



Камчатский филиал Тихоокеанского института географии ДВО РАН

Камчатская Лига Независимых Экспертов

Камчатский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства
и океанографии

Камчатское/Берингийское экорегиональное отделение
Всемирного фонда дикой природы (WWF)

Проект ПРООН/ГЭФ

«Демонстрация устойчивого сохранения биоразнообразия на примере четырех
особо охраняемых природных территорий Камчатской области Российской
Федерации»

Камчатская краевая научная библиотека имени С.П. Крашенинникова

СОХРАНЕНИЕ БИОРАЗНООБРАЗИЯ КАМЧАТКИ И ПРИЛЕГАЮЩИХ МОРЕЙ

Материалы

**X международной научной конференции
17–18 ноября 2009 г.**

**Conservation of biodiversity of Kamchatka
and coastal waters**

**Materials of X international scientific conference
Petropavlovsk-Kamchatsky, November 17–18 2009**

Петропавловск-Камчатский
Издательство «Камчатпресс»
2009

ББК 28.688
С54

Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Материалы X международной научной конференции, посвященной 300-летию со дня рождения Г.В. Стеллера. – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2009. – 400 с.

Сборник включает материалы состоявшейся 17–18 ноября 2009 г. в Петропавловске-Камчатском X международной научной конференции по проблемам сохранения биоразнообразия Камчатки и прилегающих к ней морских акваторий. Рассматривается история изучения и современное биоразнообразие отдельных групп флоры и фауны полуострова и прикамчатских вод. Обсуждаются теоретические и методологические аспекты сохранения биоразнообразия в условиях возрастающего антропогенного воздействия.

Conservation of biodiversity of Kamchatka and coastal waters: Materials of X international scientific conference, dedicated to the 300th anniversary of the birthday of G.V. Steller. – Petropavlovsk-Kamchatsky : Publishing house Kamchatpress, 2009. – 400 p.

The proceedings include the materials of X scientific Conference on the problems of biodiversity conservation in Kamchatka and adjacent seas held on 17–18 November, 2009 in Petropavlovsk-Kamchatsky. A history of study and present-day biodiversity of specific groups of Kamchatka flora and fauna are analyzed. The theoretical and methodological aspects of biodiversity conservation under increasing anthropogenic impact are discussed.

Редакционная коллегия:

В.Ф. Бугаев, д.б.н., А.В. Буслев, к.б.н.,
А.М. Токранов, к.б.н. (отв. редактор), О.А. Чернягина

Перевод «Введения» на английский Т.А. Пинчук

Издано по решению Ученого Совета КФ ТИГ ДВО РАН

©Камчатский филиал Тихоокеанского
института географии ДВО РАН, 2009
©Камчатская Лига Независимых Экспертов, 2009
©Камчатский научно-исследовательский
институт рыбного хозяйства и океанографии, 2009
©Камчатское/Берингийское экорегиональное
отделение Всемирного фонда дикой природы
(WWF), 2009
©Проект ПРООН/ГЭФ «Демонстрация
устойчивого сохранения биоразнообразия
на примере четырех особо охраняемых природных
территорий Камчатской области Российской
Федерации», 2009

ISBN 978-5-9610-0133-4

РЕВОЛЮЦИОННАЯ НАХОДКА: ОБНАРУЖЕНИЕ ПЕРЕХОДНОГО ЗВЕНА В ЭВОЛЮЦИИ ГОЛОЖАБЕРНЫХ МОЛЛЮСКОВ У БЕРЕГОВ КАМЧАТКИ

*А.В. Мартынов**, *Т.А. Коришунова***, *Н.П. Санамян****, *К.Э. Санамян****

**Зоологический музей МГУ, Москва*

***Институт высшей нервной деятельности и нейрофизиологии, Москва*

****Камчатский филиал Тихоокеанского института географии (КФ ТИГ)
ДВО РАН, Петропавловск-Камчатский*

REVOLUTIONAL FINDING: DISCOVERY OF TRANSITIONAL LINK IN EVOLUTION OF THE NUDIBRANCHS IN THE COASTAL WATERS OF KAMCHATKA

*A.V. Martynov**, *T.A. Korshunova***, *N.P. Sanamyan****, *K.E. Sanamyan****

**Zoological Museum, Moscow State University, Moscow*

***Institute of Higher Nervous Activity and Neurophysiology, Moscow*

****Kamchatka Branch of Pacific Institute of Geography (KB PIG) FED RAS,
Petropavlovsk-Kamchatsky*

В этот особый год двойного юбилея Дарвина и его книги (Darwin, 1859), помимо закономерных и многочисленных юбилейных статей и конференций, представляется небезынтересным взглянуть не только на сам доказанный факт эволюции, на ставшие классическими постулаты СТЭ, но и на другие немаловажные компоненты эволюционной теории, которые далеко не всегда получают должное освещение. Непревзойденную роль в становлении дарвиновской теории сыграли классическая систематика и тот факт, что сам Дарвин был прежде всего натуралистом и систематиком, а потом уже эволюционистом. Несмотря на это, о связях систематики и эволюции говорят нечасто, точнее, ровно в том объеме, который подчеркивает, что именно процесс эволюции ответственен за появление бесконечного разнообразия живых форм.

В качестве специальной проблемы для эволюционной теории Дарвин выделял отсутствие или редкость переходных разновидностей. Это вполне естественно для науки того времени, когда самые знаменитые «потерянные звенья» еще не были открыты или не были интерпретированы с точки зрения эволюции. Именно отсутствие подобных звеньев нередко ставится в упрек креационистами в адрес теории эволюции. Поэтому так важно было открытие кистеперых рыб для понимания ранних этапов филогении наземных тетрапод. Обнаружение переходных таксонов позвоночных продолжается и сейчас – достаточно назвать тиктаалика, открытого лишь в 2004 г. ископаемого организма, сочетающего черты кистеперых рыб и земноводных (Daeschler et al., 2006).

Значительный интерес к поиску переходных групп и эволюционным исследованиям позвоночных хорошо объясним широким распространением

знаний об их морфологии и классификации. Напротив, несмотря на значительное число опубликованных работ по филогении и систематике самых различных беспозвоночных животных, подчас даже самые сенсационные открытия остаются уделом обсуждения лишь узкой группы специалистов. Это происходит, прежде всего, из-за слабой информированности ученых других специальностей о разнообразии и строении беспозвоночных. Между тем среди последних «потерянных звеньев» значительно больше, и там иногда можно наблюдать почти «живую» как шла эволюция, оставившая следы в современной фауне в виде отдельных родов и видов. Кроме того, огромная доля нередко формальных, основанных на статистических алгоритмах, филогенетических деревьев, характерная для современного этапа развития зоологии, подчас оставляет мало места для классических эволюционно-морфологических исследований и тесно связанного с ними понятия о переходных группах. В этом отношении классическая систематика и морфология может все еще очень много дать для формирования эволюционных гипотез.

Одной из групп беспозвоночных, на которой особенно удобно и наглядно изучать эволюцию, являются брюхоногие заднежаберные моллюски (**Mollusca: Gastropoda: Opisthobranchia**). **Основным эволюционным процессом**, который доминировал среди заднежаберных, была редукция раковины. Это привело к появлению среди Opisthobranchia целого веера независимо возникших безраковинных групп высокого ранга (отрядов). Одной из таких групп, наиболее эволюционно успешной, морфологически разнообразной и обильной по числу видов, являются голожаберные моллюски (**Nudibranchia**). В свою очередь, среди голожаберных моллюсков выделяется большая группа дорид (**Doridacea** или **Anthobranchia**), насчитывающая около 2 000 видов. Особая привлекательность дорид как модельной группы для изучения эволюции заключается в их унифицированном плане строения, допускающего, тем не менее, некоторую степень эволюционной пластичности. Подавляющее большинство представителей этой группы имеет развитый кожный спинной щит – нотум, полностью покрывающий внутренние органы и часто накрывающий ногу, в передней части которого располагается пара органов химического чувства – ринофоров, а в задней части располагается самый характерный внешний орган дорид – розетка дорсальных жабр. Криптобранхиальные (**Cryptobranchia**), или **скрытожаберные, дориды** имеют вокруг жабр особую полость – жаберный карман, в который специальные мышцы могут полностью втянуть жабры и сомкнуть наружное отверстие кармана. Для криптобранхий также характерен нормально развитый нотум, полностью накрывающий ногу. В задней части нотум никогда не бывает расщеплен на лопасти, но иногда сильно редуцирован и оттянут. Фанеробранхиальные (**Phanerobranchia**), или **открытожаберные, дориды** полностью лишены жаберной полости. Жабры при этом подкововидно прикрепляются прямо к задней части нотума и также, при помощи особых мышц, способны резко сокращаться. Жабры у обеих групп устроены сход-

ным образом. Также принципиально сходно устроены основные системы органов, например пищеварительная и половая системы.

Еще не так давно, в 1990 г., эволюционные исследования дорид, как впрочем и большинства других групп беспозвоночных, пребывали в зачаточном состоянии. С одной стороны, в старых работах было предложено немалое число классификационных схем и разнообразных гипотез (Bergh, 1892; Odhner, 1934, 1939), но их обоснование либо отсутствовало, либо ограничивалось скухими комментариями. Кроме того, один и тот же автор в разных работах мог высказывать противоположные взгляды, что нетрудно обнаружить у классиков систематики голожаберных моллюсков Рудольфа Берга и Нильса Однера. Все это, безусловно, не способствовало хоть сколько-нибудь ясному пониманию эволюции дорид и развитию филогенетических исследований. Тем не менее система голожаберных моллюсков Однера, делящая отряд Nudibranchia на четыре подотряда (один из которых был Doridacea – дориды), стала фактически основой и для всех современных классификаций, и для филогенетических построений.

В советское время два наиболее активно высказывавшихся на эту тему автора, Ю.С. Миничев и Я.И. Старобогатов, избрали похожую стратегию и публиковали уже законченные системы голожаберных моллюсков в тезисах докладов всесоюзных малакологических конференций с минимальными комментариями и объяснительным аппаратом. В этих системах (Миничев, Старобогатов, 1979) было предложено значительное число новых таксонов отрядного ранга (т. е. включая над- и подотряды). Несмотря на наличие определенного рационального зерна (которое в основном сводилось к тому, что систематика дорид требовала реформы), системы Миничева и Старобогатова противоречили уже известным данным, были непозволительно лапидарны и фактически закрыты для дискуссий, поскольку изначально были представлены как «окончательное решение». В частности, система строилась исключительно на признаках строения половой системы, тогда как множество важных признаков внешнего строения и пищеварительного аппарата были полностью проигнорированы. Все это привело к тому, что, предвосхитив лет на 20 западные работы в этом направлении, они остались лишь «эволюционным тупиком» и полностью выпали из цитирования в современных публикациях.

Сложившийся к концу 20 в. корпус знаний о морфологии голожаберных был столь впечатляющим, а количество опубликованных эволюционных работ столь незначительным, что «филогенетический взрыв» представлялся совершенно неизбежным. Он произошел на границе тысячелетий и был вдохновлен широким применением статистического подхода, кладистики и молекулярных методов в изучения филогении и эволюции (Gosliner, Valdés, 1999; Wägele, Willan, 2000; Valdés, 2002a, b; Fahey, Gosliner, 2004; Fahey, Valdés, 2005 и мн. др.), и не только в изучении дорид, но и большинства других беспозвоночных. По современным представлениям, подобная комбинация как будто бы способна дать ответы на «основной вопрос эволю-

ции» и в конце концов представить нам всю последовательность ветвлений самого грандиозного из деревьев – филогенетического – от археобактерий до хордовых. Вопрос только в количестве применяемых генов, усовершенствовании статистических алгоритмов и т. д. (Dunn et al., 2008).

Особенно это стало заметным в недавнее время, когда систематика как наука во многом потеряла свой былой престиж, а значение филогенетических работ, напротив, возросло. Исследователи, работающие в области филогенетики, могут иметь лишь поверхностные знания в области систематики и использовать готовые решения о направлении эволюции признаков, заимствованные из классической систематики, не вполне осознавая – дискуссии какого масштаба нередко сопровождали появление того или иного решения в прошлом.

Все это в значительной степени относится к современной филогенетике дорид. В вышедших в последнее время многочисленных работах, подавляющее большинство которых имеет один концептуальный источник – калифорнийскую группу таксономии Nudibranchia, предлагаются вполне конкретные суждения о полярности признаков, но едва ли предлагается обсуждение того или иного решения. Впрочем, стремление к познанию филогении дорид имело и позитивные следствия для систематики. Для целого ряда филогенетических исследований первоначально были проведены соответствующие таксономические ревизии, включающие исследования типового музейного материала и описания новых видов. Все это значительно расширило наши знания о морфологии Doridacea. Но парадоксальным образом мало повлияло на реконструкцию ключевых событий самой филогении дорид.

Пожалуй, самую противоречивую эволюционную оценку получила одна из ключевых структур у дорид – жаберный аппарат. Фанеробранхиальные дориды, так же, как и на первый взгляд архаичные батидоридиды, не имеют жаберной полости, в противоположность криптобранхиатам. Видимо, это и стало главной причиной того, что отсутствие жаберного кармана стали считать предковым, плезиоморфным признаком для всех дорид (Valdés, 2002a, b). Однако на первый взгляд «бесполостные» фанеробранхиаты демонстрировали по крайней мере у двух родов наличие рудиментарных жаберных полостей. Этот факт, несмотря на его очевидную важность для понимания эволюции всех дорид, практически никак не обсуждался ни в одной из современных работ. Более того, в списках и матрицах признаков, т. е. основе филогенетического анализа, царила изрядная путаница: в разных статьях одного автора можно встретить кодировку жаберной полости у соответствующих таксонов, указывающую как на ее наличие, так и отсутствие.

Между тем ранее уже была предложена принципиально иная модель эволюции для голожаберных моллюсков-дорид. Основой ее стали как уже известные данные по онтогенезу дорид, так и вновь открытые уникальные новые роды и виды – *Loy meyeri* Martynov, 1994 и *Proloy millenae* Martynov,

1994 (Мартынов 1994а, б; Martynov, 1995, 1999), обнаруженные в Японском море. Суть нового подхода к эволюции дорид заключалась в допущении, что общий предок этой группы уже обладал жаберной полостью, которая образовалась путем инвагинации заднего края нотума, оборачивания его вокруг жабр, которые таким образом перемещались из вентротерминального в дорсальное положение. Смыкание же и срастание краев нотума и образовало затем тот замкнутый жаберный карман, который характерен для многих современных дорид. Напротив, фанеробранхиальная организация, согласно этой модели, возникла путем редукции предкового (т. е. первичного) жаберного кармана, причем независимо в разных семействах фанеробранхиат (бесполостных дорид). В качестве доказательства такой эволюционной гипотезы было использовано наличие неполностью замкнутой рудиментарной жаберной полости у вновь открытого *Loy meyeri* Martynov, 1994, который по всем другим признакам относился к фанеробранхиальному семейству Corambidae. Кроме того, рудиментарные жаберные полости были известны еще у двух родов (*Calycidoris* и *Diaphorodoris*) семейства Onchidorididae, все остальные представители которого обладают безоговорочно фанеробранхиальной организацией (т. е. полностью лишены жаберной полости). Наконец, совсем недавно, маленькая каплевидная жаберная полость, идентичная по форме и положению таковой у *Loy meyeri*, была обнаружена у ранних ювенильных экземпляров одного из видов рода *Onchidoris*, т. е. рода, все без исключения виды которого во взрослом состоянии полностью лишены какой-либо жаберной полости, даже рудиментарной. Таким образом, к настоящему времени имелось достаточное количество документированных свидетельств в пользу развиваемой новой модели эволюции голожаберных моллюсков-дорид. Тем не менее не было известно ни одного представителя семейства Onchidorididae, обладающего не рудиментарной, а самой настоящей жаберной полостью криптобранхиального типа, т. е. такой полостью, в которую жабры способны втягиваться целиком, а ее края затем полностью сокращаться над жабрами. Иными словами, настоящее переходное звено в эволюции двух крупных групп голожаберных моллюсков – *Cryptobranchia* и *Phanerobranchia* – было до настоящего времени неизвестно.

В ходе экспедиционных работ у тихоокеанского побережья Камчатки (фауна *Nudibranchia* которого вплоть до наших исследований была очень слабо изученной) в августе 2008 г. на глубинах 18–25 м в районе о. Старичков были обнаружены более 20 экземпляров неизвестного представителя семейства Onchidorididae, обладающего развитым жаберным карманом. Дальнейшее изучение данных экземпляров подтвердило, что жабры способны полностью втягиваться в полость, а ее края могут полностью сокращаться над втянутыми жабрами. В то же время по строению радулы и буккальной помпы обнаруженные особи являются типичными представителями семейства Onchidorididae, т. е. имеется специфический глоточный орган онхидоридид – буккальная помпа и узкая олигосериальная радула

с дифференцированным первым латеральным зубом. До настоящего времени был известен только один представитель семейства онхидоридид, обладающий рудиментарной жаберной полостью – *Calycidoris guentheri*, обитающий в арктических морях. Однако жаберная полость рода *Calycidoris* в основном рассматривалась как специфическая, вторичная черта семейства Onchidorididae, значительно отличающаяся от жаберной полости криптобранхиальных дорид своей неспособностью к полному сокращению над жабрами. Напротив, жаберный карман у вновь обнаруженного таксона полностью соответствует таковому настоящих криптобранхиальных дорид. Строение радулы и половой системы найденных особей также значительно отличаются от рода *Calycidoris*, и они, таким образом, относятся к новому роду и виду, описание которых вышло в одном из июльских выпусков одного из самых крупных международных таксономических журналов «Zootaxa» (Martynov et al., 2009). **Благодаря обнаружению данного нового таксона** будет возможным полностью пересмотреть существующей ныне взгляд на филогению и систематику голожаберных моллюсков-дорид. Согласно доминирующей точке зрения (Valdés, 2002a, b), фанеробранхиальные дориды, у которых жаберный карман отсутствует, являются эволюционно первичными, тогда как криптобранхиальные дориды, обладающие жаберной полостью, возникли позднее. Однако ранее был предложен альтернативный сценарий (Мартынов, 1994б; Martynov, 1999), **согласно которому** большая часть фанеробранхиальных дорид является вторичной по отношению к криптобранхиальным доридам и произошла от последних путем редукции жаберного кармана. Обнаружение в водах Камчатки нового рода и вида, который получил название *Onchimira cavifera* (которое можно перевести как «удивительная онхидоридида, несущая жаберную полость»), обладающего, с одной стороны, настоящим жаберным карманом криптобранхиального типа, а с другой стороны, специализированной глоткой и радулой, типичными для фанеробранхиального семейства Onchidorididae (представители которого в большинстве своем полностью лишены жаберного кармана), является серьезным аргументом в пользу вторичного происхождения большинства фанеробранхиальных дорид путем редукции жаберного кармана.

Onchimira cavifera является своеобразным вектором, который помогает определить правильное направление эволюции: если специализированные черты в строении пищеварительной системы, которыми обладают все представители онхидоридид, неизвестны за пределами этого семейства, а, напротив, наличие жаберной полости – характерная черта большинства других дорид, то онхимира, обладающая одновременно и жаберным карманом, и радулой, и буккальной помпой (особым выростом глотки) безоговорочно онхидоридидного типа, – очевидно указывает на то, что новый род стоит в основании Onchidorididae и что жаберная полость затем редуцировалась у остальных онхидоридид.

Особая важность открытия онхимир заключается в том, что этот таксон является типичным «потерянным звеном» (missing link) – организмом,

который связывает две большие таксономические группы с различным строением. Именно потерянных звеньев часто не хватало Дарвину, чтобы эволюционная теория выглядела более реалистичной. После обнаружения *Onchimira cavifera* у берегов Камчатки, а ранее еще и *Loy meyeri* Martynov, 1994 в Японском море, можно построить эволюционную картину развития этой группы в Тихом океане, которая будет основана не только на теоретически постулированных направлениях эволюции, а на совершенно реальных родах и видах. И можно проследить все стадии той редукции и модификации, которые претерпела исходная организация криптобранхиальных дорид от *Onchimira cavifera* до *Adalaria jannae*, *Loy meyeri* и, наконец, до aberrантных *Corambe*, жабры которых вторично переместились вентрально в заднюю часть нотума, как у древних моллюсков моноплакофор и хи-тонов.

Помимо описания нового рода и вида, в настоящее время проведен формальный филогенетический анализ и построено филогенетическое (эволюционное) дерево, показывающее положение вновь открытой *Onchimira cavifera* относительно родственных групп. Данные результаты будут включены в последующие публикации, направленные на построение принципиально новой картины эволюции голожаберных моллюсков.

Другим не менее важным результатом проведенных исследований стало обнаружение двух новых видов рода *Adalaria*, также относящихся к семейству Onchidorididae, но представляющих собой типичных фанеробранхиат, полностью лишенных жаберной полости во взрослом состоянии. Примечательно, что эти вновь открытые фанеробранхиаты обитают совместно со своим более далеким предком – онхимирой, еще сохраняющей полость. Представители рода *Adalaria* – небольшие дориды, обитающие и питающиеся на различных корковых мшанках. В Северной Пацифике в настоящее время известно 4 вида из этого рода, три из которых отмечены для российских вод. Данный род в целом считался изученным достаточно подробно, а описанный из вод Канады вид *Adalaria jannae* Millen, 1987 был обнаружен и в дальневосточных морях России (Мартынов, 2006; Martynov et al., 2009). Тем более неожиданным оказалось обнаружение сразу двух симпатрических новых видов из рода *Adalaria* – *A. olgae* и *A. slavi* в водах о. Старичков. Они резко отличаются по внешним признакам, окраске, по строению радулы, буккальной помпы и половой системы как друг от друга, так и от всех известных в настоящее время видов рода *Adalaria*. Примечательным является и факт обнаружения значительного количества особей обоих новых видов; все собранные экземпляры были очень сходны друг с другом и демонстрировали лишь незначительную изменчивость. Описание этих двух новых видов рода *Adalaria* и нового вида из рода *Onchidoris* были опубликованы совместно с описанием *Onchimira cavifera* (Martynov et al., 2009).

Теория эволюции остается одним из краеугольных камней мировоззрения современного человека, несмотря на все атаки, которым она подверга-

ется. Именно поэтому зоологи должны заботиться не только о построении все более возрастающего числа статистически обоснованных, но нередко противоречащих друг другу филогенетических деревьев, но и о морфологически наполненных эволюционных гипотезах, подтверждением которых могут являться в том числе и открытия переходных звеньев, как, например, онхимир, «удивительной онхидоридиды, несущей жаберную полость», о которой шла речь в данном сообщении.

ЛИТЕРАТУРА

Мартынов А.В. 1994а. Материалы к ревизии голожаберных моллюсков семейства Corambidae (Gastropoda, Opisthobranchia) Сообщение 1. Систематика // Зоол. журн. Т. 73. Вып. 10. С. 1–15.

Мартынов А.В. 1994б. Материалы к ревизии голожаберных моллюсков семейства Corambidae (Gastropoda, Opisthobranchia) Сообщение 2. Происхождение // Зоол. журн. Т. 73. Вып. 11. С. 36–43.

Мартынов А.В. 2006. Nudipleura // В кн.: Ю.И. Кантор, А.В. Сысоев. Морские и солоноватоводные брюхоногие моллюски России и сопредельных стран: иллюстрированный каталог. – М.: КМК Scientific Press. С. 267–294, илл. 131–138.

Миничев Ю.С., Старобогатов Я.И. 1979. Особенности эволюции половой системы и систематика Opisthobranchia // Моллюски, основные результаты их изучения. Зоологический институт АН СССР. – Л.: Наука. С. 16–21.

Bergh R. 1892. System der Nudibranchiaten Gasteropoden. P. 995–1165 in: Semper, C. G. (ed) Reisen im Archipel der Philippinen. Zweiter Theil // Wissenschaftliche Resultate. Band 2, 3, Wiesbaden.

Daeschler E.B., Shubin N.H., Jenkins F.A., Jr. 2006. A Devonian tetrapod-like fish and the evolution of the tetrapod body plan // Nature. Vol. 440. P. 757–763.

Darwin C. 1859. On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life, 1st ed., London: John Murray.

Dunn C.W., Hejnol A., Matus D.Q., Pang K., Browne W.E., Smith S.A., Seaver E., Rouse G.W., Obst M., Edgecombe G.D., Sørensen M.V., Haddock S.H., Schmidt-Rhaesa A., Okusu A., Kristensen R.M., Wheeler W.C., Martindale M.Q., Giribet G. 2008. Broad phylogenomic sampling improves resolution of the animal tree of life. // Nature. Vol. 452. P. 745–749.

Fahey S.J., Gosliner T.M. 2004. A phylogenetic analysis of the Aegiridae Fischer, 1883 (Mollusca, Nudibranchia, Phanerobranchia) with descriptions of eight new species and a reassessment of phanerobranch relationships // Proceedings of the California Academy of Sciences. Vol. 55. P. 613–689.

Fahey S.J. & Valdés Á. 2005. Review of *Acanthodoris* Gray, 1850 with a phylogenetic analysis of Onchidorididae Alder and Hancock, 1845 (Mollusca, Nudibranchia) // Proceedings of the California Academy of Sciences. Vol. 56 (4). P. 213–273.

Martynov A.V. 1995. Materials for the revision of the nudibranch family Corambidae (Gastropoda, Opisthobranchia). Communication 2. Origin of the Corambidae // Hydrobiological Journal. Vol. 31. P. 59–66.

Martynov A.V. 1999. Buccal pumps, gills pockets and new understanding of suctorial phanerobranchial dorids. In *Systematic, Phylogeny and Biology of Opisthobranch Molluscs* (2nd International Workshop of Malacology) Menfi, Italy, June 10 – 14 1999. P. 13–14.

Martynov A.V., Korshunova T.A., Sanamyan N.P., Sanamyan K.E. 2009. Description of the first cryptobranch onchidoridid *Onchimira cavifera* gen. et sp. nov. and of three new species of the genera *Adalaria* and *Onchidoris* (Nudibranchia: Onchidorididae) from Kamchatka waters // *Zootaxa*. Vol. 2159. P. 1–43.

Odhner N.H. 1934. The Nudibranchiata. British Antarctic («Terra Nova») Expedition, 1910. British Museum (Natural History) Natural History Report, Zoology 7. P. 229–310.

Odhner N.H. 1939. Opisthobranchiate Mollusca from the western and northern coasts of Norway. Det Kongelige Norske Videnskabernes Selskabs Skrifter 1. P. 1–93.

Valdés Á. 2002a. A phylogenetic analysis and systematic revision of the cryptobranch dorids (Mollusca, Nudibranchia, Anthobranchia) // *Zoological Journal of the Linnean Society*. Vol. 136. P. 535–636.

Valdés Á. 2002b. Phylogenetic systematics of ‘*Bathydoris*’ s.l. Bergh, 1884 (Mollusca, Nudibranchia), with the description of a new species from New Caledonian deep waters // *Canadian Journal of Zoology*. Vol. 80. P. 1084–1099.

Valdés Á., Gosliner T.M. 1999a. Phylogeny of the radula-less dorids (Mollusca, Nudibranchia), with the description of a new genus and a new family // *Zoologica Scripta*. Vol. 28 (3–4). P. 315–360.

Wägele H., Willan R. 2000. Phylogeny of the Nudibranchia // *Zoological Journal of the Linnean Society*. Vol. 130. P. 83–181.