
<i>Valvatina</i> 138	<i>Xenophora corrugata</i> 75
<i>Venerupis irus</i> 10	<i>Xenophora digitata</i> 75
<i>Venerupis rhomboides</i> 113	<i>Xenophora neozelandica</i> 75
<i>Venus brongniarti</i> 55, 103	<i>Xenophora pallidula</i> 75
<i>Venus casina</i> 55, 113	<i>Xenophora senegalensis</i> 29, 75, 130
<i>Venus fluctuosa</i> 60	<i>Xenophoracea</i> 74
<i>Venus jaliaceolamellosa</i> 81	<i>Xenophorida</i> 74
<i>Venus gallina</i> 71	
<i>Venus lamarcki</i> 20	<i>Yoldia</i> 84
<i>Venus striatula</i> 78, 113, 130	<i>Yoldia ensifera</i> 84
<i>Vermetidae</i> 62	<i>Yoldia hyperborea</i> 26, 130
<i>Vermetus</i> 10, 62, 124	
<i>Vermetus adansoni</i> 62	<i>Zostera</i> 17
	<i>Zostera marina</i> 48

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие . . . . .	5
<b>Отряд <i>Prosobranchia</i></b> . . . . .	7
<b>Подотряд <i>Archaeogastropoda</i></b> . . . . .	8
Надсемейство <i>Pleurotomariacea</i> . . . . .	8
Семейство <i>Fissurellidae</i> . . . . .	8
Род <i>Fissurella</i> (К. Г. Татишвили) . . . . .	8
Надсемейство <i>Patellacea</i> . . . . .	11
Семейство <i>Patellidae</i> . . . . .	11
Род <i>Patella</i> (К. Г. Татишвили) . . . . .	11
Семейство <i>Acmaeidae</i> . . . . .	15
Род <i>Acmaea</i> (К. Г. Татишвили) . . . . .	15
Надсемейство <i>Trochacea</i> . . . . .	19
Семейство <i>Turbinidae</i> . . . . .	19
Род <i>Turbo</i> (К. Г. Багдасарян) . . . . .	19
Семейство <i>Trochidae</i> . . . . .	20
Род <i>Gibbula</i> (К. Г. Багдасарян) . . . . .	20
Род <i>Calliostoma</i> (К. Г. Багдасарян) . . . . .	26
Надсемейство <i>Pyramidellacea</i> . . . . .	30
Семейство <i>Pyramidellidae</i> . . . . .	30
Род <i>Odostomia</i> (К. Г. Багдасарян) . . . . .	30
Род <i>Pyramidella</i> (К. Г. Багдасарян) . . . . .	35
Род <i>Turbonilla</i> (К. Г. Багдасарян) . . . . .	36
<b>Подотряд <i>Mesogastropoda</i></b> . . . . .	39
Надсемейство <i>Littorinacea</i> . . . . .	39
Семейство <i>Lacunidae</i> . . . . .	39
Род <i>Lacuna</i> (К. Г. Татишвили) . . . . .	39
Семейство <i>Littorinidae</i> . . . . .	41
Род <i>Littorina</i> (К. Г. Татишвили) . . . . .	41
Надсемейство <i>Rissoacea</i> . . . . .	46
Семейство <i>Rissoidae</i> . . . . .	46
Род <i>Rissoa</i> (Ж. П. Казахашвили) . . . . .	46
Семейство <i>Hydrobiidae</i> . . . . .	49
Род <i>Hydrobia</i> (К. Г. Багдасарян) . . . . .	49

Надсемейство <i>Cerithiacea</i> . . . . .	54
Семейство <i>Cerithiidae</i> . . . . .	54
Род <i>Cerithium</i> (К. Г. Татишвили) . . . . .	54
Семейство <i>Potamididae</i> . . . . .	55
Род <i>Potamides</i> (К. Г. Татишвили) . . . . .	55
Род <i>Turpanotonos</i> (К. Г. Татишвили) . . . . .	55
Семейство <i>Bittiidae</i> . . . . .	57
Род <i>Bittium</i> (К. Г. Татишвили) . . . . .	57
Надсемейство <i>Turritellacea</i> . . . . .	59
Семейство <i>Turritellidae</i> . . . . .	59
Род <i>Turritella</i> (К. Г. Татишвили) . . . . .	59
Семейство <i>Vermetidae</i> . . . . .	62
Род <i>Vermetus</i> (К. Г. Татишвили) . . . . .	62
Надсемейство <i>Calyptraeacea</i> . . . . .	66
Семейство <i>Capulidae</i> . . . . .	66
Род <i>Capulus</i> (К. Г. Татишвили) . . . . .	66
Семейство <i>Calyptraeidae</i> . . . . .	68
Род <i>Calyptraea</i> (Ж. П. Казахашвили) . . . . .	68
Род <i>Crepidula</i> (К. Г. Татишвили) . . . . .	71
Надсемейство <i>Xenophoracea</i> . . . . .	74
Семейство <i>Xenophoridae</i> . . . . .	74
Род <i>Xenophora</i> (К. Г. Татишвили) . . . . .	74
Надсемейство <i>Naticacea</i> . . . . .	76
Семейство <i>Noticidae</i> . . . . .	76
Род <i>Natica</i> (К. Г. Багдасарян) . . . . .	76
Род <i>Polinices</i> (К. Г. Багдасарян) . . . . .	81
Надсемейство <i>Strombacea</i> . . . . .	85
Семейство <i>Strombidae</i> . . . . .	85
Род <i>Strombus</i> (К. Г. Татишвили) . . . . .	85
Семейство <i>Terebellidae</i> . . . . .	88
Род <i>Terebellum</i> (К. Г. Татишвили) . . . . .	88
Семейство <i>Aporrhaidae</i> . . . . .	90
Род <i>Aporrhais</i> (К. Г. Татишвили) . . . . .	90
Надсемейство <i>Cypraeacea</i> . . . . .	94
Семейство <i>Eratoidae</i> . . . . .	94
Род <i>Erato</i> (К. Г. Татишвили) . . . . .	94
Род <i>Trivia</i> (К. Г. Татишвили) . . . . .	95
Семейство <i>Cypraeidae</i> . . . . .	97
Род <i>Cypraea</i> (К. Г. Татишвили) . . . . .	97
Надсемейство <i>Doliacea</i> . . . . .	100
Семейство <i>Cassididae</i> . . . . .	100
Род <i>Cassidaria</i> (К. Г. Татишвили) . . . . .	100
<b>Подотряд <i>Neogastropoda</i></b> . . . . .	<b>101</b>
Надсемейство <i>Muricacea</i> . . . . .	101
Семейство <i>Muricidae</i> . . . . .	101
Род <i>Murex</i> (Ж. П. Казахашвили) . . . . .	101
Надсемейство <i>Buccinacea</i> . . . . .	104
Семейство <i>Buccinidae</i> . . . . .	104
Род <i>Buccinum</i> (Ж. П. Казахашвили) . . . . .	104
Семейство <i>Nassidae</i> . . . . .	108

Род <i>Nassa</i> (К. Г. Багдасарян) . . . . .	108
Семейство <i>Columbellidae</i> . . . . .	114
Род <i>Columbella</i> (Ж. П. Казахашвили) . . . . .	114
Надсемейство <i>Volutacea</i> . . . . .	116
Семейство <i>Olividae</i> . . . . .	116
Род <i>Olivella</i> (К. Г. Татишвили) . . . . .	116
Семейство <i>Mitridae</i> . . . . .	117
Род <i>Mitra</i> (К. Г. Багдасарян) . . . . .	117
Надсемейство <i>Conacea</i> . . . . .	120
Семейство <i>Conidae</i> . . . . .	120
Род <i>Conus</i> (К. Г. Татишвили) . . . . .	120
Семейство <i>Terebridae</i> . . . . .	123
Род <i>Terebra</i> (К. Г. Татишвили) . . . . .	123
<b>Отряд <i>Opisthobranchia</i></b> . . . . .	<b>125</b>
<b>Подотряд <i>Tectibranchia</i></b> . . . . .	<b>126</b>
Надсемейство <i>Acteonacea</i> . . . . .	126
Семейство <i>Acteonidae</i> . . . . .	126
Род <i>Acteon</i> (Ж. П. Казахашвили) . . . . .	126
Семейство <i>Scaphandridae</i> . . . . .	127
Род <i>Scaphander</i> (Ж. П. Казахашвили) . . . . .	127
Род <i>Cylichna</i> (К. Г. Багдасарян) . . . . .	129
Семейство <i>Philinidae</i> . . . . .	131
Род <i>Philine</i> (Ж. П. Казахашвили) . . . . .	131
<b>Подотряд <i>Pteropoda</i></b> . . . . .	<b>133</b>
Надсемейство <i>Euthecosomata</i> . . . . .	133
Семейство <i>Spiratellidae</i> . . . . .	133
Род <i>Spiratella</i> (К. Г. Багдасарян) . . . . .	133
Литература . . . . .	139
Указатель авторов . . . . .	154
Указатель латинских названий . . . . .	158

192029



**Справочник по экологии морских брюхоногих**

*Утверждено к печати*

*Институтом палеобиологии*

*Академии наук Грузинской ССР*

Редактор издательства *Е. В. Ткачкова*

Художественно-технический редактор *А. П. Гусева*

Художник *М. Л. Компанец*

Сдано в набор 21/XI 1967 г. Подписано к печати 15/IV 1968 г.

Формат 60×90<sup>1/16</sup>. Бумага № 1. Усл. л. 10,62. Уч.-изд. л. 9,1

Тираж 1400 экз. Т-04680. Тип. зак. 3732. Цена 1 р. 09 к.

---

Издательство «Наука».

Москва, К-62, Подсосенский пер., д. 21

2-я типография издательства «Наука».

Москва, Г-99, Шубинский пер., 10