

А.А. Широкая, В.В. Тахтеев

**ОПРЕДЕЛИТЕЛЬ БРЮХОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ
СЕМЕЙСТВА ASCOLOXIDAE THIELE, 1931
(PULMONATA: HYGROPHILA) ОЗЕРА БАЙКАЛ,
С ЗАМЕЧАНИЯМИ ПО ЭКОЛОГИИ И
РАСПРОСТРАНЕНИЮ ВИДОВ**



УЧЕБНОЕ ПОСОБИЕ

Министерство науки и высшего образования Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение
высшего образования “Иркутский государственный университет”
Биолого-почвенный факультет

А.А. Широкая, В.В. Тахтеев

**ОПРЕДЕЛИТЕЛЬ БРЮХОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ
СЕМЕЙСТВА ACROLOXIDAE THIELE, 1931
(PULMONATA: HYGROPHILA) ОЗЕРА БАЙКАЛ,
С ЗАМЕЧАНИЯМИ ПО ЭКОЛОГИИ И
РАСПРОСТРАНЕНИЮ ВИДОВ**

УЧЕБНОЕ ПОСОБИЕ

ИРКУТСК
2018

УДК 591.524:594.381(282.256.341)

ББК 28.680+28.685+28.691

Ш64

Печатается по решению учебно-методической комиссии биолого-почвенного факультета Иркутского государственного университета

Рецензенты:

доктор биологических наук, доцент Максим Викторович Винарский (лаборатория макроэкологии и биогеографии беспозвоночных Санкт-Петербургского государственного университета),

кандидат биологических наук Дмитрий Михайлович Палатов (кафедра гидробиологии биологического факультета Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова; лаборатория синэкологии Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова)

Авторы-составители:

кандидат биологических наук Алена Александровна Широкая (лаборатория биологии водных беспозвоночных Лимнологического института СО РАН),

доктор биологических наук Вадим Викторович Тахтеев (кафедра гидробиологии и зоологии беспозвоночных Иркутского государственного университета)

Широкая А.А., Тахтеев В.В. Определитель брюхоногих моллюсков семейства *Acroloxidae* Thiele, 1931 (Pulmonata: Hygrophila) озера Байкал, с замечаниями по экологии и распространению видов: Учебное пособие. – Иркутск: Издательство Института географии им. В.Б. Сочавы СО РАН, 2018. – 123 с., ил., прил.

В пособии представлены морфологический и экологический очерки моллюсков сем. *Acroloxidae*, обзор таксономического состава их мировой фауны, освещены происхождение акролоксид и филогенетические отношения внутри семейства. Составлен комплексный ключ-определитель к пяти родам семейства *Acroloxidae*, обитающим в Байкале, в котором помимо традиционных признаков раковины (телеоконха) используются структурные элементы радулы и челюсти, микроскульптура протоконха (эмбриональной раковины), топография мышечных аддукторов раковины и пропорции частей копулятивного аппарата моллюсков. Ключ позволяет определить все известные в Байкале виды родов *Acroloxus*, *Frolikhiancylus* и *Gerstfeldtiancylus*, из родов *Pseudancylastrum* и *Baicalancylus* включает только хорошо различимые виды.

Пособие предназначено для студентов бакалавриата биолого-почвенного факультета, проходящих учебную полевую практику по зоологии беспозвоночных на озере Байкал; студентов магистратуры в рамках большого практикума по зоологии; аспирантов биологических специальностей, исследующих фауну и зообентос Байкала.

Ил. 19. Табл. 1. Библиогр. 157 назв.

© А.А. Широкая, В.В. Тахтеев, текст, 2018

© И.В. Ханаев, П. Репсторф,

ISBN 978-5-94797-339-6

С.И. Дидоренко, фото на обложке, 2018

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	4
1. КРАТКИЙ ЭКСКУРС В СЕМЕЙСТВО ACROLOXIDAE	6
1.1. Морфология	6
1.2. Образ жизни	11
1.3. Положение акролоксид в системе пресноводных легочных моллюсков	14
1.4. Таксономический состав мировой фауны акролоксид.....	15
1.5. Происхождение акролоксид и филогенетические отношения внутри семейства	20
2. ФАУНА АКРОЛОКСИД БАЙКАЛА.....	23
2.1. История изучения байкальских акролоксид.....	23
2.2. Таксономический обзор.....	26
2.3. Распределение акролоксид в Байкале	74
2.4. Проблемы с идентификацией видов	82
3. МЕТОДИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ОПРЕДЕЛЕНИЯ АКРОЛОКСИД.....	85
4. КЛЮЧ ДЛЯ ИДЕНТИФИКАЦИИ АКРОЛОКСИД ОЗЕРА БАЙКАЛ.....	89
БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК	93
ПРИЛОЖЕНИЕ	105
1. Словарь терминов.....	105
2. Обозначения, принятые на Рисунках 1, 2, 19.....	123

ВВЕДЕНИЕ

В озере Байкал брюхоногие моллюски – одна из наиболее глубоко эндемичных групп животных, насчитывающая в целом не менее 150 видов. Из них виды-эндемики составляют 78%.

Моллюски-акролоксиды, или чашечки (тип Mollusca, класс Gastropoda, семейство Acroloxidae) – своеобразная группа среди легочных брюхоногих (улиток), раковина которых не имеет характерного спирального завитка, лишь ее верхушка может быть немного наклонена и сдвинута в сторону. Внешний облик этих моллюсков характеризуется колпачковидной формой раковины и широкими устьем и ногой, которой, как присоской, животное прочно прикрепляется к подводным предметам.

Двадцать семь видов акролоксид (из них 17 эндемиков), относящихся к 5 родам, населяют оз. Байкал. Имеются еще 8 так называемых субэндемиков, которые также принадлежат к байкальской фауне, но обитают и в верхнем течении реки Ангара. Один род – широко распространенный, голарктический, и 4 рода эндемичны для Байкала. Однако лишь в последние три десятилетия удалось более-менее разобраться в систематике этой группы, что позволило производить точное определение видов.

В Байкале акролоксид можно обнаружить при работе с драгой или тралом, а также в водолазных сборах. Эти моллюски сидят обычно на твердых предметах, реже – на высших водных растениях, на глубинах более 1 м. В реках и небольших озерах чашечки часто встречаются у самого уреза воды, собрать их можно вручную. Снимать моллюсков с субстрата нужно очень осторожно во избежание повреждения; можно использовать скальпель или мягкий пинцет. Не рекомендуется снимать их пальцами.

Среди байкальских представителей моллюсков встречаются совершенно уникальные. Так, *Frolikhiancylus frolikhae* – единственный в мире вид акролоксид, населяющий глубины от 95 до 1000 м. Он в типовом местообитании (т.е. откуда был описан), а также в нескольких местах высачиваний нефти и метана в Байкале входит в состав уникальных сообществ, основанных на хемоавтотрофной, а именно метановой первичной продукции.

Определение вида по ключу, диагнозу и рисункам нередко является лишь первым этапом. Для достоверной идентификации видов особое значение имеют типовые экземпляры. Это те экземпляры, по которым вид был описан. Главный из них называется *голотипом*, он является носителем названия вида. Экземпляр, существенно отличающийся от голотипа, как правило, не может принадлежать к данному виду (за исключением случаев подтвержденной внутривидовой изменчивости).

Большая часть типовых экземпляров байкальских акролоксид хранится в Зоологическом институте Российской академии наук (далее – ЗИН РАН; Санкт-Петербург), меньшая – в Лимнологическом институте Сибирского отделения РАН (далее – ЛИИ СО РАН; Иркутск), Зоологическом музее им. Бенедикта Дыбовского Львовского национального университета им. Ивана Франко (далее – ЗМД; Львов) и в Институте геологических наук Свободного

университета Берлина (Institute of Geological Sciences, Freie Universität Berlin). Типовые экземпляры некоторых видов акролоксид частично или полностью разрушены и не могут служить образцом для определения. В связи с этим, мы приводим цветные иллюстрации типов не для всех видов, а лишь для хорошо сохранившихся.

Знакомство студентов с байкальской фауной начинается обычно с двух основных групп – моллюсков и амфипод. Поэтому мы надеемся, что эта книжка будет полезной для тех, кто знакомится с удивительным животным миром Байкала.

В видовых очерках мы впервые приводим подробные описания ультраструктуры эмбриональной раковины 12 видов и радулы 4 видов акролоксид. Сведения о морфологии остальных эндемичных видов, а также 2 сибиро-амурских видов чашечек, встречающихся в Байкале, представляют собой обзор материалов, опубликованных ранее в виде статей в научных журналах и глав монографий, при соавторстве наших коллег-биологов из российских и зарубежных институтов: Адова Ф.В., Базовой Н.В., Кияшко П.В., Коробковой Н.В., Максимовой Н.В., Матафонова Д.В., Мельниковой Е.Н., Островской Р.М., Прозоровой Л.А., Пронина Н.М., Саяровой Н.С., Ситниковой Т.Я., Слугиной З.В., Старобогатова Я.И., Тимошкина О.А., Ханаева И.В., Шибановой И.В., Шидловского И.В., Albrecht C., Clewing C., Ellis B.K., Föller K., Hauffe T., Кебарџи Ü., Röpstorf P., Stelbrink B., Wilke T., Yamamuro M.

В Приложении (на стр. 105) мы разъясняем термины и сокращения, принятые в специализированной литературе, которые могут быть неизвестны читателям. Анатомические определения в глоссарии составлены с учетом специфики внутреннего устройства пресноводных пульмонат. Топография и функции одноименных органов у других групп моллюсков могут существенно отличаться.

Исследования моллюсков, результаты которых во многом послужили основой для настоящего пособия, выполнены при поддержке госбюджетной темы ЛИН СО РАН № 0345-2016-0009 и Российского фонда фундаментальных исследований (РФФИ, проект № 15-29-02515).

1. КРАТКИЙ ЭКСКУРС В СЕМЕЙСТВО ACROLOXIDAE

1.1. Морфология

Раковина колпачковидная или щитовидная (т.е. почти плоская), часто асимметричная, тонкостенная. Вершина лежит позади центра раковины, на средней линии или более или менее смещена влево и загнута вниз (Рис. 1: А–Б). Устье эллиптическое или удлинено-яйцевидное. Поверхность раковины гладкая, концентрически исчерченная или с радиальными ребрами. Раковина в целом именуется *телеоконхом* или *дефинитивной раковиной*, ее эмбриональная часть (вершина) – *протоконхом*. Форма протоконха у акролоксид бывает роговидной либо чашевидной. На его поверхности (за исключением инициальной пластинки) выражена ретикулярная (сетчатая) или ямчатая микроскульптура.

Тело дексиотропное (т.е. право-асимметричное). Анальное и половые отверстия, а также вход в легочную полость расположены с правой стороны тела, и почка примыкает к околосоудочной сумке справа. Висцеральная масса несколько смещена влево и выступает за контур ноги (Рис. 1: В–Г, И, Л). Мантийная полость редуцирована в большей степени, чем у остальных сидячеглазых улиток (базомматофор) с колпачковидной раковиной [Старобогатов, 1967].

Радула (терка для соскребания пищи с субстрата) состоит из 35–100 поперечных зубных рядов (сегментов). Каждый ряд билатерально симметричен относительно непарного центрального зуба (являющегося самой верхней его точкой), имеет волнообразную или тупоугольную форму (Рис. 1: Е–Ж), и состоит из 17–59 зубов. Центральный (рахидальный) зуб обычно с 5–9 мелкими зубцами, один из которых расширен (Рис. 1: З₁). Справа и слева от него формируются 3–19 латеральных зубов с узкими, сильно скошенными зубными пластинками, усаженными множеством мелких зубцов (Рис. 1: З₂), или с широкими режущими краями, несущими по 2 крупных (а)симметричных зубца (Рис. 1: З₃). Следом за латеральными зубами располагаются 2–15 краевых (маргинальных) зубов с рудиментарными зубными пластинками (Рис. 1: З₄₋₅). Тело каждого зуба состоит из трубчатого основания, закрепленного на кутикулярной радулярной мембране (Рис. 2: А–Б), и отогнутой вниз зубной пластинки, несущей от 1 до 16 зубцов, и называемой режущим краем [Dubowski, 1875; Shirokaya et al., 2003; Shirokaya, Röpstorf, 2004].

Радулу акролоксид принято называть *мусивоглоссной*, т.е. имеющей два продольных сгиба радулярной мембраны. Первый сгиб разделяет центральный зуб и латеральные; второй – латеральные и маргинальные зубы. Переход от латеральных зубов к маргинальным весьма плавный и граница тут условна. Мусивоглоссная радула широко распространена среди брюхоногих моллюсков [Иванов, 1990].

Пищеварительная система акролоксид – одна из самых примитивных среди базомматофор. Челюсть фрагментарная, состоит из

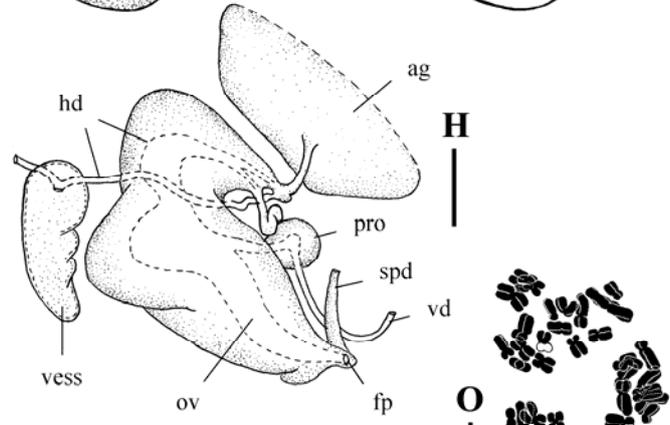
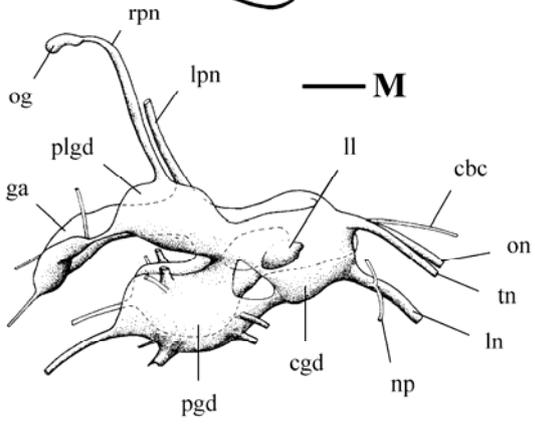
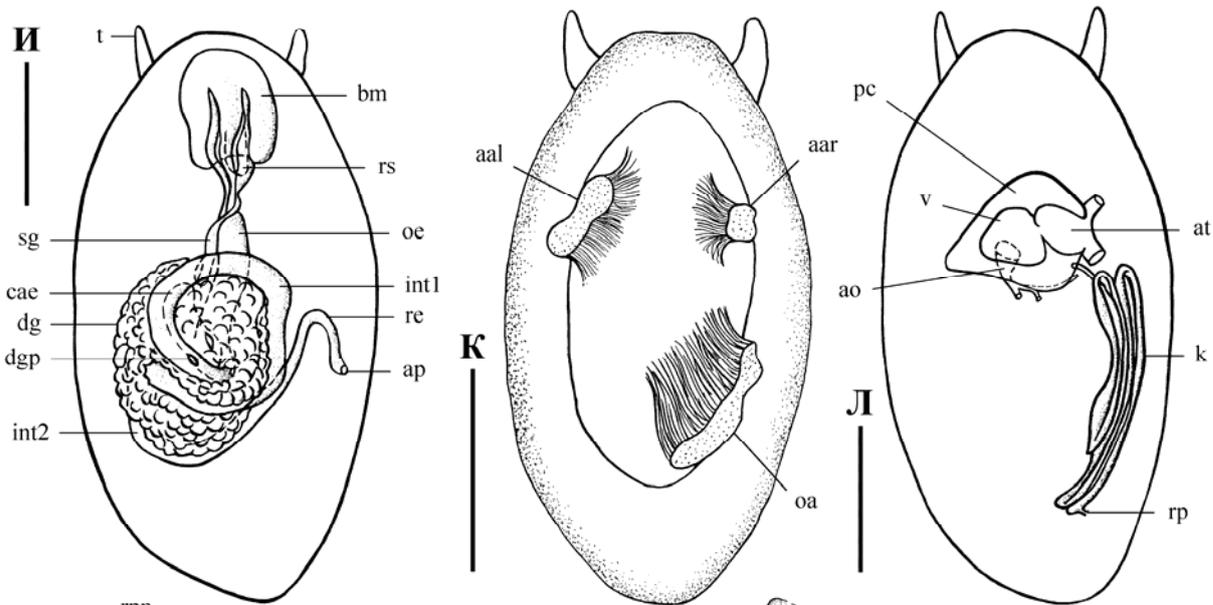
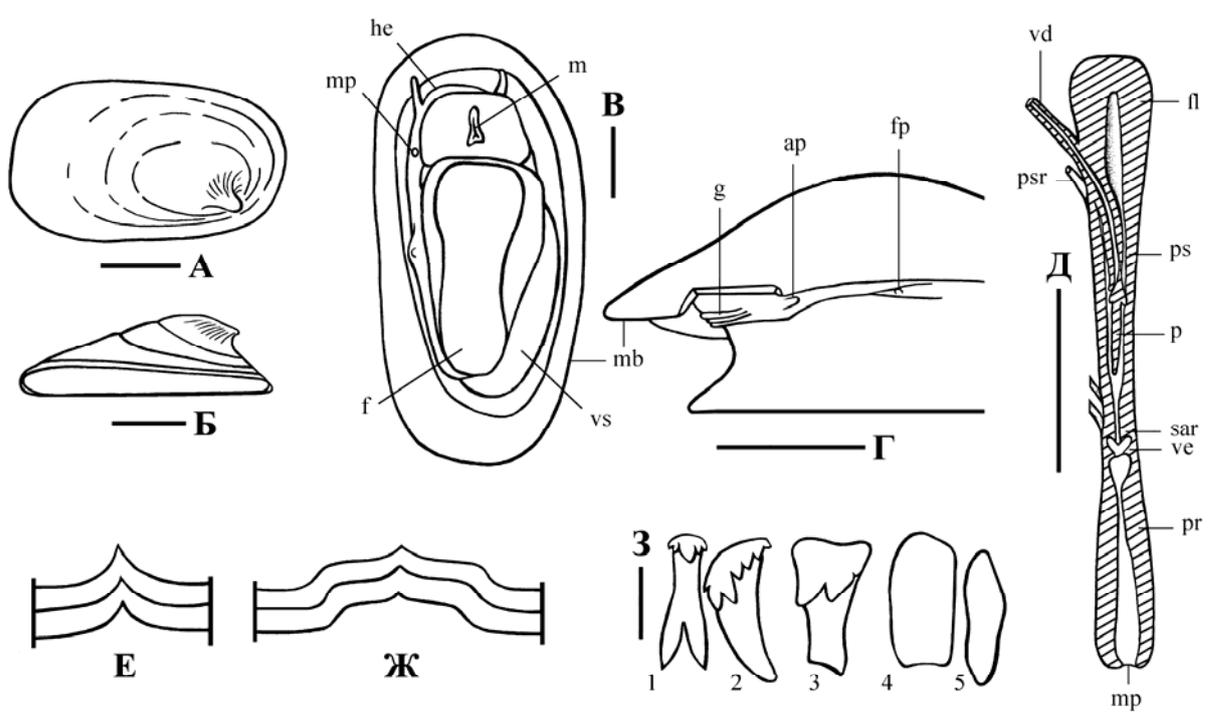


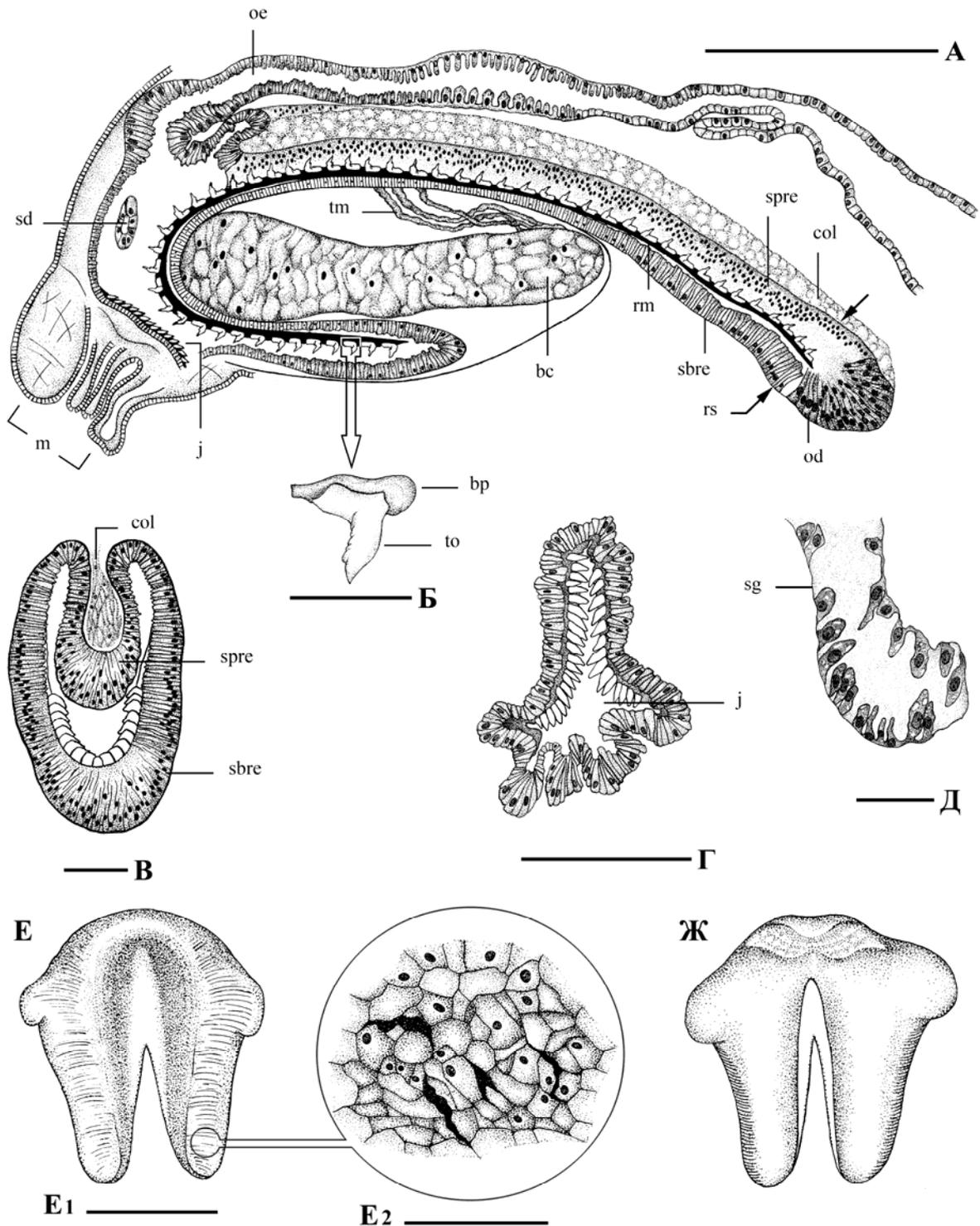
Рисунок 1. Морфология акролоксид: А–Д, З₁₋₂, 4-5, И–П, *Acrolooxus lacustris*; Е, З₃, виды рода *Pseudancylastrum* и подрода *Kozhoviancylus*; Ж, виды подрода *Gerstfeldtiancylus* и рода *Baicalancylus*. А, Б. Телеоконх: дорсально (А), вид слева (Б). В, Г. Мягкое тело: вентрально (В), вид справа (Г). Д. Мужской копулятивный орган: продольный разрез (схематично). Е, Ж. Расположение поперечных рядов радулы (схематично). З. Зубы радулы: З₁, центральный зуб; З₂₋₃, латеральные зубы; З₄₋₅, маргинальные зубы. И. Пищеварительная система. К. Мышечные аддукторы раковины. Л. Сердце и выделительная система. М. Центральная нервная система: вид справа. Н. Центральная часть половой системы. О. Сперматогониальные метафазные хромосомы. П. Выровненные сперматогониальные хромосомы (кариограмма). Масштаб: А–Д, И–Л = 1 мм; З = 0.01 мм; М = 0.1 мм; Н = 0.2 мм; О = 7 мкм. А–Д, З₁₋₂, З₄₋₅, И–Н – по Хубендику [Hubendick, 1962], с изменениями; Е, Ж – по Дыбовскому [Dybowski, 1875]; З₃ – по Широкой [2005]; О–П – по Берчу [Burch, 1962].

множества мелких пластинок. У большинства представителей семейства ее дорсальная часть редуцирована (Рис. 2: Г), исключение составляют два вида: байкальский эндемик *Gerstfeldtiancylus ushunensis* Shirokaya и эндемик оз. Эгирдир (Eğirdir) в Турции *Acrolooxus egirdirensis* Shirokaya [Shirokaya, Röpstorf, 2004; Shirokaya, 2007; Shirokaya et al., 2012]. Слюнные железы (Рис. 1: И, Рис. 2: Д) проходят сквозь нервное кольцо и над задним отделом пищевода соединяются. Желудок тонкостенный. Между его пилорическим отделом и кишечником находится крупный цекум с кристаллическим стебельком внутри, в нем живут симбиотические бактерии. Имеется крупная пищеварительная железа (“печень”). Кишечник образует две петли (Рис. 1: И) [Hubendick, 1962].

Основные элементы **мышечной системы** – аддукторы раковины (Рис. 1: К). У чашечек колумеллярный мускул разделен на три самостоятельных: два передних и один задний. Кроме того, развита сложная мускулатура радулярного аппарата, обеспечивающая движение одонтофора (“языка”, служащего опорой для радулы) во время захвата пищи (Рис. 2: А, Е–Ж). В отличие от других сидячеглазых улиток, у акролоксид имеется дополнительная пара мускулов (мандибулярных тензоров) [Demian, 1962].

Акролоксиды – вторичноводные моллюски. В связи с редукцией легочной полости, у них преобладает **кожное дыхание**. Его обеспечивает адаптивная жабра (псевдобранх), представляющая собой листовидные выросты кожи, пронизанные кровеносными сосудами, и расположенная позади анального отверстия (Рис. 1: Г). Форма “жабры” очень изменчива: она может быть короткой, со множеством складок, или вытянутой, почти гладкой. Псевдобранх делает чашечек независимыми от атмосферного воздуха, т.е. для дыхания им не нужно подниматься к поверхности воды.

Кровеносная система лакунарная, лишь сердце и аорта имеют дифференцированные стенки. Сердце двухкамерное, состоит из желудочка, лежащего в левой половине перикардия, и одного предсердия, примыкающего к желудочку с правой стороны (Рис. 1: Л). За счет специального клапана, ток гемолимфы идет только в одном направлении – от предсердия к желудочку.



Р

Рисунок 2. Буккальный комплекс акролоксид: **А–Б, Г, Е–Ж**, *Pseudancylastrum dorogostajskii*; **В, Д**, *Gerstfeldtiancylus kotyensis*. **А.** Сагиттальная схема строения передней части пищеварительной системы. **Б.** Тело зуба на базальной пластинке. **В.** Тангентальный разрез через радулярное влагалище. **Г.** Челюсть. **Д.** Фронтальный разрез через фрагмент слюнной железы. **Е, Ж.** Одонтофор: внешний вид, дорсально (**Е₁**); гистологическое строение, фронтальный разрез (**Е₂**); внешний вид, вентрально (**Ж**). Масштаб: **А, Г** = 1 мм; **Б** = 0.3 мм; **В, Д** = 0.1 мм; **Е₁** = 0.6 мм; **Е₂** = 0.15 мм. **А–Ж** – по Широкой и Репсторфу [Shirokaya, Röpstorff, 2004].

Выделительная система представлена тонкой трубчатой почкой, образующей несколько колен или петель (Рис. 1: Л). Короткий реноперикардиальный проток открывается в области задней стенки околосоудочной сумки с правой стороны. Перикардиальные стенки лишены экскреторного эпителия.

Центральная нервная система состоит из 9 ганглиев (из них 8 парных) и представляет собой окологлоточное нервное кольцо (Рис. 1: М).

Органы чувств. Для осязания служит пара головных щупалец, не способных к втягиванию. У основания щупалец расположены органы зрения – глаза (скопления ретинальных клеток, образующих пигментные бокалы). Органы равновесия представлены тонкостенными пузырьвиднымистатоцистами со множеством зернышек карбоната кальция внутри. Давление, которое зернышки оказывают на тот или иной участок стенки пузырька при различных положениях улитки, позволяет ей ориентироваться в пространстве. И наконец, орган химического чувства (осфрадий), расположенный с правой стороны тела перед дыхательным отверстием, способен воспринимать изменения осмотического давления, ионного состава среды и содержания в ней кислорода, а также определять уровень содержания в воде взвешенных частиц.

Половая система гермафродитная, состоит из четырех отделов. Первый отдел (*гонадиальный*) представлен непарной половой железой (гонадой), от которой отходит довольно длинный гермафродитный проток. В его расширенной центральной части у половозрелых животных формируются семенные пузырьки (Рис. 1: Н). Половые пути представлены *паллиальным*, *бурсальным* и *цефалоподиальным* отделами. У проксимального конца паллиального гонодукта (это место именуется *квадривием*) гермафродитный проток объединяется с отводящим протоком белковой железы; здесь же находится короткий оплодотворительный карман. У большинства пресноводных пульмонат из квадривия выходят два независимых половых протока – мужской и женский, у акролоксид паллиальный гонодукт в проксимальной половине единый; его разделение происходит лишь перед простатой [Старобогатов, 1967; Березкина, Старобогатов, 1988]. Женский отдел гонодукта состоит из яйцевода, маленькой нидаментальной железы и семяприемника, проток которого открывается в области вагины. Мужская часть представлена мешковидной простатой, семяпроводом и пениальным комплексом (Рис. 1: Д, Рис. 18: Е), пропорции которого являются важным диагностическим признаком для сравнения конхологически близких видов чашечек [Круглов, Старобогатов, 1991а, б]. Семяприемник представляет бурсальный отдел половой системы, а копулятивный аппарат – цефалоподиальный.

Акролоксиды являются протерандрическими гермафродитами, для которых характерно более раннее созревание мужского отдела репродуктивной системы в сравнении с женским. Зрелые мужские половые клетки также появляются ранее женских [Широкая, 2005].

1.2. Образ жизни

Среда обитания. В семействе Acroloxiidae невозможно выделить строгие экологические группировки, традиционно выделяемые среди других групп моллюсков [Березкина, Старобогатов, 1988]. Виды, стабильно приуроченные к определенным грунтам, здесь единичны. Так, на юге Дальнего Востока России 4 из 7 известных видов рода *Acroloxus* Beck (*A. victori* Prozorova, *A. likharevi* Moskvicheva, Kruglov et Starobogatov, *A. ussuriensis* Moskv., Kr. et Star. и *A. orientalis* Kr. et Star.) условно можно отнести к литореофильной экологической группе, поскольку эти виды обитают в руслах небольших рек и в качестве субстрата предпочитают твердые подводные предметы (гравий, гальку, валуны). Но иногда их можно обнаружить и на растительности [Прозорова, 1996, 2000]. При этом *A. ussuriensis* и *A. orientalis* иногда встречаются в мало заросших проточных озерах. Остальные 3 дальневосточных вида (*A. zarjaensis* Kr. et Star., *A. hassanicus* Kr. et Star. и *A. klucharevae* Kr. et Star.) живут исключительно в озерах и старицах. При этом *A. zarjaensis* обитает на твердых подводных предметах, *A. klucharevae* – на гальке и растительности, а *A. hassanicus* – только на растительности. К фитофильным видам относятся также *A. kolhymensis* Prozorova et Star. (оз. Щучье, бассейн Нижней Колымы) и *A. arachleicus* Kr. et Star. (озера Бурятии и Забайкальского края) [Прозорова, Старобогатов, 1998; Старобогатов и др., 2004]. Основным субстратом для большинства видов акролоксид, обитающих на территории Европы, Кавказа и Западной Сибири, служит ил, песок, мелкие камни, плавающая и погруженная растительность и детрит [Круглов, Старобогатов, 1991б; Прозорова, Старобогатов, 1998; Berg, 1952; Økland, 1990; Dillon, 2000].

В древних озерах (имеющих возраст 100000 лет и более) семейство Acroloxiidae представлено преимущественно литофильными видами. Эндемики оз. Охрид на Балканском полуострове населяют скалы и валуны, сложенные карбонатными породами, и раковины двустворок *Dreissena polymorpha* (Pallas) [Hubendick, 1960, 1972]. Байкальские эндемичные чашечки предпочитают каменистые и скальные грунты, реже встречаются на песчано-галечных грунтах и раковинах жаберных гастропод рода *Benedictia* Dybowski [Старобогатов, 1989; Широкая и др., 2008]. *Acroloxus baicalensis* Kozhov из Чивыркуйского залива и р. Ангара обитает на песчано-илистых грунтах, гальке, камнях, водной растительности и детрите [Кожов, 1936; Голышкина, 1967]. Среди литофильных видов акролоксид известен также неарктический (североамериканский) *A. coloradensis* (Henderson), приуроченный к нижним поверхностям камней и валунов, и раковинам беззубок *Anodonta* sp. [Russell, Brunson, 1967; Clarke, 1970]. В одном из озер Онтарио (Канада) вид, предварительно определенный как *A. coloradensis*, найден на стеблях макрофитов [сбор М.В. Винарского, 2018 г., устн. сообщ.].

Большинство видов чашечек являются мелководными. В реках и небольших озерах их можно найти на глубине от 0 до нескольких десятков сантиметров. В древних озерах акролоксиды могут встречаться от уреза воды до внушительных глубин. Например, живые моллюски рода *Frolikhiancylus* Sitnikova et Starobogatov и их кладки в оз. Байкал были найдены на глубинах от

95 до 1000 м, тогда как остальные известные виды (26, включая неэндемичные) населяют зону литорали и сублиторали (1–40 м). В оз. Охрид акролоксиды также встречаются на глубинах от 0 до 40 м.

Питание. По способу добывания пищи акролоксиды, как и все сидячеглазые улитки, относятся к “пасущимся на субстрате”, т.е. питаются неподвижной пищей, соскребая ее с поверхности грунта при помощи радулы (терки) [Цихон-Луканина, 1987]. Половозрелые особи потребляют преимущественно бентосные диатомовые водоросли (до 40% содержимого пищевого комка составляют створки *Cocconeis placentula* Ehrenberg). Их желудки всегда содержат небольшое количество мелких песчинок, проглоченных вместе с пищей, и вероятно, способствующих перетиранию клеток водорослей [Репсторф и др., 2000]. Молодые чашечки питаются цианобактериями и компонентами фитопланктона [Shirokaya, 2003]. Различные пищевые спектры половозрелых и ювенильных моллюсков могут быть обусловлены рядом причин. 1. Большинство бентосных диатомовых (особенно отмершие) прочно прикреплены к поверхности субстрата, и соскрести их труднее, чем собрать то, что лежит на поверхности. Фрагменты планктонных водорослей оседают на дно полуразложившимися и покрытыми бактериальным слоем, и тем самым представляют собой более доступный корм для молодых улиток. 2. Споры планктонных видов водорослей содержат большое количество жировых веществ и могут служить дополнительным источником питания для растущей молодежи. 3. Возможно, за счет использования различных пищевых источников исключается внутривидовая конкуренция между разными возрастными стадиями моллюсков.

Размножение. В отличие от многих других пресноводных пульмонат, акролоксиды не способны размножаться самооплодотворением. Для них характерно только перекрестное оплодотворение, при котором одна особь исполняет роль “самца”, а другая – “самки” [Березкина, Старобогатов, 1988]. Из известных типов копуляции (или спаривания, см. словарь терминов в приложении), чаще всего можно наблюдать так называемую “раздельнополоую” копуляцию. Спаривание цепочкой (из 4–5 особей) мы наблюдали крайне редко, и лишь в естественных условиях.

Кладки акролоксид – одиночные *синкапсулы* дисковидной формы, с жидким, прозрачным белковым матриксом (Рис. 3: 3–Н). Верхняя поверхность слабо выпуклая, нижняя – почти плоская. Характерно наличие четвертичной (экстрасинкапсульной) оболочки с бахромчатыми краями (Рис. 19: Ж–3). Крышечный шов отсутствует. Терминальная часть вдавлена внутрь синкапсульного диска или отстоит от него, формой напоминая шип. Синкапсулы содержат от 1 до 12 сферических или овальных яйцевых капсул, которые располагаются внутри кладки хаотично, не деформируя друг друга [Круглов, Фроленкова, 1980].

Форма кладок у *Acroloxidae* менее изменчива в сравнении с кладками яиц других пресноводных пульмонат в силу своей примитивности: масса, составляющая синкапсулу, в виде мешочка формируется в теле моллюска, а затем выдавливается на грунт и прижимается ногой, железы которой строят

четвертичную оболочку [Березкина, 2011]. При этом, морфология кладок адаптивна по отношению к субстрату: у видов, помещающих их в расщелины камней, синкапсулы сферические, тогда как у прикрепляющихся на “открытые” ровные поверхности – плоские.

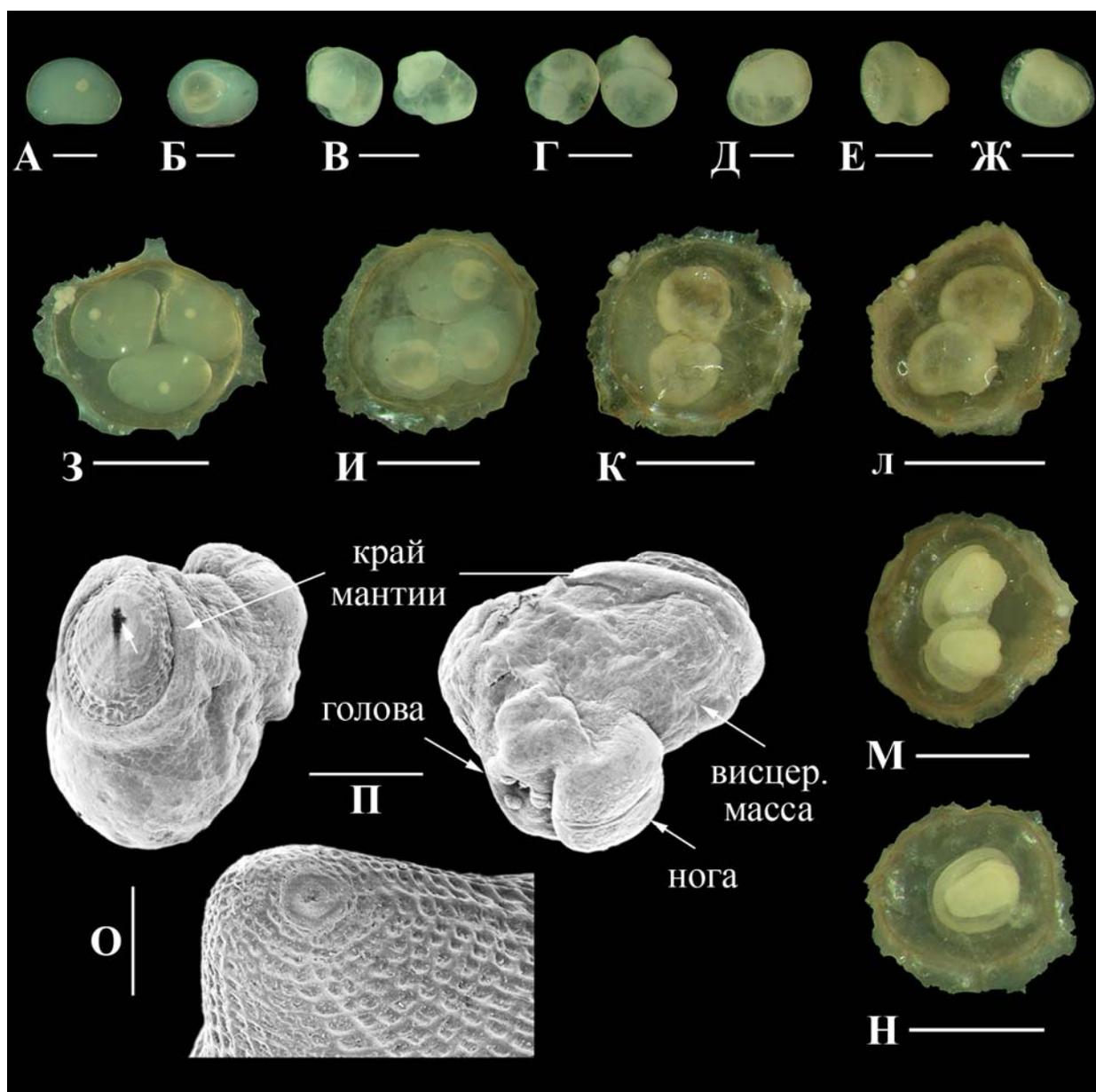


Рисунок 3. Внешний вид яйцевых кладок (3–8) и эмбрионов (А–Б – внутри яйцевых капсул; В–Ж, О–П – свободно плавающих в синкапсулах) акролоксид: А–Н, *Frolikhiancyclus frolikhae*; О–П, особи не идентифицированы. 3. Дорсально. И–Н. Вентрально. Масштаб: А–Ж, П = 0.5 мм; 3–О = 1 мм. А–Н – по Ситниковой и Широкой [Sitnikova, Shirokaya, 2013]; О–П – по Широкой и Репсторфу [Shirokaya, Röpstorf, 2003].

У байкальских чашечек откладывание яиц происходит круглогодично, но массовое размножение приходится на весну–раннее лето [Shirokaya, Röpstorf, 2003]. Моллюски откладывают яйца в апреле–июне, интервал между спариванием и овипозицией составляет 3–5 недель. Выход молоди из кладок приходится на октябрь–декабрь. Эти этапы жизненного цикла чашечек

совпадают с продукционными пиками фитопланктона и микрофитобентоса в Байкале (весенне-летним и осенним), элементы которых служат им пищей.

Эмбриогенез протекает следующим образом: на первых стадиях развития зародышей каждое яйцо в синкапсуле находится внутри собственной капсулы (Рис. 3: А–Б, З–И). Спустя 2 месяца капсульная оболочка растворяется, и эмбрионы свободно плавают в синкапсуле как в простой яйцевой капсуле (Рис. 3: К–Л). В это время у них развиваются голова, нога и внутренний мешок (Рис. 3: В–Ж). Спустя еще 1.5–2 месяца висцеральная масса покрывается органической раковиной (Рис. 3: П). Последующая кальцификация начинается с апикальной части раковины (Рис. 3: О). Последние 1.5–2 месяца у полностью сформировавшихся моллюсков идет рост раковины (Рис. 3: М–Н). У чашечек, населяющих мелководную зону озера, эмбриогенез протекает асинхронно: эмбрионы внутри синкапсулы находятся на разных стадиях развития и покидают кладку не одновременно. У глубоководных акролоксид развитие эмбрионов имеет синхронный характер [Sitnikova, Shirokaya, 2013]. У всех исследованных видов байкальских акролоксид продолжительность эмбриогенеза примерно одинакова и составляет 6–7 месяцев [Широкая, 2005]. У европейского *Acroloxus lacustris* (Linnaeus), обитающего в хорошо прогреваемых летом водах, продолжительность развития зародышей составляет от 8 до 26 дней [Березкина, Старобогатов, 1988; Lehmann, 1873]. Длительный период созревания эмбрионов у эндемичных байкальских чашечек связан с низкой температурой придонной воды.

Рост раковины у молодых акролоксид происходит неравномерно и продолжается после наступления половой зрелости. Продолжительность их жизни составляет не менее 2-х лет, тогда как европейские виды рода *Acroloxus* имеют однолетний жизненный цикл [Hunter, 1953; Mann, 1971].

1.3. Положение акролоксид в системе пресноводных легочных моллюсков

В конце XIX – начале XX столетий большинство малакологов (специалистов, изучающих моллюсков) относили род *Acroloxus* к семейству Ancyliidae Rafinesque. В то время систематика чашечек традиционно основывалась на морфологии раковины (т.е. на конхологических признаках), особенности внутреннего строения не учитывались. Е. Тиль [Thiele, 1929–1931] впервые выделил право-асимметричных чашечек в отдельное подсемейство Acroloxinae, опубликовав признаки, которые позже были включены в диагноз нового семейства. Этот статус был присвоен акролоксидам в середине XX века, благодаря работам П. Бондесена [Bondesen, 1950] и Дж. Берча [Burch, 1961, 1962], изучивших морфологию их яйцевых кладок и особенности сперматогенеза. Однако, в соответствии с правилами зоологической номенклатуры, автором таксона Acroloxidae считается Е. Тиль [Zilch, 1959–1960].

В большинстве таксономических работ середины XX века семейство Acroloxidae, наряду с другими пресноводными чашечками, рассматривалось в составе надсемейства Lymnaeacea Rafinesque. С момента выхода в свет публикаций западных малакологов Д. Тэйлора, Н. Сола и Х. Нордзика [Тау-

lor, Sohl, 1962; Nordsieck, 1990], его положение в системе легочных моллюсков стало изолированным: на основании особенностей строения кладок, первыми двумя авторами было выделено надсемейство *Acroloxasea*; затем, на основе анатомических данных, Нордзиком установлен новый инфраотряд *Acroloxoinei*.

Единого мнения о принадлежности акролоксид к таксонам более высокого ранга не было. В зарубежных публикациях это семейство чаще всего можно обнаружить в составе (над)отряда *Basommatophora* Keferstein, реже – в составе *Limnophila* Menke либо *Hygrophila* Férussac. При этом, по уровню организации их так же помещали в разные группы: либо в *Archaeopulmonata*, куда относили примитивных, преимущественно морских базомматофор [Natarajan, Burch, 1966; Patterson, Burch, 1978; Burch, 1989], либо в *Branchiopulmonata* – группу “высших” пресноводных базомматофор [Morton, 1955; Boss, 1982; Tillier, 1984; Vaught, 1989; Nordsieck, 1990]. Российский зоолог Я.И. Старобогатов [1970] рассматривал семейство *Acroloxidae* в составе отряда *Hygrophila*, подкласса *Pulmonata* Cuvier, класса *Gastropoda* Cuvier, и долгое время большинство отечественных малакологов следовало данной системе.

В последние 15 лет система класса *Gastropoda* претерпела радикальные изменения [Bouchet, Rocroi, 2005; Bouchet et al., 2017], которые коснулись, главным образом, крупных таксонов – от подклассов до семейств. Согласно последним данным Ф. Буше с соавторами [Bouchet et al., 2017], семейство *Acroloxidae* входит в состав надсемейства *Lymnaeoidea* Rafinesque, надотряда *Hygrophila*, подкогорты *Panpulmonata* Jörger, Stöger, Kano et al., когорты *Tectipleura* Schrödl, Jörger, Klussmann-Kolb et Wilson, инфракласса *Euthyneura* Spengel, подкласса *Heterobranchia* Burmeister, класса *Gastropoda*.

Несмотря на контрастность мнений зоологов о положении акролоксид в системе пресноводных легочных моллюсков, есть признаки, по которым их всегда можно отличить от других чашечек: тело право-асимметричное; легочная полость редуцирована; желудок тонкостенный; паллиальный гонодукт разделяется на мужской и женский протоки непосредственно перед простатой; следы спирального скручивания кладки отсутствуют, яйцевые капсулы внутри кладки расположены хаотично; число хромосом в гаплоидном наборе = 18 ($2n=36$, Рис. 1: O–II); в сперматогониях пропорционально большее количество хроматина, чем цитоплазмы, и хромосомы в два раза крупнее, чем у других базомматофор; сперматозоиды имеют длинное нитевидное ядро, ширина которого почти равна ширине хвостового сегмента.

1.4. Таксономический состав мировой фауны акролоксид

Семейство *Acroloxidae* – одно из самых загадочных среди пресноводных легочных моллюсков. В отличие от лево-асимметричных чашечек, населяющих практически весь земной шар, оно рассредоточено в пределах Северного полушария. Согласно системе, принятой российскими малакологами, в его составе насчитывается 6 современных родов: голарктический *Acroloxus* Beck, 1837, эндемичные для оз. Байкал *Pseudancylostrem* Lindholm, *Gerstfeld-*

tiancylus Starobogatov, *Baicalancylus* Starobogatov и *Frolikhiancylus*, а также эндемичные для Балканского полуострова *Dinarancylus* Starobogatov и *Costovelletia* Starobogatov. Последние два рода, распространение которых ограничено озером Охрид и пещерами Динарских гор, не признаны западными малакологами, их виды они относят к роду *Acroloxus* [Stelbrink et al., 2016]. Ископаемые виды акролоксид также известны, в мире их описано около 10 [Reuss, Meyer, 1849; Brusina, 1902; Pavlović, 1903; Gottschick, 1911; Schütt, Kavuşan, 1984; и др.], но здесь мы их не рассматриваем, поскольку на территории Байкала и Прибайкалья они не найдены.

Род *Acroloxus* представлен в Палеарктической и Сино-Индийской областях 22 видами, 18 из которых встречаются на территории России [Старобогатов и др., 2004]. Кроме того, к нему традиционно относят неарктический *A. coloradensis*. Вид распространен в водоемах США (штаты Монтана, Колорадо) и Канады (провинции Альберта, Британская Колумбия, Онтарио, Квебек) [Mozley, 1926; Basch, 1963; Russell, Brunson, 1967; Bryce, 1970; Clarke, 1970, 1973; Paul, Clifford, 1991; Riebesell et al., 2001; и др.]. Ископаемые находки *A. coloradensis* известны из плейстоценовых отложений провинций Небраски (Brown County) и Канзаса (Kingman County) [Taylor, 1960]. Большая часть видов рода была описана в XX столетии, но несколько лет назад список пополнился еще двумя – эндемиком древнего оз. Эгирдир в Турции [Shirokaya et al., 2012] и видом из Северного Ирана [Glöer, Pešić, 2012].

По строению половой системы и распределению пигмента на дорсальной стороне мантии род *Acroloxus* разделен Кругловым и Старобогатовым [1991б] на 2 подрода – *Acroloxus* s. str. и *Amuracroloxus* Kruglov et Starobogatov. Их видовой состав и особенности распространения приведены в таблице. Вслед за Н.Д. Кругловым и Я.И. Старобогатовым, мы помещаем *A. coloradensis* среди представителей номинативного подрода, однако по последним данным [Albrecht et al., 2007; Stelbrink et al., 2015], генетически американские акролоксиды гораздо ближе к видам *Amuracroloxus* Дальнего Востока России, нежели к европейским чашечкам.

В Байкале семейство Acroloxidae представлено 25 эндемичными и субэндемичными видами из уже упомянутых 4 родов, а также двумя сибиро-амурскими видами из рода *Acroloxus*. Их состав, а также особенности биологии и распределения в озере будут подробно рассмотрены ниже.

Род *Dinarancylus*, кроме типового вида *Acroloxus tetensi* (Kuščer), населяющего пещерные водоемы западной части Боснии, включает *Acroloxus improvisus* Polinski из оз. Охрид. На основании рисунков раковин, приведенных Дж. Боле [Bole, 1965], Н.Д. Круглов и Я.И. Старобогатов [1991б] предположили, что под названием *A. tetensi* числятся по меньшей мере 5 видов, распространенных в разных пещерных системах.

И наконец, род *Costovelletia* представлен типовым и единственным видом *Acroloxus macedonicus* Hadžišće, эндемичным для оз. Охрид [Круглов, Старобогатов, 1991б; Hubendick, 1960, 1961].

Таким образом, современная мировая фауна акролоксид насчитывает не менее 50 видов [Широкая, 2005; Vinarski, Kantor, 2016].

Таблица. Современные виды рода *Acroloxus* Beck, 1837

Вид	Типовое местонахождение	Распространение
Подрод <i>Acroloxus</i> s. str.		
<i>A. lacustris</i> (Linnaeus, 1758) – типовой вид	Швеция, г. Лидинге, Гангстэрское болото, на листьях кувшинок, сборщик Д.С. Хогберг (неотип) [Круглов, Старобогатов, 1991б]	Европа (кроме Крайнего Севера), опресненные районы Каспийского моря, юг Западной Сибири [Логвиненко, Старобогатов, 1968; Андреева и др., 2010; Хохуткин, Винарский, 2013]
<i>A. oblongus</i> (Lightfoot, 1786)	Англия, графство Бакингемшир, водоем близ Биконсфильда, на листьях <i>Iris pseudacorus</i> Linnaeus, сборщик Агню, садовник вдовствующей герцогини Портленд [Lightfoot, 1786]	Европа, Западная Сибирь [Круглов, Старобогатов, 1991б]
<i>A. moquinianus</i> (Bourguignat, 1853)	Южная Франция, окрестности Тулона, в быстро текущем ручье [Bourguignat, 1853]	Центральная и Западная Европа [Круглов, Старобогатов, 1991б; Bourguignat, 1853; Clessin, 1882]
<i>A. coloradensis</i> (Henderson, 1930)	США, Колорадо, Недерленд, северо-западная часть оз. Эльдора ¹ , в маленьких, защищенных от волн бухточках, в бобровых плотинах и на камнях, сборщик Дж. Хендерсон, 28.07.1920 г. [Walker, 1925; Basch, 1963]	США и юг Канады [Mozley, 1926; Basch, 1963; Russell, Brunson, 1967; Bryce, 1970; Clarke, 1970, 1973; Paul, Clifford, 1991; Riebesell et al., 2001; Ellis et al., 2004]
<i>A. baicalensis</i> Kozhov, 1936	Россия, юг Восточной Сибири, оз. Байкал, Чивыркуйский залив, бухта Котово, глубина 1.4 м, на стеблях и листьях <i>Eloдея canadensis</i> Michaux, сборщики Д.В. Матафонов и Н.М. Пронин, 21.07.2009 г. (неотип) [Shirokaya et al., 2017]. Оз. Байкал, Чивыркуйский залив, губа Крутая, глубина 3 м, на коричневом иле, сборщик М.М. Кожов, 1932 г. (утраченный голотип) [Кожов, 1936].	От низовий р. Енисей до берегов Тихого океана на Дальнем Востоке России [Shirokaya et al., 2011]
<i>A. velkovrhi</i> Vole, 1965 ²	Юго-западная Босния, Кантон 10 (Герцегбосанский кантон), дер. Врило в 18 км к юго-востоку от г. Ливно, пещера с источником Ричина (Ričina), собирающим воду из Дуванской равнины, сборщик Ф. Вельков [Vole, 1965]	Типовое местонахождение (троглобионт; вероятно, локальный эндемик)

¹ По некоторым источникам [например, Bryce, 1970; Ellis et al., 2004], типовым местонахождением является оз. Питерсон, расположенное в 125 м к северо-западу от оз. Эльдора [<https://mapcarta.com/23187584>].

² В большинстве зарубежных публикаций вид приводится как синоним *Acroloxus lacustris*.

Таблица (продолжение)

<i>A. arachleicus</i> Kruglov et Starobogotov, 1991	Россия, Забайкальский край, оз. Арахлей, глубина 3 м, на песке и ряске, сборщик И.М. Шаповалова, июль 1978 г. [Круглов, Старобогатов, 1991б]	Бурятия (бассейн р. Кичера); Забайкальский край (Ивано-Арахлейская озерно-речная система) [Круглов, Старобогатов, 1991б; Shirokaya et al., 2011]
<i>A. caucasicus</i> Kruglov et Starobogotov, 1991	Россия, Дагестан, Чонтаульский заказник, оз. Шайтан-Казак в пойме р. Сулак, сборщик Саидов, 28.05.1954 г. [Круглов, Старобогатов, 1991б]	Северное Причерноморье; возможно, Южная Европа [Круглов, Старобогатов, 1991б]
<i>A. lindholmi</i> Kruglov et Starobogotov, 1991	Россия, Ленинградская область, около станции Преображенская (ныне – пос. Толмачево Лужского района), р. Луга, сборщик В.А. Линдгольм, июль 1917 г. [Круглов, Старобогатов, 1991б]	Бассейн Балтийского моря [Круглов, Старобогатов, 1991б]
<i>A. okaensis</i> Kruglov et Starobogotov, 1991	Россия, окрестности г. Муром (Владимирская обл.), р. Ока, затон Студенец, сборщик В.И. Жадин, 27.04.1921 г. [Круглов, Старобогатов, 1991б]	Карелия и бассейны рек Ока и Днепр [Круглов, Старобогатов, 1991б]
<i>A. rossicus</i> Kruglov et Starobogotov, 1991	Россия, Тульская область, г. Алексин, р. Мышега (левый приток р. Ока), сборщик Б.Н. Цветков, 22.06.1931 г. [Круглов, Старобогатов, 1991б]	Европейская часть бывшего СССР [Круглов, Старобогатов, 1991б]
<i>A. shadini</i> Kruglov et Starobogotov, 1991	Россия, Дагестан, Чонтаульский заказник, оз. Шайтан-Казак в пойме р. Сулак, сборщик Саидов, 28.05.1954 г. [Круглов, Старобогатов, 1991б]	Европа (от берегов Атлантического океана до Урала); по северу Казахстана ареал простирается до Алтая [Круглов, Старобогатов, 1991б]
<i>A. kolhymensis</i> Prozorova et Starobogotov, 1998	Россия, Якутия, Нижнеколымский район, пос. Черский, маленькое озерцо у оз. Щучье в нижнем течении р. Колыма, на водных растениях, сборщик К.В. Регель, 4–10.08.1995 г. [Прозорова, Старобогатов, 1998; Систематический каталог ЗИН РАН]	Типовое местонахождение (вероятно, колымский эндемик) [Прозорова, Старобогатов, 1998]
<i>A. regelae</i> Prozorova et Starobogotov, 1998	Россия, Якутия, Нижнеколымский район, пос. Черский, маленькое озерцо у оз. Щучье в нижнем течении р. Колыма, на плáвнике (кусках дерева), водных растениях и грунте, сборщик К.В. Регель, 10.08.1995 г. [Прозорова, Старобогатов, 1998]	Типовое местонахождение (вероятно, колымский эндемик) [Прозорова, Старобогатов, 1998]
<i>A. egirdirensis</i> Shirokaya, in Shirokaya, Kebarçı, Hauffe et Albrecht, 2012	Турция, г. Испарта, оз. Эгирдир, глубина 0–0.5 м, на камнях, сборщики М.З. Илдирым и С. Косал Сахин, 17.03.2005 г. [Shirokaya et al., 2012]	Озеро Эгирдир (эндемик) [Shirokaya et al., 2012]

Таблица (продолжение)

<i>A. pseudolacustris</i> Glöer et Pešić, 2012	Северный Иран, остан Гилян, шахрестан Энзели, лагуна Бендер-Энзели, глубина 0–1 м, на стеблях и листьях водных растений сем. Nymphaeaceae, сборщик В. Пешич, 16.06.2008 г. [В. Пешич (V. Pešić, University of Montenegro), устн. сообщ.]	Северный Иран [Glöer, Pešić, 2012]
Подрод <i>Amuracroloxus</i> Kruglov et Starobogatov, 1991		
<i>A. likharevi</i> Moskvicheva, Kruglov et Starobogatov in Kruglov et Starobogatov, 1991 – типовой вид	Россия, Приморский край, г. Уссурийск, р. Оленевка в бассейне р. Суйфун (ныне – р. Раздольная), сборщик Г.Д. Дулькейт, 02.05.1934 г. [Круглов, Старобогатов, 1991б]	Хабаровский край, Приморский край: бассейны р. Амур и р. Тугур (Южное Охотоморье), а также рек побережья Японского моря; Приханкайская низменность [Прозорова, 2000; Потиха и др., 2008]
<i>A. hassanicus</i> Kruglov et Starobogatov, 1991	Россия, Приморский край, Хасанский район, пос. Бамбурово, старица р. Адими (ныне – р. Пойма), глубина 0.5 м, на заиленной ветке ивы, сборщик В.А. Дворядкин, апрель 1973 г. [Круглов, Старобогатов, 1991б; Систематический каталог ЗИН РАН]	От Байкала до южного берега Японского моря; о-в Большой Пелис в Заливе Петра Великого [Круглов, Старобогатов, 1991б; Прозорова, 1991а, б, 2000, 2004; Shirokaya et al., 2011]
<i>A. klucharevae</i> Kruglov et Starobogatov, 1991	Россия, Сахалинская область, юг о-ва Сахалин, близ зал. Анива Охотского моря, северный берег оз. Большой Вавай (в 1 км от мыса, название не указано), глубина 2.6 м, на мелкой гальке, сборщик О.А. Ключарева (дочерпатель Экмана), 08.07.1959 г. [Круглов, Старобогатов, 1991б; Систематический каталог ЗИН РАН]	Остров Сахалин [Круглов, Старобогатов, 1991б]
<i>A. orientalis</i> Kruglov et Starobogatov, 1991	Россия, Сахалинская область, о-в Сахалин, ручей, соединяющий оз. Котика с р. Тымь (50–80 км от устья), сборщик А.Я. Таранец, 1934 г. [Богатов, Затравкин, 1991; Круглов, Старобогатов, 1991б; Систематический каталог ЗИН РАН]	От Байкала до о-вов Сахалин и Хоккайдо, включая северные притоки р. Амур [Prozorova, 2010; Shirokaya et al., 2011, 2017]
<i>A. ussuriensis</i> Moskvicheva, Kruglov et Starobogatov in Kruglov et Starobogatov, 1991	Россия, Приморский край, р. Малый Сунгачик (1 км от устья) в бассейне р. Уссури, в камышах, сборщик Войнаровская, 30.09.1932 г. [Богатов, Затравкин, 1991; Круглов, Старобогатов, 1991б; Систематический каталог ЗИН РАН]	Хабаровский край, Приморский край: бассейн р. Амур и рек, впадающих в южную часть Японского моря; Приханкайская низменность; о-в Большой Пелис в Заливе Петра Великого [Прозорова, 1991а, б, 2000; 2004]

Таблица (окончание)

<i>A. zarjaensis</i> Kruglov et Starobogotov, 1991	Россия, Приморский край, Лазовский заповедник, оз. Заря, на раковине беззубки рода <i>Kunashiria</i> Starobogotov in Zatravkin, 1983 ³ , сборщик В.В. Богатов, август 1986 г. [Круглов, Старобогатов, 1991б; Систематический каталог ЗИН РАН]	Приморский край севернее м. Поворотный (входной мыс зал. Петра Великого), юг Хабаровского края (до р. Тумнин): бассейны рек, впадающих в северную часть Японского моря [Круглов, Старобогатов, 1991б; Прозорова, 1991б; Колпаков, 2003]
<i>A. victori</i> Prozorova, 1996	Россия, Хабаровский край, Ванинский р-н, порт Ванино, р. Чистоводная (система р. Тумнин), у железнодорожного моста, глубина 0.3–0.5 м, на коряге, сборщики В.Я. Кавун и А. Мартынов, 14.06.1994 г. [Прозорова, 1996; Систематический каталог ЗИН РАН]	Забайкальский край (Ивано-Арахлейская озерно-речная система); Хабаровский край (побережье Татарского пролива от р. Тумнин до р. Серебрянка, бассейн р. Амур [Прозорова, 1996; Потиха и др., 2008; Shirokaya et al., 2011]

Эндемичная и субэндемичная байкальская фауна составляет не менее 49 % (!) мировой фауны семейства. Соответственно, Байкал является крупнейшим центром видообразования акролоксид [Shirokaya et al., 2017].

1.5. Происхождение акролоксид и филогенетические отношения внутри семейства

На протяжении XX столетия малакологи разных стран неоднократно пытались уточнить положение акролоксид среди других пресноводных легочных моллюсков и проследить родственные связи внутри семейства [Старобогатов, 1967; Березкина, Старобогатов, 1988; Hubendick, 1962, 1978; Basch, 1963; и др.]. Все предложенные схемы филогенетических взаимоотношений чашечек были основаны на конхологических и анатомических признаках, а также на морфологии кладок моллюсков. Предполагалось, что семейство Acroloxidae происходит от общего предка с примитивным семейством Latiidae Hutton, распространенным в водоемах Новой Зеландии, рано обособившегося от основного ствола Hygrophila. Их объединяет неполное разделение паллиального гонодукта и сходное строение радулы. Однако *Lattia* Gray имеет развитую легочную полость, примитивную форму почки и копулятивного аппарата [Pelseneer, 1901]. Морфология хромосом у *A. lacustris* и *L. neritoides* Gray также значительно различается [Burch, Patterson, 1963].

³ В карточке *Acroloxus zarjaensis* систематического каталога ЗИН РАН беззубка отнесена к роду *Arsenievinaia* Zatravkin et Bogatov, 1987. По результатам ревизии дальневосточных унионид (сем. Unionidae Fleming, 1828), род был признан младшим синонимом рода *Kunashiria* [Старобогатов и др., 2004; Саенко и др., 2009].

В XXI веке вопрос о филогении семейства Acroloxidae ученые-малакологи пытаются решить на другом уровне, с привлечением молекулярно-генетических данных. В ряде зарубежных работ [Klussmann-Kolb et al., 2008; Holznagel et al., 2010; Dayrat et al., 2011] родственные связи с Latiidae полностью опровергнуты, а анатомическое сходство объясняется конвергенцией. Взаимоотношения внутри надсемейства Lymnaeoidea, куда, кроме Acroloxidae, входят еще 5 рецентных семейств моллюсков (Lymnaeidae Rafinesque, Bulinidae P. Fischer et Crosse, Burnupiidae Albrecht in Bouchet, Rocroi, Hausdorf et al., Physidae Fitzinger и Planorbidae Rafinesque) [Bouchet et al., 2017], до сих пор остаются неразрешенными [К. Альбрехт (Ch. Albrecht, Justus-Liebig-Universität Gießen, Hesse, Germany), устн. сообщ.].

По данным А. Кларка [Clark, 1970, 1973], семейство Acroloxidae ведет свое начало с верхнего мела, т.е. его возраст составляет примерно 70 млн лет. Когда акролоксиды проникли в Байкал, доподлинно неизвестно. На территории Байкала и Прибайкалья ископаемые остатки акролоксид не обнаружены. Имеющиеся на сегодняшний день молекулярно-генетические сведения крайне отрывочны и не позволяют детально восстановить сценарий колонизации озера. Что же удалось выяснить?

На основе анализа митохондриального и ядерного генома российско-германская группа ученых [Stelbrink et al., 2015] установила, что эндемичные байкальские акролоксиды представляют собой монофилетический (происходящий от одного корня) букет видов, имеющий тесные родственные связи с североамериканским видом *Acroloxus coloradensis* и группой видов из Забайкалья и Дальнего Востока России (*A. baicalensis*, *A. arachleicus*, *A. likharevi* и *A. victori*). Такое голарктическое распределение близкородственных видов наводит на мысль о расселении их предковых форм через Берингский перешеек.

Оценка времени дивергенции байкальских чашечек указывает на значительно более молодой возраст букета видов по сравнению с возрастом самого озера. Начало диверсификации (т.е. видообразования) пришлось на начало плейстоцена (около 2.27 млн лет назад) и было синхронизировано с быстрым углублением и охлаждением озера в процессе рифтогенеза [Mats, Peregrelova, 2011]. Колонизация гидротермальных выходов (вентов) и нефте-метановых сипов представителями рода *Frolikhiancylus* произошла также в плейстоцене (0.18–1.86 млн лет назад). Эти временные рамки сопоставимы с формированием абиссальной зоны в северной котловине Байкала (0.4–1.6 млн л.н. [Мац и др., 2011]). Заселение глубоководной зоны чашечками произошло единожды. Освоение абиссали происходило из мелководной (фотической) зоны наряду с адаптацией к специфическим условиям глубоководных местообитаний.

Той же группой ученых [Stelbrink et al., 2016] установлены филогенетические взаимосвязи балканских чашечек. Выяснено, что эндемичные виды оз. Охрид не являются исконными обитателями Балканского региона, поскольку не связаны близким родством ни с троглобионтами (т.е. обитателями подземных вод) Словении, ни с другими балканскими популяциями акролок-

сид (*A. lacustris* из Большой и Малой Преспы, Вегоритиды и окрестностей самого оз. Охрид).

Эндемичные виды имеют более древний возраст, чем европейский *A. lacustris*, и являются сестринской группой популяций акролоксид из субальпийского озера Мергоццо на севере Италии. В позднем плейстоцене на данной территории функционировал межледниковый рефугиум для адаптированных к холодным условиям видов.

Предковые популяции *Acroloxus* sp. появились в среднем плиоцене и существовали на территории, которая в настоящее время охватывает север Италии, Западные Балканы и Анатолию (территория современной Турции). После закрытия Паратетиса (большого окраинного моря древнего океана Тетис) в плиоцене сформировался сухопутный перешеек, соединяющий Анатолию с Балканами. Несмотря на наличие ряда горных цепей, служащих естественной преградой, в нем имелись пресноводные места обитания, пригодные для гастропод, что подтверждается как палеогеографическими реконструкциями, так и многочисленными находками ископаемых видов моллюсков в различных временных пластах. Молекулярно-генетические данные подтверждают гипотезу о пути колонизации гастропод из Анатолии в Центральную Европу.

Установленная монофилия и время дивергенции эндемичных видов акролоксид оз. Охрид позволяют предположить, что вселение чашечек в озеро произошло единожды. Начало внутриозерной диверсификации соответствует времени формирования глубоководной зоны озера (1.3 млн лет назад).

Экологическое видообразование предшествовало географическому: формирование глубоководных условий вызвало первоначальную дифференциацию форм на литоральную и сублиторально-профундальную, а позже сыграли свою роль географическая изоляция, пятнистое распределение биотопов и низкая мобильность популяций. Слабая генетическая дифференциация эндемичных видов чашечек Охрида свидетельствует о начальном этапе их видообразования, что связано со сравнительно молодым возрастом озерной системы.

Исследования филогении акролоксид в настоящее время активно продолжаются, и мы надеемся в ближайшем будущем увидеть полную картину взаимосвязей внутри семейства, а также его биогеографии.

2. ФАУНА АКРОЛОКСИД БАЙКАЛА

2.1. История изучения байкальских акролоксид

Первые сборы эндемичных моллюсков Байкала принадлежат русскому натуралисту-путешественнику, педагогу Ричарду К. Мааку, совершившему три крупных экспедиции по территории Сибири и Дальнего Востока (1854–1860). Описанию моллюсков, собранных Мааком, посвящена специальная работа магистра Генриха Н. Герстфельдта [Gerstfeldt, 1859], сопровождавшего Маака в его путешествиях. В этой книге приведены первоописания 12 видов наземных и пресноводных моллюсков, включая 5 байкальских видов, собранных в прибрежной зоне озера у истока Ангары [Ситникова, Репсторф, 2004]. Среди первых пяти видов Герстфельдт описал чашечку “*Ancylus*” *sibiricus* (в составе “familia Limnaeacea”, без отнесения к какому-либо подроду) и привел очень краткое сравнение морфологии раковины с *Ancylus fluviatilis* O.F. Müller и *Acroloxus lacustris*.

Следующие 4 эндемичных вида акролоксид (“*Ancylus*” *troschellii*, “*A.*” *renardii*, “*A.*” *kobeltii* и “*A.*” *laricensis*) были описаны польским естествоиспытателем Владиславом Дыбовским [Dybowski, 1875–1913] по сборам его брата Бенедикта (см. также [В. Dybowski, 1910]). Находясь в политической ссылке в пос. Култук, Бенедикт собрал богатейшую коллекцию гастропод, развенчав тем самым существовавшее на тот момент среди зоологов мнение о будто бы бедном животном мире озера Байкал [Винарский, 2010]. Эту коллекцию он передал Владиславу, приват-доценту Дерптского университета, который большую часть видов и подвидов (36) описал как новые для науки, сопроводив описания великолепными рисунками раковин, а некоторых видов – изображениями зубов радул и яйцевых кладок. Точность воспроизведения объектов настолько высока, что эти рисунки используются нами до сих пор. Основываясь на сходстве с *A. lacustris* в положении вершины раковины и отверстий тела, В. Дыбовский [Dybowski, 1875] отнес байкальских чашечек к подроду *Velletia* Gray, 1840 (как “*Veletia*”) в “Sectio Limnophila Martens”.

Исследуя коллекцию моллюсков Зоологического Музея Императорской Академии Наук в Санкт-Петербурге, немецкий малаколог Штефан Клессин [Clessin, 1882] обнаружил среди байкальских чашечек раковины из Южного Байкала с экстремально загнутой влево вершиной, выступающей за контур устья. Он описал их как новый вид “*Ancylus*” *dybowskii*, снабдив описание цветными рисунками телеоконхов. Несмотря на существенные различия в положении вершины раковины, Клессин всех байкальских чашечек отнес к подроду *Ancylastrum* Bourguignat, 1853 семейства Ancylidae. Типовым видом подрода являлся *Ancylus fluviatilis* с вершиной раковины, направленной назад. Карл А. Вестерлунд [Westerlund, 1885] поддержал мнение Клессина. Признаки мягкого тела они не рассматривали.

В начале XX столетия на Байкале работала экспедиция Императорской Академии Наук под руководством А.А. Коротнева. В результате проведенных работ в 1900–1902 гг. был собран уникальный материал, который поступил в фонд академического Зоологического Музея (г. Санкт-Петербург), где

был обработан В.А. Линдгольмом, в то время – внештатным сотрудником естественноисторического музея г. Висбаден (Германия), впоследствии – старшим зоологом Зоологического музея Академии наук СССР [Линдгольм, 1928]. Его перу принадлежит монография о моллюсках озера Байкал [Lindholm, 1909], в которой он описал 48 новых для науки видов и подвидов. Среди них – чашечка “*Ancylus*” *boettgerianus* с ребристой раковиной, найденная в Малом Море. Акролоксид Линдгольм рассматривал в составе семейства “*Limnaeidae*”, выделяя байкальские виды в новый подрод *Pseudancylastrum*.

В 1930-е гг. таксономические исследования байкальских моллюсков проводились представителями сибирской малакологической школы, возглавляемой М.М. Кожовым – выдающимся байкаловедом, заведующим кафедрой зоологии беспозвоночных Иркутского государственного университета. На основе собственных сборов с помощью водолазной техники и драг, а также коллекций, собранных сотрудниками Байкальской лимнологической станции, Кожов провел ревизию моллюсков Байкала и прилегающих к нему прибрежных водоемов. Результаты ревизии он отразил в монографии “Моллюски озера Байкал” [Кожов, 1936], которая до сих пор является единственной крупной малакологической сводкой, содержащей сведения о морфологии, биологии и эволюционных преобразованиях байкальских моллюсков. Кожов описал 22 новых вида и подвида моллюсков, и в том числе редкую форму *Acroloxus lacustris* var. *baicalensis* – новую для фауны Восточной Сибири. Нами этот подвид был найден лишь спустя 70 лет после его первой регистрации в Байкале [Shirokaya et al., 2009]. Кожов [1936] рассматривал акролоксид в составе семейства *Ancylidae*, объединяя все эндемичные байкальские виды в единственный род *Pseudancylastrum*. Проанализировав крупные выборки моллюсков из различных географических районов Байкала, он отметил у акролоксид колоссальную внутривидовую изменчивость формы раковины и свел некоторые виды в синонимы. По его мнению, “*Ancylus*” *dybowskii* “есть не что иное, как крайнее отклонение раковины *Ps. sibiricum* в сторону приподнятости и ... сильного наклона влево верхушки”, а “*A.*” *renardii* “представляет собою, несомненно, одну из форм индивидуальной изменчивости *Ps. troscheli* ... , не имеющую подвидового или расового и тем более видового значения” [Кожов, 1936: с. 186–188]. Изучение около 100 экз. ребристых “*Pseudancylastrum*” из Малого Моря и южной части Байкала, прилегающей к истоку Ангары, убедило его в существовании лишь одного ребристого вида, за которым по праву приоритета он сохранил название *kobelti*. Для каждого из трех признаваемых им видов чашечек (*Pseudancylastrum sibiricum*, *P. troscheli* и *P. kobelti*), М.М. Кожов [1936] привел подробные сведения о горизонтальном и вертикальном распределении и приуроченности к различным типам грунтов. Эти три вида фигурируют в дальнейшем в монографических сводках В.И. Жадина [1940, 1952]: в первой из них – в составе рода *Ancylus* O.F. Müller, во второй – *Pseudancylastrum*.

Первые сведения об анатомии байкальских чашечек получены шведским малакологом Б. Хубендиком [Hubendick, 1962, 1969b]. По материалам М.М. Кожова, С.М. Поповой и Я.И. Старобогатова он детально исследовал

строение радулы, пищеварительной, мускульной, выделительной и половой систем четырех видов чашечек. В отличие от Кожова, он рассматривал “*A.*” *boettgerianus* и “*A.*” *kobeltii* как два самостоятельных вида. Представленные им [Hubendick, 1969b] текстовые описания сопровождаются великолепными авторскими рисунками, выполненными с помощью свето-оптической техники, и в ряде случаев (например, в отношении скульптуры протоконха) не уступающими по качеству детализации современным фотографиям, полученным методом сканирующей электронной микроскопии [Shirokaya et al., 2003]. По мнению Хубендика, нет причин для выделения байкальской группы видов в отдельный род (или подрод) *Pseudancylastrum*, поэтому всех байкальских чашечек он отнес к голарктическому роду *Acroloxus* Beck семейства *Acroloxidae*.

Состав семейства радикально изменился после выхода в свет работ российского зоолога, проф. Я.И. Старобогатова [1967, 1989], который трижды участвовал в кругобайкальских экспедициях Биолого-Географического научно-исследовательского института при Иркутском госуниверситете (далее – БГИ ИГУ) и собрал обширную коллекцию моллюсков. В 1967 г. он выделил подрод *Baicalancylus*, обозначив в качестве типового вида “*Ancylus*” *lariensis*. Позднее [Старобогатов, 1989], он отметил, что два из легко различаемых по форме раковины видов – *P. sibiricum* и *P. troscheli* – настолько несхожи по строению половой системы, что заслуживают выделения в самостоятельные роды, а заметная неоднородность раковин свидетельствует о существовании в Байкале значительно бóльшего числа видов. В связи с этим им была проведена детальная ревизия байкальских акролоксид с использованием материалов коллекции ЗИН РАН, собранных за более чем столетний период. Используя “компараторный метод” (или “метод шаблонов”), разработанный им [Иззатуллаев, Старобогатов, 1984] для идентификации моллюсков, Старобогатов констатировал обитание в Байкале 25 видов семейства *Acroloxidae*, из них 1 вид рода *Acroloxus* и 24 эндемичных вида, группирующихся в 3 рода: *Pseudancylastrum* (12 видов), *Gerstfeldtancylus* (8) и *Baicalancylus* (4). По мнению Старобогатова [1970, 1989], все три рода эндемичны для Байкала, хотя некоторые зарубежные авторы [Zilch, 1959–1960; Clarke, 1970, 1973] к роду *Pseudancylastrum* относят также ископаемые остатки верхнемеловых акролоксид Европы.

Недостаток спиртового материала не позволил Я.И. Старобогатову провести детальные анатомические исследования для выяснения различий между близкими видами чашечек, в связи с этим он использовал анатомические данные лишь для характеристики родов. Позже, российский малаколог, проф. Н.Д. Круглов исследовал особенности строения копулятивного аппарата 14 видов акролоксид, и каждый из двух родов – *Pseudancylastrum* и *Gerstfeldtancylus* – подразделил на 2 подрода [Круглов, Старобогатов, 1991а], доказав, что близкие виды чашечек различаются соотношением размеров частей пениального комплекса.

Все последующие исследования акролоксид Байкала (1993–2017) были выполнены сотруниками Лимнологического института СО РАН (некоторые

из них – совместно с германскими малакологами (Justus-Liebig-Universität Gießen; Freie Universität Berlin), а также экологами Института общей и экспериментальной биологии СО РАН, Улан-Удэ, Бурятия) с использованием современных методов, включая сканирующую электронную микроскопию для детализации структуры протоконха и радулы, кариологические и молекулярно-биологические методы, а также “метод единичных камней” (“stone-unit”) [Nakashizuka, Stork, 2002] для изучения микрораспределения беспозвоночных по различным поверхностям твердого субстрата. В результате описаны три новых вида [Sitnikova et al., 1993; Shirokaya et al., 2003; Shirokaya, 2007], один из них отнесен к самостоятельному подроду [Sitnikova et al., 1993], а впоследствии – к роду [Stelbrink et al., 2015]; констатировано обитание одного, ранее неизвестного для озера, вида [Shirokaya et al., 2009]; два вида сведены в синонимы [Широкая, 2005; Shirokaya et al., 2003; Shirokaya, Röpstorf, 2004]. Исследовано пространственное распределение моллюсков, описана макро- и микробиотопическая дифференциация видов, сезонная и межгодовая динамика их численности и биомассы [Широкая и др., 2008; Ситникова и др., 2010; Максимова и др., 2012]. Изучены морфология яйцевых кладок, продолжительность эмбриогенеза и пищевой спектр чашечек [Röpstorf et al., 2003; Shirokaya, 2003; Shirokaya, Röpstorf, 2003; Sitnikova, Shirokaya, 2013]; выявлена миксоплоидия у литоральных видов [Ostrovskaya et al., 2004]. На основе данных о ядерном и митохондриальном геноме, установлено время начала формирования эндемичной байкальской группы акролоксид [Albrecht et al., 2007; Stelbrink et al., 2015].

2.2. Таксономический обзор

Род *Acroloxus* Beck, 1837

Типовой вид. *Patella lacustris* Linnaeus, 1758 (по последующему обозначению [Herrmannsen, 1846]).

Диагноз. Раковина щитовидная или низко колпачковидная, хрупкая, с овальным или удлинено-овальным устьем, длина которого у взрослых особей достигает 9.0 мм. Вершина направлена влево относительно продольной оси устья. Протоконх роговидный с ретикулярной микроскульптурой, местами переходящей в ямчатую. Рахидальный зуб радулы с узким основанием; тела латеральных зубов снизу также узкие, по направлению к режущему краю плавно расширяются; их количество в поперечном ряду радулы не менее 24 (исключение составляют эндемичные виды оз. Охрид с 8–10 широкими латеральными зубами, относимые российскими малакологами к другим родам). Копулятивный аппарат с коротким железистым придатком, всегда расположенным почти под прямым углом к остальной части копулятивного аппарата. Мешок пениса обычно короче препуциума или почти равен ему по длине. Пенис короткий, массивный. Отверстие семявыносящего протока расположено латерально (вершину пениса образует мягкая коническая папилла). Препуциум в проксимальной части шаровидно вздут, здесь находится камера с мускульными стенками; внутри камеры помещается саркобелум, а иногда и велум [Круглов, Старобогатов, 1991б; Hubendick, 1962; Shirokaya et al., 2011].

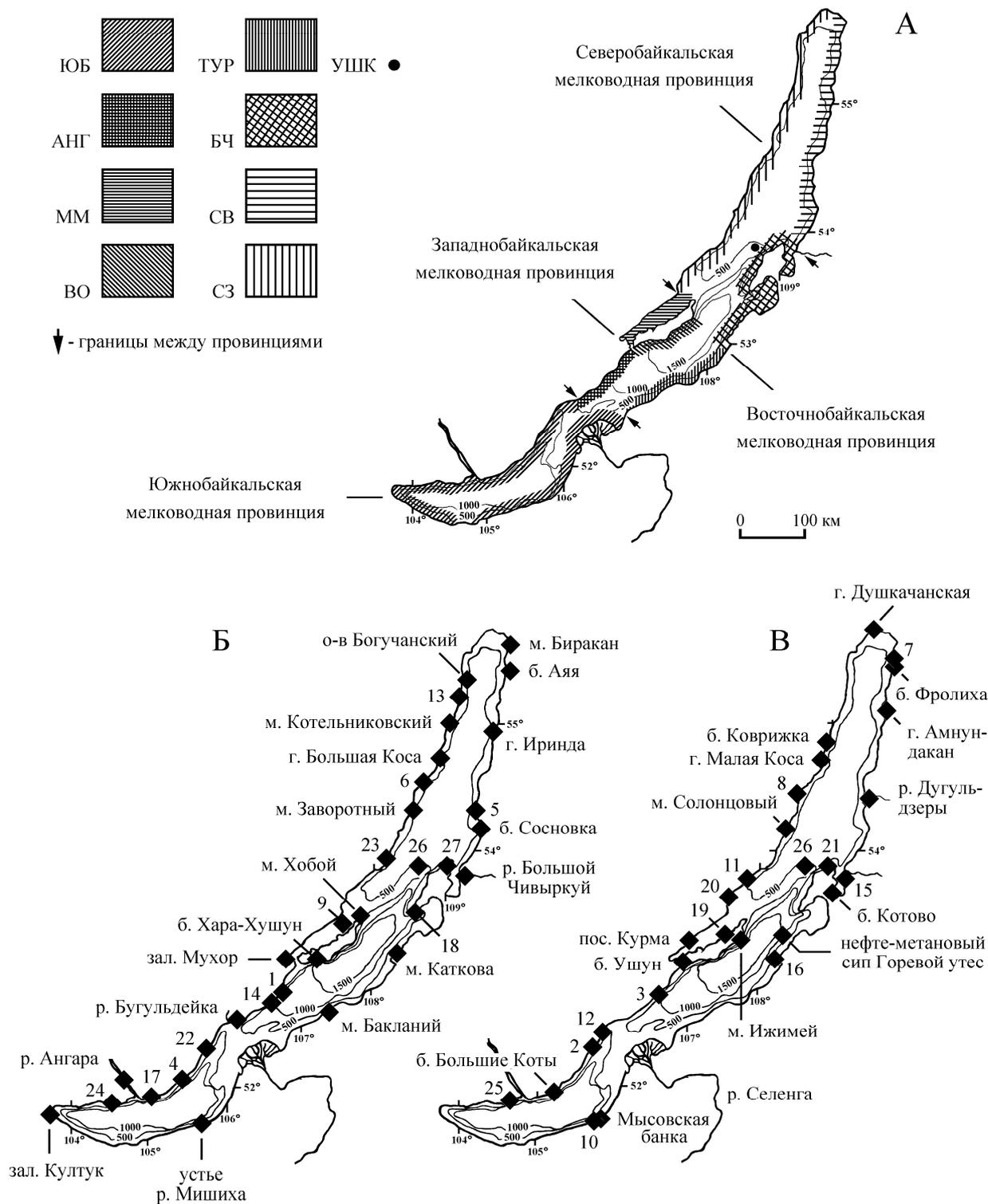


Рисунок 4. Карты-схемы озера Байкал. **А.** Географические районы четырех мелководных (0–100 м) провинций. Их границы указаны по Старобогатову [1970], с изменениями по Ситниковой [Sitnikova, 2006]. Районы: Южнобайкальский (**ЮБ**), Ангинский (**АНГ**), Маломорский (**ММ**), Восточно-Ольхонский (**ВО**), Туркинский (**ТУР**), Баргузинско-Чивыркуйский (**БЧ**), Северобайкальский, восточное побережье (**СВ**), Северобайкальский, западное побережье (**СЗ**), Ушканский (**УШК**). **Б, В.** Места сбора акролоксид, по Широкой с соавт. [Shirokaya et al., 2017]: **1**, бухта Ая (окрестности: мыс Уланнур); **2**, б. Бабушка; **3**, б. Бирхин (окрестности: м. Хабсагай); **4**, у пос. Большое Голоустное; **5**, б. Давше; **6**, м. Елохин; **7**, м. Ирексокон; **8**, м. Кедровый; **9**, губа Хора-Ундурская; **10**, у пос. Ключев-

ка; 11, м. Кочериковский; 12, м. Красный Яр (Южный Байкал); 13, м. Красный Яр (Северный Байкал); 14, м. Крестовый; 15, губа Крутая (окрестности: о-в Малый Кылыггей); 16, о-в Лиственничный; 17, у пос. Листвянка (окрестности: м. Березовый и падь Баранчик); 18, м. Нижнее Изголовье (п-ов Святой Нос); 19, м. Нюргон; 20, м. Онгурен; 21, м. Орловский; 22, б. Песчаная (окрестности: м. Дыроватый); 23, м. Покойники; 24; р. Шумиха (окрестности: м. Хабартуй); 25, м. Толстый; 26, Ушканьи о-ва; 27, м. Верхнее Изголовье (п-ов Святой Нос); окрестности о-ва Богучанский: губа Богучанская; окрестности пос. Большие Коты: р. Сенная, падь Сенная, падь Малые Коты, падь Варначка и падь Жилище; окрестности губы Иринда: м. Понгонье; окрестности б. Котово: протока, соединяющая Чивыркуйский залив с оз. Арангатуй; окрестности пос. Култук: м. Шаман.

Подрод *Acroloxus s. str.*

Диагноз. Темный пигмент на дорсальной стороне мантии не собран в две поперечные полосы спереди и сзади от вершины (распределен относительно равномерно). Длина протока семяприемника не превышает длину провагины. Мешок пениса цилиндрический или слабо сужающийся к препуциуму, стенки мешка одинаковой толщины по всей его длине. Слабо развитый саркобелум имеется у всех представителей подрода, велум известен лишь у одного вида. Поверхность синкапсул с продольной исчерченностью [Круглов, Старобогатов, 1991б; Shirokaya et al., 2012].

Acroloxus baicalensis Kozhov, 1936

Рис. 5: 1 А–В, Рис. 9: 1 А–В, 2 А–Б, 3 А–Г

Типовое местонахождение. Неотип найден в бухте Котово Чивыркуйского залива оз. Байкал (координаты: 53°38'06.7''С, 108°58'10.7''В, см. Рис. 4: В) [Shirokaya et al., 2017]. Голотип (ныне утраченный) был найден в губе Крутая Чивыркуйского залива [Кожов, 1936].

Типовая серия. Неотип (сухая раковина, Рис. 5: 1 А–В) хранится в ЗИН РАН.

Описание. Раковина в виде колпачка, маленькая (у самого крупного экземпляра $L = 4.20$ мм) и довольно высокая ($H/L = 0.35–0.38$; $H/W = 0.56–0.69$). Вершина заметно смещена влево от продольной оси раковины ($wL/W = 0.32–0.35$) и лежит на границе задней трети длины устья или чуть позади нее ($La/L = 0.75–0.80$). Устье удлинено-овальное, его передний край шире заднего (Рис. 9: 1 А, 2 А, 3 А); самая широкая часть устья приходится на переднюю $1/4–1/3$ длины раковины. Передний склон телеоконха едва заметно выпуклый; левый – прямой; правый – слегка выпуклый, спрямленный в средней части; задний склон слабо вогнутый или прямой (Рис. 9: 1 Б, 2 Б, 3 Б). Подвершинное вдавление на задне-левом склоне слабо выражено. У особей, живущих на растительном субстрате, приустьевая часть телеоконха расширена. Протоконх роговидный (Рис. 9: 1 В, 3 В–Г), вариабельный в размере: может быть как крупным и высоким ($l/L \geq 1/3$; $h/H = 1/3$), так и мелким, относительно низким ($l/L = 1/5–1/4$; $h/H = 1/5–1/4$); лежит в верхней трети высоты раковины. Ретикулярная микроскульптура выражена слабее, чем у эндемичных

байкальских чашечек (Рис. 9: 3 В). Задний склон протоконха с радиальными и концентрическими ребрами; на переднем склоне ретикулярная скульптура плавно переходит в точечную (Рис. 9: 3 Г). Передний и правый склоны выпуклые (передний – более пологий); левый и задний – вогнутые. Инициальная пластинка каплевидная или овальная (Рис. 9: 3 В), длиной 0.20–0.24 мм и шириной 0.13–0.16 мм [Кожов, 1936; Круглов, Старобогатов, 1991б; Широкая, оригинальные данные; Shirokaya et al., 2011; 2017].

Темный пигмент на дорсальной стороне мантии образует неровное кольцо [Shirokaya et al., 2017].

Анатомия вида не изучена.



Рисунок 5. 1А–В. *Acroloxus baicalensis* (неотип): L = 4.10 мм, W = 2.37 мм, H = 1.34 мм. **2А–В.** *A. orientalis* (голотип): L = 5.60 мм, W = 2.50 мм, H = 1.90 мм. Телеоконхи: **А**, дорсально; **Б**, вид слева; **В**, вид сзади. По Широкой с соавт. [Shirokaya et al., 2017], с изменениями.

По морфологии раковины вид наиболее близок к *A. orientalis* (описание см. ниже) и *A. lacustris*. Последний вид, распространенный в водоемах Европы, Казахстана и Западной Сибири, но не встречающийся восточнее Алтая, отличается сильно выпуклым правым склоном телеоконха.

Распространение. От низовий р. Енисей до берегов Тихого океана на Дальнем Востоке России.

Места находок нетиповых экземпляров. У пос. Дудинка, нижнее течение р. Енисей; верхнее течение р. Енисей; бассейн верхнего и среднего течения р. Чулым, система Средней Оби; мелкие озерца вдоль юго-восточного побережья оз. Байкал; бассейн р. Ангара; р. Широкая, Ивано-Арахлейская озерно-речная система; р. Артемовка, у пос. Штыково, Шкотовский район, Приморский край [Гольшקיная, 1967; Черемнов, 1972; Круглов, Старобогатов, 1991б; Ситникова и др., 2004; Прозорова и др., 2009; Долгин, Масленников, 2015; Масленников, 2015; Shirokaya et al., 2011].

Экология. Вид встречается на камнях и водных растениях, на глубинах 1–20 м, в заводях рек и мелководных заливах крупных озер. В Чивыркуйском

заливе Байкала найден совместно с *A. orientalis* в зарослях *E. canadensis*, в р. Широкая (Ивано-Арахлейская озерно-речная система) – с *A. arachleicus* и *A. victori* на камнях [Shirokaya et al., 2011].

Подрод *Amuracroloxus* Kruglov et Starobogatov, 1991

Типовой вид. *Acroloxus likharevi* Moskvicheva, Kruglov et Starobogatov in Kruglov et Starobogatov, 1991 (по первоначальному обозначению).

Диагноз. Темный пигмент на дорсальной стороне мантии собран в 2 поперечные полосы впереди и позади апекса. Длина протока семяприемника значительно больше длины провагины. Мешок пениса конический, резко сужающийся по направлению к препуциуму. В узкой части мешка стенки утолщены. Саркобелум (а иногда и велум) хорошо выражен. Поверхность синкапсул без продольной исчерченности [Круглов, Старобогатов, 1991б; Прозорова, 1991а].

***Acroloxus orientalis* Kruglov et Starobogatov, 1991**

Рис. 5: 2 А–В, Рис. 9: 4 А–В, 5 А–В

Типовое местонахождение. Ручей, соединяющий оз. Котика с р. Тымь, на острове Сахалин [Круглов, Старобогатов, 1991б].

Типовая серия. Голотип (сухая раковина, Рис. 5: 2 А–В) и 5 паратипов (в спирте) хранятся в ЗИН РАН. Паратипы найдены в оз. Круглое (пойма р. Зея, Амурская область).

Описание. Раковина в виде удлинённого колпачка, относительно маленькая (у самого крупного экземпляра $L = 5.60$ мм) и низкая ($H/L = 0.23–0.33$; $H/W = 0.43–0.54$). Вершина слегка смещена влево от продольной оси раковины ($wL/W = 0.36–0.45$) и лежит впереди границы задней трети длины устья ($La/L = 0.58–0.74$). Устье удлинённо-овальное, его передний и задний края одинаково закруглены, боковые края почти параллельны друг другу (Рис. 9: 4 А, 5 А); самая широкая часть устья приходится на середину или переднюю треть длины раковины. Передний склон телеоконха слабо выпуклый, почти прямой; правый – явно выпуклый; левый и задний – прямые или слабо вогнутые (Рис. 9: 4 Б, 5 Б). Подвершинное вдавление на задне-левом склоне глубокое. Пропорции и скульптура протоконха схожи с таковыми у предыдущего вида (Рис. 9: 4 В, 5 В). Протоконх лежит в верхней $1/3–1/2$ высоты телеоконха. Инициальная пластинка каплевидная или овальная, длиной $0.21–0.27$ мм и шириной $0.15–0.19$ мм.

Темный пигмент на дорсальной стороне мантии собран в 2 поперечные полосы впереди и позади апекса.

Первая петля кишечника лежит в задне-левой четверти тела; вторая – в центральной части висцеральной массы, над мешком радулы.

Правый передний мышечный аддуктор раковины с округлой поверхностью; левый передний и задний аддукторы – с овальной. Левый аддуктор лежит ближе к переднему концу тела, чем правый; основной аддуктор – в задне-правой четверти тела (все ориентированы косо). Площадь поверхности всех трех аддукторов примерно одинакова.

Проток семяприемника длиннее провагины. Копулятивный аппарат с относительно длинным и массивным железистым придатком ($L_{fl}/L_{ps}+L_{pr} = 1.0-1.07$), ширина которого в дистальном конце в 2.5 раза больше ширины в проксимальном. Мешок пениса вздут в проксимальной части, по направлению к препуциуму сужается (в дистальной трети становится уже в 2 раза, на границе с препуциумом – в 6 раз); пенис бочонковидный, короткий ($L_p/L_{ps} = 2/5$), с очень короткой папиллой, составляющей $1/9$ расстояния от основания пениса до отверстия семявыносящего протока. Длина препуциума равна длине мешка пениса. Препуциум цилиндрический, со слабо развитыми пилястрами; верхнюю треть его длины занимает шаровидная камера с хорошо различимым саркобелумом и слабо развитым велумом [Круглов, Старобогатов, 1991б; Широкая, оригинальные данные; Prozorova, 2010; Shirokaya et al., 2011; 2017].

Распространение. От Байкала до островов Сахалин и Хоккайдо, включая северные притоки р. Амур.

Места находок нетиповых экземпляров. Река Хилок, Бурятия; р. Биби, окрестности города Томакомая, остров Хоккайдо, Япония; Чивыркуйский залив оз. Байкал; протока, соединяющая Чивыркуйский залив и оз. Арангутуй; бассейн р. Поронай, остров Сахалин; маленькие озерца в Хинганском государственном природном заповеднике, Амурская область; бассейн р. Бира, Еврейская автономная область; р. Желтая, Приморский край [Прозорова, Засыпкина, 2005; Прозорова и др., 2009; Prozorova, Kolpakov, 2004; Prozorova, 2010; Shirokaya et al., 2011; Pietsch et al., 2012; Balan, Prozorova, Makarenko, Prozorova in Shirokaya et al., 2017].

Экология. Вид и его кладки можно обнаружить на камнях и водных растениях, на глубинах 0.10–2.0 м, в медленно текущих реках и больших озерах. В Байкале найден совместно с *A. baicalensis* [Прозорова, 1991а, устн. сообщ.; Shirokaya et al., 2011].

Таксономические замечания. В отсутствие анатомических данных, Круглов и Старобогатов [1991б] поместили *A. orientalis* в подрод *Acroloxus* s. str. Позже, Прозорова [Prozorova, 2010] обнаружила у японских особей этого вида своеобразный мантийный рисунок, а также признаки половой системы, соответствующие таковым в диагнозе подрода *Amuracroloxus*. Поскольку анатомия *A. baicalensis* до сих пор не изучена, мы не можем быть уверены в принадлежности этих видов разным под родам. Признаки раковины, а также особенности распространения не позволяют четко их различать.

Для байкальских особей *A. orientalis* и *A. baicalensis* характерна выраженная изменчивость морфологии телеоконха. В Чивыркуйском заливе найдено множество переходных форм, что может указывать на межвидовое скрещивание [Shirokaya et al., 2011].

На острове Хоккайдо *A. orientalis* представлен биморфными популяциями, в которых чашечки хорошо различаются высотой телеоконха: одна группа – с низкими, удлинленно-колпачковидными раковинами ($H/L = 0.26-0.29$; $H/W = 0.43-0.48$); другая – с относительно высокими, коротко-колпачковидными ($H/L = 0.30-0.33$; $H/W = 0.49-0.54$) [Prozorova, 2010].

В полиморфных популяциях по численности обычно преобладает одна группа: например, в Байкале это группа чашечек с высокой раковиной; в Приморье и на острове Сахалин – с низкой.

Японские акролоксиды конхологически ближе к дальневосточным, нежели к байкальским.

Род *Pseudancylostrem* Lindholm, 1909

Типовой вид. *Ancylus sibiricus* Gerstfeldt, 1859 (по первоначальному обозначению).

Диагноз. Телеоконх в виде высокого колпачка с вершиной, смещенной влево. Цвет коричневато-серый, скульптура отсутствует. Передний и правый склоны всегда выпуклые. Протоконх роговидный с четко выраженной ретикулярной микроскульптурой. Инициальная пластинка протоконха круглая. Рахидальный зуб радулы с узким основанием; латеральные – широкие, их количество в поперечном ряду не более 14. У живых особей одонтофор темно-серый. Левый передний мышечный аддуктор раковины всегда короче правого. Простата шаровидная. Копулятивный аппарат с узким и очень длинным железистым придатком, вытянутым вдоль тела. Мешок пениса длиннее препуциума. Пенис короткий, массивный; отверстие семявыносящего протока расположено латерально (верхушка пениса образована мягкой папиллой). Препуциум в проксимальной части расширен, здесь находится камера с мускульными стенками. Внутри камеры помещается саркобелум, а иногда и велум [Старобогатов, 1989; Круглов, Старобогатов, 1991a; Shirokaya et al., 2003; Shirokaya, Röpstorf, 2004].

Экология. Глубина обитания – 1.5–40 м. Развитие эмбрионов внутри синкапсулы происходит асинхронно. Половозрелые улитки питаются преимущественно бентосными диатомовыми водорослями [Röpstorf et al., 2003; Shirokaya, 2003; Shirokaya, Röpstorf, 2003].

Подрод *Pseudancylostrem* s. str.

Диагноз. Передний склон телеоконха выпуклый; задний – вогнутый под вершиной, далее слабо вогнутый или прямой. Протоконх роговидный с ретикулярной микроскульптурой. Расширенная проксимальная часть препуциума образует мускулистую камеру со слабо выраженным саркобелумом; велум отсутствует [Круглов, Старобогатов, 1991a; Shirokaya et al., 2003].

***Pseudancylostrem sibiricum* (Gerstfeldt, 1859)**

Рис. 6: 2 А–В, Рис. 10: 7 А–В

Типовое местонахождение. Река Ангара в черте Иркутска.

Типовая серия. Лектотип (сухая раковина, Рис. 6: 2 А–В) хранится в ЗИН РАН.

Описание. Раковина крупная (длина устья до 7.0 мм) и высокая для представителей рода ($H/L = 0.57–0.65$), с вершиной, повернутой влево на $33–63^\circ$ от продольной оси раковины и расположенной над контуром устья или с незначительным отступом от него внутрь ($La/L = 0.71–0.91$; $a/L = 0.77–1.14$).

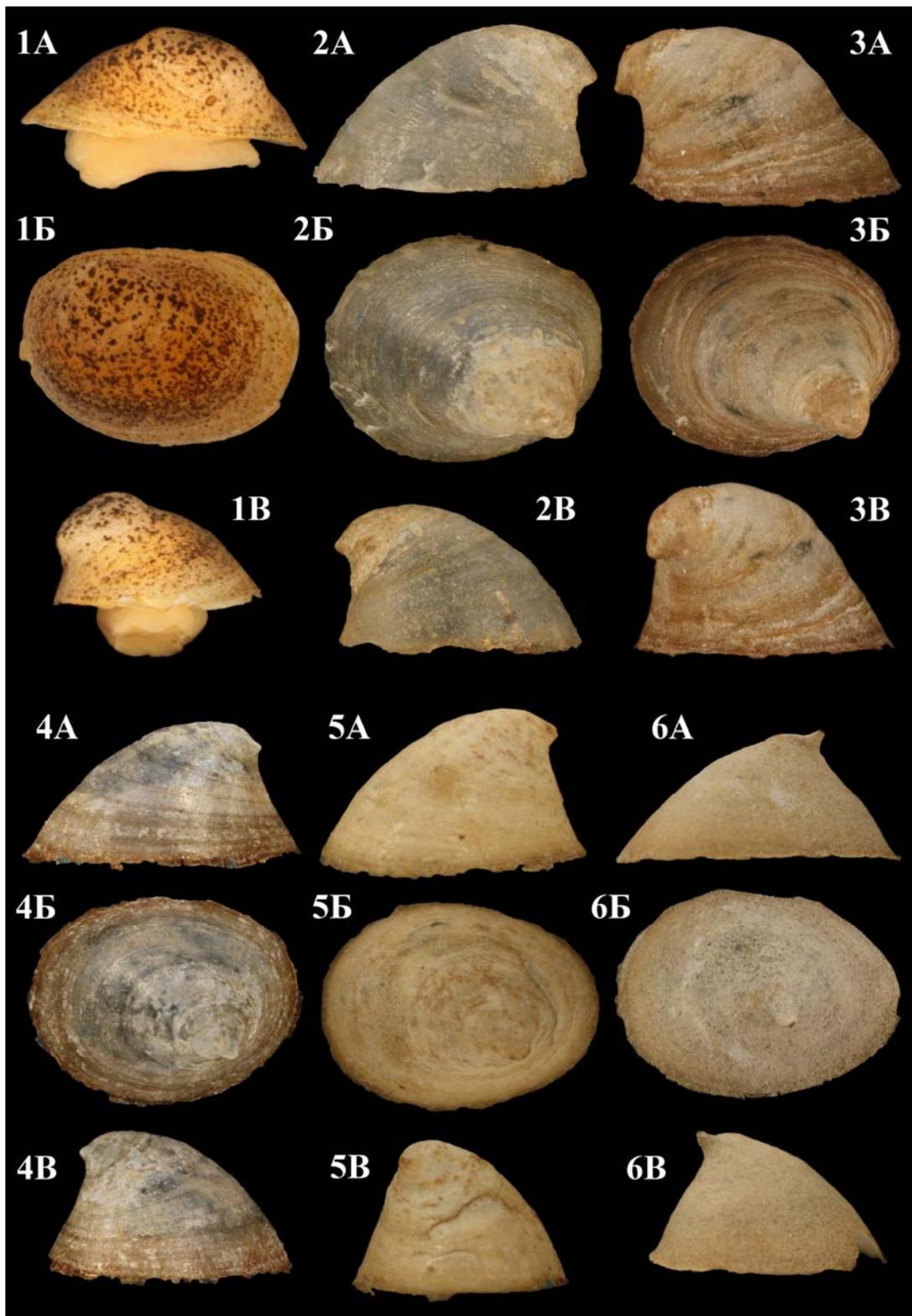


Рисунок 6. 1А–В. *Frolikhiancyclus frolikhae* (голотип): L = 2.50 мм, W = 1.75 мм, H = 0.95 мм. 2А–В. *Pseudancylastrum sibiricum* (лектотип): L = 4.55 мм, W = 3.50 мм, H = 2.40 мм. 3А–В. *P. dybowskii* (крупнейший нетиповой экз. из коллекции ЗИН РАН, № 1, сбор Г. Радде в р. Ангара, определение Я.И. Старобогатова): L = 5.10 мм, W = 4.30 мм, H = 3.0 мм. 4А–В. *P. werestschagini* (голотип): L = 6.80 мм, W = 5.30 мм, H = 3.60 мм. 5А–В. *P. korotnevi* (голотип): L = 4.30 мм, W = 3.20 мм, H = 2.50 мм. 6А–В. *P. aculiferum* (голотип): L = 6.50 мм, W = 4.80 мм, H = 3.0 мм. Телеоконхи: 1А, 2А, 4А, 5А, 6А, вид слева; 3А, вид справа; Б, дорсально; В, вид сзади. По Широкой с соавт. [Shirokaya et al., 2017], с изменениями.

Устье овальное или округло-овальное, с самой широкой его частью в середине или передней трети длины раковины (Рис. 10: 7 А). Передний и правый склоны телеоконха сильно выпуклые; левый вогнут под вершиной, далее прямой, слегка наклоненный к плоскости устья (Рис. 10: 7 Б); задний склон равномерно и слабо вогнутый. Привершинное вдавление слабо выражено; вершина лежит заметно ниже самой верхней точки раковины (в верхней трети ее высоты) и направлена вниз. Протоконх среднего размера ($l/L = 1/4-1/3$), роговидный, варьирует от низкого до умеренно высокого ($h/H = 1/5-1/3$), с хорошо выраженной ретикулярной микроскульптурой (Рис. 10: 7 В). Его передний и правый склоны выпуклые; левый и задний – прямые, вертикальные. Диаметр инициальной пластинки составляет 0.13–0.16 мм.

В поперечном ряду радулы 25–30 зубов: по 5 латеральных с каждой стороны от рахидального и по 7–10 маргинальных. Латеральные зубы слегка отстоят друг от друга; маргинальные, наоборот, плотно прилегают один к другому (последние 4 зуба и вовсе сливаются в одну пластинку). Центральный зуб с узким основанием и коротким, узким режущим отгибом, несущим 2 асимметричных зубчика (правый крупнее). Латеральные зубы с широкими основаниями и широкими, относительно короткими режущими пластинками, усаженными двумя крупными терминальными зубцами. На первом зубе зубцы мелкие, слабо выраженные; помимо них имеются 2–3 мелких зубчика или складочки. На втором и четвертом зубах крупные зубцы симметричные; на третьем и пятом зубах – асимметричные. Маргинальные зубы с широкими основаниями. Первый (внутренний) зуб с коротким и узким режущим отгибом, зубцы на нем редуцированы; остальные – без отгиба.

Челюсть трехраздельная, состоит из 38–40 ланцетовидных чешуек: на каждой из двух латеральных ее частей по 19–20 чешуек, на дорсальной пластинке чешуйки отсутствуют. Буккальная масса овальная, ее длина составляет $1/3$ длины тела моллюска. Слюнные железы массивные, длинные, местами подвернуты под пищевод. Длина радулярного мешка равна $2/5$ длины тела. Цекум овальный, ответвляется от желудка вентрально и направлен к переднему концу тела. Первая (дорсальная) петля кишечника находится в правой половине тела, вторая – в дистальной части тела, с левой стороны.

Правый передний мышечный аддуктор раковины с массивной округлой поверхностью, сужается к основанию; левый передний аддуктор объемнее, но ниже правого (соотношение их высот составляет $2/3$), с продолговатой поверхностью, ориентирован косо; находится ближе к переднему концу тела. Задний аддуктор с широким основанием и продолговатой поверхностью, расположен на продольной оси тела. Площадь поверхности заднего аддуктора в 1–1.5 раза больше площади поверхности каждого из передних аддукторов.

Копулятивный аппарат с длинным железистым придатком ($Lfl/Lps+Lpr = 0.75-2.63$), вытянутым вдоль тела; ширина придатка одинакова на всем протяжении. Мешок пениса бочонковидный, сужен на проксимальном и дистальном концах. Пенис цилиндрический, длинный ($Lp/Lps = 2/3$), с относительно длинной папиллой, составляющей $1/3$ расстояния от основания пениса

до отверстия семявыносящего протока. Длина препуциума почти равна длине мешка пениса. Препуциум цилиндрический, с хорошо развитыми пилястрами; верхнюю треть его длины занимает шаровидная камера с мускулистыми стенками, в которой помещается слабо развитый саркобелум; велум отсутствует [Старобогатов, 1989; Круглов, Старобогатов, 1991а; Широкая, 2005, оригинальные данные; Shirokaya et al., 2003, 2017; Shirokaya, Röpstorf, 2004].

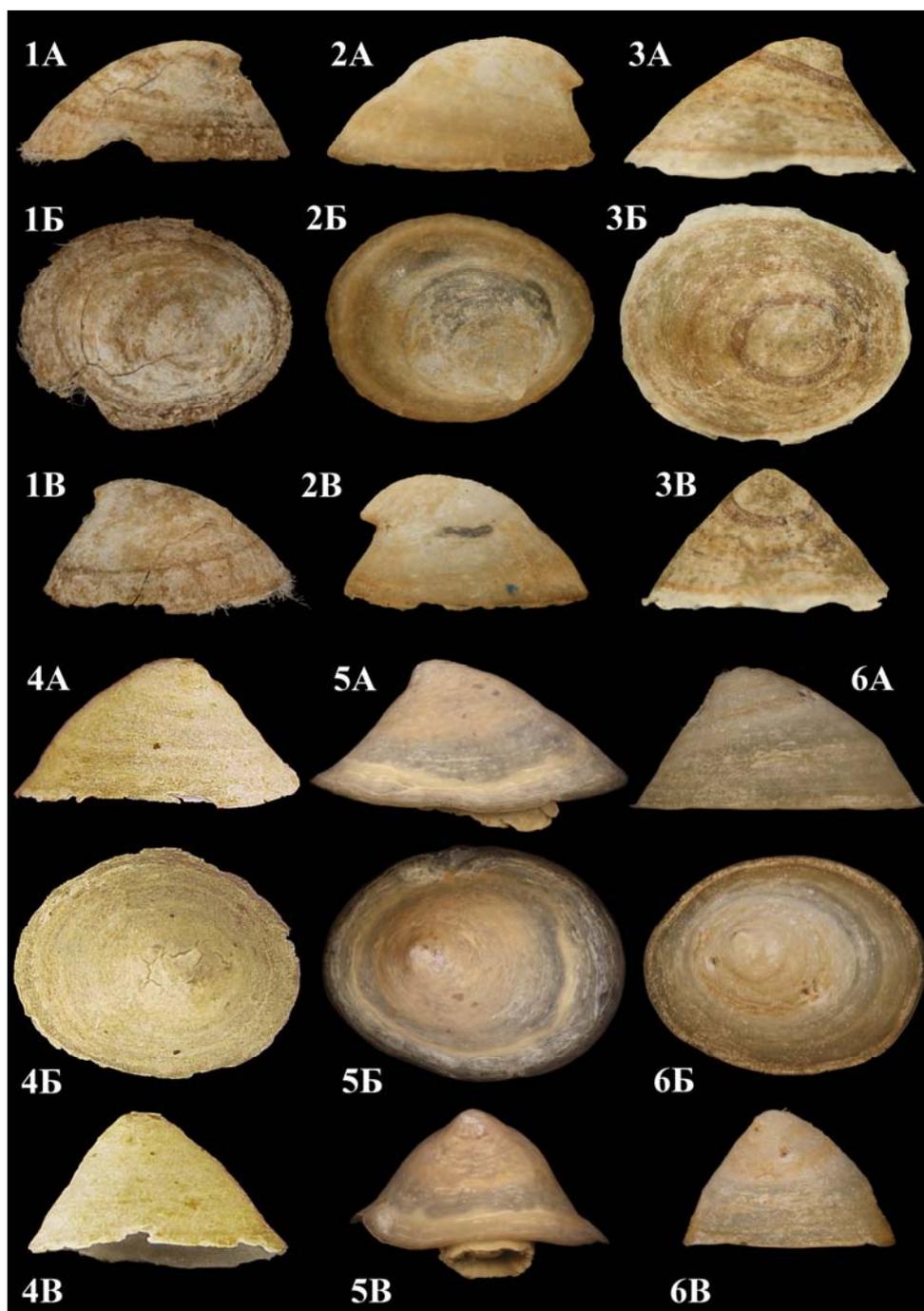


Рисунок 7. 1А–В. *Pseudancylostremus poberezhnyi* (голотип): L = 5.60 мм, W = 4.70 мм, H = 2.40 мм. 2А–В. *P. dorogostajskii* (голотип): L = 5.90 мм, W = 4.50 мм, H = 2.50 мм. 3А–В. *Gerstfeldtiancyclus kotyensis* (голотип): L = 6.30 мм, W = 5.20 мм, H = 3.20 мм. 4А–В. *G. renardii* (лектотип): L = 8.46 мм, W = 6.30 мм, H = 4.0 мм. 5А–В. *G. roepstorfi* (голотип): L = 11.70 мм, W = 9.50 мм, H = 4.90 мм. 6А–В. *G. ushunensis* (топотип): L = 7.98 мм, W = 6.15 мм, H = 4.03 мм. Телеоконхи: 1А, 2А, 3А, 4А, вид слева; 5А, 6А, вид справа; Б, дорсально; В, вид сзади. По Широкой с соавт. [Shirokaya et al., 2017], с изменениями.

У данного вида обнаружен феномен миксоплоидии, т.е. сочетания клеток разной ploidy у одной и той же особи ($2n/3n$, $2n/4n$ и $2n/3n/4n$) [Ostrovskaya et al., 2004].

По морфологии раковины вид наиболее близок к *P. beckmanae* Starobogatov (описание см. ниже).

Распространение. Озеро Байкал, верхнее и среднее течение р. Ангара. Массовый вид, распространенный вдоль всей открытой литорали озера.

Экология. Глубина обитания – 2–20 м. Наибольшая плотность популяции (943 экз/м^2) отмечена в бухте Бирхин на глубине 10–12 м, на многоярусных окатанных камнях и валунах, лежащих на мелком, слегка заиленном песке [Широкая и др., 2008]. Моллюски скапливаются, в основном, на верхне-боковых поверхностях камней верхнего яруса. Распределение вида в литорали сезонное: весной и летом чашечки встречаются как в волноприбойной зоне (глубина 2–5 м), так и в зоне ослабления волнового воздействия (5–20 м). Осенью их можно обнаружить лишь на глубинах от 2 до 5 м [Максимова и др., 2012].

Pseudancylastrum beckmanae Starobogatov, 1989

Рис. 10: 6 А–В

Типовое местонахождение. Мыс Солонцовый, северо-западное побережье оз. Байкал (Рис. 4: В).

Типовая серия. Голотип (в спирте) и 20 паратипов (в спирте) хранятся в ЗИН РАН. Все паратипы найдены вдоль северо-западного побережья Байкала (мыс Солонцовый, губы Большая и Малая Коса, мыс Кедровый).

Описание. Раковина крупная (длина устья до 6.50 мм), высокая для представителей рода ($H/L = 0.55–1.30$), с вершиной, повернутой влево на $35–63^\circ$ от продольной оси раковины и расположенной над контуром устья или с незначительным отступом от него внутрь ($La/L = 0.76–0.93$; $a/L = 1.0–1.12$). Устье овальное или округло-овальное, с самой широкой его частью в середине или передней трети длины раковины (Рис. 10: 6 А). Передний и правый склоны телеоконха сильно и равномерно выпуклые; левый и задний под вершиной изогнуты под углом 90° , ниже – прямые или слабо выпуклые, почти вертикальные (Рис. 10: 6 Б). Привершинное вдавление хорошо выражено; вершина лежит чуть ниже самой верхней точки раковины (в верхней $1/6–1/5$ ее высоты), параллельно плоскости устья, самый кончик загнут вверх. Протоконх среднего размера ($l/L = 1/4–1/3$), роговидный, низкий ($h/H = 1/5–1/4$), с ретикулярной микроскульптурой (Рис. 10: 6 В). Его передний и правый склоны выпуклые; левый и задний – вогнутые, в верхней половине вертикальные. Диаметр инициальной пластинки составляет 0.15 мм.

В поперечном ряду радулы 21–25 зубов: по 5 латеральных с каждой стороны от рахидального и по 5–7 маргинальных. Латеральные зубы слегка отстоят друг от друга; маргинальные, наоборот, плотно прилегают один к другому (последние 4 зуба сливаются в одну пластинку). Центральный зуб с узким основанием и коротким, узким режущим отгибом, несущим 2 асимметричных зубчика (правый крупнее). Латеральные зубы с широкими осно-

ваниями и широкими, относительно короткими режущими пластинками, усаженными двумя крупными терминальными зубцами. У первого и пятого зубов эти зубцы асимметричные, кроме них имеются 2–3 мелких зубчика или складочки; у 2–4го зубов зубцы симметричные. Маргинальные зубы с широкими основаниями. Первый зуб с двумя короткими, сглаженными зубцами; остальные – без режущего отгиба.

Челюсть трехраздельная, состоит из 35–37 каплевидных чешуек с закругленными основаниями, лежащих параллельно друг другу. Пластинки имеются только на латеральных частях челюсти. Буккальная масса овальная, крупная (ее длина равна 1/2 длины тела моллюска). Слюнные железы массивные, длинные. Длина радулярного мешка равна 1/3 длины тела. Цекум короткоовальный, ответвляется от желудка вентрально и направлен назад. Обе кишечные петли расположены над задним мышечным аддуктором раковины.

Правый передний аддуктор с продолговатой поверхностью, его толщина равномерна на всем протяжении; ориентирован прямо. Левый аддуктор короче правого (соотношение их высот составляет 1/2–3/5), с более широким основанием и продолговатой поверхностью; ориентирован косо. Оба передних аддуктора одинаково удалены от переднего конца тела. Задний аддуктор с продолговатой поверхностью, расположен на продольной оси тела. Площадь поверхности заднего аддуктора в 2–2.5 раза больше площади поверхности каждого из передних аддукторов.

Копулятивный аппарат с длинным железистым придатком ($Lfl/Lps+Lpr = 0.80–1.88$), ширина которого одинакова на всем протяжении. Мешок пениса цилиндрический, на границе с препуциумом резко сужается. Пенис цилиндрический, длинный ($Lp/Lps > 1/2$), с короткой папиллой, составляющей 1/4–1/5 расстояния от основания пениса до отверстия семявыносящего протока. Препуциум может быть как короче, так и длиннее мешка пениса ($Lpr/Lps = 0.17–1.30$), цилиндрический, с умеренно развитыми пилястрами; верхнюю 1/4–1/3 его длины занимает шаровидная камера со слабо развитым саркобелумом внутри; велум отсутствует [Старобогатов, 1989; Круглов, Старобогатов, 1991a; Широкая, 2005, оригинальные данные; Shirokaya et al., 2003, 2017; Shirokaya, Röpstorf, 2004].

Распространение. Озеро Байкал и верхнее течение р. Ангара. Ареал дизъюнктивный (прерывистый).

Места находок нетиповых экземпляров. Мысы Елохин, Заворотный, Котельниковский; полуостров Святой Нос; устье р. Большой Чивыркуй; остров Большой Ушканий (Рис. 4: Б) [Старобогатов, 1989; Shirokaya et al., 2017].

Экология. Глубина обитания – 1.5–20 м. Наибольшая плотность популяции (147 экз/м^2) отмечена у мыса Елохин на глубине 15 м, на скальных коренных породах⁴ и, в том числе, на вертикальных поверхностях скал [Широ-

⁴ Материнские породы – это докембрийские метаморфические породы, претерпевшие катаклаз и подвергшиеся выветриванию. Являются источником каменистого материала для литорали Байкала. Состоят, в основном, из гранитогнейсов, плагиогранитов и

кая и др., 2008]. Яйцевые кладки чашечки помещают на верхние и боковые поверхности камней. Синкапсула содержит 4–10 яиц; развитие эмбрионов внутри кладки асинхронное [Shirokaya, Röpstorf, 2003]. В экспериментальных условиях откладывание яиц происходило в июне, выход молоди из кладок – в декабре. Молодые улитки питаются цианобактериями, грибами и фитопланктоном (зелеными, диатомовыми и динофитовыми водорослями, а также их спорами). Половозрелые особи потребляют, в основном, бентосные диатомовые [Shirokaya, 2003].

Pseudancylastrum dybowskii (Clessin, 1882)

Рис. 6: 3 А–В, Рис. 11: 1 А–Г

Типовое местонахождение. Южный Байкал.

Типовая серия. Неизвестна. Типовые экземпляры гастропод, описанных Клессином, рассредоточены по ряду музеев естественной истории в Европе (Лондон, Штутгарт и др.). В некоторых из них малакологические коллекции были частично разрушены во время Второй Мировой войны [Dance, 1986]. В настоящий момент, ни в одном из музеев типы *A. dybowskii* не найдены. Вероятно, они также были уничтожены в 40-е гг. Так считал и Б. Хубендик [Hubendick, 1969b, p. 60]. На Рис. 6: 3 А–В показан самый крупный экземпляр из коллекции ЗИН РАН (сбор Г. Радде в р. Ангара у г. Иркутска, 1855 г.), идентифицированный Я.И. Старобогатовым [1989] как *P. dybowskii*.

Описание. Раковина относительно крупная (длина устья до 5.50 мм), высокая ($H/L = 0.57–0.65$), с вершиной, повернутой влево на $36–63^\circ$ от продольной оси раковины и заметно выступающей за край устья ($La/L = 0.72–0.95$; $a/L = 1.0–1.13$). У половозрелых особей устье округло-овальное, с самой широкой его частью в середине или передней трети длины раковины (Рис. 11: 1 А). Передний и правый склоны телеоконха сильно выпуклые; левый и задний под вершиной изогнуты на 90° , далее – прямые, почти вертикальные (Рис. 11: 1 Б). Привершинное вдавление хорошо выражено; вершина лежит заметно ниже самой верхней точки раковины (на границе верхней трети ее высоты) и направлена вниз. Протоконх маленький ($l/L = 1/5–1/4$), роговидный, низкий ($h/H = 1/6–1/5$), с ретикулярной микроскульптурой. Его передний склон сильно выпуклый; правый – слабо выпуклый; левый и задний – прямые, вертикальные. Диаметр инициальной пластинки составляет 0.07–0.09 мм [Старобогатов, 1989; Широкая, 2005; Shirokaya et al., 2017].

В поперечном ряду радулы 29 зубов: по 6 латеральных с каждой стороны от центрального зуба и по 8 маргинальных (Рис. 11: 1 В). Рахидальный зуб с относительно узким основанием; на правой половине его короткой и узкой режущей пластинки имеется 1 косо ориентированный острый зубчик; по обе стороны от него – 6–7 складочек (Рис. 11: 1 Г). Латеральные зубы с

кристаллических сланцев с преобладанием кварца и полевого шпата, содержащих Si; реже – из амфиболитов, содержащих Ca и Si, и мраморов ($CaCO_3$). При разрушении пород, Ca и др. элементы становятся доступными для моллюсков, которые потребляют их из приповерхностного слоя грунта [А.Н. Сутурин (ЛИН СО РАН), устн. сообщ.].

широкими основаниями и широкими, короткими режущими пластинками. Первые три, пятый и шестой латеральные зубы с двумя крупными асимметричными зубцами, занимающими терминальное либо латеральное положение на пластинке. На четвертом зубе зубцы не выражены. Маргинальные зубы с относительно широкими основаниями: первый зуб с коротким режущим отгибом и двумя сглаженными зубцами (правый крупнее); остальные 7 – без отгиба [Широкая, оригинальные данные].

Анатомия вида не изучена. По морфологии раковины вид наиболее близок к *P. olgae* Starobogatov (описание см. ниже).

Распространение. Озеро Байкал и верхнее течение р. Ангара. Ареал дизъюнктивный.

Места находок нетиповых экземпляров. Губа Давше, мыс Хабсагай (Рис. 4: В) [Shirokaya et al., 2017].

Экология. Вид найден на глубинах 2.5–40 м на песчано-галечном субстрате [Shirokaya et al., 2017].

Pseudancylastrum olgae Starobogatov, 1989

Рис. 10: 8 А–В

Типовое местонахождение. У пос. Ключевка, юго-восточное побережье оз. Байкал (Рис. 4: В).

Типовая серия. Голотип (в спирте, раковина почти разрушена) и 3 паратипа (в спирте) хранятся в ЗИН РАН. Все паратипы собраны вдоль юго-восточного побережья Байкала (типичное местонахождение и Мысовская банка).

Описание. Раковина относительно крупная (длина устья до 5.0 мм), высокая ($H/L = 0.60–0.73$), с вершиной, повернутой влево на $43–50^\circ$ от продольной оси раковины и заметно выступающей за край устья ($La/L = 0.85–0.98$; $a/L = 1.0$). У половозрелых особей устье овальное, с самой широкой его частью в середине длины раковины (Рис. 10: 8 А). Передний и правый склоны телеоконха сильно выпуклые; левый – прямой, вертикальный; задний – слабо вогнутый, вертикальный (Рис. 10: 8 Б). Привершинное вдавление почти незаметно; вершина лежит заметно ниже самой верхней точки раковины (на границе верхней трети ее высоты) и направлена вниз. Протоконх среднего размера ($l/L = 1/3$), роговидный, низкий ($h/H = 1/5–1/4$), с ретикулярной микроскульптурой (Рис. 10: 8 В). Его передний склон сильно выпуклый; левый и правый – слабо выпуклые, почти прямые; задний – вогнутый. Диаметр инициальной пластинки составляет 0.14–0.16 мм [Starobogatov, 1989; Широкая, 2005, оригинальные данные; Shirokaya et al., 2017].

Анатомия вида не изучена.

Распространение. Озеро Байкал. Ареал дизъюнктивный.

Места находок нетиповых экземпляров. Мыс Хабсагай; губа Давше; мыс Красный Яр (в Южном Байкале, Рис. 4: Б–В) [Shirokaya et al., 2017].

Экология. Редкий вид, найден на глубинах 2–10 м на камнях и гальке.

Pseudancylastrum cornu Starobogatov, 1989

Рис. 11: 2 А–Ж

Типовое местонахождение. Южный Байкал. Точное место находки автор вида не указал, но по данным первичных карточек каталога ЗИН РАН [Shirokaya et al., 2017], это либо залив Лиственничный (против пади Баранчик), либо Култук.

Типовая серия. Голотип (в спирте, нижняя треть раковины полностью разрушена) хранится в ЗИН РАН.

Описание. Раковина относительно крупная (длина устья до 5.0 мм), крайне высокая ($H/L = 0.80–0.90$), с вершиной, повернутой влево на $68–85^\circ$ от продольной оси раковины и заметно выступающей за край устья ($La/L = 0.55–0.88$; $a/L = 1.10–1.20$). У половозрелых особей устье почти круглое, с самой широкой его частью в середине длины раковины (Рис. 11: 2 А). Передний склон телеоконха слабо и равномерно выпуклый; левый под вершиной изогнут под прямым углом, далее слабо вогнутый или прямой; правый – сильно выпуклый; задний – под вершиной вогнутый, далее прямой, вертикальный (Рис. 11: 2 Б). Привершинное вдавление имеется; вершина лежит немного ниже самой верхней точки раковины (в верхней $1/6–1/5$ ее высоты) и направлена вниз (в некоторых случаях она параллельна плоскости устья). Протоконх маленький ($l/L = 1/5–1/4$), роговидный, низкий ($h/H = 1/6–1/5$), с хорошо выраженной ретикулярной микроскульптурой (Рис. 11: 2 Д–Ж). Все 4 его склона прямые (задний – вертикальный). Диаметр инициальной пластинки составляет 0.10–0.13 мм [Starobogatov, 1989; Широкая, 2005; Shirokaya et al., 2017].

В поперечном ряду радулы 31 зубов: по 5 латеральных с каждой стороны от центрального зуба и по 10 маргинальных (Рис. 11: 2 В). Рахидальный зуб с узким основанием, его короткий и узкий режущий край с одним прямо ориентированным острым зубчиком, расположенным в центре зубной пластинки или смещенным вправо (Рис. 11: 2 Г). Латеральные зубы с широкими основаниями и широкими, относительно короткими режущими пластинками. Первый (внутренний) латеральный зуб с двумя крупными асимметричными терминальными зубцами. Следующие 4 латеральных зуба схожи с первым, но зубцы на их пластинках симметричные. Маргинальные зубы с относительно широкими основаниями: первый зуб с коротким режущим отгибом и сглаженными зубцами; остальные 9 – без отгиба [Широкая, оригинальные данные].

Анатомия вида не изучена.

Распространение. Озеро Байкал и верхнее течение р. Ангара. Ареал дизъюнктивный.

Места находок нетиповых экземпляров. Мыс Елохин; остров Богучанский; мыс Котельниковский; севернее мыса Заворотный; Ушканьи острова (Рис. 4: Б) [Shirokaya et al., 2017].

Экология. Глубина обитания – 1.5–25 м. Наибольшая плотность популяции (25 экз/м^2) отмечена в Северном Байкале у мыса Елохин, на глубине 7–

10 м, на гальке и валунах, лежащих на песчаной подстилке [Широкая и др., 2008].

***Pseudancylastrum korotnevi* Starobogatov, 1989**

Рис. 6: 5 А–В, Рис. 12: 1 А–Г

Типовое местонахождение. Мыс Кочериковский, северо-западное побережье оз. Байкал (Рис. 4: В).

Типовая серия. Голотип (сухая раковина, Рис. 6: 5 А–В) и 9 паратипов (8 сухих раковин и 1 экземпляр в спирте) хранятся в ЗИН РАН. Все паратипы найдены вдоль западного побережья Байкала (типовое местонахождение – в северной котловине; залив Култук и бухта Большие Коты (против пади Жилище) – в южной).

Описание. Раковина крупная (длина устья до 6.0 мм), умеренно высокая для представителей рода ($H/L = 0.55–0.60$), с вершиной, повернутой влево на $33–43^\circ$ от продольной оси раковины и существенно не достигающей контура устья ($La/L = 0.70–0.80$; $a/L = 0.90–0.95$). Устье широкоовальное, с самой широкой его частью в передней трети длины раковины (Рис. 12: 1 А). Передний и правый склоны телеоконха слабо выпуклые; левый и задний – прямые или слегка вогнутые. Привершинное вдавление почти незаметно; вершина лежит ниже самой верхней точки раковины (в верхней $1/4–1/3$ ее высоты) и направлена вниз (Рис. 12: 1 Б). Протоконх маленький ($l/L = 1/5–1/4$), роговидный, низкий ($h/H = 1/7–1/6$), с ретикулярной микроскульптурой. Его передний склон сильно выпуклый; левый и правый – слабо выпуклые; задний – вогнутый, почти вертикальный. Диаметр инициальной пластинки составляет 0.07 мм [Starobogatov, 1989; Широкая, 2005; Shirokaya et al., 2017].

В поперечном ряду радулы 29 зубов: по 5 латеральных с каждой стороны от центрального зуба и по 9 маргинальных (Рис. 12: 1 В). Рахидальный зуб с узким основанием, его короткий и узкий режущий край заканчивается аркообразной выемкой; на правой половине зубной пластинки имеется 1 косо ориентированный острый зубчик (Рис. 12: 1 Г). Первые два и пятый латеральные зубы с широким основанием и широким режущим краем, несущим два крупных симметричных зубца. Третий и четвертый латеральные зубы схожи с предыдущими, но без зубцов; их широкая скошенная зубная пластинка заканчивается множеством складочек и щербинок. Первый (внутренний) маргинальный зуб с узким основанием и коротким режущим краем, несущим 1 острый центральный зубец и 1–2 складочки справа; второй маргинальный зуб с редуцированным отгибом, остальные 7 – без него [Широкая, оригинальные данные].

Анатомия вида не изучена. По морфологии раковины вид наиболее близок к *P. troschelii* (Dybowski) (описание см. ниже).

Распространение. Озеро Байкал. Ареал дизъюнктивный.

Места находок нетиповых экземпляров. Мыс Хабсагай; мыс Хабартуй; между мысом Толстый и р. Шумиха (Рис. 4: Б–В) [Shirokaya et al., 2017].

Экология. Редкий вид, найден на глубинах 1.5–10 м на камнях, гальке и многоярусных валунах, местами обросших губками и зелеными водорослями *Chaetocladia* sp.

***Pseudancylostium troschelii* (W. Dybowski, 1875)**

Рис. 10: 1 А–Б

Типовое местонахождение. Южный Байкал. Вероятно, у пос. Култук [Старобогатов, 1989].

Типовая серия. Лектотип (корродированная сухая раковина) и 4 паралектотипа (сухие раковины) хранятся в ЗИН РАН. Все паралектотипы найдены в типовом местонахождении.

Описание. Раковина крупная (длина устья до 7.0 мм), умеренно высокая для представителей рода ($H/L = 0.45–0.55$), с вершиной, повернутой влево на $50–55^\circ$ от продольной оси раковины и заметно не достигающей контура устья ($La/L = 0.67–0.72$; $a/L = 0.87–0.92$). Устье почти круглое, с самой широкой его частью в середине длины раковины (Рис. 10: 1 А). Передний и правый склоны телеоконха слабо выпуклые; левый и задний – абсолютно прямые. Углы между противоположными склонами и плоскостью устья одинаковые (Рис. 10: 1 Б). Привершинное вдавление очень слабо выражено; вершина лежит немного ниже самой верхней точки раковины (в верхней $1/5–1/4$ ее высоты) и направлена вниз. Протоконх очень маленький ($l/L = 1/7–1/6$), роговидный, низкий ($h/H = 1/7–1/6$), с ретикулярной микроскульптурой. Его передний и правый склоны выпуклые; левый – прямой, вертикальный; задний – вогнутый, довольно крутой. У всех исследованных нами особей протоконхи были корродированы. Диаметр инициальной пластинки неизвестен [Старобогатов, 1989; Широкая, 2005, оригинальные данные; Shirokaya et al., 2017].

Анатомия вида не изучена.

Распространение. Озеро Байкал.

Места находок нетиповых экземпляров. Залив Култук; у пос. Листвянка и Большое Голоустное; бухта Большие Коты; литораль Малых Ушканьих островов; Байкало-Ленский государственный природный заповедник (Рис. 4: Б–В) [Старобогатов, 1989; Тахтеев и др., 2000; Ситникова и др., 2004; Shirokaya et al., 2017].

Экология. Редкий вид, найден на глубинах 5–25 м на заиленном песке, мелких и среднего размера камнях, а также на пиках подводных скал [Старобогатов, 1989; Широкая, 2005].

***Pseudancylostium werestschagini* Starobogatov, 1989**

Рис. 6: 4 А–В, Рис. 10: 5 А–В

Типовое местонахождение. Бухта Большие Коты (против пади Варначка), юго-западное побережье оз. Байкал (Рис. 4: В).

Типовая серия. Голотип (сухая раковина, Рис. 6: 4 А–В) и 74 паратипа (18 сухих раковин и 56 экземпляров в спирте) хранятся в ЗИН РАН. Все паратипы найдены вдоль юго-западного побережья Байкала (типовое местона-

хождение, включая пади Жилище, Малые Коты и Сенная; залив Лиственничный (против пади Баранчик); исток р. Ангара).

Описание. Раковина крупная (длина устья до 7.0 мм), умеренно высокая для представителей рода ($H/L = 0.44-0.54$), с вершиной, повернутой влево на $50-55^\circ$ от продольной оси раковины и не достигающей контура устья ($La/L = 0.74-0.88$; $a/L = 0.90-0.95$). Устье овальное или округло-овальное, с самой широкой его частью в середине длины раковины (Рис. 10: 5 А). Передний и правый склоны телеоконха явно выпуклые; левый – абсолютно прямой (Рис. 10: 5 Б); задний – слабо вогнутый. Задний склон подходит к плоскости устья под менее острым углом, чем передний; углы между боковыми склонами и плоскостью устья одинаковые. Привершинное вдавление слабо выражено; вершина лежит незначительно ниже самой верхней точки раковины (в верхней трети ее высоты) и направлена вниз [Старобогатов, 1989; Shirokaya et al., 2017]. Протоконх относительно маленький ($l/L = 1/4-1/3$), роговидный, низкий ($h/H = 1/6-1/5$), с хорошо выраженной ретикулярной микроскульптурой (Рис. 10: 5 В). Его передний и правый склоны выпуклые; левый – прямой; задний – вогнутый, пологий. Диаметр инициальной пластинки составляет 0.13–0.14 мм [Широкая, оригинальные данные; Shirokaya et al., 2017].

Анатомия вида не изучена, за исключением копулятивного аппарата: железистый придаток длинный ($Lfl/Lps+Lpr = 1.0$), одинаково широкий на всем протяжении, на границе с мешком резко сужается; мешок пениса массивный, плавно сужается к препуциуму (дистальная часть мешка в 6 раз тоньше проксимальной); пенис веретеновидный, с короткой папиллой (ее длина ≤ 0.20 расстояния от основания пениса до отверстия семявыносящего протока), занимает $1/2$ длины мешка; препуциум короче мешка пениса ($Lpr/Lps = 0.65$), с цилиндрической дистальной частью; менее $1/3$ его длины занимает шаровидная камера со слабо развитым саркобелумом; велум отсутствует; пилястры мощные [Круглов, Старобогатов, 1991а].

У данного вида обнаружен феномен миксоплоидии (сочетание клеток разной ploidy у одной и той же особи: $2n/3n$, $2n/4n$ и $2n/3n/4n$) [Ostrovskaya et al., 2004].

По морфологии раковины вид близок к *P. poberezhnyi* Starobogatov (описание см. ниже).

Распространение. Озеро Байкал и верхнее течение р. Ангара [Старобогатов, 1989; Широкая и др., 2008; Kozhova, Erbaeva, 1998].

Места находок нетиповых экземпляров. Мыс Хабсагай (Рис. 4: В) [Shirokaya et al., 2017].

Экология. Вид найден на глубинах 3–20 м на скалах, многоярусных камнях и валунах (до 1.5 м в диаметре), покрытых корковыми губками и зелеными водорослями *Chaetoclediella* sp. Обычно чашечки скапливаются на нижних поверхностях верхнего слоя камней и на верхних поверхностях камней подстилающего слоя [Ситникова и др., 2004; Широкая и др., 2008]. Встречаемость вида в литорали сезонная: в весенне-осенний период моллюсков можно обнаружить, в основном, в зоне ослабления волнового воздей-

вия, на глубинах 5–20 м [Максимова и др., 2012]. Яйцевые кладки они помещают на ровные верхне-боковые поверхности камней. Число яиц в синкапсуле варьирует от 3 до 10; развитие эмбрионов асинхронное [Shirokaya, Röpstorf, 2003]. В экспериментальных условиях из кладок, отложенных в апреле, молодь вышла в октябре, а из отложенных в июне – в декабре. Длительность эмбриогенеза в обоих случаях примерно одинакова. Молодые улитки питаются цианобактериями, водными грибами и фитопланктоном (зелеными, динофитовыми и диатомовыми водорослями, а также их спорами). Половозрелые особи потребляют, преимущественно, бентосные диатомовые водоросли [Shirokaya, 2003].

***Pseudancylastrum poberezhnyi* Starobogatov, 1989**

Рис. 7: 1 А–В; Рис. 10: 4 А–В

Типовое местонахождение. Бухта Большие Коты, юго-западное побережье оз. Байкал (Рис. 4: В).

Типовая серия. Голотип (сухая раковина, Рис. 7: 1 А–В) и 20 паратипов (3 сухих раковины и 17 экземпляров в спирте) хранятся в ЗИН РАН. Паратипы найдены в северной и южной котловинах Байкала (типовое местонахождение; залив Култук; губы Большая и Малая Коса; губа Иринда).

Описание. Раковина крупная (длина устья до 7.0 мм), относительно низкая ($H/L = 0.35–0.44$), с вершиной, повернутой влево на $44–55^\circ$ от продольной оси раковины и существенно не достигающей контура устья ($La/L = 0.82–0.87$; $a/L = 0.90–0.95$). Устье округло-овальное, с самой широкой его частью в середине или передней трети длины раковины (Рис. 10: 4 А). Передний и правый склоны телеоконха равномерно выпуклые; левый – абсолютно прямой (Рис. 10: 4 Б); задний – слабо выпуклый, почти прямой. Углы между противоположными склонами и плоскостью устья одинаковые. Привершинное уплощение почти незаметно; вершина лежит незначительно ниже самой верхней точки раковины (в верхней $1/4–1/3$ ее высоты) и направлена вниз. Протоконх маленький ($l/L = 1/5–1/4$), роговидный, низкий ($h/H = 1/5–1/4$), с хорошо выраженной ретикулярной микроскульптурой (Рис. 10: 4 В). Его передний и правый склоны выпуклые; левый – вогнутый; задний – вертикальный. Диаметр инициальной пластинки составляет 0.14–0.16 мм [Starobogatov, 1989; Широкая, 2005, оригинальные данные; Shirokaya et al., 2017].

Анатомия вида не изучена, за исключением копулятивного аппарата: железистый придаток длинный ($Lfl/Lps+Lpr = 1.20$), его дистальная часть в 2.6–2.7 раза шире проксимальной; мешок пениса массивный, плавно сужается к препуциуму до $1/4$ его ширины в проксимальной части; пенис веретеновидный, с короткой папиллой (ее длина ≤ 0.16 расстояния от основания пениса до отверстия семявыносящего протока), занимает половину длины мешка; препуциум короче мешка пениса ($Lpr/Lps = 0.85–0.90$), с цилиндрической дистальной частью; более половины его длины занимает шаровидная камера со слабо развитым саркобелумом; велум отсутствует; пиястры мощные [Круглов, Старобогатов, 1991а].

Распространение. Озеро Байкал.

Места находок нетиповых экземпляров. Залив Лиственничный; литораль Ушканьих островов (Рис. 4: Б–В) [Ситникова и др., 2004; Shirokaya et al., 2017].

Экология. Вид найден на глубинах 3–36 м, на заиленном песке, щебнисто-обломочном субстрате, а также на неокатанных валунах и выходах скальных коренных пород [Старобогатов, 1989; Широкая и др., 2008]. Больших скоплений не образует.

***Pseudancylostrem aculiferum* Starobogatov, 1989**

Рис. 6: 6 А–В, Рис. 12: 2 А–Е

Типовое местонахождение. Оригинальная этикетка в пробе: “Ангара и Байкал”. По Старобогатову [1989], у пос. Култук.

Типовая серия. Голотип (сухая раковина, Рис. 6: 6 А–В) и 7 паратипов (сухие раковины) хранятся в ЗИН РАН. Все паратипы найдены вдоль западного побережья Байкала (залив Култук; залив Лиственничный (против пади Баранчик); у пос. Курма в проливе Малое Море).

Описание. Раковина относительно крупная (длина устья до 7.0 мм), переменная по высоте ($H/L = 0.40–0.75$), с вершиной, повернутой влево на $45–52^\circ$ от продольной оси раковины и существенно не достигающей контура устья ($La/L = 0.45–0.74$; $a/L = 0.80–0.89$). Устье округло-овальное, с самой широкой его частью в передней трети длины раковины (Рис. 12: 2 А). Передний и правый склоны телеоконха слабо выпуклые (у высоких раковин – почти вертикальные); левый резко или плавно вогнут под вершиной, ниже – прямой, сильно наклоненный к плоскости устья (Рис. 12: 2 Б); задний может быть выпуклым, прямым или вогнутым. За счет сильно выраженного привершинного вдавления, вершина имеет вид шипа, направленного косо вверх, и лежит в верхней $1/5–1/3$ высоты раковины, иногда являясь самой верхней ее точкой [Старобогатов, 1989; Широкая, 2005; Shirokaya et al., 2017]. Протоконх среднего размера ($l/L \leq 1/3$), роговидный, довольно высокий ($h/H \leq 1/3$), с хорошо выраженной ретикулярной микроскульптурой (Рис. 12: 2 Д–Е). Его передний и боковые склоны выпуклые, задний – вертикальный. Диаметр инициальной пластинки варьирует (0.08–0.21 мм).

В поперечном ряду радулы 29 зубов (все с узким основанием): по 5 латеральных с каждой стороны от центрального зуба и по 9 маргинальных (Рис. 12: 2 В). Короткий и узкий режущий край рахидального зуба разделен на 2 половинки, одна из которых несет 1 косо ориентированный зубчик (Рис. 12: 2 Г). Первые три и пятый латеральные зубы с широким режущим краем, несущим два крупных асимметричных зубца; четвертый латеральный зуб схож с предыдущими, но зубцы на нем симметричные. Первые 2 маргинальных зуба с коротким режущим отгибом, лишенным зубцов; остальные 7 – без отгиба [Широкая, оригинальные данные].

Анатомия вида не изучена.

У данного вида обнаружен феномен миксоплоидии (сочетание клеток разной ploidy у одной и той же особи: $2n/3n$, $2n/4n$ и $2n/3n/4n$) [Ostrovskaya et al., 2004].

Распространение. Западный борт южной котловины, а также пограничная территория между средней и северной котловинами Байкала (Рис. 4: А).

Места находок нетиповых экземпляров. Между мысом Толстый и р. Шумиха; бухта Большие Коты; мыс Хабсагай; пролив Малое Море; полуостров Святой Нос; литораль Ушканьих островов (Рис. 4: Б–В) [Старобогатов, 1989; Shirokaya et al., 2017].

Экология. Вид найден на глубинах 1.5–36 м, на заиленном песке, щебнисто-обломочном субстрате, неокатанных валунах (до 1 м в диаметре) и скальных коренных породах [Широкая и др., 2008]. Больших скоплений не образует, в литорали встречается сезонно: весной и летом его можно обнаружить в волноприбойной зоне (глубина 2–5 м), а осенью – в зоне ослабления волнового воздействия (5–20 м) [Максимова и др., 2012]. Яйцевые кладки моллюски помещают на верхне-боковые поверхности камней. Число яиц в синкапсуле варьирует от 3 до 6; развитие эмбрионов асинхронное [Shirokaya, Röpstorf, 2003]. В искусственных условиях откладывание яиц пришлось на апрель, выход молодежи – на октябрь.

Подрод *Parancylostium* Kruglov et Starobogatov, 1991

Типовой вид. *Pseudancylostium dorogostajskii* Starobogatov, 1989 (по первоначальному обозначению).

Диагноз. Передний и задний склоны раковины выпуклые. Протоконх роговидный, с ретикулярной микроскульптурой. Внутри расширенной части преуциума находятся мощный саркобелум и хорошо развитый велум [Круглов, Старобогатов, 1991a; Shirokaya et al., 2003].

Pseudancylostium dorogostajskii Starobogatov, 1989

Рис. 2: А–Б, Г, Е–Ж, Рис. 7: 2 А–В, Рис. 10: 2 А–В

Типовое местонахождение. Залив Лиственничный (против пади Баранчик), юго-западное побережье оз. Байкал (Рис. 4: Б).

Типовая серия. Голотип (сухая раковина, Рис. 7: 2 А–В) и 36 паратипов (16 сухих раковин и 20 экземпляров в спирте) хранятся в ЗИН РАН. Паратипы найдены в трех котловинах Байкала, за исключением юго-восточного побережья (типичное местонахождение; залив Култук; бухта Большие Коты; у пос. Курма в проливе Малое Море; бухта Хора-Ундурская; мыс Ирексокон; против устья р. Дугульдзеры; южнее мыса Орловский, полуостров Святой Нос).

Описание. Раковина крупная (длина устья до 8.0 мм), переменная по высоте ($H/L = 0.34–0.54$), с острой, крючковатой вершиной, повернутой влево на $60–65^\circ$ от продольной оси раковины и расположенной почти над контуром устья, с незначительным отступом от него внутрь ($La/L = 0.65–0.85$; $a/L = 0.72–0.93$). Устье округло-овальное, с самой широкой его частью в се-

редине или передней половине длины раковины (Рис. 10: 2 А). Передний и правый склоны телеоконха сильно и равномерно выпуклые (Рис. 10: 2 Б); левый под вершиной резко вогнут, ниже становится прямым или выпуклым; задний – слабо выпуклый или прямой. Привершинное уплощение незаметно; вершина лежит гораздо ниже самой верхней точки раковины (в верхней 1/3–1/2 ее высоты) и направлена вниз. Протоконх сравнительно мелкий ($l/L = 1/5–1/4$), роговидный, низкий ($h/H \leq 1/4$), с ретикулярной микроскульптурой (Рис. 10: 2 В). Его передний и боковые склоны выпуклые; задний – вертикальный. Диаметр инициальной пластинки составляет 0.14 мм.

В поперечном ряду радулы 25–33 зуба: по 5–7 латеральных с каждой стороны от центрального зуба и по 7–9 маргинальных. Узкий и короткий режущий край рахидального зуба поделен на 2 асимметричные половинки, правая крупнее; основание зуба узкое. Все латеральные зубы с широким режущим краем: первый зуб с 2 крупными асимметричными зубцами, у остальных зубцы почти симметричные; основания зубов широкие. Первый маргинальный зуб с двумя короткими зубчиками, остальные лишены режущего отгиба; основания широкие.

Челюсть трехраздельная, состоит из 34–38 каплевидных чешуек (по 17–19 на каждой из двух латеральных частей, дорсальная часть редуцирована, Рис. 2: Г). Буккальная масса округлая, ее длина равна 1/3 длины тела моллюска; слюнные железы массивные, длинные; длина радулярного мешка составляет 1/2 длины тела. Овальная цекум ответвляется от желудка вентрально и направлен к переднему концу тела. Первая интестинальная петля находится над радулярным мешком, с небольшим смещением вправо; вторая – в дистальной части тела, с левой стороны.

Все три аддуктора раковины с продолговатой поверхностью. Два передних аддуктора ориентированы косо; левый в 2 раза короче правого. Основной аддуктор лежит билатерально симметрично позади редуцированной мантийной полости; площадь его поверхности в 1.8–2 раза больше площади поверхности каждого из передних аддукторов.

Копулятивный аппарат с длинным железистым придатком ($Lfl/Lps+Lpr = 0.65–1.67$), ширина которого одинакова на всем протяжении, за исключением слегка вздутого дистального конца. Мешок пениса длинный цилиндрический, сужающийся в дистальной четверти в 2 раза; пенис относительно короткий ($Lp/Lps = 0.30–0.40$), цилиндрический, с длинной папиллой, составляющей 1/3 расстояния от основания пениса до отверстия семявыносящего протока. Препуциум может быть как короче, так и длиннее мешка пениса ($Lpr/Lps = 0.44–1.40$), цилиндрический, с хорошо развитыми пилястрами; верхнюю треть его длины занимает шаровидная камера с мощным саркобелумом и хорошо развитым велумом внутри [Старобогатов, 1989; Круглов, Старобогатов, 1991а; Широкая, 2005, оригинальные данные; Shirokaya et al., 2003, 2017; Shirokaya, Röpstorff, 2004].

По морфологии раковины вид наиболее близок к *P. irindaense* Starobogatov (описание см. ниже).

Распространение. Озеро Байкал. Массовый вид, встречающийся вдоль всей открытой литорали озера [Старобогатов, 1989; Широкая и др., 2008].

Экология. Глубина обитания – 3–35 м. Наибольшая плотность популяции (247 экз/м²) отмечена вдоль восточного побережья средней котловины Байкала: у мыса Каткова на многоярусных окатанных камнях и валунах [Широкая и др., 2008]. Этот вид встречается и на песке. В синкапсулах обычно по 7 яйцевых капсул [Ситникова и др., 2004].

***Pseudancylastrum irindaense* Starobogatov, 1989**

Рис. 10: 3 А–В

Типовое местонахождение. Губа Иринда, северо-восточное побережье оз. Байкал (Рис. 4: Б).

Типовая серия. Голотип (в спирте, нижняя четверть раковины разрушена) и 4 паратипа (в спирте) хранятся в ЗИН РАН. Паратипы найдены у пос. Курма в проливе Малое Море.

Описание. Раковина крупная (длина устья до 6.50 мм), умеренно высокая для представителей рода ($H/L = 0.45–0.55$), с острой, крючковатой вершиной, повернутой влево на $50–55^\circ$ от продольной оси раковины и немного не достигающей контура устья ($La/L = 0.67–0.73$; $a/L = 0.87–0.92$). Устье округло-овальное, с максимально широкой его частью в середине или передней трети длины (Рис. 10: 3 А). Передний и задний склоны телеоконха равномерно выпуклые; левый резко изогнут под вершиной, далее прямой; правый – сильно выпуклый (Рис. 10: 3 Б). Привершинное уплощение хорошо заметно; вершина лежит заметно ниже самой верхней точки раковины (в верхней трети ее высоты) и направлена вниз. Протоконх роговидный, с четко выраженной ретикулярной микроскульптурой (Рис. 10: 3 В). Диаметр инициальной пластинки составляет 0.12 мм. У всех исследованных нами особей протоконхи были корродированы, их пропорции неизвестны [Старобогатов, 1989; Круглов, Старобогатов, 1991а; Широкая, 2005, оригинальные данные; Shirokaya et al., 2017].

Анатомия *P. irindaense* не изучена. Учитывая вариабельность формы раковины *P. dorogostajskii*, четко разделить эти два близких вида невозможно.

Распространение. Озеро Байкал.

Места находок нетиповых экземпляров. Мыс Красный Яр (в Южном Байкале) (Рис. 4: В) [Shirokaya et al., 2017].

Экология. Редкий вид, найден на глубинах 2–10 м, на валунах и нижних сторонах камней, обросших зелеными водорослями *Ulothrix zonata* (Weber et Mohr) Kützing [Широкая и др., 2008].

Род *Frolikhiancylus* Sitnikova et Starobogatov in Sitnikova, Fialkov et Starobogatov, 1993

Типовой вид. *Pseudancylastrum (Frolikhiancylus) frolikhae* Sitnikova et Starobogatov in Sitnikova, Fialkov et Starobogatov, 1993 (по первоначальному обозначению и монотипии).

Диагноз. Раковина светло-желтая, со вздутой вершиной, повернутой влево на 60–90°. Передний и задний склоны раковины выпуклые, левый склон прямой, почти вертикальный. Протоконх чашевидный, с ямчатой микроскульптурой. Инициальная пластинка протоконха круглая. Рахидальный зуб радулы с очень широким основанием; ширина латеральных зубов варьирует (внутренние зубы узкие; внешние – широкие), их количество в поперечном ряду не более 14. Мешок пениса длинный, в проксимальной части равен по ширине железистому придатку. Папилла пениса почти незаметна. Препуциум узко цилиндрический, с шаровидным вздутием в проксимальной части. Саркобелум слабо развит, велум отсутствует [Sitnikova et al., 1993; Shirokaya et al., 2003].

Экология. Глубина обитания – 95–1000 м. Развитие эмбрионов внутри синкапсулы синхронное. Питание миксотрофное (т.е. смешанное): основными компонентами пищи являются растительный детрит, а также метанокисляющие и серные бактерии [Sitnikova, Shirokaya, 2013].

***Frolikhiancylus frolikhae* (Sitnikova et Starobogatov
in Sitnikova, Fialkov et Starobogatov, 1993)**

Рис. 3: А–Н, Рис. 6: 1 А–В, Рис. 14: 3 А–В, Рис. 15: А–Б, Рис. 16: В–Г

Типовое местонахождение. Подводная гидротерма (вент) против бухты Фролиха, северо-восточное побережье оз. Байкал (Рис. 4: В).

Типовая серия. Голотип (в спирте, Рис. 6: 1 А–В) и 15 паратипов (в спирте) хранятся в ЛИН СО РАН. Все паратипы найдены в типовом местонахождении.

Описание. Раковина маленькая (длина устья до 4.0 мм), может быть как низкой, так и умеренно высокой ($H/L = 0.38–0.46$), со вздутой, повернутой влево вершиной (угол между ней и продольной осью раковины составляет 45–90°). В местах находок выявлено 3 группы чашечек этого вида: у первой группы вершина не достигает левого края устья ($wL = 0.02–0.19$ мм), у второй – располагается над ним ($wL = 0$ мм), у третьей – выступает за контур устья (wL достигает -0.40 мм). Заднего края устья вершина не достигает ни в одной группе моллюсков ($La/L = 0.55–0.72$; $a/L = 0.74–0.86$) [Sitnikova, Shirokaya, 2013]. Привершинный кольцевой валик и скульптура на поверхности телеоконха отсутствуют. Устье овальное или короткоовальное, с самой широкой его частью в середине длины (Рис. 14: 3 А). Передний и правый склоны телеоконха слабо выпуклые; левый – вогнутый или прямой (Рис. 14: 3 Б); задний – слабо выпуклый или прямой. Все 4 склона достаточно крутые, у высоких раковин – почти вертикальные. Протоконх крупный ($l/L = 1/2–1/3$), гладко-чашевидный, очень высокий ($h/H = 1/3–3/5$), с ямчатой микроскульптурой (Рис. 14: 3 В), лежит в верхней половине высоты раковины. Его передний склон слабо выпуклый, покатый; левый и правый – выпуклые, крутые; задний – вертикальный. Диаметр инициальной пластинки составляет 0.12–0.16 мм.

В поперечном ряду радулы 17–21 зубов: по 6–7 латеральных с каждой стороны от центрального зуба и по 2–3 маргинальных. Рахидальный зуб с

очень широким основанием и 6–7 зубцами на режущем крае (центральный зубец расширен). Латеральные зубы с узкими основаниями и 8–10 мелкими зубчиками, один из которых всегда крупнее. Последний латеральный зуб широкий, с коротким режущим краем и 3–4 зубцами. Маргинальные зубы слиты в единую пластинку, граница между ними едва заметна.

Анатомия вида не изучена, за исключением копулятивного аппарата, описанного у неполовозрелых особей [Т.Я. Ситникова (ЛИН СО РАН), устн. сообщ.]: железистый придаток короткий ($Lfl/Lps+Lpr = 0.49-0.50$), в средней части плавно расширен; мешок пениса длинный, в проксимальной части по ширине равен придатку, по направлению к препуциуму плавно сужается и в дистальной четверти переходит в узкую шейку; пенис веретеновидный, с почти терминально расположенным отверстием семявыносящего протока (папилла очень короткая), занимает треть длины мешка ($Lp/Lps = 0.35$); препуциум короче мешка пениса ($Lpr/Lps = 0.40$), узкоцилиндрический, в его шаровидной камере помещается слабо развитый саркобелум; велум отсутствует; пилястры не развиты [Sitnikova et al., 1993; Shirokaya et al., 2003; Röpstorf, Riedel, 2004; Sitnikova, Shirokaya, 2013].

Распространение. Средний и Северный Байкал.

Места находок нетиповых экземпляров. Мыс Покойники; нефте-метановый сип у мыса Горевой Утес (Рис. 4: Б–В) [Тахтеев и др., 2000; Adov et al., 1998; Sitnikova, Shirokaya, 2013].

Экология. Вид найден на глубинах от 95 до 1000 м в местах выхода термальных вод и нефте-метановых сипов, на твердом субстрате (гравий, галька, погруженная древесина, куски битума). Это самый глубоководный вид среди ныне живущих пресноводных пульмонат мировой фауны. В местах находок чашечек, их яйцевые кладки плотным “ковром” покрывают поверхность каменистого субстрата (Рис. 15: А–Б). Сами кладки и раковины покрыты обрастаниями из нитчатых и палочковидных бактерий (Рис. 16: В–Г). Синкапсула содержит 1–3 эмбриона, которые развиваются синхронно (Рис. 3: З–Н). Питание миксотрофное: помимо растительных остатков, в пищу идут метаноокисляющие и серные бактерии. В средней части кишечника обнаружены эндемичные грегарины (Рис. 15: В–Е). Это первая находка грегаринов в пресноводных гастроподах [Sitnikova, Shirokaya, 2013].

Таксономические замечания. На основе конхологических признаков и деталей строения копулятивного аппарата, этот вид был описан в составе рода *Pseudancylastrum*. Однако, чашевидная форма протоконха и терминально расположенное отверстие семявыносящего протока не типичны для данного рода. Глубина обитания, а также облегченные значения стабильных изотопов в тканях моллюсков [Zemskaya et al., 2012], свидетельствующие об ином спектре питания “*P.*” *frolikhae*, позволили выделить его в самостоятельный род [Shirokaya et al., 2017]. Уникальность вида подтверждена результатами исследований митохондриального и ядерного генома [Stelbrink et al., 2015].

Род *Gerstfeldtancylus* Starobogatov, 1989

Типовой вид. *Gerstfeldtancylus gerstfeldti* Starobogatov, 1989 (по первоначальному обозначению).

Диагноз. Раковина серая, высоко колпачковидная, лишенная скульптуры, с широким округлым апексом, направленным назад. У некоторых видов вершина слегка смещена влево. Передний и боковые склоны телеоконха всегда выпуклые; задний – вогнутый, слабо вогнутый или прямой. Протоконх чашевидный, с хорошо выраженной ретикулярной микроскульптурой. Инициальная пластинка протоконха круглая. Рахидальный зуб радулы с узким основанием; ширина и количество латеральных зубов в поперечном ряду видоспецифичны (от 8 широких до 46 узких). Высота передних мышечных аддукторов раковины примерно одинакова. Простата шаровидная. Копулятивный аппарат с длинным железистым придатком; пенис короткий, с терминально расположенным отверстием семявыносящего протока (папилла отсутствует). Внутри шаровидной камеры препуциума всегда имеется саркобеллум, велум известен лишь у одного вида. Ретракторы препуциума очень мощные [Старобогатов, 1989; Круглов, Старобогатов, 1991a; Shirokaya et al., 2003].

Экология. Глубина обитания – 2–40 м. Развитие эмбрионов внутри синкапсулы асинхронное. Питание преимущественно бентосными диатомовыми водорослями и растительным детритом [Широкая, 2005].

Подрод *Gerstfeldtancylus s. str.*

Диагноз. Раковина крупная, максимальная ширина устья у половозрелых особей не менее 5.0 мм. У живых улиток одонтофор розовый или красный. Железистый придаток мешка пениса плавно переходит в мешок, в стенках которого также разбросаны крупные железистые клетки [Круглов, Старобогатов, 1991a; Shirokaya, Röpstorf, 2004].

Gerstfeldtancylus renardii (W. Dybowski, 1884)

Рис. 7: 4 А–В, Рис. 13: 1 А–Г

Типовое местонахождение. Южный Байкал, точное место находки неизвестно [Старобогатов, 1989].

Типовая серия. Лектотип (сухая раковина, Рис. 7: 4 А–В) и единственный паралектотип (сухая раковина) хранятся в ЗМД.

Описание. Раковина не самая крупная среди представителей рода (длина устья до 8.0 мм), умеренно высокая ($H/L = 0.45–0.65$), с вершиной, слегка смещенной влево и удаленной от переднего края на 0.69–0.80 длины устья (в проекции на его плоскость) или на 0.84–0.95 длины устья (по хорде переднего склона раковины). Устье широкоовальное, с самой широкой его частью в середине или передней трети длины раковины (Рис. 13: 1 А). Передний и правый склоны телеоконха слабо выпуклые; левый – прямой; задний – слегка вогнутый под вершиной, далее прямой, почти вертикальный (Рис. 13: 1 Б). Протоконх среднего размера ($l/L \leq 1/4–1/3$), чашевидный, низкий ($h/H \leq 1/5–1/4$), с ретикулярной микроскульптурой (Рис. 13: 1 В); лежит в

верхней четверти высоты раковины. Передний, левый и правый склоны протоконха слабо выпуклые; задний – вогнутый под вершиной, далее прямой или слабо выпуклый. Привершинное вдавление практически отсутствует. Инициальная пластинка относительно маленькая, диаметром 0.15–0.18 мм.

В поперечном ряду радулы 41–59 зубов: по 12–19 латеральных с каждой стороны от центрального зуба и по 8–10 маргинальных (Рис. 13: 1 Г). Центральный зуб с узким основанием и коротким, узким режущим краем, несущим 1–6 зубчиков; латеральные зубы высокие, с узкими основаниями и такими же узкими режущими пластинками, усаженными 2 крупными зубцами и 10–12 мелкими зубчиками; внутренние маргинальные зубы узкие, с коротким режущим отгибом, лишенным зубцов; остальные – широкие, без отгиба.

Челюсть трехраздельная, состоит из 62–65 ланцетовидных чешуек, размещенных только на латеральных ее частях (дорсальная часть редуцирована). Буккальная масса округлая, ее длина равна $2/5$ длины тела. Слюнные железы длинные, тонкие на всем протяжении. Длина радулярного мешка составляет $1/4$ – $1/3$ длины тела. Цекум короткоовальный, ответвляется от желудка дорсально и направлен влево. Первая петля кишечника лежит в центральной части висцеральной массы, над мешком радулы; вторая – в левой половине тела.

Правый передний аддуктор раковины с округлой поверхностью и широким основанием; левый передний аддуктор крупнее правого, с продолговатой поверхностью, ориентирован косо. Оба аддуктора одинаково удалены от переднего конца тела. Задний аддуктор с массивной овальной поверхностью, его положение билатерально симметрично. Площадь поверхности заднего аддуктора в 3.7–4 раза больше площади поверхности каждого из передних аддукторов.

Мантийная полость полностью редуцирована. Псевдобранх редуцирован до папиллы, пронзенной прямой кишкой.

Выделительная система сходна с описанной у *Acroloxus lacustris*, но отличается расширенной переходной зоной между первой и второй петлями почки.

Копулятивный аппарат с длинным железистым придатком ($Lfl/Lps+Lpr = 0.8$ – 1.5), ширина которого одинакова на всем его протяжении. Мешок пениса на границе с препуциумом резко сужается и переходит в узкий проток; пенис цилиндрический, занимает половину длины мешка. Препуциум короче мешка пениса ($Lpr/Lps = 0.62$ – 0.90), цилиндрический, усиленный пилястрами по всей длине; верхнюю треть его длины занимает шаровидная камера с хорошо различимым саркобелумом; велум отсутствует [Старобогатов, 1989; Круглов, Старобогатов, 1991а; Широкая, 2005, оригинальные данные; Nubendick, 1962, 1969а, b; Shirokaya et al., 2003, 2017; Shirokaya, Röpstorf, 2004].

По морфологии раковины вид наиболее близок к *G. ushunensis* Shirokaya (описание см. ниже).

Распространение. Озеро Байкал и верхнее течение р. Ангара. Массовый вид, встречающийся вдоль всей открытой литорали озера [Широкая и др., 2008].

Экология. Вид найден на глубинах 2–25 м, на многоярусных окатанных камнях и валунах. Встречаемость в литорали сезонная: в весенне-осенний период чашечек можно обнаружить, в основном, в зоне ослабления волнового воздействия (глубина 5–20 м) [Максимова и др., 2012]. В публикации Кожова [1931: с. 65] диапазон глубин обитания вида (1.5–150 м) указан ошибочно. Половозрелые моллюски питаются, в основном, бентосными диатомовыми водорослями: 99–100% содержимого пищевого комка составляют *Cocconeis placentula*, *Diploneis* sp., *Rhoicosphenia curvata* (Kütz.) Grun. и *Gomphonema* spp. [Röpstorf et al., 2003].

***Gerstfeldtiancyclus ushunensis* Shirokaya, 2007**

Рис. 7: 6 А–В, Рис. 13: 3 А–Г, Рис. 19: Ж–З

Типовое местонахождение. Бухта Ушун в проливе Малые Ольхонские Ворота, западное побережье Северного Байкала (координаты: 53°00'54''С, 106°56'96''В, Рис. 4: В).

Типовая серия. Голотип (сухая раковина, Рис. 13: 3 А–Г) и 10 паратипов (сухие раковины) хранятся в ЗИН РАН; 5 паратипов (сухие раковины) – в ЛИН СО РАН. Все паратипы найдены в типовом местонахождении.

Описание. Раковина крупная (длина устья до 11.0 мм), относительно низкая для представителей рода ($H/L = 0.34–0.43$), с вершиной, слегка смещенной влево и удаленной от переднего края на 0.58–0.68 длины устья (в проекции на его плоскость) или на 0.69–0.77 длины устья (по хорде переднего склона раковины). Устье широкоовальное, с самой широкой его частью в передней трети длины (Рис. 7: 6 Б). Все четыре склона телеоконха слабо выпуклые (Рис. 7: 6 А, 6 В). Протоконх среднего размера ($l/L \leq 1/3$), чашевидный, очень низкий ($h/H \leq 1/8$), с ретикулярной микроскульптурой, плавно переходящей в концентрические кольца у края его устья (Рис. 13: 3 В–Г); лежит в верхней трети высоты раковины. В апикальной части протоконха имеются два бугорка, склоны под ними слегка выпуклые (Рис. 13: 3 Г); привершинное вдавление хорошо выражено. Инициальная пластинка маленькая, диаметром до 0.12 мм.

В поперечном ряду радулы 57–65 зубов: по 16–23 латеральных и по 7–15 маргинальных с каждой стороны от центрального зуба. Последний имеет узкое основание и короткий, узкий режущий край с 1 срединным зубцом и 3–4 складками по бокам. Латеральные зубы с узкими основаниями и узкими длинными режущими краями, несущими по 2 терминальных зубца. Внутренние маргинальные зубы с широким основанием и коротким режущим отгибом (зубцов нет), остальные – без него.

Подковообразная челюсть состоит из 76–101 ланцетовидных чешуек. Латеральные части челюсти имеют по 32–43 чешуйки, дорсальная часть – 12–15. Буккальная масса округлая, ее длина равна 1/3 длины тела моллюска. Слюнные железы короткие, тонкие, расширенные в начальной части; мешок

радулы также короткий, длиной не более 1/6 длины тела. Цекум грушевидный, ответвляется от желудка дорсо-латерально и направлен влево. Первая петля кишечника лежит в правой половине тела, вторая – в задней левой четверти.

Левый передний аддуктор раковины тонкий, с вытянутой поверхностью, ориентирован перпендикулярно продольной оси тела либо аркообразно выгнут; правый передний аддуктор состоит из 2 частей: одна (с аркообразной поверхностью) лежит ближе к переднему концу тела, на одной оси с левым аддуктором, другая (с широкоовальной поверхностью) вытянута параллельно продольной оси тела. Поверхность заднего аддуктора аркообразная, ее правая половина сильно вытянута в длину и направлена вперед. Площадь поверхности основного аддуктора в 2–2.5 раза больше площади поверхности каждого из передних аддукторов.

Копулятивный аппарат с относительно длинным железистым придатком ($L_{fl}/L_{ps}+L_{pr} = 1.0$), ширина которого одинакова на всем протяжении, за исключением слегка вздутого дистального конца. Мешок пениса длинный, цилиндрический; пенис булавовидный (его проксимальный конец в 2 раза шире дистального), занимает 3/5 длины мешка. Длина препуциума равна длине мешка пениса; препуциум цилиндрический, усиленный пилэстрами по всей длине; верхнюю четверть его длины занимает шаровидная камера с хорошо развитыми саркобелумом и велумом внутри.

Несмотря на конхологическое сходство с *G. renardii* и *G. roepstorfi* Shirokaya, Röpstorf et Sitnikova (описание см. ниже), *G. ushunensis* всегда можно отличить анатомически: это единственный вид рода, имеющий велум в копулятивном аппарате, и единственный представитель байкальской фауны акролоксид с развитой дорсальной частью челюсти [Shirokaya, 2007].

Распространение. Озеро Байкал. Локальный эндемик Восточно-Ольхонского района (Рис. 4: А) [Широкая и др., 2008]. За пределами Малых Ольхонских Ворот неизвестен.

Экология. Глубина обитания – 4–25 м. Наибольшая плотность популяции (114 экз/м²) отмечена на глубине 20–22 м, на многоярусных окатанных валунах. Яйцевые кладки чашечки помещают, в основном, на неокатанные камни, лишённые обрастаний. Синкапсулы имеют чрезвычайно широкую (до 2 мм) экстрасинкапсульную оболочку с бахромчатыми краями (Рис. 19: Ж–З) и небольшое количество крупных (до 2.8 мм в длину и до 2.3 мм в ширину) яйцевых капсул внутри [Shirokaya, 2007]. Вид сосуществует с легко отличимыми по форме раковины *G. kotyensis* Starobogatov и *G. benedictiae* Starobogatov (описание см. ниже). С конхологически близкими видами ни в одной пробе совместно найден не был.

***Gerstfeldtiancyclus roepstorfi* Shirokaya, Röpstorf et Sitnikova, 2003**

Рис. 7: 5 А–В, Рис. 13: 2 А–Г

Типовое местонахождение. Литораль Ушканьих островов, Северный Байкал (координаты: 53°51'25.6''С, 108°42'36.7''В, Рис. 4: Б–В).

Типовая серия. Голотип (в спирте, Рис. 7: 5 А–В) и 3 паратипа (в спирте) хранятся в ЛИН СО РАН; 1 паратип (сухая раковина, Рис. 13: 2 А–Г)

– в Институте геологических наук Свободного университета Берлина.

Описание. Раковина крупная (длина устья до 12.0 мм), довольно низкая для представителей рода ($H/L = 0.30-0.47$), с вершиной, расположенной точно на средней линии устья и удаленной от переднего края на 0.55–0.76 длины устья (в проекции на его плоскость) или на 0.62–0.81 длины устья (по хорде переднего склона раковины). Устье широкоовальное, с самой широкой его частью в середине длины (Рис. 7: 5 Б, Рис. 13: 2 А). Передний, левый и правый склоны телеоконха прямые или слегка выпуклые; задний под вершиной вогнут, далее абсолютно прямой (Рис. 7: 5 А, 5 В, Рис. 13: 2 Б). Протоконх сравнительно мелкий ($l/L \leq 1/4$), чашевидный, низкий ($h/H \leq 1/4$), с ретикулярной микроскульптурой (Рис. 13: 2 В–Г), лежит в верхней четверти высоты раковины. Задний склон протоконха довольно крутой; передний – резко изогнутый за счет выраженного привершинного вдавления. Инициальная пластинка сравнительно крупная, диаметром 0.26–0.32 мм.

Число зубов в поперечном ряду радулы от 47 до 51: по 12–14 латеральных с каждой стороны от центрального зуба и по 10–11 маргинальных. Центральный зуб высокий, с узким основанием и узким коротким режущим краем, несущим 2 асимметричных зубчика (правый крупнее); латеральные зубы с относительно узкими основаниями и длинными широкими режущими пластинками, усаженными 2–3 крупными асимметричными зубцами (центральный расширен). Четыре последних латеральных зуба мельче внутренних, с узкими основаниями и более короткими узкими режущими краями; маргинальные зубы также относительно узкие, первые 1–2 зуба с редуцированным режущим краем, остальные – без него.

Трехраздельная челюсть состоит из 71–74 ланцетовидных чешуек, расположенных только на латеральных ее частях; дорсальная часть редуцирована. Буккальная масса округлая, ее длина равна $1/4$ длины тела моллюска; слюнные железы длинные, массивные, в начальной части резко сужаются; длина радулярного мешка составляет $1/3$ длины тела. Цекум овальный, длинный, ответвляется от желудка дорсо-латерально и направлен влево. Первая петля кишечника лежит в центральной части висцеральной массы, над мешком радулы; вторая – в левой половине тела.

Передние аддукторы раковины с продолговатой поверхностью, сужаются у основания; левый аддуктор расположен ближе к переднему концу тела, чем правый. Основной аддуктор с массивной овальной поверхностью, его положение билатерально симметрично; площадь поверхности заднего аддуктора в 1.7–2 раза больше площади поверхности каждого из передних аддукторов.

Копулятивный аппарат с относительно коротким железистым придатком ($Lfl/Lps+Lpr = 0.64-1.04$), ширина которого одинакова на всем протяжении. Мешок пениса массивный, в дистальной части резко сужается; пенис булавовидный, длинный ($Lp/Lps = 1/2$), плавно сужается от основания к свободному концу. Препуциум короче мешка пениса ($Lpr/Lps = 0.50-0.70$), верхнюю $1/3-1/2$ его длины занимает шаровидная камера со слабо развитым

саркобелумом; велум отсутствует. В дистальной части препуциум цилиндрический, по направлению к половому отверстию плавно расширяется; пилястры развиты по всей его длине [Широкая, 2005; Shirokaya et al., 2003; Shirokaya, Röpstorf, 2004; Shirokaya, 2007].

Распространение. Озеро Байкал. Ареал дизъюнктивный [Широкая и др., 2008].

Места находок нетиповых экземпляров. Бухта Большие Коты; мыс Крестовый; губа Большая Коса (Рис. 4: Б–В) [Shirokaya, 2007].

Экология. Редкий вид, найден на глубинах 4–25 м, на вертикальных поверхностях скал и верхне-боковых поверхностях камней [Старобогатов, 1989; Shirokaya et al., 2003].

Gerstfeldtiancylus kotyensis Starobogatov, 1989

Рис. 2: В, Д, Рис. 7: 3 А–В, Рис. 13: 4 А–Д, Рис. 19: Е

Типовое местонахождение. Бухта Большие Коты, юго-западное побережье оз. Байкал (Рис. 4: В).

Типовая серия. Голотип (сухая раковина, Рис. 7: 3 А–В) и 20 паратипов (в спирте) хранятся в ЗИН РАН. Паратипы найдены вдоль обоих побережий южной котловины Байкала и вдоль западного борта северной (бухта Большие Коты; бухта Песчаная; мыс Дыроватый; мыс Кедровый; севернее мыса Елохин; губа Богучанская; губа Душкочанская; Мысовская банка).

Описание. Раковина крупная (длина устья до 10.0 мм), умеренно высокая ($H/L = 0.45–0.60$), с вершиной, расположенной на средней линии устья и удаленной от переднего края на 0.65–0.77 длины устья (в проекции на его плоскость) или на 0.80–0.93 длины устья (по хорде переднего склона раковины). Устье округло-овальное, с самой широкой его частью в середине длины (Рис. 7: 3 Б, Рис. 13: 4 А). Передний склон телеоконха выпуклый; левый и правый – почти прямые; задний – слегка вогнутый, пологий (Рис. 7: 3 А, 3 В, Рис. 13: 4 Б). Протоконх среднего размера ($l/L \leq 1/4–1/3$), чашевидный, низкий ($h/H < 1/5$), с ретикулярной микроскульптурой (Рис. 13: 4 В–Г), лежит в верхней четверти высоты раковины. Задний склон протоконха довольно крутой; передний – изогнутый за счет слабого привершинного вдавления. Диаметр инициальной пластинки составляет 0.16–0.20 мм.

В поперечном ряду радулы 37–49 зубов: по 5–9 латеральных с каждой стороны от рахидального и по 13–15 маргинальных (Рис. 13: 4 Д). Центральный зуб с узким основанием и коротким узким режущим краем, несущим 1–2 асимметричных зубчика. Латеральные зубы с относительно широкими основаниями и длинными широкими режущими пластинками, несущими 1–3 терминальных зубца (один всегда крупнее). Первые 2–3 маргинальных зуба с узкими основаниями и коротким режущим отгибом, остальные – без него, ширина зубов варьирует.

Трехраздельная челюсть состоит из 60–68 каплевидных чешуек, размещенных только на латеральных ее частях; дорсальная пластинка редуцирована. Буккальная масса овальная, ее длина равна $2/5$ длины тела моллюска. Слюнные железы длинные, тонкие на всем протяжении, с расширенной

начальной частью. Их структура показана на Рис. 2: Д. Длина радулярного мешка составляет $1/3-1/4$ длины тела. Цекум овальный, ответвляется от желудка латерально и направлен влево. Первая петля кишечника лежит в центральной части висцеральной массы, над мешком радулы (с небольшим смещением вправо); вторая – в левой половине тела.

Правый и левый аддукторы раковины одинаково удалены от переднего конца тела, с овальной вершиной, ориентированы косо; основной аддуктор с массивной овальной поверхностью, его положение билатерально симметрично; площадь его поверхности в 1.9–2 раза больше площади поверхности каждого из передних аддукторов.

Копулятивный аппарат (Рис. 19: Е) с длинным железистым придатком ($Lfl/Lps+Lpr = 0.98-2.14$), ширина которого одинакова на всем протяжении, лишь дистальный конец вздут; мешок пениса в проксимальной части массивный ($Wps/Lps = 1/3$), по направлению к препуциуму сужается; пенис булавовидный, занимает около половины длины мешка; препуциум может быть как короче, так и длиннее мешка пениса ($Lpr/Lps = 0.33-1.90$), верхнюю треть его длины занимает шаровидная камера с хорошо различимым саркобелумом; велум отсутствует. Ниже камеры препуциум цилиндрический, усиленный пилястрами по всей длине [Старобогатов, 1989; Круглов, Старобогатов, 1991a; Широкая, 2005, оригинальные данные; Shirokaya et al., 2003, 2017; Shirokaya, Röpstorf, 2004; Shirokaya, 2007].

Распространение. Озеро Байкал. Массовый вид, встречающийся вдоль всей открытой литорали озера [Старобогатов, 1989; Широкая и др., 2008].

Экология. Вид встречается на глубинах 2–40 м, преимущественно на твердом субстрате (гравий, валуны, верхне-боковые поверхности камней), реже – на песке и глине. Наибольшая плотность популяции (112 экз/м^2) отмечена в бухте Ушун на глубине 5–15 м, на многоярусных окатанных камнях и валунах [Shirokaya, 2007]. Моллюски помещают яйцевые кладки преимущественно на боковые поверхности камней. Число яиц в синкапсуле варьирует от 5 до 10; эмбрионы развиваются асинхронно [Shirokaya, Röpstorf, 2003]. В искусственных условиях овипозиция происходила в апреле, выход молоди из кладок – в октябре. Половозрелые улитки потребляют, в основном, бентосные диатомовые водоросли рода *Cocconeis* Ehrenberg [Широкая, 2005]. Питание молоди не изучено.

Подрод *Kozhoviancylus* Kruglov et Starobogatov, 1991

Типовой вид. *Gerstfeldtiancylus benedictiae* Starobogatov, 1989 (по первоначальному обозначению).

Диагноз. Раковина маленькая, максимальная ширина устья у половозрелых особей не более 3.50 мм. У живых улиток одонтофор темно-серый. Мешок пениса тонкостенный, без крупных железистых клеток, отделенный от железистого придатка перетяжкой [Круглов, Старобогатов, 1991a; Shirokaya, Röpstorf, 2004].

Gerstfeldtiancyclus benedictiae Starobogatov, 1989

Рис. 8: 3 А–В, Рис. 13: 5 А–В, Рис. 16: А–Б

Типовое местонахождение. У пос. Листвянка, юго-западное побережье оз. Байкал (Рис. 4: Б).



Рисунок 8. 1А–В. *Baicalancylus boettgerianus* (паралектотип № 2/543-1985): L = 2.44 мм, W = 1.76 мм, H = 1.08 мм. 2А–В. *B. kobeltii* (нетиповой экз. из коллекции ЗИН РАН, № 1/546-1985, сбор экспедиции БГИ ИГУ в губе Хора-Ундурская пролива Малое Море, определение Я.И. Старобогатова): L = 2.10 мм, W = 1.80 мм, H = 1.20 мм. 3А–В. *Gerstfeldtiancyclus benedictiae* (паратип № 18): L = 3.17 мм, W = 2.54 мм, H = 2.01 мм. 4А–В. *G. capuliformis* (голотип): L = 3.90 мм, W = 3.10 мм, H = 2.05 мм. 5А–В. *G. porfirievae* (голотип): L = 2.75 мм, W = 2.20 мм, H = 2.0 мм. 6А–В. *G. pileolus* (голотип): L = 2.50 мм, W = 2.0 мм, H = 1.5 мм. Телеоконхи: 1А, 4А, 5А, 6А, вид слева; 2А, 3А, вид справа; Б, дорсально; В, вид сзади. По Широкой с соавт. [Shirokaya et al., 2017], с изменениями.

Типовая серия. Голотип (сухая раковина с растрескавшимся устьем и периостракумом) и 79 паратипов (17 сухих раковин и 62 экземпляра в спирте, на Рис. 8: 3 А–В показан паратип № 18) хранятся в ЗИН РАН. Паратипы найдены в трех котловинах Байкала, за исключением западного борта средней котловины и восточного борта южной (типовое местонахождение; залив Култук; исток Ангары; бухта Большие Коты; бухта Бабушка; у входа в залив Мухор; мыс Онгурен; мыс Кочериковский; мыс Заворотный; у острова Богучанский; губа Иринда; между мысом Горовой Утес и мысом Каткова).

Описание. Раковина относительно мелкая (длина устья до 4.0 мм), вариабельная по высоте ($H/L = 0.40-0.61$), с вершиной, слегка смещенной влево и удаленной от переднего края на 0.76–0.91 длины устья (в проекции на его плоскость) или на 0.57–1.0 длины устья (по хорде переднего склона раковины). Устье широкоовальное, с самой широкой его частью в середине длины (Рис. 13: 5 А). Передний склон телеоконха сильно выпуклый; правый и левый – слабо выпуклые (левый почти прямой); задний – равномерно вогнутый по всей длине (Рис. 8: 3 А, 3 В, Рис. 13: 5 Б). Протоконх среднего размера ($l/L \leq 1/3$), чашевидный, умеренно высокий ($h/H = 1/4$), с ретикулярной микроскульптурой (Рис. 13: 5 В), лежит в верхней четверти высоты раковины. Передний склон протоконха в верхней части слегка вдавленный, затем направление роста меняется, и он становится выпуклым; левый – слабо выпуклый, крутой; правый – слабо выпуклый, пологий; задний склон прямой, почти вертикальный. Диаметр инициальной пластинки составляет 0.10–0.12 мм.

В каждом поперечном ряду радулы 19–25 зубов: по 4 латеральных с каждой стороны от рахидального и по 5–8 маргинальных. Рахидальный зуб узкий, с 7–9 зубчиками на коротком режущем крае (центральный зубчик расширен). Латеральные зубы широкие (аналогично *Pseudancylastrum*), с 2 крупными симметричными зубцами, усаженными 5–16 более мелкими зубчиками. Маргинальные зубы широкие, первые (внутренние) – с коротким режущим краем, остальные – без него.

Трехраздельная челюсть состоит из 38–40 чешуек различной формы, размещенных только на латеральных ее частях; дорсальная пластинка редуцирована. Буккальная масса округлая, ее длина равна $1/3$ длины тела моллюска; слюнные железы длинные, тонкие на всем протяжении; мешок радулы и цекум чрезвычайно длинные; цекум ответвляется от желудка вентрально и направлен назад. Первая петля кишечника лежит в центральной части висцеральной массы, над мешком радулы; вторая – над основным аддуктором раковины.

Правый и левый аддукторы раковины с овальной вершиной и широким основанием, одинаково удалены от переднего конца тела, ориентированы косо; основной аддуктор с овальной поверхностью, расположен на продольной оси тела; площадь поверхности заднего аддуктора в 1.2–1.5 раз больше площади поверхности каждого из передних аддукторов.

Копулятивный аппарат с очень длинным железистым придатком ($L_{fl}/L_{ps}+L_{pr} = 2.0-3.0$), ширина которого одинакова на всем протяжении; мешок пениса цилиндрический; пенис булавовидный, занимает 1/2 длины мешка; препуциум может быть как короче, так и длиннее мешка пениса ($L_{pr}/L_{ps} = 0.84-2.20$), верхнюю 1/4–1/3 его длины занимает шаровидная камера с почти неразличимым саркобелумом внутри; велум отсутствует. Ниже камеры препуциум узкий, по направлению к половому отверстию расширяется вдвое; пиястры развиты по всей его длине [Старобогатов, 1989; Круглов, Старобогатов, 1991а; Широкая, 2005, оригинальные данные; Shirokaya et al., 2003, 2017; Shirokaya, Röpstorf, 2004; Shirokaya, 2007].

По морфологии раковины вид наиболее близок к *G. porfirievae* Starobogatov (описание см. ниже).

Распространение. Озеро Байкал и верхнее течение р. Ангара. Массовый вид, встречающийся вдоль всей открытой литорали озера [Старобогатов, 1989; Широкая и др., 2008; Kozhova, Erbaeva, 1998].

Экология. Глубина обитания – 1.5–40 м. Является доминирующим видом среди акрококсов на валунно-галечном субстрате в местах выхода скальных коренных пород (до 237 экз/м² в бухте Ушун), на песчано-галечном дне (до 196 экз/м² в той же бухте) и песчано-валунном (до 182 экз/м² в бухте Бирхин) [Shirokaya, 2007]. Встречается также на раковинах живых моллюсков рода *Benedictia*, покрытых водорослями [Старобогатов, 1989]. Яйцевые кладки *G. benedictiae* можно встретить на раковинах тех же бенедикций и *Parabaikalia florii* (W. Dybowski), а также на верхних поверхностях камней. Число яиц в синкапсуле варьирует от 1 до 3; эмбрионы развиваются асинхронно [Ситникова, 1991; Shirokaya, Röpstorf, 2003]. В экспериментальных условиях овипозиция происходила в апреле, выход молодежи – в октябре.

***Gerstfeldtiancylus porfirievae* Starobogatov, 1989**

Рис. 8: 5 А–В, Рис. 14: 2 А–В

Типовое местонахождение. Мыс Кочериковский, северо-западное побережье оз. Байкал (Рис. 4: В).

Типовая серия. Голотип (сухая раковина, Рис. 8: 5 А–В) и 5 паратипов (в спирте) хранятся в ЗИН РАН. Все паратипы найдены вдоль западного побережья северной котловины (мыс Кедровый) и у входа в залив Мухор.

Описание. Раковина маленькая (длина устья до 3.0 мм), высокая ($H/L = 0.70-0.78$), с вершиной, слегка смещенной влево и расположенной над задним краем устья ($L_a/L = 0.90-1.0$). Устье короткоовальное, с самой широкой частью в середине длины (Рис. 8: 5 Б, Рис. 14: 2 А). Передний и правый склоны телеоконха выпуклые; левый – почти прямой; задний вогнут под вершиной, далее – прямой, почти вертикальный (Рис. 8: 5 А, 5 В, Рис. 14: 2 Б). Протоконх относительно маленький ($l/L \leq 1/4$), чашевидный, низкий ($h/H = 1/7-1/8$), с ретикулярной микроскульптурой (Рис. 14: 2 В), лежит в верхней четверти высоты раковины. Передний, левый и правый склоны протоконха слабо выпуклые, пологие; задний – короткий, прямой, вертикальный. При-

вершинное вдавление едва заметно. Диаметр инициальной пластинки составляет 0.15 мм.

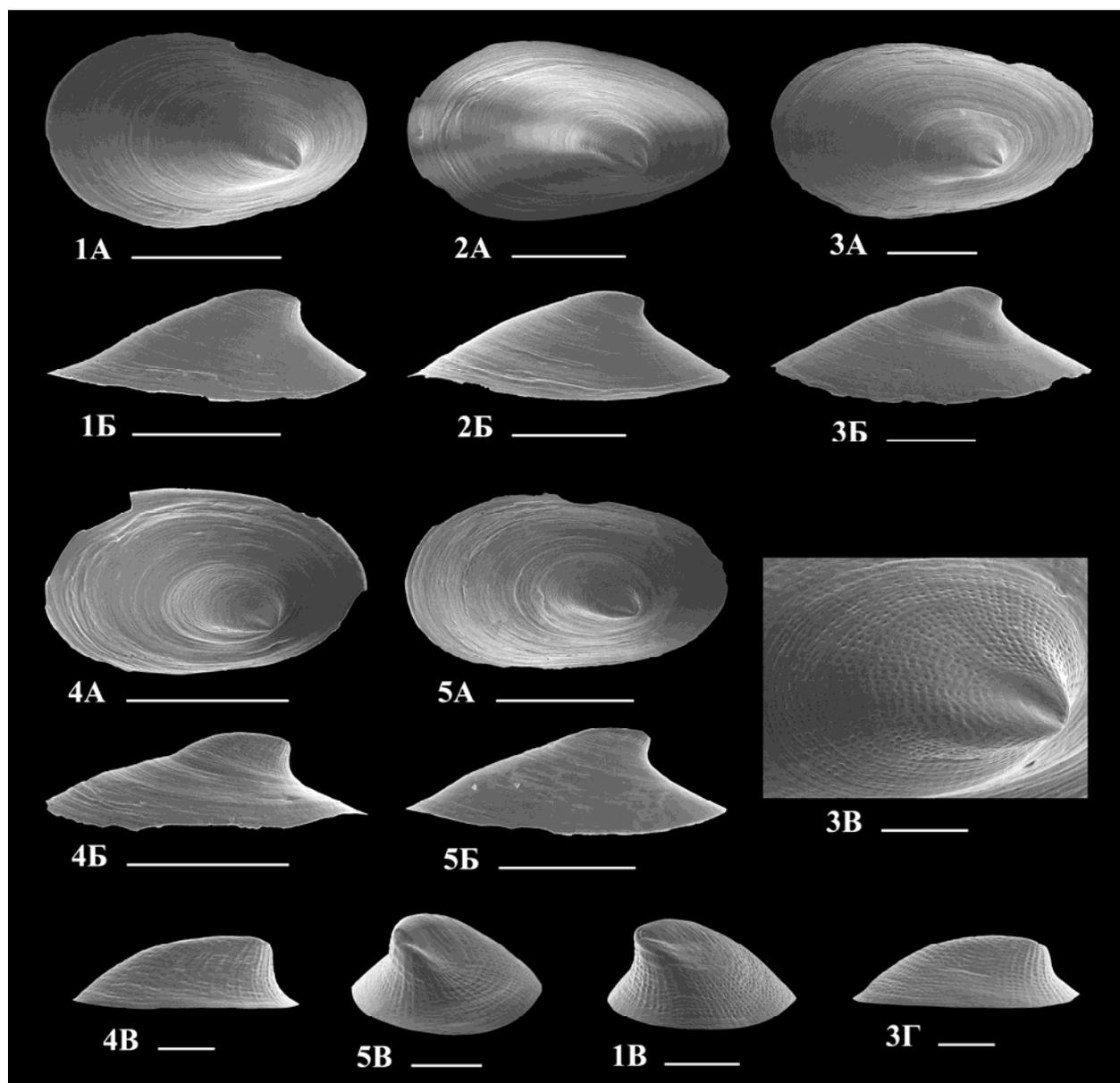


Рисунок 9. Раковины акролоксид Чивыркуйского залива оз. Байкал: 1А–В, 2А–Б, 3А–Г, *Acroloxus baicalensis* (топотипы); 4А–В, 5А–В, *A. orientalis*. Телеоконхи: А, дорсально; Б, вид слева. Протоконхи: 3В, дорсально; 3Г, 4В, вид слева; 1В, 5В, вид сзади. Масштаб: А, Б = 1 мм; В, Г = 0.2 мм. По Широкой с соавт. [Shirokaya et al., 2011], с изменениями.

Анатомия вида не изучена, за исключением копулятивного аппарата: длина железистого придатка равна суммарной длине мешка пениса и препуциума; придаток толстый, веретеновидный; мешок пениса короткий ($L_{pr}/L_{ps} = 2.50-2.60$), в проксимальной части цилиндрический, в дистальной – суженный вдвое; пенис цилиндрический, занимает 1/2 длины мешка; препуциум в проксимальной части вздут, далее плавно сужается к половому отверстию; верхнюю треть его длины занимает шаровидная камера с почти неразличимым саркобелумом внутри; велум отсутствует [Старобогатов, 1989; Круглов,

Старобогатов, 1991a; Широкая, 2005, оригинальные данные; Shirokaya et al., 2017].

Распространение. Северный Байкал.

Места находок нетиповых экземпляров. Бухта Коврижка (северная сторона мыса Мужинай); литораль Ушканьих островов (Рис. 4: В) [Shirokaya et al., 2017].

Экология. Редкий вид, встречается на глубинах 4–13 м, на гравийно-галечном субстрате, песке и камнях [Широкая и др., 2008]. В бухте Коврижка поднят драгой с ила, заиленного песка и скоплений водорослей.

***Gerstfeldtiancylus capuliformis* Starobogatov, 1989**

Рис. 8: 4 А–В, Рис. 13: 6 А–В

Типовое местонахождение. Мыс Заворотный, северо-западное побережье оз. Байкал (Рис. 4: Б).

Типовая серия. Голотип (сухая раковина, Рис. 8: 4 А–В) и 13 паратипов (1 сухая раковина и 12 экземпляров в спирте) хранятся в ЗИН РАН. Все паратипы найдены в северной котловине Байкала (типовое местонахождение; губа Амнундакан).

Описание. Раковина относительно маленькая (длина устья до 4.0 мм), умеренно высокая ($H/L \leq 0.55$), с вершиной, расположенной точно на средней линии устья и удаленной от переднего края на 0.80–0.88 длины устья. Устье овальное, с самой широкой его частью в передней трети длины (Рис. 8: 4 Б, Рис. 13: 6 А). Передний склон телеоконха выпуклый; правый и левый – почти прямые (Рис. 8: 4 А, 4 В, Рис. 13: 6 Б); задний вогнут под вершиной, далее – прямой, слегка наклоненный к плоскости устья (угол между склоном и плоскостью устья составляет менее 60°). Протоконх относительно маленький ($I/L \leq 1/4$), чашевидный, низкий ($h/H \leq 1/5$ – $1/6$), с ретикулярной микроскульптурой (Рис. 13: 6 В), лежит в верхней четверти высоты раковины. Его передний склон слабо выпуклый, пологий; левый, правый и задний – прямые (правый – крутой, остальные – пологие). Привершинное уплощение почти незаметно. Диаметр инициальной пластинки составляет 0.07–0.13 мм.

Анатомия вида не изучена, за исключением копулятивного аппарата: железистый придаток очень длинный ($Lpr/Lps+Lpr = 2.0$ – 2.30), в средней части расширен; мешок пениса цилиндрический, плавно сужающийся к препуциуму; пенис булавовидный, занимает только проксимальную треть мешка; длина препуциума равна длине мешка пениса; препуциум вздут в проксимальной части, далее плавно сужается к половому отверстию; верхнюю $1/4$ – $1/3$ его длины занимает шаровидная камера с почти неразличимым саркобелумом внутри; велум отсутствует [Старобогатов, 1989; Круглов, Старобогатов, 1991a; Широкая, 2005, оригинальные данные; Shirokaya et al., 2017].

По морфологии раковины вид наиболее близок к *G. pileolus* Starobogatov (описание см. ниже).

Распространение. Северная и средняя котловины Байкала.

Места находок нетиповых экземпляров. Восточный берег острова Ольхон; литораль Ушканьих островов; мыс Понгонье; бухты Иринда и Дав-

ше; против устья р. Большой Чивыркуй; мыс Каткова (Рис. 4: Б) [Shirokaya et al., 2017].

Экология. Редкий вид, встречается на глубинах 3–12 м. Наибольшая плотность популяции (25 экз/м²) отмечена у мыса Каткова на глубине 8 м, на одноярусных окатанных валунах (до 2 м в диаметре), лежащих на песчаной подстилке, а также на выходах коренных пород [Широкая и др., 2008]. Реже встречается на неокатанных камнях, обросших губками-любомирскиидами, гальке, иле и песке, покрытом пленкой из цианобактерий.

***Gerstfeldtiancyclus pileolus* Starobogatov, 1989**

Рис. 8: 6 А–В, Рис. 14: 1 А–В

Типовое местонахождение. Мыс Заворотный, северо-западное побережье оз. Байкал (Рис. 4: Б).

Типовая серия. Голотип (сухая раковина, Рис. 8: 6 А–В) и 35 паратипов (1 сухая раковина и 34 экземпляра в спирте) хранятся в ЗИН РАН. Все паратипы найдены в типовом местонахождении.

Описание. Раковина маленькая (длина устья до 3.0 мм), высокая ($H/L \geq 0.55$), с вершиной, расположенной точно на средней линии устья и удаленной от переднего края на 0.90–0.95 длины устья. Устье широкоовальное, с самой широкой частью в середине длины (Рис. 8: 6 Б, Рис. 14: 1 А). Передний склон телеоконха сильно выпуклый; левый и правый – слабо выпуклые (Рис. 8: 6 А, 6 В, Рис. 14: 1 Б); задний – равномерно вогнутый, довольно крутой (угол между ним и плоскостью устья составляет более 65°). Протоконх относительно маленький ($l/L \leq 1/5$), чашевидный, низкий ($h/H \leq 1/8$), с ретикулярной микроскульптурой (Рис. 14: 1 В), лежит в верхней трети высоты раковины. Передний и правый склоны протоконха выпуклые, пологие; левый – прямой, пологий; задний склон прямой, крутой. Привершинное уплощение слабо выражено. Диаметр инициальной пластинки составляет 0.10 мм.

Анатомия вида не изучена, за исключением копулятивного аппарата: железистый придаток очень длинный ($Lpr/Lps+Lpr = 2.20$), сохраняет равномерную ширину на всем протяжении, на вершине слегка вздут; мешок пениса цилиндрический, равномерной ширины; пенис цилиндрический, занимает почти 2/3 длины мешка; препуциум цилиндрический, он значительно длиннее мешка пениса ($Lpr/Lps = 1.70–1.73$); верхнюю четверть его длины занимает шаровидная камера с хорошо различимым саркобелумом внутри; велум отсутствует [Старобогатов, 1989; Круглов, Старобогатов, 1991а; Широкая, 2005, оригинальные данные; Shirokaya et al., 2017].

Распространение. Западный берег Северного Байкала.

Места находок нетиповых экземпляров. Севернее мыса Котельниковский (Рис. 4: Б) [Широкая и др., 2008].

Экология. Редкий вид, встречается на глубинах 3–15 м, на каменисто-галечном субстрате, мелких одноярусных валунах и дресве. В местах находок камни были полностью покрыты корковыми губками [И.В. Ханаев, ЛИН СО РАН, устн. сообщ.].

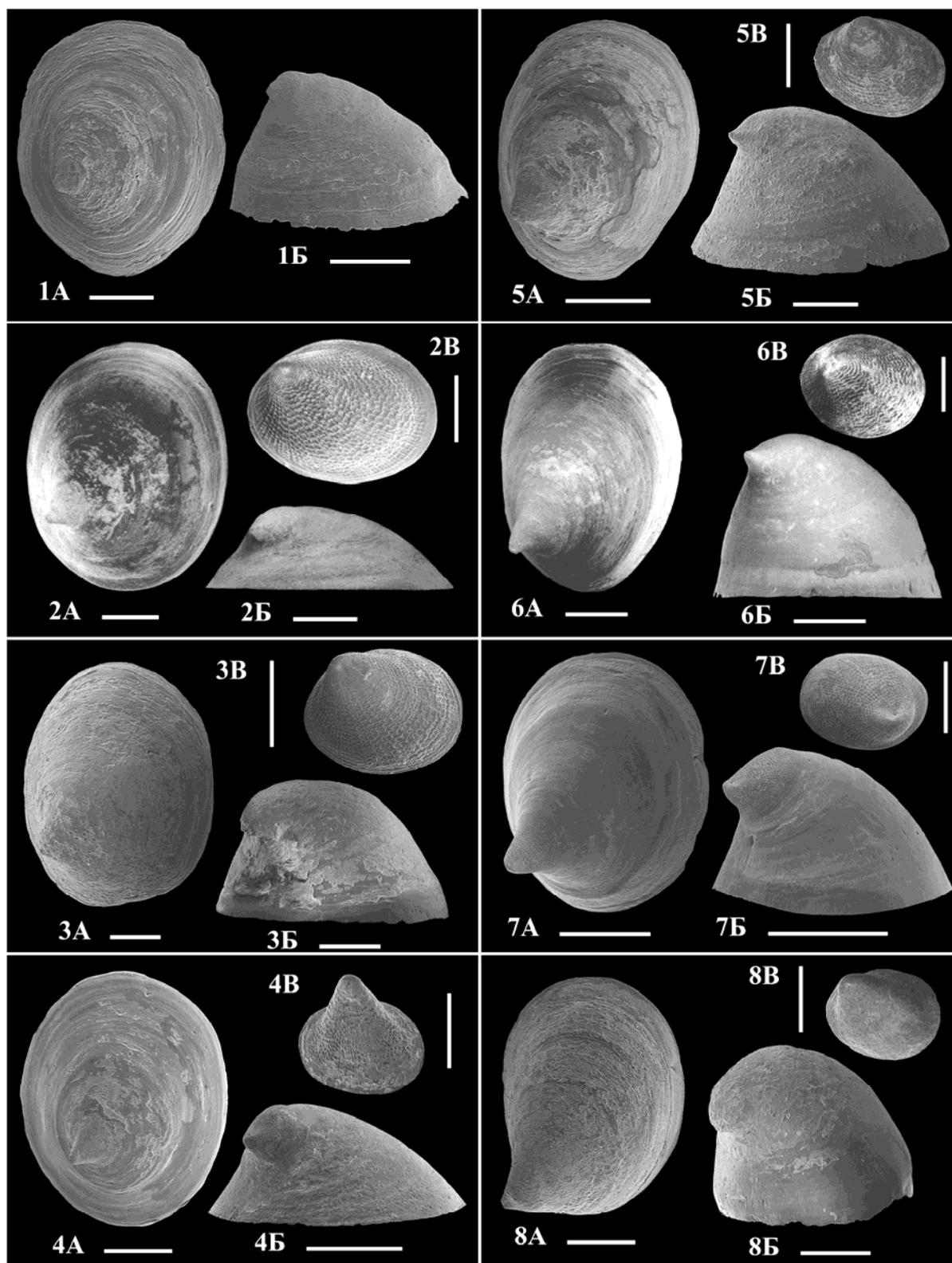


Рисунок 10. Топотипы и легко идентифицируемые нетиповые экземпляры видов рода *Pseudancylastrum*. 1А–Б. *P. troschelii*: литораль Малых Ушканьих о-вов. 2А–В. *P. dorogostajskii* (топотип): у пос. Листвянка. 3А–В. *P. irindaense* (топотипы): губа Иринда. 4А–В. *P. poberezhnyi* (топотипы): бухта Большие Коты. 5А–В. *P. werestschagini*: 5А, 5В, мыс Хабсагай; 5Б, м. Березовый (топотип). 6А–В. *P. beckmanae*: у пос. Листвянка. 7А–В. *P. sibiricum*: б. Бирхин. 8А–В. *P. olgae*: 8А, б. Давше; 8Б, м. Хабсагай; 8В, м. Красный Яр (Южный Байкал). Телеоконхи: А, дорсально; Б, вид сзади. Протоконхи: В, вид сверху. Масштаб: А, Б = 1 мм; 2В, 3В, 4В, 5В, 6В, 8В = 0.5 мм; 7В = 0.4 мм. По Широкой с соавт. [Shirokaya et al., 2017], с изменениями.

Род *Baicalancylus* Starobogatov, 1967

Типовой вид. *Ancylus dybowskii* var. *laricensis* W. Dybowski, 1913 (по первоначальному обозначению).

Диагноз. Раковина чашевидная, маленькая, коричневая (в очень редких случаях абсолютно белая), со скульптурой в виде радиально расходящихся ребер. Телеоконх варьирует от умеренно высокого до плоского. Вершина направлена назад, влево и вниз (к устью). Апикальная часть лишена скульптуры и отделена от скульптурированной части кольцевым валиком. Передний и правый склоны телеоконха всегда выпуклые; левый – вогнутый или прямой; задний может быть выпуклым, вогнутым или прямым (у разных видов). Края устья волнистые. Протоконх крупный, чашевидный, с ретикулярной микро-скульптурой. Инициальная пластинка протоконха круглая. Рахидальный зуб радулы с узким основанием; латеральные зубы также узкие, их количество в поперечном ряду не менее 26. У живых особей одонтофор темно-серый. Левый передний мышечный аддуктор раковины короче правого либо одинаковой с ним высоты. Псевдобранх маленький. Копулятивный аппарат с относительно коротким железистым придатком, длина которого не более 0.75 суммарной длины мешка пениса и препуциума. Флагеллум расположен под углом 90° к мешку пениса. Последний короче препуциума; пенис очень короткий, веретеновидный, с терминально расположенным отверстием семявыносящего протока (папиллы нет). Препуциум слегка вздут в проксимальной части; внутри мускулистой камеры находится слабо различимый саркобелум; велум отсутствует [Старобогатов, 1967, 1989; Круглов, Старобогатов, 1991a; Hubendick, 1969b; Shirokaya et al., 2003; Shirokaya, Röpstorf, 2004].

Экология. Глубина обитания – 1–20 м. Половозрелые улитки потребляют, в основном, бентосные диатомовые водоросли [Röpstorf et al., 2003].

Baicalancylus laricensis (W. Dybowski, 1913)

Рис. 14: 6 А–Д

Типовое местонахождение. У пос. Листвянка, юго-западное побережье оз. Байкал (Рис. 4: Б).

Типовая серия. Голотип (полностью разрушенная сухая раковина и деформированное сухое тело) хранится в ЗИН РАН.

Описание. Раковина довольно крупная для представителей рода (длина устья до 4.50 мм), умеренно высокая ($H/L \geq 0.40$), с вершиной, заметно повернутой влево (угол между ней и продольной осью устья составляет $40\text{--}55^\circ$) и не достигающей заднего края устья ($L_a/L \leq 0.95$). Привершинный кольцевой валик и ребра на раковине хорошо различимы. Устье широкоовальное (Рис. 14: 6 А). Передний и правый склоны телеоконха сильно выпуклые; левый – короткий, резко вогнутый; задний – слабо выпуклый или прямой (Рис. 14: 6 Б–В). Протоконх относительно маленький ($l/L \leq 1/5$), граненый, низкий ($h/H = 1/4\text{--}1/5$), с хорошо выраженной ретикулярной микро-скульптурой (Рис. 14: 6 Г–Д), лежит в верхней половине или на середине высоты раковины. Диаметр инициальной пластинки составляет 0.05–0.07 мм.

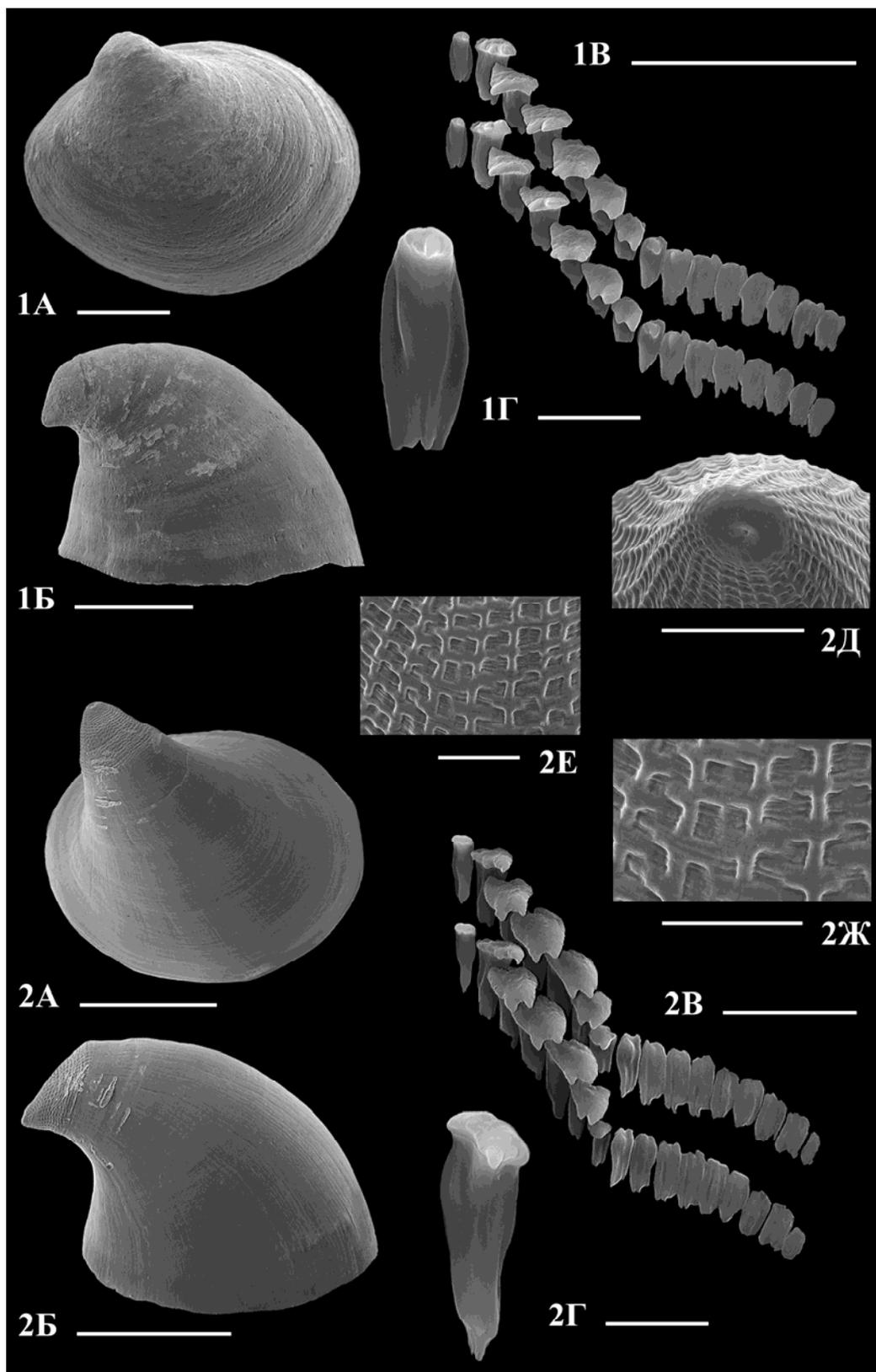


Рисунок 11. Нетиповые экземпляры видов рода *Pseudancylastrum*, идентифицированные компараторным методом. **1А–Г.** *P. dybowskii*: **1А, 1В, 1Г**, бухта Давше; **1Б**, мыс Хабсагай. **2А–Ж.** *P. corni*: севернее м. Заворотный. Телеоконхи: **А**, дорсально; **Б**, вид сзади. Протоконх: **Д**, дорсально; **Е, Ж**, фрагмент с ретикулярной микроскульптурой. Радула: **В**, половина двух поперечных зубных рядов; **Г**, рахидальный зуб. Масштаб: **1А–Б, 2А–Б** = 1 мм; **1В, 2Е–Ж** = 0.1 мм; **2В** = 0.05 мм; **1Г, 2Г** = 0.01 мм; **2Д** = 0.2 мм. **1А–Б, 2А–Б, 2Д** – по Широкой с соавт. [Shirokaya et al., 2017], с изменениями; **1В–Г, 2В–Г, 2Е–Ж** – оригинальные данные.

Анатомия вида не изучена. Признаки радулы и копулятивного аппарата, опубликованные в работах Я.И. Старобогатова [1967: с. 288, 295; 1989: с. 69], не могут быть включены в диагноз вида *B. laricensis*, т.к. были изучены у особей с безреберной раковиной и роговидным протоконхом, принадлежащих роду *Pseudancylastrum* [Широкая, 2005, оригинальные данные; Shirokaya et al., 2017]. По морфологии раковины вид наиболее близок к *B. boettgerianus* (Lindholm) (описание см. ниже).

Распространение. Озеро Байкал. Ареал дизъюнктивный.

Места находок нетиповых экземпляров. Бухта Большие Коты; литораль Ушканьих островов и острова Малый Кылтыгей в Чивыркуйском заливе; против устья р. Большой Чивыркуй; остров Лиственничный; мыс Каткова (Рис. 4: Б–В) [Shirokaya et al., 2017].

Экология. Глубина обитания – 2–20 м. Наибольшая плотность популяции (73 экз/м^2) отмечена у мыса Каткова на глубине 11.5 м, в местах выхода скальных коренных пород [Широкая и др., 2008]. Встречается также на камнях и валунах (до 1 м в диаметре), лежащих на песчаной подстилке.

***Baicalancylus boettgerianus* (Lindholm, 1909)**

Рис. 8: 1 А–В, Рис. 14: 7 А–Е

Типовое местонахождение. У пос. Курма в проливе Малое Море, северо-западное побережье оз. Байкал (Рис. 4: В).

Типовая серия. 14 паралектотипов (сухие раковины, одна из них (№ 2/543-1985) проиллюстрирована на Рис. 8: 1 А–В) хранятся в ЗИН РАН. Паралектотипы найдены в типовом местонахождении и у острова Малый Кылтыгей.

Описание. Раковина довольно крупная для представителей рода (длина устья до 5.0 мм), может быть как низкой, так и умеренно высокой ($H/L = 0.37–0.48$), с вершиной, заметно повернутой влево (угол между ней и продольной осью устья составляет $50–55^\circ$) и не достигающей заднего края устья ($La/L = 0.80–0.93$). Привершинный кольцевой валик и ребра на раковине хорошо выражены; ребра часто со складками. Устье овальное (Рис. 14: 7 А). Передний и задний склоны телеоконха слабо выпуклые, почти прямые; правый – явно выпуклый; левый – короткий, слабо вогнутый или прямой (Рис. 14: 7 Б–В). Протоконх маленький ($l/L \leq 1/5$), граненый, низкий ($h/H \leq 1/4$), с хорошо выраженной ретикулярной микроскульптурой (Рис. 14: 7 Г–Д), его положение варьирует (в нижней четверти высоты раковины, на середине или слегка выше середины высоты раковины). Диаметр инициальной пластинки составляет 0.09–0.11 мм.

В поперечном ряду радулы 47–51 зубов: по 17–18 латеральных с каждой стороны от центрального зуба и по 6–7 маргинальных (Рис. 14: 7 Е). Рахидальный зуб с узкий, с 5–6 зубцами на коротком режущем крае (центральный зубец расширен). Первый латеральный зуб узкий, с одним зубцом на вершине и множеством складок на длинном режущем крае; за ним идут 13 узких латеральных зубов с 2–4 крупными терминальными зубцами и латеральными складками на длинном режущем крае. Два последних латеральных

зуба шире, чем предыдущие, с 3 асимметричными зубчиками на укороченном отгибе. Маргинальные зубы широкие, лишенные режущего края.

Трехраздельная челюсть состоит из 25–30 каплевидных чешуек, размещенных только на латеральных ее частях; дорсальная пластинка редуцирована. Буккальная масса округлой формы, ее длина равна 1/3 длины тела моллюска. Слюнные железы длинные; начальная часть их расширена, над задним отделом пищевода плавно сужаются. Мешок радулы короткий (его длина составляет 1/6 длины тела). Цекум шаровидный, ответвляется от желудка дорсально. Первая петля кишечника лежит в центральной части висцеральной массы (с небольшим смещением вправо); вторая – в левой половине тела.

Правый и левый аддукторы раковины с овальной поверхностью, сужаются у основания; одинаково удалены от переднего конца тела. Отношение высоты левого аддуктора к высоте правого равно 4/5. Основной мышечный аддуктор повернут вправо (угол с продольной осью тела составляет около 40°). Площадь поверхности заднего аддуктора в 1.5–1.7 раз больше площади поверхности каждого из передних аддукторов.

Мантийная полость сильно редуцирована.

Копулятивный аппарат с коротким железистым придатком ($Lfl/Lps+Lpr \leq 0.75$). Мешок пениса в проксимальной половине расширен, в дистальной – в 2 раза уже, цилиндрический. Пенис веретеновидный, занимает чуть больше трети длины мешка; отверстие семявыносящего протока расположено терминально. Препуциум длиннее мешка пениса ($Lpr/Lps = 1.80$), на границе с мешком в 4 раза тоньше, чем у дистального конца; верхнюю четверть его длины занимает шаровидная камера с почти неразличимым саркобелумом; велум отсутствует; пилястры мощные [Старобогатов, 1989; Круглов, Старобогатов, 1991a; Широкая, 2005, оригинальные данные; Shirokaya et al., 2003, 2017; Shirokaya, Röpstorf, 2004].

Распространение. Озеро Байкал. Широко распространенный вид, но пока неизвестен для юго-восточного и северо-западного побережий озера, а также для Ангинского района [Shirokaya et al., 2017].

Экология. Вид встречается на глубинах 1–20 м, преимущественно, на скальных и каменистых грунтах. Реже – на сером, слегка заиленном песке. В местах находок камни были покрыты губками и зелеными водорослями *Draparnaldioides* sp. Наибольшая плотность популяции (33 экз/м²) отмечена в бухте Ушун на глубине 4 м, на одноярусных валунах и выходах материнских пород [Shirokaya et al., 2017]. В бухте Большие Коты на песчано-валунном субстрате (глубина 3.5 м) численность вида составила до 6 экз/м² [Широкая и др., 2008]. Полученная в экспериментальных условиях синкапсула содержала 1 яйцо.

***Baicalancylus njurgonicus* Starobogatov, 1989**

Рис. 14: 5 А–Д

Типовое местонахождение. Мыс Нюргон, северо-западный берег острова Ольхон, Северный Байкал (Рис. 4: В).

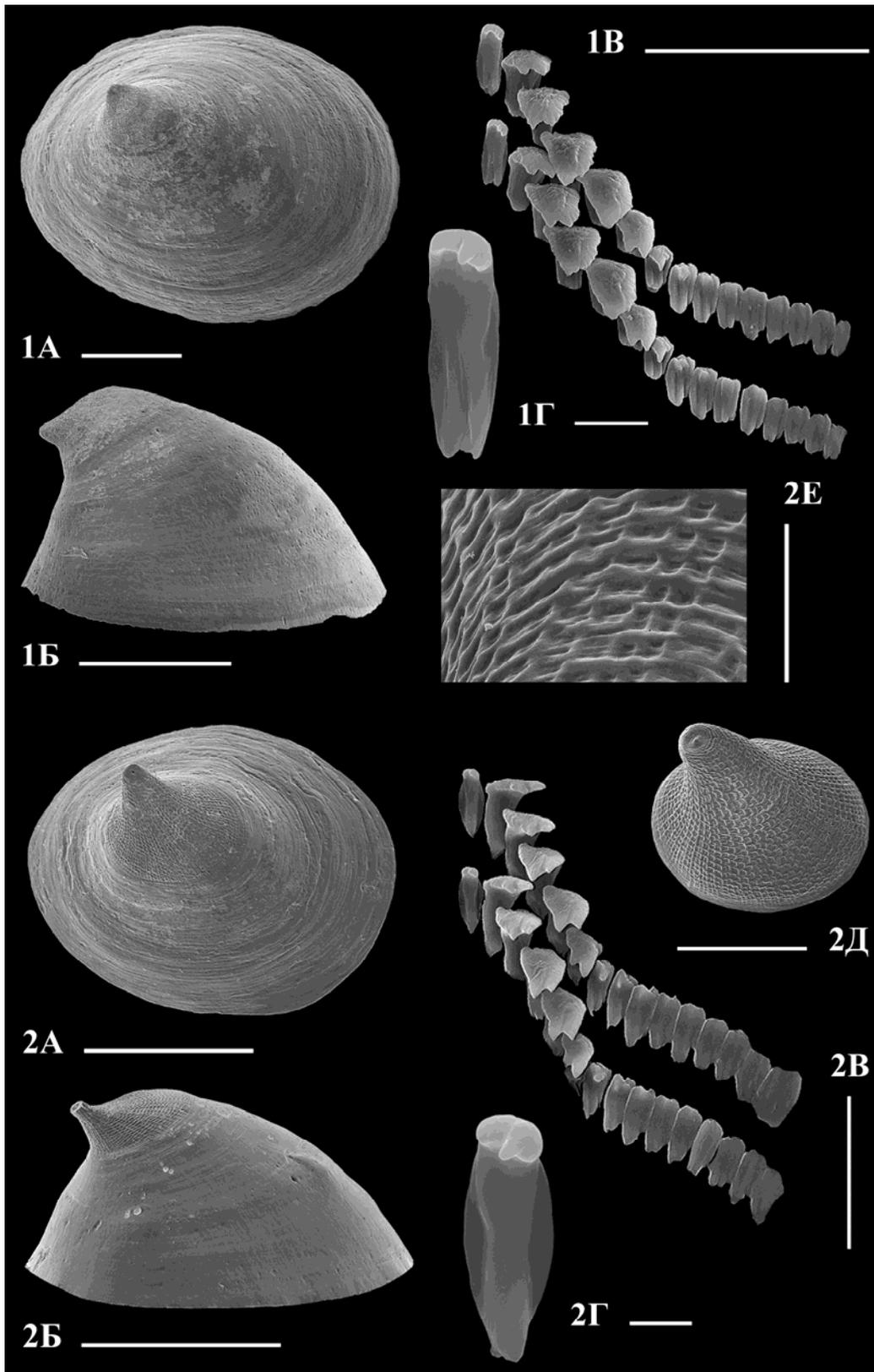


Рисунок 12. Топотипы и легко идентифицируемые нетиповые экземпляры видов рода *Pseudancylastrum*. 1А–Г. *P. korotnevi*: 1А, 1В, 1Г, между мысом Толстый и р. Шумиха; 1Б, м. Хабсагай. 2А–Е. *P. aculiferum* (топотипы): между м. Толстый и р. Шумиха. Телеооконхи: А, дорсально; Б, вид сзади. Протоконх: Д, дорсально; Е, фрагмент с ретикулярной микроскульптурой. Радула: В, половина двух поперечных зубных рядов; Г, рахидальный зуб. Масштаб: 1А–Б, 2А–Б = 1 мм; 1В, 2В, 2Е = 0.1 мм; 1Г, 2Г = 0.01 мм; 2Д = 0.5 мм. 1А–Б, 2А–Б, 2Д – по Широкой с соавт. [Shirokaya et al., 2017], с изменениями; 1В–Г, 2В–Г, 2Е – оригинальные данные.

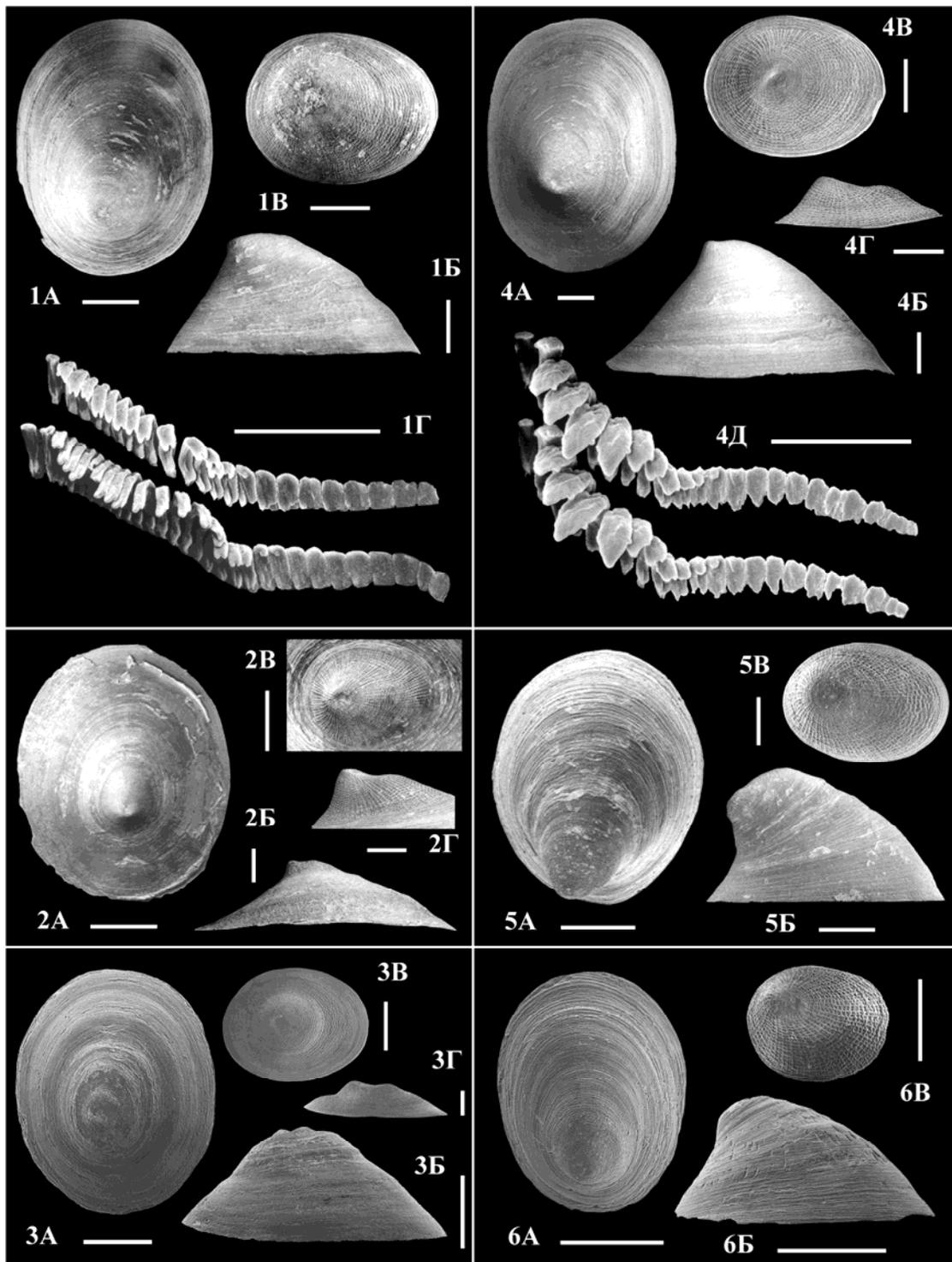


Рисунок 13. Типы, топотипы и легко идентифицируемые нетиповые экземпляры видов рода *Gerstfeldtiancyclus*. 1А–Г. *G. renardii* (топотип): у пос. Листвянка. 2А–Г. *G. roepstorfi* (паратип из коллекции Института геологических наук Свободного университета Берлина): литораль Малых Ушканьих о-вов. 3А–Г. *G. ushunensis* (голотип). 4А–Д. *G. kotyensis*: 4А, 4Б, 4Д, литораль о-ва Тонкий; 4В, 4Г, б. Большие Коты (топотип). 5А–В. *G. benedictiae*: 5А, 5Б, верхнее течение р. Ангара; 5В, устье р. Сенная. 6А–В. *G. capuliformis*: 6А, литораль о-ва Тонкий; 6Б, 6С, м. Заворотный (топотипы). Телеоконхи: А, дорсально; Б, вид справа. Протоконхи: В, дорсально; 2Г, 3Г, 4Г, вид справа. Радула: 1Г, 4Д, половина двух поперечных зубных рядов. Масштаб: 1А–Б, 2Б–В, 3В, 4А–Б, 6А–Б = 1 мм; 1В, 2Г, 4В–Г, 5А–Б = 0.5 мм; 1Г, 4Д = 0.1 мм; 2А, 3А–Б = 2 мм; 3Г, 6В = 0.25 мм; 5В = 0.2 мм. 1А–Г, 2А–Г, 4А–Д, 5А–В, 6А–В – по Широкой с соавт. [Shirokaya et al., 2003, 2017]; 3А–Г – по Широкой [Shirokaya, 2007].

Типовая серия. Голотип (сухая раковина с обломанным устьем) и 12 паратипов (11 сухих раковин и 1 экземпляр в спирте) хранятся в ЗИН РАН. Паратипы найдены в проливе Малое Море (у пос. Курма; губа Хора-Ундурская) и в Чивыркуйском заливе (у острова Малый Кылтыгей).

Описание. Раковина довольно маленькая (длина устья до 3.0 мм) и высокая для представителей рода ($H/L = 0.44-0.53$), с вершиной, заметно повернутой влево (угол между ней и продольной осью устья $45-50^\circ$) и не достигающей заднего края устья ($La/L = 0.75-0.90$). Привершинный кольцевой валик и ребра на раковине хорошо выражены (Рис. 14: 5 В–Г). Устье овальное (Рис. 14: 5 А). Передний и правый склоны телеоконха сильно выпуклые; левый – вогнутый или прямой; задний – прямой (Рис. 14: 5 Б–В). Протоконх маленький ($l/L = 0.25-0.27$), граненый, относительно низкий ($h/H = < 1/3$), с хорошо выраженной ретикулярной микроскульптурой (Рис. 14: 5 Г–Д), лежит выше середины высоты раковины. Диаметр инициальной пластинки составляет 0.08–0.10 мм [Старобогатов, 1989; Широкая, 2005, оригинальные данные; Shirokaya et al., 2017].

Анатомия вида не изучена.

Распространение. Северный и Средний Байкал.

Места находок нетиповых экземпляров. Литораль Ушканьих островов; против устья р. Большой Чивыркуй; мыс Каткова (Рис. 4: Б) [Shirokaya et al., 2017].

Экология. Редкий вид, встречается на глубинах 2–12 м, на скальных и каменистых грунтах. Наибольшая плотность популяции (17 экз/м^2) отмечена у мыса Каткова, на многоярусных окатанных камнях и валунах (до 0.5 м в диаметре), в трещинах и углублениях их верхне-боковых поверхностей [Широкая и др., 2008]. В местах находок камни были покрыты водорослями (*Sphaeronostoc* Elenk., *Tetraspora* Link.) и губками, и слегка припорошены коричневым песком.

***Baicalancylus kobeltii* (W. Dybowski, 1885)**

Рис. 8: 2 А–В, Рис. 14: 4 А–Г

Типовое местонахождение. Исток р. Ангара (Рис. 4: Б).

Типовая серия. Согласно В. Дыбовскому [Dybowski, 1885], синтипы хранятся в “Museum der Universität Lemberg” (ЗМД). При работе с коллекцией акролоксид, экземпляры, которые можно идентифицировать как *B. kobeltii*, найдены не были [Т.Я. Ситникова (ЛИН СО РАН), И.В. Шидловский (ЗМД), устн. сообщ.].

Описание. Раковина очень маленькая (длина устья до 2.30 мм) и высокая ($H/L = 0.48-0.57$), с вершиной, умеренно повернутой влево (угол между ней и продольной осью устья составляет не более 40°) и выступающей за задний край устья (La/L достигает 1.10). Привершинный кольцевой валик почти незаметен; ребра на раковине слабо выражены (Рис. 8: 2 А–В). Устье короткоовальное (Рис. 14: 4 А). Передний и правый склоны телеоконха сильно выпуклые, задний резко вогнут, левый – почти прямой (Рис. 8: 2 А, 2 В, Рис. 14: 4 Б). Протоконх массивный ($l/L 0.47-0.5$), шишковидный, высокий

($h/H \geq 2/5$), с хорошо выраженной ретикулярной микроскульптурой (Рис. 14: 4 В–Г), лежит на середине высоты раковины под тупым углом к плоскости устья телеоконаха. Диаметр инициальной пластинки составляет 0.04–0.07 мм.

В поперечном ряду радулы 41–45 зубов: по 13–14 латеральных с каждой стороны от центрального зуба и по 7–8 маргинальных. Рахидальный зуб узкий, с 5–6 мелкими зубцами на коротком режущем крае (один зубец расширен). Внутренние латеральные зубы с 1 крупным зубцом на вершине и 10–12 мелкими зубцами на длинном режущем крае; следующие 7 латеральных зубов с 2–4 симметричными терминальными зубцами и множеством мелких латеральных зубчиков на длинном режущем крае. Первые 8 латеральных зубов узкие, остальные – широкие. Маргинальные зубы очень широкие, лишённые режущего отгиба.

Трёхраздельная челюсть состоит из 38–45 ланцетовидных чешуек, размещённых только на латеральных ее частях; дорсальная пластинка редуцирована. Буккальная масса округлой формы, ее длина равна $1/3$ длины тела моллюска. Слюнные железы короче, чем у *B. boettgerianus*, тонкие, вдоль переднего отдела пищевода расширены, в начальной части резко сужаются. Длина радулярного мешка составляет $1/4$ длины тела. Цекум короткий, овальный, ответвляется от желудка дорсо-латерально, направлен влево. Первая петля кишечника лежит в центральной части висцеральной массы, вторая – в апикальной (у данного вида висцеральная масса смещена влево и выступает за контур мантийного края над задним концом тела).

Оба передних мышечных аддуктора с овальной поверхностью, ориентированы косо. Правый аддуктор находится ближе к переднему концу тела. Отношение высоты левого аддуктора к высоте правого равно $1/2$. Основной аддуктор раковины с овальной поверхностью, расположен на продольной оси тела. Площадь поверхности заднего аддуктора в 1–1.2 раза больше площади поверхности каждого из передних аддукторов. У некоторых особей аддукторы раковины соединяются друг с другом, формируя неровное, прерывистое кольцо.

Мантийная полость полностью редуцирована.

Копулятивный аппарат с коротким железистым придатком ($Lfl/Lps+Lpr \leq 0.55$), ширина которого одинакова на всем протяжении. Мешок пениса длинный, в проксимальной половине массивный, в дистальной – в 3.5 раза уже. Пенис веретеновидный, короткий (занимает $1/5$ длины мешка); отверстие семявыносящего протока расположено терминально. Длина препуциума равна длине мешка пениса; препуциум массивный, верхнюю $1/3$ – $1/2$ его длины занимает шаровидная камера со слабо развитым саркобелумом внутри; велум отсутствует; пиястры мощные [Старобогатов, 1989; Широкая, 2005, оригинальные данные; Hubendick, 1969b; Shirokaya et al., 2003; Shirokaya, Röpstorf, 2004].

Распространение. Озеро Байкал и верхнее течение р. Ангара [Старобогатов, 1989; Kozhova, Erbaeva, 1998]. Широко распространенный вид, но пока неизвестен для юго-восточного и северо-западного побережий Байкала [Широкая и др., 2008].

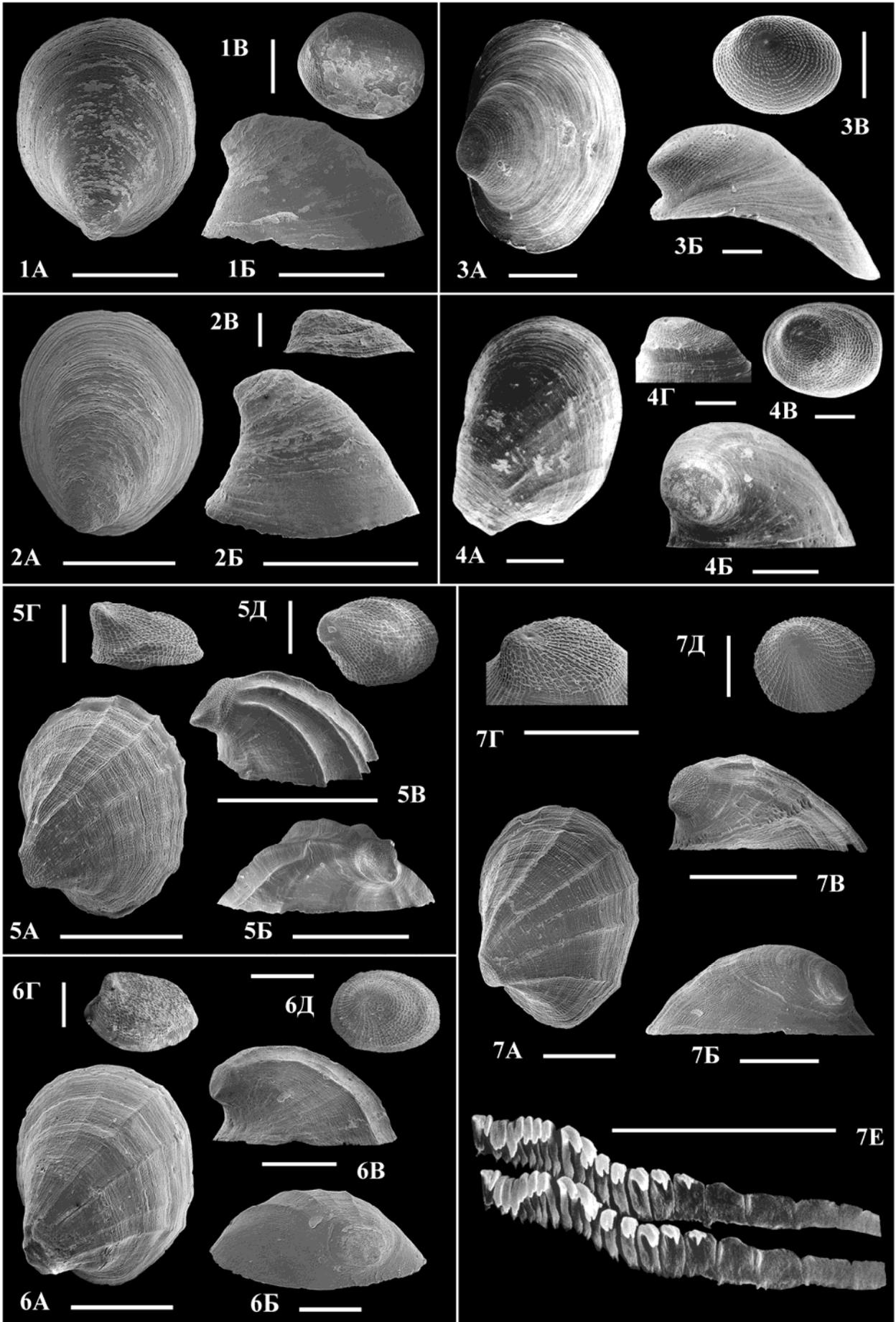


Рисунок 14. Топотипы и легко идентифицируемые нетиповые экземпляры видов родов *Gerstfeldtiancylus*, *Frolikhiancylus* и *Baicalancylus*. **1А–В.** *G. pileolus* (топотипы): мыс Котельниковский. **2А–В.** *G. porfirievae*: бухта Коврижка. **3А–В.** *F. frolikhae*: м. Покойники. **4А–Г.** *V. kobeltii* (топотип): верхнее течение р. Ангара. **5А–Д.** *V. njurgonicus*: **5А, 5В, 5Г,** южнее м. Каткова; **5Б, 5Д,** литораль Большого Ушканьего о-ва. **6А–Д.** *V. laricensis*: южнее м. Каткова. **7А–Е.** *V. boettgerianus*: **7А,** м. Нижнее Изголовье (п-ов Святой Нос); **7Б, 7В, 7Г, 7Д,** против устья р. Большой Чивыркуй; **7Е,** литораль Большого Ушканьего о-ва. Телококхи: **А,** дорсально; **1Б, 2Б,** вид справа; **3Б, 4Б, 5Б, 6Б, 7Б,** вид сзади; **5Б, 6Б, 7Б,** вид слева. Протококхи: **1В, 3В, 4В, 5Д, 6Д, 7Д,** дорсально; **2В, 4Г, 5Г, 6Г, 7Г,** вид справа. Радуга: **7Е,** половина двух поперечных зубных рядов. Масштаб: **1А–Б, 2А–Б, 5А–Б, 5В, 6А–В, 7А–В = 1 мм; 1В, 3В, 4В–Г, 5Г–Д, 6Г = 0.2 мм; 2В = 0.1 мм; 3А, 4А–Б, 6Д, 7Г = 0.5 мм; 3В = 0.4 мм; 7Д = 0.3 мм; 7Е = 0.05 мм.** **1А–В, 2А–В, 4А–Г, 5А–Д, 6А–Д, 7А–Е** – по Широкой с соавт. [Shirokaya et al., 2003, 2017]; **3А–В** – по Репсторфу и Риделю [Röpstorf, Riedel, 2004].

Экология. Вид встречается на глубинах 1–20 м, на скальных и каменистых грунтах. Наибольшая плотность популяции (39 экз/м²) отмечена против устья р. Большой Чивыркуй, на многоярусных окатанных камнях и валунах [Широкая и др., 2008]. И в Байкале, и в Ангаре половозрелые улитки питаются преимущественно бентосными диатомовыми водорослями (до 85% пищевого комка). В небольших количествах в желудках обнаружены фрагменты макрофитов (до 7%), планктонные диатомовые водоросли (до 4%) и пыльца сосны (до 4%) [Röpstorf et al., 2003]. Питание молоди не изучено.

2.3. Распределение акролоксид в Байкале

Географическое распределение. Анализ встречаемости акролоксид в различных районах озера [Широкая и др., 2008] показал, что 7 видов (*P. sibiricum*, *P. dorogostajskii*, *G. renardii*, *G. kotyensis*, *G. benedictiae*, *V. boettgerianus* и *V. kobeltii*) распространены по всему Байкалу и довольно обычны в бентосных пробах. Некоторые южные и северные виды встречаются в средней котловине. Например, южнобайкальский *P. werestschagini* зарегистрирован у западного побережья Среднего Байкала (Ангинский район); *G. capuliformis* обнаружен вдоль восточного берега острова Ольхон и у мыса Каткова (Баргузинско-Чивыркуйский район). Восемь видов имеют разорванный ареал: *P. beckmanae* населяет западное побережье Северного Байкала, Баргузинско-Чивыркуйский район, Ушканьи острова и р. Ангара в черте г. Иркутска; *P. cornu* – Южный Байкал, западное побережье Северного района и Ушканьи острова; *P. dybowski* – западное побережье Северного Байкала, Ангинский район, Южный Байкал и р. Ангара; *P. aculiferum* – западный борт южной котловины и пограничную зону между средней и северной котловинами (пролив Малое Море, Верхнее Изголовье полуострова Святой Нос и Ушканьи острова); *V. laricensis* – западное побережье Южного Байкала и Баргузинско-Чивыркуйский район; *P. korotnevi* и *G. roepstorfi* – западное побережье южной и северной котловин и Ангинский район. Последний вид обнаружен также в акватории Ушканьих островов.

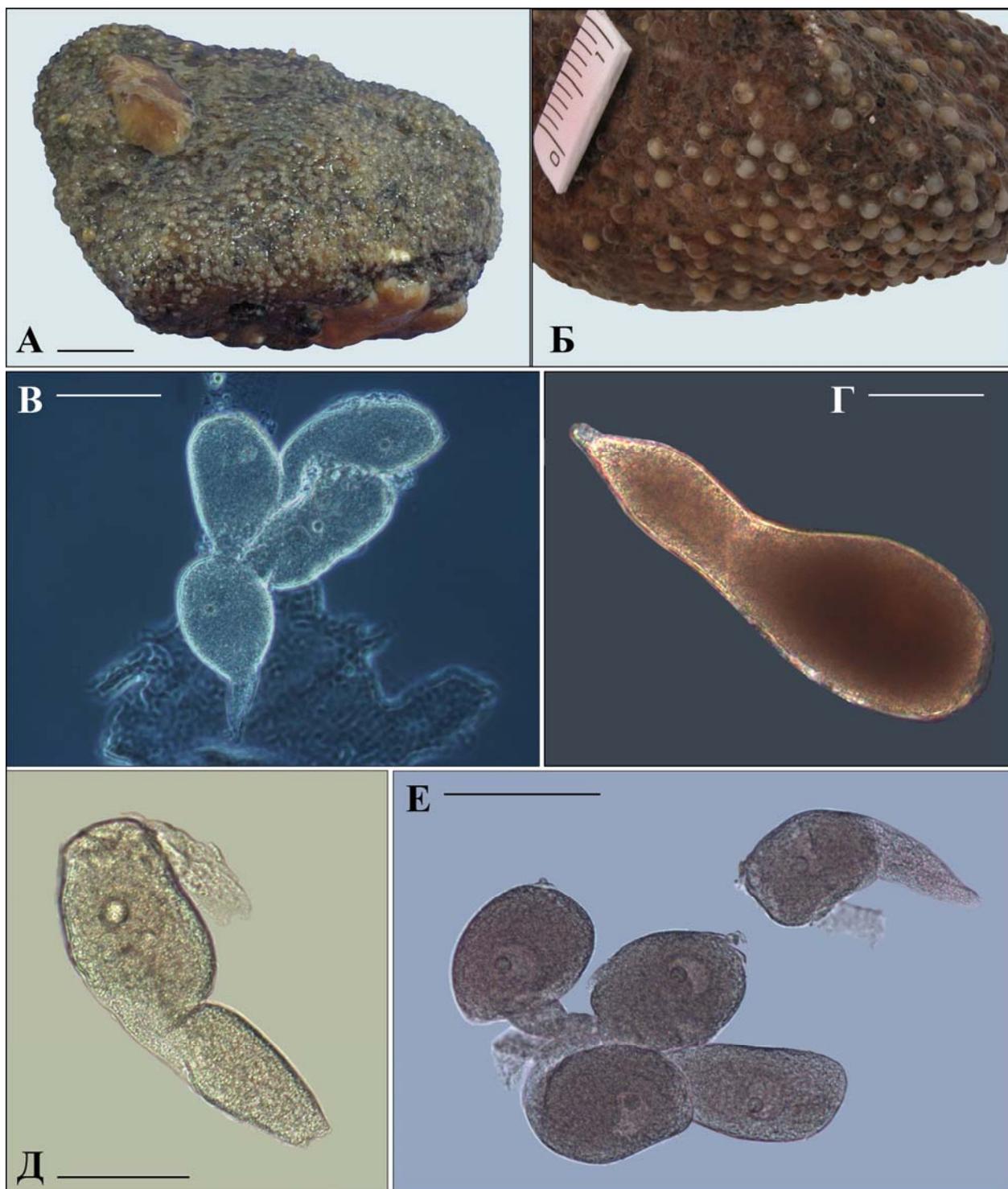


Рисунок 15. А–Б. Камни, покрытые яйцевыми кладками *Frolikhiancyclus frolikhae* и турбелляриями. В–Е. Эндемичные грегарины, обнаруженные на поверхности кишечника *F. frolikhae*. Масштаб: А = 20 мм; В–Е = 0.1 мм. По Ситниковой и Широкой [Sitnikova, Shirokaya, 2013].

Pseudancylastrum irindaense крайне редок: за пределами типового местонахождения, найден в проливе Малое море и на западном берегу южной котловины. Некоторые виды обнаружены только в типовых местонахождениях: *P. olgae* (восточное побережье, у пос. Ключевка) [Старобогатов, 1989] и *G. ushunensis* (Малые Ольхонские Ворота) [Shirokaya, 2007].

Восемь из 25 видов акролоксид зарегистрированы в верхнем участке р. Ангара: *P. sibiricum*, *P. werestschagini*, *P. dybowskii*, *P. beckmanae*, *P. cornu*, *G. renardii*, *G. benedictiae* и *B. kobeltii*.

Южнобайкальский район населен 18 видами чашечек. Вдоль западного побережья нами [Широкая и др., 2008] зарегистрированы *P. sibiricum* (абсолютная встречаемость⁵ – 53%), *P. aculiferum* (47%), *G. kotyensis* (32%), *G. benedictiae* (32%), *P. dorogostajskii* (21%), *G. renardii* (16%), *P. werestschagini* (16%), *B. boettgerianus* (16%), *B. kobeltii* (16%), *P. korotnevi* (11%) и *P. irindaense* (только в одной пробе). Старобогатов [1989] у западного берега отметил также *P. poberezhnyi*, *P. troschellii*, *G. roepstorfi*⁶ и *B. laricensis*. Несмотря на достаточно подробное малакологическое обследование восточной части Южнобайкальского района, представители семейства Acroloxidae были обнаружены нами лишь в одном месте – против устья р. Мишиха. Здесь найдено 3 вида: *P. sibiricum*, *P. dorogostajskii* и *G. kotyensis*. Старобогатов [1989] констатировал 4 вида: вышеупомянутые *P. sibiricum* и *G. kotyensis*, а также *P. olgae* и *G. renardii*⁷. Все 4 вида были найдены на Мысовской банке, а *P. olgae* обнаружен также у пос. Ключевка. Примечательно, что оба этих места находятся на расстоянии не более 2–10 миль от обследованного нами устья р. Мишиха, тогда как вся восточная часть Южнобайкальского района имеет протяженность около 140 миль [Люция ..., 1993]. По Старобогатову [1989], в данном районе встречаются также *P. cornu* и *P. dybowskii*, точное место находок этих видов автору неизвестно.

Фауна акролоксид **Ангинского района** представлена, в основном, общебайкальскими видами. К числу константных видов относятся *G. benedictiae* (абсолютная встречаемость – 71%) и *P. sibiricum* (50%). Реже встречаются *G. kotyensis* (21%), *P. dybowskii* (14%), *G. renardii* (7%), *G. roepstorfi* (7%) и *B. kobeltii* (7%). Кроме того, у мыса Хабсагай найдены *P. aculiferum*, *P. korotnevi* и южнобайкальский *P. werestschagini*.

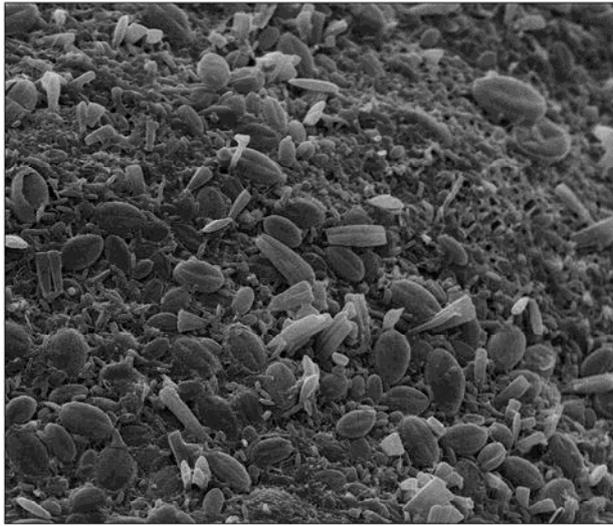
В **Маломорском районе** нами зарегистрировано 6 видов чашечек, среди них *P. sibiricum* (абсолютная встречаемость – 60%), *P. dorogostajskii* (60%), *B. boettgerianus* (60%), *G. kotyensis* (40%), *B. kobeltii* (40%) и *G. renardii* (12%). Старобогатов [1989] отмечает в данном районе *P. aculiferum*, *P. irindaense*, *G. benedictiae* и *B. njurgonicus*.

Фауна акролоксид **Восточно-Ольхонского района** по своему составу мало отличается от фауны предыдущего участка. Ее основную часть составляют общебайкальские виды: *G. benedictiae* (77%) и *G. kotyensis* (46%). Также встречаются *P. dorogostajskii* (15%), *B. boettgerianus* (15%), *B. kobeltii* (15%),

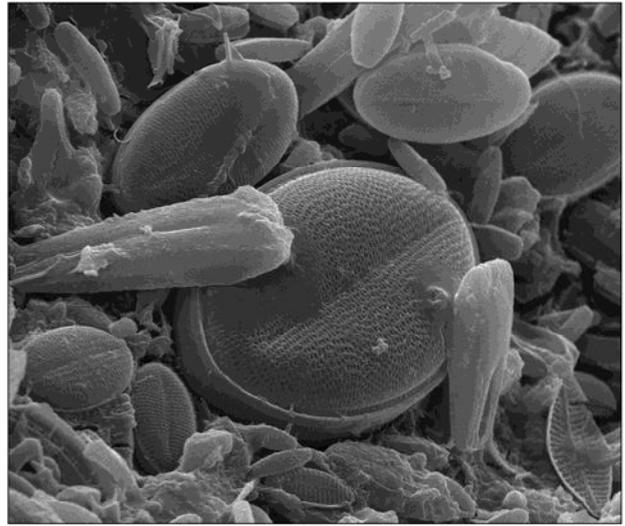
⁵ Абсолютная встречаемость – отношение количества проб, в которых обнаружен данный вид, к общему числу проб.

⁶ Вид идентифицирован Старобогатовым [1989] как *G. renardii*. Позже был описан как *G. roepstorfi* [Shirokaya et al., 2003].

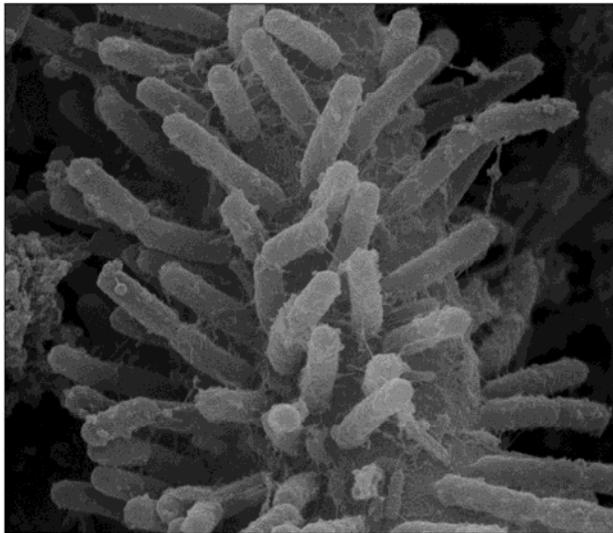
⁷ Вид идентифицирован Старобогатовым [1989] как *G. gerstfeldti*. Позже был сведен в синонимы *G. renardii* [Широкая, 2005].



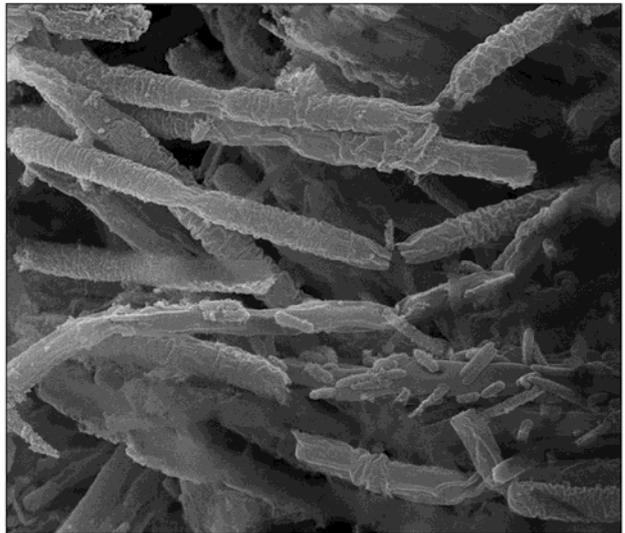
А —————



Б —————



В —————



Г —————

Рисунок 16. А–Б. Обрастания раковины *Gerstfeldtiancylus benedictiae* (глубина 1.5–40 м): диатомовые водоросли родов *Cocconeis*, *Gomphonema* Ehrenberg и *Navicula* Bory de St. Vincent. В–Г. Обрастания яйцевых кладок *Frolikhiancylus frolikhae* (глубина 912 м): палочковидные (В) и агрегированные автотрофные и гетеротрофные (Г) бактерии. Масштаб: А = 100 мкм; Б = 30 мкм; В = 5 мкм; Г = 10 мкм. По Ситниковой и Широкой [Sitnikova, Shirokaya, 2013].

G. renardii (8%) и северобайкальский *G. capuliformis* (8%). В бухте Ушун найден *G. ushunensis*, который, вероятно, является эндемиком данного района.

В Туркинском районе отмечено 4 вида акролоксид: *G. kotyensis* (абсолютная встречаемость – 75%), *G. renardii* (75%), *G. benedictiae* (25%). У мыса Бакланий найден *B. boettgerianus*.

Баргузинско-Чивыркуйский район представлен 12 видами чашечек, среди них *G. kotyensis* (92%), *P. dorogostajskii* (67%), *G. benedictiae* (67%), *B. laricensis* (50%), *P. sibiricum* (33%), *G. capuliformis* (33%), *B. boettgerianus* (33%), *B. njurgonicus* (33%), *P. beckmanae* (17%) и *B. kobeltii* (17%). У полуострова Святой Нос найдены *P. aculiferum* и *G. renardii*.

В восточной части Северобайкальского района зарегистрировано 10 видов акролоксид. К числу константных видов относятся *P. dorogostajskii* (абсолютная встречаемость – 83%) и *G. benedictiae* (50%). Реже встречаются *G. renardii* (33%), *G. capuliformis* (33%) и *P. irindaense* (8%). В бухте Давше обнаружен *B. kobeltii*, который ранее был известен лишь из Южного Байкала, Ангары и Малого моря. В бухте Сосновка найден *G. kotyensis*, в б. Фролиха – *P. sibiricum*. Старобогатов [1989] отмечает также *P. poberezhnyi* в районе губы Иринда и *B. boettgerianus* у мыса Ирексокон.

Западная часть Северобайкальского района населена 14 видами акролоксид, из которых наиболее часто встречаются *P. beckmanae* (абсолютная встречаемость – 71%), общесибирские *G. kotyensis* (50%), *G. renardii* (43%) и *G. benedictiae* (43%), гораздо реже – *G. capuliformis* (14%) и *G. porfirievae* (14%). Кроме того, в северо-западной части озера нами обнаружены *P. cornu* (29%) и *P. sibiricum* (14%). У мыса Красный Яр найден *P. dorogostajskii*, ранее не известный к северу от Малого моря. Севернее м. Котельниковский обнаружен карликовый *G. pileolus* (первый сбор за пределами типового местонахождения). Старобогатовым [1989] также отмечены *P. dybowski* (м. Солонцовый), *P. poberezhnyi* (губы Малая и Большая Коса), *P. korotnevi* (м. Кочериковский) и *G. roepstorfi* (г. Большая Коса).

И наконец, в **районе Ушканьих островов** найдено 13 эндемичных видов чашечек, среди которых также присутствует локальный эндемик – новый неописанный вид из подрода *Kozhoviancylus*, отличающийся от других представителей рода роговидным протоконхом. Кроме того, в Ушканском районе нами найдены *P. beckmanae* (абсолютная встречаемость – 44%), *G. roepstorfi* (44%), *G. kotyensis* (44%), *P. cornu* (33%), *G. benedictiae* (33%), *P. sibiricum* (11%), *G. capuliformis* (11%) и 3 вида *Baicalancylus*: *B. boettgerianus* (44%), *B. kobeltii* (22%) и *B. njurgonicus* (11%). С северной стороны острова Тонкий (Малые Ушканьи острова) обнаружен *G. porfirievae*. К югу от острова Большой Ушканый Старобогатов [1989] отметил *P. aculiferum*.

Батиметрическое распределение. Анализ распределения мелководных видов чашечек в зависимости от увеличения глубины [Широкая и др., 2008] показал, что в зоне прибоя (0–1 м) акролоксиды отсутствуют, что, вероятно, объясняется разрушительным для их тонкостенных раковин действием прибойной волны. Большинство видов (15, включая неэндемичные) обитает в пределах литорали, в диапазоне глубин от 1 до 10–20 м. Одиннадцать видов встречаются и в сублиторальной зоне: 5 из них – на глубинах до 25 м; 6 – до 35–40 м.

В рамках экологического мониторинга, начатого на междисциплинарном полигоне у мыса Березовый (юго-западное побережье Байкала) в 2000 г. [Тимошкин и др., 2009; Timoshkin et al., 2003; и др.], у акролоксид выявлены сезонные миграции в пределах литоральной зоны [Максимова и др., 2012]. По степени проявления условий гидродинамического режима она подразделяется на три подзоны: полосу прибойного потока (глубины 0–2 м), волно-прибойную область (2–5 м) и область ослабления волнового воздействия (5–20 м) [Кожов, 1972; Карабанов, 1990; Потемкина и др., 2005]. Обнаружено,

что виды одного рода, *Pseudancylastrum sibiricum* и *P. aculiferum* в одинаковое время года образуют скопления в разных гидродинамических зонах каменистой литорали (см. п. 2.2.). Весной и летом оба вида встречаются в волноприбойной зоне, но чашечек *P. sibiricum* можно встретить и глубже (до 20 м). Осенью первый вид остается лишь на глубинах от 2 до 5 м, тогда как второй мигрирует в зону ослабления волнового воздействия.

Биотопическое распределение. По данным Ситниковой [2004], среди жаберных гастропод, населяющих твердые грунты литорали и сублиторали оз. Байкал, существует строгая макро- и микробиотопическая изоляция. Автор указывает на неоднородность каменистых грунтов и выделяет большое количество биотопов по размеру субстрата, степени окатанности и обрастания, качеству подстилающего слоя, углам наклона стенок скальных пород, наличию в них полочек и ниш и т.д. Наши наблюдения [Широкая и др., 2008] показали, что для эндемичных видов чашечек, населяющих мелководную зону Байкала, также характерна приуроченность к различным типам грунтов. Особенности их биотопического распределения изучены на примере 6 количественных профилей (водолазные сборы), взятых в 5 районах Байкала: в бухтах Большие Коты (Южнобайкальский район), Бирхин (Ангинский р-н) и Ушун (Восточно-Ольхонский р-н), против устья р. Большой Чивыркуй (Баргузинско-Чивыркуйский р-н), у мысов Каткова (там же) и Елохин (Северобайкальский р-н, западное побережье) (Рис. 4). Станции отбора проб располагались в диапазоне глубин от 0–5 до 8.5–33 м по трансектам, направленным перпендикулярно к берегу.

Выявлено, что в зависимости от смены субстрата происходит смена доминирующего вида и изменяется количество видов, сосуществующих на одном макробиотопе. Наибольшие показатели численности *P. beckmanae* (до 147 экз/м²) и *B. laricensis* (до 73 экз/м²) приходятся на места выхода скальных коренных пород, в том числе на вертикальные поверхности скал, *G. benedictiae* (237 экз/м²) – на песчано-галечные грунты, *P. sibiricum* (943 экз/м²), *P. dorogostajskii* (247 экз/м²), видов номинативного подрода *Gerstfeldtiancyclus* (112–114 экз/м²), *B. kobeltii* (39 экз/м²) и *B. njurgonicus* (17 экз/м²) – на многоярусные окатанные камни и валуны. Наибольшее количество видов акролоксид (до 6 в одной пробе) зарегистрировано в местах выхода материнских пород (у мыса Каткова, Рис. 18), наименьшее (1) – на песчано-галечных грунтах (в бухте Ушун).

Поскольку бухта Большие Коты является местом прохождения летней полевой практики студентов-биологов, распределение акролоксид на субстратах в ней мы рассмотрим подробно. В исследованном нами [Широкая и др., 2008] диапазоне глубин (0–20 м) найдено 6 видов чашечек. В зоне от 0 до 1.5 м, где наблюдалась сильная волновая активность, акролоксиды не обнаружены. От 1.5 до 2.8 м дно покрыто валунами и галькой (Рис. 17), здесь найдено 2 вида: *G. kotyensis* и *G. benedictiae*. Численность акролоксид составляет 13–31 экз/м², биомасса – 0.023–0.026 г/м² (0.7–2.3% от общей численности брюхоногих моллюсков, 0.1% от общей биомассы). Доминирует

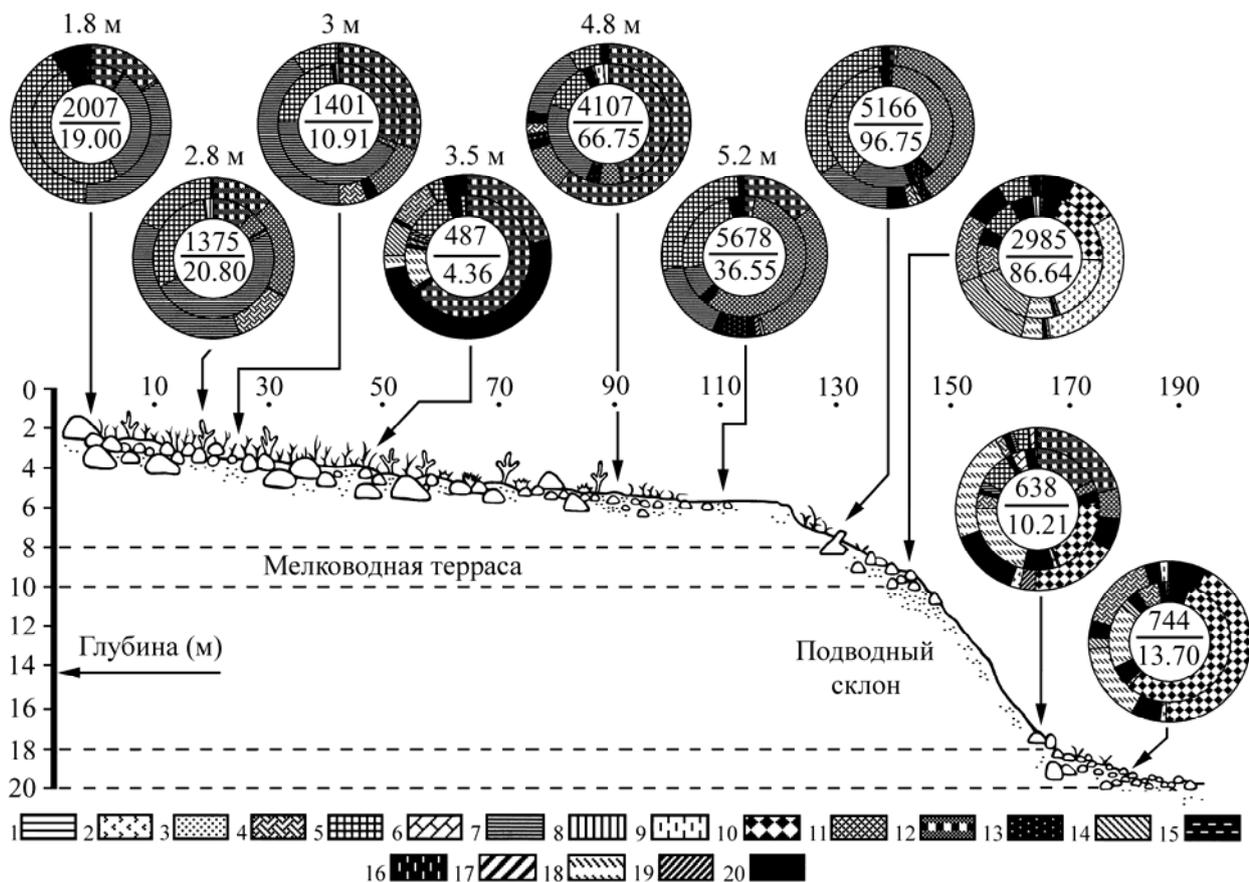


Рисунок 17. Схема распределения гастропод на профиле в бухте Большие Коты: во внешних кольцах указана доля каждого вида (%) от общей биомассы моллюсков, во внутренних – доля (%) от общей численности; в центре колец, в числителе – общая численность гастропод (экз/м²), в знаменателе – общая биомасса (г/м²). 1, *Baicalancylus boettgerianus*; 2, *Baicalia carinata* (Dybowski); 3, *B. turriiformis* (Dybowski); 4, *Benedictia baicalensis* (Gerstfeldt); 5, *Choanomphalus amauronius* Bourguignat; 6, *C. eury stomus* Lindholm; 7, *C. maacki maacki* Gerstfeldt; 8, *Gerstfeldtancylus benedictiae*; 9, *G. kotyensis*; 10, *Godlewskia godlewskii* (Dybowski); 11, *Maackia bythiniopsis* (Lindholm); 12, *M. herderiana* (Lindholm); 13, *Megalovalvata baicalensis* (Gerstfeldt); 14, *M. demersa* (Lindholm); 15, *Pseudancylastrum aculiferum*; 16, *P. poberezhnyi*; 17, *P. sibiricum*; 18, *Pseudobaikalia zachwatkini* (Kozhov); 19, *Teratobaikalia ciliata* (Dybowski); 20, другие виды.

G. benedictiae (до 31 экз/м², до 0.023 г/м²). На глубине 3–3.5 м галечно-валунный субстрат сменяется песчано-валунной полосой. Наряду с *G. benedictiae* здесь отмечен *B. boettgerianus*; *G. kotyensis* отсутствует. Численность и биомасса чашечек здесь снижаются (9–13 экз/м², 0.01 г/м²) и составляют 0.9–1.9% суммарной численности гастропод и 0.09–0.2% общей биомассы. Доминирует по-прежнему *G. benedictiae* (до 13 экз/м², до 0.01 г/м²). От 3.5 до 4.8 м следует зона щебнисто-обломочного неокатанного материала с примесью валунов. Толщина слоя осадков уменьшается, и на поверхность террасы местами выходят коренные породы. Здесь отмечено наибольшее количество видов акролоксид: *P. aculiferum*, *P. poberezhnyi*, *P. sibiricum*, *G. kotyensis* и *G. benedictiae*. Численность чашечек здесь достигает 199 экз/м², биомасса – 0.4 г/м² (4.9% от общей численности брюхоногих моллюсков, 0.6% от общей

биомассы). Доминирующий вид – *G. kotyensis* (103 экз/м², 0.223 г/м²), субдоминирующий – *G. benedictiae* (59 экз/м², 0.097 г/м²). С глубины 5 м мелководная платформа переходит в подводный склон. От 5 до 8 м дно скалистое, с наносами чистого песка, акролоксиды здесь отсутствуют. От 8 до 18 метров идут островки гальки на песчаной подстилке. Здесь обнаружено 2 вида: *G. kotyensis* и *G. benedictiae*. Численность чашечек составляет не более 55 экз/м², биомасса – не более 0.05 г/м² (1.8% от общей численности гастропод, 0.06% от общей биомассы). Доминирует *G. benedictiae* (29 экз/м², 0.033 г/м²). И наконец, на глубине 18.5–20 м дно валунно-галечное, здесь также найдено 2 вида чашечек: *P. sibiricum* и *G. kotyensis*. Численность акролоксид составляет 4–8 экз/м², биомасса – 0.027–0.283 г/м² (0.6–1.1% от общей численности гастропод, 0.3–2.1% от общей биомассы). Численность 2-х видов одинакова, по биомассе доминирует *G. kotyensis* (до 0.243 г/м²).

Несмотря на то, что все эндемичные виды байкальских акролоксид являются литофильными, многие из них предпочитают заселять различные микрониши одного и того же субстрата. Виды рода *Pseudancylostium* и подрода *Gerstfeldtancylostium* s. str. поселяются на открытых площадках камней с окатанной поверхностью, тогда как карликовые *Kozhoviancylostium* и *Baicalancylostium* предпочитают расщелины и углубления в твердом субстрате. Близкие по морфологии раковины виды часто предпочитают различные поверхности одного и того же камня (см. п. 2.2.).

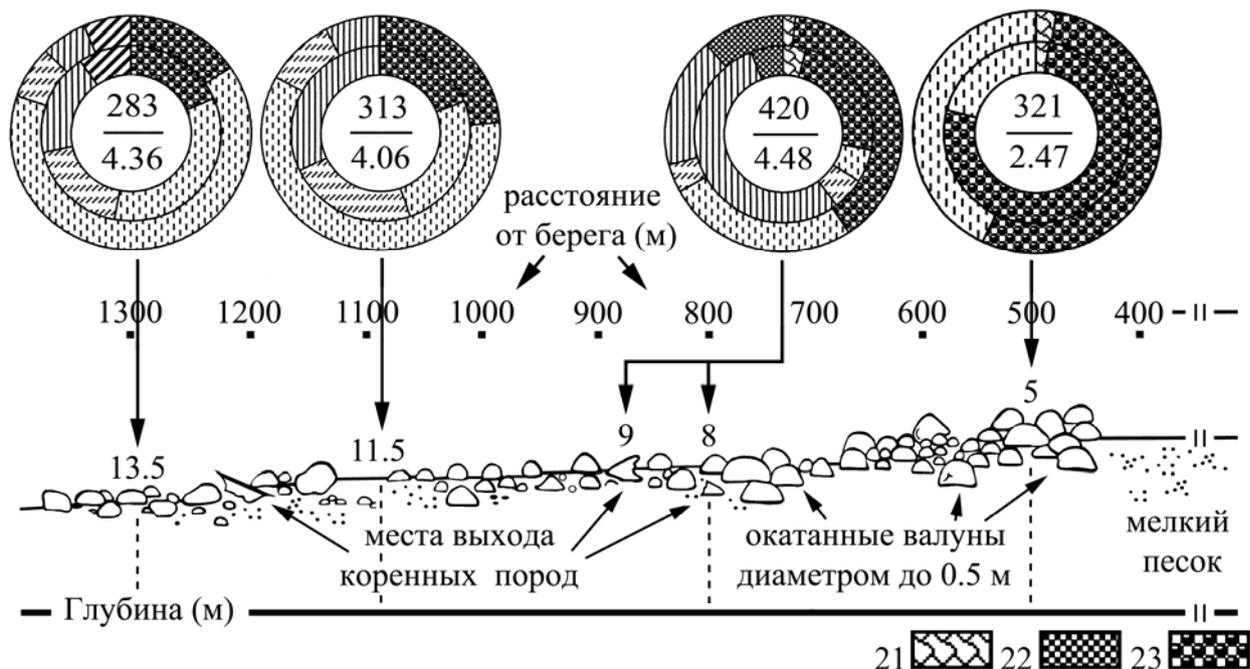


Рисунок 18. Схема распределения акролоксид на профиле у мыса Каткова. 21, *Baicalancylostium njurgonicus*; 22, *Gerstfeldtancylostium capuliformis*; 23, *Pseudancylostium dorogostajskii*. Остальные обозначения см. на Рис. 17.

2.4. Проблемы с идентификацией видов

Из четырех эндемичных для Байкала родов наиболее хорошо изучен род *Gerstfeldtiancylus*. Его виды легко различаются анатомически, а также по форме и скульптуре протоконха. Моллюски не требовательны к содержанию в аквариумах, что позволило охарактеризовать жизненные циклы массовых видов. Для двух легко идентифицируемых по раковине видов рода *Baicalancylus* получены сведения об анатомии и распределении их в Байкале.

Наименее изучен и нуждается в ревизии таксономически богатый род *Pseudancylastrum*. Большинство видов рода характеризуются значительной внутривидовой вариабельностью формы склонов телеоконха и положения вершины раковины, что затрудняет определение моллюсков компараторным методом, традиционно используемым малакологами на Байкале, и делает невозможным проведение количественных исследований. Выборки акролоксид составляют подчас до нескольких сотен экземпляров, собранных на одной станции с одной глубины.

Исследование типовых серий акролоксид (т.е. совокупностей эталонных экземпляров, на основе которых были описаны виды), хранящихся в ЗИН РАН, выявило невозможность использования формы склонов раковины не только для разграничения близких видов, но и, в ряде случаев, даже подродов. Согласно Н.Д. Круглову и Я.И. Старобогатову [1991a], у представителей номинативного подрода задний склон телеоконха “вогнутый под вершиной, а далее слабо вогнутый или прямой”, тогда как у видов подрода *Parancylastrum* – выпуклый. В типовой серии *P. (Pseudancylastrum) aculiferum* имеются экземпляры как со слабо вогнутым задним склоном (паратип № 3), так и с явно выпуклым (голотип и нетиповой экземпляр, собранный к югу от Ушканьих островов, № 5 по каталогу).

Имеющиеся сведения об экологии также недостаточны для разграничения близких по раковине видов рода *Pseudancylastrum*. Несмотря на наличие макро- и микробиотопической дифференциации (максимальные значения численности некоторых видов приходятся на разные типы субстрата, либо на разные поверхности одного и того же камня (см. разделы 1.2., 2.3. и описание экологии видов в таксономическом обзоре), близкие виды могут встречаться и совместно (например, *P. sibiricum* и *P. werestschagini* в бухте Большие Коты, *P. beckmanae* и *P. cornu* у мыса Елохин, *P. sibiricum* и *P. dorogostajskii* у мыса Каткова) [Широкая и др., 2008]. Все виды рода занимают зону литорали и сублиторали (1–40 м). Между видами номинативного подрода отсутствует строгий репродуктивный барьер по периоду размножения. Например, у *P. aculiferum* овипозиция (т.е. откладывание яиц) происходит в апреле, выход молоди – в октябре, у *P. beckmanae* – в июне и декабре, соответственно [Shirokaya, Röpstorf, 2003]. Чашечки *P. werestschagini* откладывают яйца как в апреле, так и в июне, молодь выходит с октября по декабрь. Длительность эмбриогенеза у всех исследованных видов составляет 6 месяцев. Пищевой спектр у мелководных видов примерно одинаков – в содержимом кишечника доминируют бентосные диатомовые водоросли.

По результатам первой крупной ревизии акролоксид Байкала, Я.И. Старобогатовым [1989] был опубликован дихотомический ключ для определения эндемичных видов, основанный на пропорциях и индексах телеоконха. При этом достоверность межвидовых различий не была оценена статистически. Факторный анализ, предпринятый нами [Shirokaya et al., 2003] для близких по морфологии раковины видов, не выявил существенных различий в группе *P. sibiricum*–*P. beckmanae*. Вычисление индексов раковины по промерам типовых экземпляров приводит к ошибочному определению видов. Например, вид *B. laricensis*, согласно ключу, отличается от *B. njurgonicus* удаленностью вершины от переднего края устья в проекции на его продольную ось (La/L): у первого вида значение этого индекса должно быть ≤ 0.70 , у второго – ≥ 0.75 . У экземпляра из Чивыркуйского залива, идентифицированного Я.И. Старобогатовым как *B. laricensis* (№ 2 по систематическому каталогу ЗИН РАН), La/L = 0.88.

Позже нами была предпринята попытка создания политомического определительного ключа [Shirokaya et al., 2003; Shirokaya, Röpstorf, 2004] с привлечением сведений о структуре протоконха, радулы и деталях анатомии акролоксид (число пластинок челюсти, форма латеральных зубов, пропорции частей пищеварительной системы, площадь мышечных аддукторов раковины и др.). Выявлено, что все виды рода *Pseudancylostrem* имеют роговидный протоконх с ретикулярной микроскульптурой. В морфологии радулы различий на видовом уровне также не выявлено: у всех видов латеральные зубы широкие, двузубчатые, число их в поперечном ряду не более семи. Из 14-ти признаков пищеварительной и мускульной систем, у видов *P. sibiricum*, *P. beckmanae* и *P. dorogostajskii* оказались идентичными 11 [Shirokaya, Röpstorf, 2004].

Использование признаков эмбриональной раковины и внутренних органов невозможно для идентификации таких видов как, например, *P. troschei* и *B. laricensis*. При их описании анатомия не была изучена, а в настоящее время у типовых экземпляров, хранящихся в ЗИН РАН, тела либо отсутствуют, либо высушены вместе с раковинами, что делает анатомирование невозможным. У голотипа *B. laricensis* отсутствует протоконх. Отсутствие сведений об анатомии затрудняет выделение неотипов (т.е. экземпляров, выбранных в качестве эталонов взамен утраченных) для видов, раковины типовых экземпляров которых разрушены или деформированы.

На основании анализа около 2000 экземпляров, собранных в различных географических районах Байкала [Широкая и др., 2008], мы можем констатировать, что имеющиеся на сегодняшний день ключи невозможно использовать для идентификации некоторых видов *Pseudancylostrem* и *Baicalancylus*. В отсутствие молекулярно-генетических сведений, мы можем условно объединить виды рода *Pseudancylostrem* в несколько групп, различающихся по степени наклона вершины и смещения ее влево: группы *P. sibiricum*–*P. beckmanae* и *P. olgae*–*P. dybowskii*, характеризующиеся положением вершины ближе к левому краю устья, чем к продольной оси раковины, и группы

P. korotnevi–*P. troschellii*, *P. werestschagini*–*P. poberezhnyi* с вершиной, расположенной ближе к центру устья. К легко диагностируемым видам относятся *P. cornu* с экстремально высокой раковиной ($H/L = 0.90$) и сильно повернутой влево вершиной (угол с продольной осью устья составляет не менее 68°), *P. aculiferum* с вершиной, направленной косо вверх наподобие шипа, и *P. dorogostajskii* с вершиной, загнутой крючком. *Pseudancylastrum irindaense*, голотип которого чрезвычайно сходен с голотипом *P. dorogostajskii*, вероятно, представляет собой результат изменчивости последнего. Из 4-х видов рода *Baicalancylus* легко диагностируемым является лишь *B. kobeltii*, обладающий самой мелкой и высокой раковиной с массивным шишковидным протоконхом. Между остальными тремя видами рода имеется множество переходных форм.

По мнению И.М. Хохуткина и М.В. Винарского [2013], акролоксиды – одна из групп пресноводных легочных моллюсков, для определения которых невозможно создание эффективных дихотомических ключей, основанных на морфологии раковины. Они продемонстрировали это на примере крупных выборок *Acroloxus* из водоемов Урала и Западной Сибири, где, по данным Н.Д. Круглова и Я.И. Старобогатова [1991б] обитают 3 вида чашечек: *Acroloxus lacustris*, *A. oblongus* (Lightfoot) и *A. shadini* Kruglov et Starobogatov. Используя опубликованный ключ, авторы выявили все три вида, конхологические различия между которыми сводятся к двум индексам раковины. Анализ изменчивости телеоконха методом главных компонент не подтвердил видовую самостоятельность *A. oblongus* и *A. shadini*. В качестве дополнительного аргумента авторы приводят экологический критерий – отсутствие расхождения экологических ниш у видов, сосуществующих в одном микробиотопе.

Широкой с соавторами [Shirokaya et al., 2017] разработан новый, комплексный ключ, который содержит сведения о строении эмбриональной и дефинитивной раковины, челюсти, зубов радулы, мускульной системы и копулятивного аппарата. Ключ позволяет идентифицировать все виды и подроды рода *Gerstfeldtiancylus*, а также легко различимые виды и группы видов *Pseudancylastrum* и *Baicalancylus*. Ввиду отсутствия четких отличий в форме раковины и распределении мантийного пигмента, для *Acroloxus* и *Pseudancylastrum* признаки подродов не представлены.

Ниже мы приводим вариант ключа, опубликованный в вышеуказанной работе, как наиболее эффективный для определения байкальских чашечек (см. главу 4).

3. МЕТОДИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ОПРЕДЕЛЕНИЯ АКРОЛОКСИД

Прежде, чем приступить к определению байкальских чашечек, важно знать, что каждый род требует особых *манипуляций с раковиной*. Например, для видов *Acroloxus* и *Gerstfeldtiancylus* наиболее показателен “вид раковины слева”, тогда как для *Pseudancylastrum*, *Frolikhiancylus* и *Baicalancylus* – “вид сзади”. Чтобы добиться нужного ракурса, в первую очередь нужно определить, где у раковины находятся передний и задний края устья. При наличии мягкого тела можно ориентироваться по ротовому отверстию и щупальцам, которые находятся ближе к переднему краю раковины. При отсутствии тела нужно смотреть на положение вершины: у акролоксид она всегда направлена назад, при этом ее положение относительно продольной оси устья может быть либо билатерально симметричным, либо в разной степени смещенным влево. В некоторых случаях источником дополнительной информации является форма устья: передний край должен быть шире заднего. Исключения составляют все виды рода *Gerstfeldtiancylus*, а также несколько видов *Acroloxus* с параллельными боковыми краями устья и *Pseudancylastrum* с округлым устьем.

Далее нужно установить раковину на кусочек размятого пластилина, в котором ногтем или пинцетом продавлена небольшая лунка. Для хрупких раковин вместо пластилина лучше использовать более рыхлую подложку – хорошо просушенный мелкий песок или бисер, в котором раковину можно легко ориентировать мягким пинцетом.

Для сравнения геометрии раковин видов *Pseudancylastrum*, *Frolikhiancylus* либо *Baicalancylus*, эталонный экземпляр следует установить так, чтобы переднезадняя ось раковины и плоскость устья располагались перпендикулярно столику бинокля, т.е. передний край устья должен быть погружен в пластилин. Затем раковину или ее привершинную часть необходимо зарисовать с помощью рисовального аппарата таким образом, чтобы размер рисунка был около 10–15 см. Для сравнения раковин видов *Acroloxus* или *Gerstfeldtiancylus*, нужно положить раковину на правый бок так, чтобы переднезадняя ось была параллельна столику, а плоскость устья перпендикулярна ему. Рисунок следует обвести тушью, чтобы он был хорошо виден сквозь рисовальный аппарат. Этот рисунок можно использовать в качестве шаблона при сравнении с другими раковинами. Другую раковину нужно поместить на столик бинокля в том же положении и добиться совмещения ее вершины с вершиной на заготовленном ранее рисунке (увеличение бинокля должно быть тем же). Затем сравнить, насколько совпали остальные линии раковины. Несовпадение кривых, а тем более невозможность совмещения вершины, говорит о существенных различиях в геометрии раковин. В этом суть компараторного метода Я.И. Старобогатова [Иззатуллаев, Старобогатов, 1984].

Для сравнения параметров и индексов раковин, их нужно измерить по стандартной схеме (Рис. 19: А–Д; обозначения см. в приложении), принятой в малакологической литературе. Все измерения проводятся под биноклем!

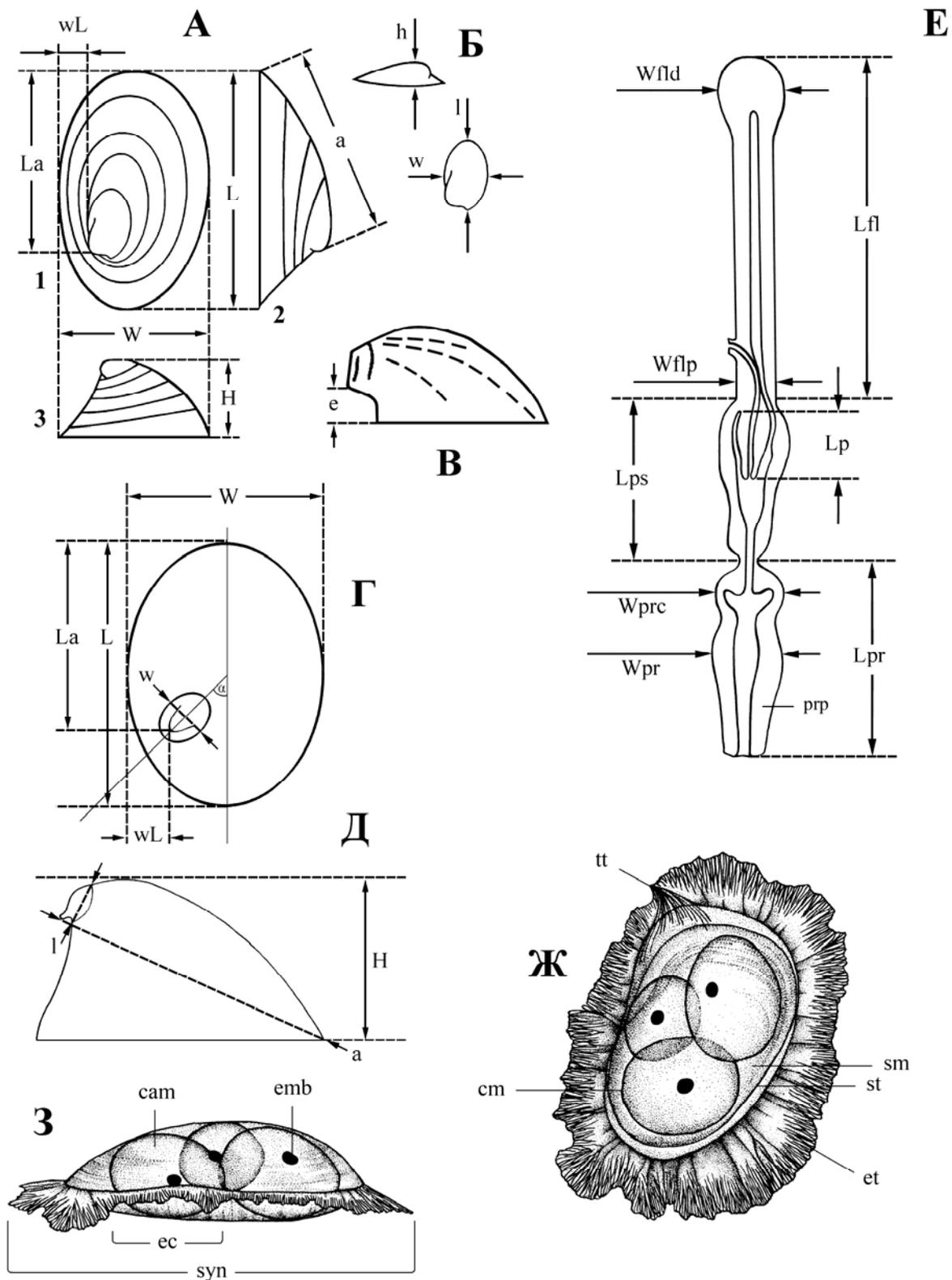


Рисунок 19. А–Е. Схемы промеров колпачковидной раковины и копулятивного аппарата акролоксид. А. Телеоконх *Acroloxus*: 1, дорсально; 2, вид слева; 3, вид сзади. Б. Протоконх *Acroloxus*: сверху – вид слева; внизу – дорсально. В. Телеоконх *Baicalancylus*: вид сзади. Г–Д. Телеоконх *Pseudancylastrum*: Г, дорсально; Д, вид сзади. Е. Копулятивный аппарат *Gerstfeldtiancylus kotyensis*: продольный разрез. Ж–З. Строение яйцевой кладки акролоксид: Ж, дорсально; З, латерально. А – по Круглову и Старобогатову [19916], с изменениями; Б–В – по Широкой с соавт. [Shirokaya et al., 2017]; Г–Д – по Широкой с соавт. [Shirokaya et al., 2003]; Е–З – по Широкой [Shirokaya, 2007], с изменениями.

Длину и ширину устья, а также удаление вершины от переднего и левого краев устья (в проекции на плоскость устья) можно измерить, поставив раковину на строго горизонтальную поверхность устьем вниз. Высоту раковины и хорду максимально длинного склона следует измерять в боковом положении раковины. Определить положение вершины относительно плоскости устья (т.е. ее направление), а также степень смещения вершины от продольной оси раковины позволяет “вид сзади”.

Протоконх у половозрелых особей часто бывает корродированным и в таких случаях его скульптуру разглядеть не удастся даже в сканирующем электронном микроскопе. Если же он остался целым, требуется специальная подготовка раковины для его изучения. Во-первых, ее следует очистить белизной и отмыть в воде. Затем хорошо просушить и наклеить на специальный столик с липкой поверхностью. Далее на поверхность раковины необходимо напылить пленку золота (толщиной в несколько сотых микрометра), но делается это уже профессиональным работником, обслуживающим сканирующий электронный микроскоп, в специальной напылительной установке. Форму протоконха (роговидную либо чашевидную) можно увидеть без применения оптики.

Для исследования **морфологии мышечных аддукторов раковины** никаких особых манипуляций не требуется, кроме удаления раковины. Поверхность аддукторов отличается от остальной поверхности мантии цветом: она выглядит как три светлых отпечатка на темной дорсальной стороне тела животного. В случае, если поверхность тела обесцвечена (например, у видов подрода *Amuracroloxus*), отпечатки аддукторов выглядят желтоватыми либо светло-коричневыми.

Признаки челюсти можно увидеть только на препарате, под микроскопом. Как уже было сказано выше (см. раздел 1.1.), челюсть у акролоксид фрагментарная, состоящая из отдельных тонких чешуек, погруженных в мягкую ткань тела, позади губ. Чтобы увидеть форму пластинок и посчитать их количество, следует скальпелем отделить окологубную часть и без предварительного очищения поместить в каплю жидкости Фора-Берлезе на предметное стекло. Накрывать препарат покровным стеклом и выдерживать в течение 7–10 дней при комнатной температуре для просветления.

Выявить **признаки радулы** можно двумя способами: 1) приготовить препарат на предметном стекле для исследования в световом микроскопе; 2) приготовить препарат на специальном столике для исследования в сканирующем электронном микроскопе. Те признаки, которые мы предлагаем использовать в нашем определителе, легко можно увидеть на препаратах, приготовленных первым способом. Он требует меньше времени. Для этого радулу необходимо извлечь из глотки двумя препаровальными иглами и поместить на предметное стекло в каплю жидкости Фора-Берлезе, затем накрыть покровным стеклом и оставить на 2–4 часа при комнатной температуре. Препарат будет храниться долго, если края покровного стекла обмазать канадским бальзамом.

Если есть необходимость более детальной визуализации каждого зуба, радулу нужно предварительно очистить в слабом растворе белизны, затем тщательно промыть в дистиллированной воде и в течение 2 минут обезвожить 96% раствором этилового спирта. В капле спирта радулу следует перенести на специальный столик с липкой поверхностью, расправить препаровальной иглой и высушить. Дальнейшая подготовка препарата та же, что описана для протоконхов.

Строение копулятивного аппарата хорошо видно на тотальных препаратах. Для их приготовления необходимо извлечь копулятивный орган из тела моллюска целиком с помощью твердого пинцета, предварительно отделив край мантии с правой стороны тела и вскрыв оболочку внутренностного мешка рядом с головой моллюска. Препуциум достаточно плотный. Зажав его пинцетом, можно легко вытянуть остальные части, не повредив их. Объект необходимо погрузить в раствор гематоксилина либо орсеина на 10 минут, затем промыть дистиллированной водой и обезвожить спиртом. Для полного обезвоживания материал следует обработать ксилолом в течение 5 минут, а затем заключить в канадский бальзам. Схема измерения копулятивного аппарата приведена на Рис. 19: Е.

Теперь можно приступить к определению чашечек.

4. КЛЮЧ ДЛЯ ИДЕНТИФИКАЦИИ АКРОЛОКСИД ОЗЕРА БАЙКАЛ

1(4) Раковина щитовидная, сжатая с боков; устье овальное или удлинено-яйцевидное ($W/L \leq 0.60$); инициальная пластинка протоконха каплевидная или овальная род *Acroloxus*

2(3) Раковина со слабым подвершинным вдавлением и почти прямым (или слабо выпуклым) правым склоном; вершина заметно смещена влево от продольной оси раковины, она лежит на границе левой трети ширины устья ($wL/W = 0.32-0.35$) и позади границы задней трети его длины ($La/L \geq 0.75$); устье удлинено-овальное с более широким передним краем; темный пигмент на дорсальной стороне мантии в виде неровного кольца; поверхность синкапсулы с продольной исчерченностью
..... *A. baicalensis* (Рис. 5: 1 А–В, Рис. 9: 1 А–В, 2 А–Б, 3 А–Г)

3(2) Раковина с глубоким подвершинным вдавлением и явно выпуклым правым склоном; вершина мало сдвинута влево от продольной оси раковины ($wL/W = 0.36-0.45$) и лежит впереди границы задней трети длины устья ($La/L \leq 0.74$); передний и задний края устья одинаково закруглены, боковые – почти параллельны друг другу; мантийный пигмент на дорсальной стороне тела собран в две поперечные полосы впереди и позади апекса; поверхность синкапсулы без продольной исчерченности
..... *A. orientalis* (Рис. 5: 2 А–В, Рис. 9: 4 А–В, 5 А–В)

4(1) Раковина колпачковидная, приподнятая; устье широкоовальное или округло-яйцевидное ($W/L \geq 0.70$); инициальная пластинка протоконха округлая.

5(6) Протоконх с ямчатой микроскульптурой; телеоконх и синкапсулы покрыты обрастаниями из нитчатых и палочковидных бактерий; глубина обитания от 95 до 1000 м род *Frolikhiancylus* (единственный вид – *F. frolikhae*, Рис. 3: А–Н, Рис. 6: 1 А–В, Рис. 14: 3 А–В, Рис. 15: А–Б, Рис. 16 В–Г)

6(5) Протоконх с ретикулярной (сетчатой) микроскульптурой; телеоконх и синкапсулы покрыты обрастаниями из диатомовых водорослей (Рис. 16: А–Б); глубина обитания от 1 до 40 м.

7(38) Телеоконх гладкий, только с линиями нарастания; края устья ровные.

8(23) Вершина направлена влево (как часовая стрелка к восьми часам); раковина зеленовато-желтая или желтовато-коричневая; протоконх роговидный; отверстие семявыносящего протока расположено латерально (вершина пениса образована мягкой папиллой) род *Pseudancylastrum*

9(20) Правый склон телеоконха сильно выпуклый; вершина лежит гораздо ближе к левому краю устья, нежели к его центру ($wL/W \leq 0.22$).

10(15) Геометрически вид раковины сзади вписывается в треугольник с узким основанием и высокой, скошенной влево вершиной.

11(12) Вершина раковины располагается над краем устья или с незначительным отступом от него внутрь группа *P. sibiricum* (включая *P. beckmanae*) (Рис. 6: 2 А–В, Рис. 10: 6 А–В, 7 А–В)

12(11) Вершина заметно выступает за контур устья.

13(14) Раковина экстремально высокая ($H/L = 0.80–0.90$); вершина лежит в пределах верхней $1/6–1/5$ высоты раковины; у половозрелых особей угол между вершиной и продольной осью устья составляет не менее 68° *P. cornu* (Рис. 11: 2 А–Ж)

14(13) Раковина относительно высокая ($H/L = 0.57–0.73$); вершина лежит на границе верхней $1/3$ высоты раковины; у половозрелых особей угол между вершиной и продольной осью устья составляет не более 65° группа *P. olgae* (включая *P. dybowskii*) (Рис. 6: 3 А–В, Рис. 10: 8 А–В, Рис. 11: 1 А–Г)

15(10) Геометрически вид раковины сзади вписывается в полукруг.

16(17) Левый склон телеоконха под вершиной резко изогнут, далее прямой или слабо выпуклый; вершина загнута крючком группа *P. dorogostajskii* (включая *P. irindaense*) (Рис. 2: А–Б, Г, Е–Ж, Рис. 7: 2 А–В, Рис. 10: 2 А–В, 3 А–В)

17(16) Левый склон телеоконха абсолютно прямой.

18(19) Раковина довольно низкая ($H/L = 0.40–0.44$, $H/W = 0.48–0.51$); задний склон слабо выпуклый *P. poberezhnyi* (Рис. 7: 1 А–В, Рис. 10: 4 А–В)

19(18) Раковина умеренно высокая ($H/L = 0.44–0.54$, $H/W = 0.65–0.68$); задний склон слабо вогнутый *P. werestschagini* (Рис. 6: 4 А–В, Рис. 10: 5 А–В)

20(9) Правый склон телеоконха слабо выпуклый или прямой; вершина незначительно смещена влево от центра устья ($wL/W \geq 0.25$).

21(22) Привершинное углубление очень сильно выражено, вследствие чего вершина имеет вид шипа, направленного косо вверх *P. aculiferum* (Рис. 6: 6 А–В, Рис. 12: 2 А–Е)

22(21) Привершинное углубление почти незаметно; вершина направлена вниз группа *P. korotnevi* (включая *P. troschelii*) (Рис. 6: 5 А–В, Рис. 10: 1 А–Б, Рис. 12: 1 А–Г)

23(8) Вершина направлена назад; раковина серая или серо-зеленая; протоконх чашевидный; отверстие семявыносящего протока расположено терминально (папилла пениса отсутствует) род *Gerstfeldtiancyclus*

24(31) Раковина крупная, максимальная ширина устья у половозрелых особей не менее 5 мм; флагеллум плавно переходит в мешок пениса подрод *Gerstfeldtiancyclus*

25(26) Задний склон телеоконха слегка выпуклый, протоконх плоский ($H/h = 8.5$); имеются пластинки на дорсальной части челюсти; в шаровидной камере препуциума кроме саркобелума находится хорошо различимый велум; правая половина заднего мышечного аддуктора раковины значительно вытянута и направлена вперед; ее поверхность изогнута в виде арки; экстрасинкапсульная оболочка очень широкая *G. ushunensis* (Рис. 7: 6 А–В, Рис. 13: 3 А–Г, Рис. 19: Ж–З)

26(25) Задний склон телеоконха вогнутый или прямой; протоконх относительно высокий ($H/h = 4-5$); дорсальная часть челюсти лишена пластинок; велум отсутствует; положение заднего аддуктора раковины билатерально симметрично; экстрасинкапсульная оболочка относительно узкая.

27(30) Диаметр инициальной пластинки протоконха не более 0.2 мм, привершинное вдавление выражено слабо или отсутствует; раковина умеренно высокая ($H/L = 0.45-0.65$), передний склон выпуклый; число челюстных пластинок < 70 .

28(29) Количество латеральных зубов в поперечном ряду радулы не более 18, маргинальных – не менее 26; латеральные зубы с широким режущим краем *G. kotyensis* (Рис. 2: В, Д, Рис. 7: 3 А–В, Рис. 13: 4 А–Д, Рис. 19 Е)

29(28) Количество латеральных зубов в поперечном ряду радулы не менее 24, маргинальных – не более 20; латеральные зубы с узким режущим краем *G. renardii* (Рис. 7: 4 А–В, Рис. 13: 1 А–Г)

30(27) Диаметр инициальной пластинки протоконха не менее 0.26 мм, привершинное вдавление хорошо выражено; раковина относительно низкая ($H/L = 0.30-0.47$), передний склон прямой; число челюстных пластинок > 70 *G. roepstorfi* (Рис. 7: 5 А–В, Рис. 13: 2 А–Г)

- 31(24) Раковина маленькая, максимальная ширина устья у половозрелых особей не более 3.5 мм; мешок пениса отделен от флагеллума перетяжкой
..... подрод *Kozhoviancyclus*
- 32(35) Вершина лежит точно над средней линией раковины.
- 33(34) Высота раковины составляет не более 0.55 длины устья, угол между задним склоном и плоскостью устья менее 60°
..... *G. capuliformis* (Рис. 7: 4 А–В, Рис. 13: 6 А–В)
- 34(33) Высота раковины составляет не менее 0.55 длины устья, угол между задним склоном и плоскостью устья более 65°
..... *G. pileolus* (Рис. 8: 6 А–В, Рис. 14: 1 А–В)
- 35(32) Вершина слегка смещена влево, расстояние от инициальной пластинки протоконха до левого края устья составляет не более 0.9 расстояния от инициальной пластинки до правого края устья.
- 36(37) Вершина расположена почти над задним краем устья; задний склон раковины в верхней половине вогнутый, далее прямой
..... *G. porfirievae* (Рис. 8: 5 А–В, Рис. 14: 2 А–В)
- 37(36) Вершина удалена от заднего края устья на 0.1–0.2 его длины (в проекции на плоскость устья); задний склон раковины равномерно вогнутый по всей длине *G. benedictiae* (Рис. 8: 3 А–В, Рис. 13: 5 А–В, Рис. 16 А–Б)
- 38(7) Телеоконх со скульптурой в виде радиально расходящихся ребер; края устья волнистые род *Baicalancyclus*
- 39(40) Протоконх массивный, шишковидный, граненый, относительно высокий ($h/H \geq 2/5$); вершина раковины незначительно смещена влево (угол между вершиной и продольной осью устья составляет не более 40°) и заметно выступает за задний край устья (La/L достигает 1.10); привершинный валик и ребра на раковине выражены слабо, устье округлое
..... *B. kobeltii* (Рис. 8: 2 А–В, Рис. 14: 4 А–Г)
- 40(39) Протоконх маленький, чашевидный, граненый, относительно низкий ($h/H = 1/8-1/4$); вершина раковины заметно смещена влево (угол между вершиной и продольной осью устья составляет не менее 45°) и не достигает заднего края устья ($La/L \leq 0.95$); привершинный валик и ребра на раковине хорошо заметны, устье овальное группа *B. boettgerianus* (включая *B. laricensis* и *B. njurgonicus*) (Рис. 8: 1 А–В, Рис. 14: 5 А–Д, 6 А–Д, 7 А–Е)

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Ананьев Г.С., Леонтьев О.К.** Геоморфология материков и океанов. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1987. – 280 с.
- Андреева С.И., Андреев Н.И., Винарский М.В.** Определитель пресноводных брюхоногих моллюсков Западной Сибири. Ч. I. *Gastropoda: Pulmonata*. Вып. 1. Семейства *Acroloxidae* и *Lymnaeidae*. – Омск, 2010. – 200 с.
- Березкина Г.В.** Сравнительная морфология кладок яиц пресноводных брюхоногих моллюсков (*Gastropoda: Pectinibranchia, Pulmonata*) // Известия Смоленского гос. ун-та. – 2011. – № 2 (14). – С. 19–33.
- Березкина Г.В., Старобогатов Я.И.** Экология размножения и кладки яиц пресноводных легочных моллюсков // Труды Зоологического института АН СССР. – 1988. – Т. 174. – С. 1–308.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К.** Экология. Особи, популяции и сообщества. – М.: Мир, 1989. – Т. 1. – 667 с.; Т. 2. – 477 с.
- Богатов В.В., Затравкин М.Н.** Брюхоногие моллюски пресных и солоноватых вод Дальнего Востока СССР: Определитель. – Владивосток: ДВО АН СССР, 1991. – 172 с.
- Бродский А.К.** Краткий курс общей экологии // Учебное пособие для ВУЗов. – СПб.: Деан, 2000. – 224 с.
- Винарский М.В.** Очерк истории изучения пресноводной малакофауны Сибири (конец XVIII – середина XX вв.) // *Ruthenica*. – 2010. – Vol. 20, No. 1. – P. 45–67.
- Голышкина Р.А.** Моллюски (*Mollusca*) реки Ангары // Известия Биолого-географического научно-исследовательского института при Иркутском государственном университете. – 1967. – Т. 20. – С. 65–94.
- Долгин В.Н., Масленников П.В.** Зоогеографическая характеристика малакофауны бассейна реки Чулым (Среднеобская зоогеографическая провинция) // Вестник ТГПУ. – 2015. – № 2 (155). – С. 128–132.
- Жадин В.И.** Фауна рек и водохранилищ // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. – 1940. – Т. 5, вып. 3–4. – С. 1–992.
- Жадин В.И.** Моллюски пресных и солоноватых вод СССР // Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим институтом АН СССР. – 1952. – Т. 46. – С. 1–376.
- Иванов Д.Л.** Происхождение и ранние этапы эволюционных преобразований радулярного аппарата // Эволюционная морфология моллюсков (Закономерности морфофункциональных перестроек радулярного аппарата) / Ред. О.Л. Россолимо. – М.: Изд-во МГУ, 1990. – С. 5–37.
- Иззатуллаев З.И., Старобогатов Я.И.** Род *Melanopsis* (*Gastropoda, Pectinibranchia*) и его представители, обитающие в водоемах СССР // Зоологический журнал. – 1984. – Т. 63, № 10. – С. 1471–1483.
- Карабанов Е.Б.** Структура подводных ландшафтов // Подводные ландшафты Байкала / Ред. Е.Б. Карабанов и др. – Новосибирск: Наука, 1990. – С. 3–66.

- Кожов М.М.** К познанию фауны Байкала, ее распределения и условий обитания // Известия Биолого-географического научно-исследовательского института при Иркутском государственном университете. – 1931. – Т. 5, вып. 1. – С. 3–163.
- Кожов М.М.** Моллюски озера Байкал // Труды Байкальской лимнологической станции АН СССР. – 1936. – Т. 8. – С. 1–385.
- Кожов М.М.** Биология озера Байкал. – М.: Изд-во АН СССР, 1962. – 315 с.
- Кожов М.М.** Очерки по байкаловедению. – Иркутск: Вост.-Сиб. кн. изд-во, 1972. – 254 с.
- Колпаков Е.В.** Состав и особенности распространения пресноводных брюхоногих моллюсков (*Gastropoda*) на северо-востоке Приморья // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. – 2003. – Вып. 2. – С. 160–164.
- Круглов Н.Д.** Две системы моллюсков семейства прудовиков (*Gastropoda Pulmonata Lymnaeidae*): европейская и российская. Где истина? Часть I. Анализ системы на родовом и подродовом уровнях // Известия Смоленского государственного университета. – 2008. – № 2. – С. 33–50.
- Круглов Н.Д., Старобогатов Я.И.** Копулятивный аппарат байкальских эндемичных акролоксид (*Gastropoda, Pulmonata, Acroloxidae*) // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 1991а. – Т. 96, вып. 6. – С. 82–88.
- Круглов Н.Д., Старобогатов Я.И.** Родовой состав семейства *Acroloxidae* (*Gastropoda, Pulmonata*) и виды рода *Acroloxus*, обитающие в СССР // Зоологический журнал. – 1991б. – Т. 70, № 2. – С. 66–79.
- Круглов Н.Д., Фроленкова О.А.** Сравнительное изучение морфологии яйцевых капсул пресноводных гастропод Европейской части СССР. II. Подкласс *Pulmonata* (*Hydrophila*) // Экология животных Смоленской и сопредельных областей / Ред. И.В. Андриевский и др. – Смоленск: Изд-во Смоленского гос. пед. ин-та, 1980. – С. 49–70.
- Линдгольм В.** Curriculum vitae учен. хранителя З.М. В.А. Линдгольма. – Машинопись, 1928. – СПбФ АРАН, ф. 1, оп. 2, ед. хр. 6. – лл. 52–57.
- Логвиненко Б.М., Старобогатов Я.И.** Тип Моллюски. *Mollusca*. Атлас беспозвоночных Каспийского моря. – М.: Пищевая пром-ть, 1968. – С. 308–385.
- Лочия озера Байкал** / Ред. С.В. Графов и др. – СПб., 1993. – 231 с.
- Максимова Н.В., Мельникова Е.Н., Широкая А.А., Ситникова Т.Я., Тимошкин О.А.** Сезонное и межгодовое распределение брюхоногих моллюсков в трех гидродинамических зонах каменистой литорали озера Байкал // *Ruthenica*. – 2012. – Т. 22, № 1. – С. 1–14.
- Масленников П.В.** Пресноводные моллюски водоемов бассейна реки Чулым (Средняя Обь): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Томск, 2015. – 18 с.
- Мац В.Д., Щербаков Д.Ю., Ефимова И.М.** Позднемеловая–кайнозойская история Байкальской впадины и формирование уникального

- биоразнообразие Байкала // Стратиграфия. Геологическая корреляция. – 2011. – Т. 19, № 4. – С. 40–61.
- Международный кодекс зоологической номенклатуры.** Издание четвертое. Принят Международным союзом биологических наук: Пер. с англ. и фр. – СПб., 2000. – 221 с.
- Миничев Ю.С., Старобогатов Я.И.** Подклассы брюхоногих и их филогенетические отношения // Зоологический журнал. – 1979. – Т. 58, № 3. – С. 293–305.
- Потемкина Т.Г., Потемкин В.Л., Сутурин А.Н., Тимошкин О.А.** Особенности динамики береговой зоны юго-западного побережья озера Байкал // География и природные ресурсы. – 2005. – № 3. – С. 51–56.
- Потиха Е.В., Прозорова Л.А., Колпаков Е.В.** К фауне пресноводных моллюсков Сихотэ-Алинского биосферного заповедника // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. – 2008. – Вып. 4. – С. 134–141.
- Прозорова Л.А.** Морфология кладок брюхоногих моллюсков Приморского края // Труды Зоологического института АН СССР. – 1991а. – Т. 228. – С. 74–109.
- Прозорова Л.А.** Состав и биогеографическая характеристика пресноводных брюхоногих моллюсков Приморского края // Зоологический журнал. – 1991б. – Т. 70, № 9. – С. 54–63.
- Прозорова Л.А.** Тип Mollusca – Моллюски // Дальневосточный морской биосферный заповедник. Биота. Т. 2. / Отв. ред. А.Н. Тюрин. – Владивосток: Дальнаука, 2004. – 848 с.
- Прозорова Л.А.** К видовому составу семейства Acroloxidae (Gastropoda, Pulmonata) на Дальнем Востоке России // Зоологический журнал. – 1996. – Т. 75, № 4. – С. 494–498.
- Прозорова Л.А.** Аннотированный список водных моллюсков бассейна оз. Ханка // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. – 2000. – Т. 4. – С. 10–29.
- Прозорова Л.А., Засыпкина М.О.** Пресноводные моллюски р. Хилок (бассейн р. Селенга, Забайкалье) // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. – 2005. – Вып. 3. – С. 295–301.
- Прозорова Л.А., Старобогатов Я.И.** Новые виды рода *Acroloxus* Beck (Pulmonata, Acroloxidae) из бассейна р. Колымы // Ruthenica. – 1998. – Т. 8, № 1. – С. 39–42.
- Прозорова Л.А., Ситникова Т.Я., Засыпкина М.О., Матафонов П.В., Дулмаа А.** Пресноводные брюхоногие моллюски (Gastropoda) бассейна озера Байкал и прилегающих территорий // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Т. 2, кн. 1 / Отв. ред. О.А. Тимошкин. – Новосибирск: Наука, 2009. – С. 170–188.
- Репсторф П., Ситникова Т., Широкая А.** Новые сведения об экологии брюхоногих моллюсков Байкала // Тезисы докладов и стендовых сообщений Третьей Верещагинской Байкальской конференции,

- Лимнологический институт СО РАН, Иркутск, 22–27 августа 2000 г. – Иркутск: ЗАО “Вост.-Сиб. издат. компания”, 2000. – С. 192–193.
- Саенко Е.М., Богатов В.В., Зайкин Д.В.** О систематическом положении дальневосточных видов *Kunashiria* и *Arsenievinaia* (Bivalvia, Unionidae) // Зоологический журнал. – 2009. – Т. 88, № 11. – С. 1298–1310.
- Ситникова Т.Я.** Результаты исследования кладок эндемичных байкальских моллюсков // Труды Зоологического института АН СССР. – 1991. – Т. 228. – С. 61–73.
- Ситникова Т.Я.** Переднежаберные брюхоногие моллюски (Gastropoda: Prosobranchia) Байкала: морфология, таксономия, биология, формирование фауны: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. – Иркутск, 2004. – 45 с.
- Ситникова Т.Я., Репсторф П.** Эти моллюски живут только в Байкале // Наука из первых рук. – 2004. – Т. 1. – С. 84–98.
- Ситникова Т.Я., Старобогатов Я.И.** Объем и систематический статус группы Architaenioglossa (Gastropoda, Pectinibranchia) // Зоологический журнал. – 1982. – Т. 61, № 6. – С. 831–842.
- Ситникова Т.Я., Старобогатов Я.И., Широкая А.А., Шибанова И.В., Коробкова Н.В., Адов Ф.В.** Брюхоногие моллюски (Gastropoda) // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Т. 1, кн. 2 / Отв. ред. О.А. Тимошкин. – Новосибирск: Наука, 2004. – С. 937–1002.
- Ситникова Т.Я., Широкая А.А., Максимова Н.В., Ханаев И.В., Слугина З.В., Тимошкин О.А.** Распределение брюхоногих моллюсков в каменистой литорали озера Байкал // Гидробиологический журнал. – 2010. – Т. 46, № 1. – С. 3–20.
- Стадниченко А.П.** Прудовиковые и чашечковые (Lymnaeidae, Acroloxidae) Украины. – Киев: Центр учебной литературы, 2004. – 327 с.
- Старобогатов Я.И.** К построению системы пресноводных легочных моллюсков // Моллюски и их роль в биоценозах и формировании фаун / Ред. Я.И. Старобогатов // Труды Зоологического института АН СССР. – 1967. – Т. 42. – С. 280–304.
- Старобогатов Я.И.** Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов. – Л.: Наука, 1970. – 371 с.
- Старобогатов Я.И.** Моллюски семейства Acroloxidae Байкала // Черви, моллюски, членистоногие (Серия “Фауна Байкала”) / Ред. А.А. Линевич. – Новосибирск: Наука, 1989. – С. 45–75.
- Старобогатов Я.И., Прозорова Л.А., Богатов В.В., Саенко Е.М.** Моллюски // Определитель пресноводных беспозвоночных России. Т. 6 (Моллюски, полихеты, немертины) / Ред. С.Я. Цалолихин. – СПб.: Наука, 2004. – С. 9–491.
- Тахтеев В.В., Окунева Г.Л., Провиз В.И., Репсторф П., Ситникова Т.Я., Адов Ф.В., Шубенков С.Г., Салия С.Н.** К характеристике донной фауны и сообществ зообентоса Северного Байкала в районе Байкало-

- Ленского заповедника // Исследования водных экосистем Восточной Сибири. – Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 2000. – С. 21–41.
- Тимошкин О.А., Иванов В.Г., Оболкин В.А., Шерстянкин П.П.** Динамика температуры воды Байкала в районе междисциплинарного полигона у мыса Берёзовый по данным непрерывного измерения с помощью датчиков by onset stowaway tidbit loggers // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Т. 2, кн. 1 / Отв. ред. О.А. Тимошкин. – Новосибирск: Наука, 2009. – С. 731–759.
- Хохуткин И.М., Винарский М.В.** Моллюски Урала и прилегающих территорий. Семейства Acroloxidae, Physidae, Planorbidae (Gastropoda, Pulmonata, Lymnaeiformes). Ч. 2. Екатеринбург: Гощицкий, 2013. – 184 с.
- Цихон-Луканина Е.А.** Трофология водных моллюсков. – М.: Наука, 1987. – 176 с.
- Черемнов А.Д.** Пресноводные моллюски бассейна верхнего течения реки Енисей: Дис. ... канд. биол. наук. – Томск, 1972. – 332 с.
- Широкая А.А.** Байкальские эндемичные моллюски семейства Acroloxidae (Gastropoda: Pulmonata): Морфология, таксономия, распределение и формирование фауны: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – СПб., 2005. – 28 с.
- Широкая А.А., Максимова Н.В., Ситникова Т.Я.** Распределение моллюсков семейства Acroloxidae (Gastropoda, Pulmonata) в озере Байкал // Зоологический журнал. – 2008. – Т. 87, № 5. – С. 532–546.
- Ясаманов Н.А.** Популярная палеогеография. – Москва: Недра, 1985. – 136 с.
- Adov F.V., Takhteev V.V., Roepstorff P.** Molluscs of Baikal-Lena Nature Reserve (Northern Baikal) // Abstracts of the World Congress of Malacology, Smithsonian Institution, Washington, DC, 25–30 July 1998. – Chicago: Unitas Malacologica, 1998. – P. 6.
- Albrecht C., Shirokaya A.A., Prozorova L.A., Ellis B.K., Wilke T.** Evolution and biogeography of ancient freshwater pulmonate gastropods: the limpet family Acroloxidae (Hygrophila) // Abstracts of the World Congress of Malacology, Antwerp, 15–20 July 2007. – Antwerp: Unitas Malacologica, 2007. – P. 2–4.
- Basch P.F.** A review of the recent freshwater limpet snails of North America (Mollusca: Pulmonata) // Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College. – 1963. – Vol. 129, No. 8. – P. 399–461.
- Berg K.** On the oxygen consumption of Ancyliidae (Gastropoda) from an ecological point of view // Hydrobiologia. – 1952. – Vol. 4. – P. 225–267.
- Bole J.** Rodova *Ancylus* O.F. Müll. in *Acroloxus* Beck (Gastropoda, Basommatophora) v podzemeljskih vodah Jugoslavije // Slovenska Akademija znanosti in umetnosti, razred za prirodoslovne in medicinske vede, classis 4, Razprave dissertations. – 1965. – Vol. 8. – P. 157–175.
- Bondesen P.** A comparative morphological-biological analysis of the egg capsules of freshwater pulmonate gastropods // Natura Jutlandica. – 1950. – Vol. 3. – P. 1–208.

- Boss K.J.** Mollusca // Synopsis and classification of living organisms / Ed. S.P. Parker. – New York: McGraw Hill Book Company, 1982. – P. 945–1166.
- Bouchet P., Rocroi J.-P.** Classification and nomenclator of gastropod families // Malacologia. – 2005. – Vol. 47, No. 1–2. – P. 1–397.
- Bouchet P., Rocroi J.-P., Hausdorf B., Kaim A., Kano Ya., Nützel A., Parkhaev P., Schrödl M., Strong E.E.** Revised classification, nomenclator and typification of gastropod and monoplacophoran families // Malacologia. – 2017. – Vol. 61, No. 1–2. – P. 1–526.
- Bourguignat J.R.** Notice sur le genre *Ancylus*, suivie d'une catalogue synonymique des espèces de ce genre // Journal de Conchyliologie. – 1853. – Vol. 4. – P. 55–66, 169–203.
- Brusina S.** Iconographia Molluscorum Fossilium in tellure tertiaria Hungariae, Croatiae, Slavoniae, Dalmatiae, Bosniae, Herzegovinae, Serbiae and Bulgariae inventorum. – Agram: Officina Societatis Typographicae, 1902. – 42 p.
- Bryce G.W.** Rediscovery of the limpet, *Acroloxus coloradensis* (Basommatophora: Acroloxidae), in Colorado // Nautilus. – 1970. – Vol. 83, No. 3. – P. 105–108.
- Burch J.B.** Some cytological aspects of *Acroloxus lacustris* (Linnaeus), with a discussion of systematics in freshwater limpets // American Malacological Union Annual Reports. – 1961. – Vol. 28. – P. 15–16.
- Burch J.B.** Cytotaxonomic studies of freshwater limpets (Gastropoda: Basommatophora). I. The European lake limpet, *Acroloxus lacustris* // Malacologia. – 1962. – Vol. 1, No. 1. – P. 55–72.
- Burch J.B.** North American Freshwater snails. – Hamburg, Michigan: Malacological Publications, 1989. – 365 p.
- Burch J.B., Patterson C.M.** Cytotaxonomic studies of freshwater limpets (Gastropoda: Basommatophora). II. The New Zealand river limpet *Latia neritoides* // Malacologia. – 1963. – Vol. 1, No. 2. – P. 313–319.
- Clarke A.H.** On *Acroloxus coloradensis* (Henderson) (Gastropoda, Basommatophora) in Eastern Canada // Publications in Zoology. – 1970. – Vol. 2. – P. 1–13.
- Clarke A.H.** The freshwater molluscs of the Canadian interior basin // Malacologia. – 1973. – Vol. 13, No. 1–2. – P. 261–265, 476–477.
- Clessin S.** Die Familie der Ancylinen. In Abbildungen nach der Natur mit Beschreibungen // Systematisches Conchylien-Cabinet von Martini und Chemnitz. – 1882. – B. 1, H. 6. – S. 1–80.
- Dance S.P.** A history of shell collecting. – Leiden: E.J. Brill – Dr. W. Backhuys, 1986. – 230 p.
- Dayrat B., Conrad M., Balayan S., White T.R., Albrecht C., Golding R. et al.** Phylogenetic relationships and evolution of pulmonate gastropods (Mollusca): new insights from increased taxon sampling // Molecular Phylogenetics and Evolution. – 2011. – Vol. 59. – P. 425–37.

- Demian E.S.** Comparative morphological studies on the buccal mass of the Lymnaeacea // Meddelanden från Göteborgs musei zoologiska avdelning. – 1962. – B. 134. – P. 1–30.
- Dillon R.T.** The ecology of freshwater molluscs. – United Kingdom: Cambridge University Press, 2000. – 509 p.
- Dybowski W.** Die Gasteropoden-Fauna des Baikal-Sees, anatomisch und systematisch bearbeitet // Mémoires de l'Académie impériale des sciences de St-Pétersbourg. – 1875. – B. 22, H. 8. – S. 1–73.
- Dybowski W.** Ein Beitrag zur Kenntnis der im Baikal-See lebenden *Ancylus*-Arten // Bulletin de la Société impériale des naturalistes de Moscou. – 1884. – B. 60. – S. 145–159.
- Dybowski W.** Beschreibung einer neuen sibirischen *Ancylus*-Art // Sitzungsberichte der naturforschenden Gesellschaft der Universität Dorpat. – 1885. – B. 188. – S. 312–315.
- Dybowski B.** Supplément a la faune des mollusques du Lac Baikal // Imprimerie de l'Académie impériale des sciences, St-Pétersbourg. – 1910. – Vol. 9, No. 12. – P. 1–6.
- Dybowski W.** Mollusken aus der Uferregion des Baikalsees // Annuaire du Musée Zoologique de l'Académie Impériale des Sciences de St-Pétersbourg. – 1913. – B. 17. – S. 123–143.
- Ellis B. K., Marnell L., Anderson M.A., Stanford J.A., Albrecht C., Wilke T.** Status and ecology of a glacial relict mollusk, the Rocky Mountain capshell limpet (*Acroloxus coloradensis*), in relation to the Limnology of Lost Lake, Glacier National Park, Montana (USA) // Open File Report 186-05. Prepared for National Park Service, Glacier National Park, West Glacier, Montana by Flathead Lake Biological Station, The University of Montana, Polson, Montana, 2004. – 63 p.
- Gerstfeldt G.** Über Land- und Süßwasser- Mollusken Sibiriens und des Amur-Gebietes // Mémoires des Savants étrangers. – 1859. – B. 9. – S. 507–548.
- Glöer P., Pešić V.** The freshwater snails (Gastropoda) of Iran, with descriptions of two new genera and eight new species // ZooKeys. – 2012. – Vol. 219. – P. 11–61.
- Gottschick F.** Aus dem Tertiärbecken von Steinheim a. A. // Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg. – 1911. – B. 67. – S. 496–534.
- Herrmannsen A.N.** Indicis generum malacozoorum primordia. I. – Cassellis: Sumptibus, Typis Theodori Fischeri, 1846. – 637 S.
- Holznagel W.E., Colgan D.J., Lydeard C.** Pulmonate phylogeny based on 28S rRNA gene sequences: A framework for discussing habitat transitions and character transformation // Molecular Phylogenetics and Evolution. – 2010. – Vol. 57. – P. 1017–1025.

- Hubendick B.** The Ancyliidae of Lake Ochrid and their bearing on intralacustrine speciation // Proceedings of the Zoological Society of London. – 1960. – Vol. 133, No. 1. – P. 497–529.
- Hubendick B.** Faunistic review of the Ancyliidae of Lake Ochrid // Arhiv Bioloških Nauka / Archives des Sciences Biologiques. – 1961. – Vol. 13, No. 3–4. – P. 89–97.
- Hubendick B.** Studies on *Acroloxus* (Moll. Basomm.) // Goteborgs Kungliga Vetenskaps-och Vitterhets-Samhallets Handlingar (6, Ser. B). – 1962. – B. 9, N:o 2. – P. 1–68.
- Hubendick B.** A note on *Acroloxus coloradensis* (Henderson) // Journal of Conchology. – 1969a. – Vol. 107, No. 3. – P. 109–118.
- Hubendick B.** The Baikal limpets and their phylogenetic status // Archiv für Molluskenkunde. – 1969b. – B. 99, H. 1–2. – S. 55–67.
- Hubendick B.** The European fresh-water limpets (Ancyliidae and Acroloxidae) // Informations la Société Belge Malacologie. – 1972. – Vol. 1, No. 8–9. – P. 109–126.
- Hubendick B.** Systematics and comparative morphology of the Basommatophora // Pulmonates: systematics, evolution and ecology / Eds. V. Fretter, J. Peake. – London: Academic Press 2A, 1978. – 47 p.
- Hunter W.R.** On the growth of the fresh-water limpet, *Ancylus fluviatilis* Müller // Proceedings of the Zoological Society of London. – 1953. – Vol. 123, No. 3. – P. 623–636.
- Klussmann-Kolb A., Dinapoli A., Kuhn K., Streit B., Albrecht C.** From sea to land and beyond – new insights into the evolution of euthyneuran Gastropoda (Mollusca) // BMC Evolutionary Biology. – 2008. – Vol. 8. – P. 57.
- Kozhova O.M., Erbaeva E.A.** Dispersal of Baikalian species outside Baikal // Lake Baikal: evolution and biodiversity / Eds. O.M. Kozhova, L.R. Izmest'eva. – Leiden: Backhuys Publishers, 1998. – P. 202–208.
- Lehmann R.** Die lebenden Schnecken und Muscheln der Umgegend Stettins und in Pommern mit besonderer Berücksichtigung ihres anatomischen Baues. – Cassel: Theodor Fischer, 1873. – 328 S.
- Lightfoot J.** An Account of Some Minute British Shells, Either not Duly Observed, or Totally Unnoticed by Authors. In a Letter to Sir Joseph Banks, Bart. P. R. S. by the Rev. John Lightfoot, M. A. F. R. S. // Philosophical Transactions of the Royal Society of London. – 1786. – Vol. 76. – P. 160–170.
- Lindholm W.A.** Die Mollusken des Baikal-Sees (Gastropoda et Pelecypoda) // Wissenschaftliche Ergebnisse einer zoologischen Expedition nach dem Baikal-See unter Leitung des Professors Alexis Korotneff in den Jahren 1900–1902. – 1909. – B. 4. – S. 1–104.
- Mann K.H.** Use of the Allen curve method for calculation benthic production // “A manual on methods for the assessment of productivity in fresh waters” /

- Eds. W.T. Edmondson, G.G. Winberg. – IBP handbook No. 17. – Oxford and Edinburgh: Blackwell Science Publishers, 1971. – P. 160–165.
- Mats V.D., Perepelova T.I.** A new perspective on evolution of the Baikal Rift // *Geoscience Frontiers*. – 2011. – Vol. 2. – P. 349–365.
- Morton J.E.** The evolution of the Ellobiidae with a discussion on the origin of the Pulmonata // *Proceedings of the Zoological Society of London*. – 1955. – Vol. 125, No. 1. – P. 127–162.
- Mozley A.** Preliminary list of the Mollusca of Jasper Park, Alberta // *Nautilus*. – 1926. – Vol. 40. – P. 53–56.
- Nakashizuka T., Stork N.** Biodiversity Research Methods: IBOY in Western Pacific and Asia. – Japan–Australia: Kyoto University Press and Trans Pacific Press, 2002. – 216 p.
- Natarajan R., Burch J.B.** Chromosomes of some Archaeopulmonata (Mollusca: Basommatophora) // *International Journal of Cytology*. – 1966. – Vol. 31, No. 2. – P. 109–116.
- Nordsieck H.** Phylogeny and system of the Pulmonata (Gastropoda) // *Archiv für Molluskenkunde*. – 1990. – B. 121, H. 1–6. – S. 31–52.
- Ostrovskaya R.M., Sayarova N.S., Shirokaya A.A., Sitnikova T.Ya.** The elements of karyotype instability in representatives of Baikalian malacofauna // Abstracts of the Conference “Mollusks of the Northeastern Asia and Northern Pacific: Biodiversity, Ecology, Biogeography and Faunal History”, Institute of Marine Biology FEB RAS, Vladivostok, 4–6 October 2004. – Vladivostok: Dalnauka, 2004. – P. 106–107.
- Økland J.** Lakes and Snails: Environment and Gastropoda in 1500 Norwegian lakes, ponds and rivers. – Oegstgeest: U.B.S. / Dr. W. Backhuys, 1990. – P. 248–251.
- Patterson C.M., Burch J.B.** Chromosomes of pulmonate molluscs // *Pulmonates: systematics, evolution and ecology* / Eds. V. Fretter V., J. Peake. – New York: London Academic Press 2A, 1978. – P. 171–217.
- Paul A.J., Clifford H.F.** *Acroloxus coloradensis* (Henderson), a rare North American freshwater limpet // *Nautilus*. – 1991. – Vol. 105, No. 4. – P. 173–174.
- Pavlović P.S.** Građa za poznavanje tercijara u Staroj Srbiji // *Annales Géologiques de la Péninsule Balkanique*. – 1903. – Vol. 6, No. 1. – P. 155–189.
- Pelseneer P.** Études sur des Gastropodes pulmonés // *Mémoires de l'Académie royale des sciences, des lettres et des beaux-arts de Belgique*. – 1901. – Vol. 54. – P. 1–76.
- Pietsch T.W., Bogatov V.V., Storozhenko S.Yu. et al.** Biodiversity and biogeography of Sakhalin Island // *Flora and fauna of North-West Pacific Islands (Materials of International Kuril Island and International Sakhalin Island Projects)* / Eds. V.V. Bogatov et al. – Vladivostok: Dalnauka, 2012. – P. 11–78.

- Prozorova L.A.** *Acroloxus* Beck (Pulmonata, Acroloxidae) from Hokkaido – new genus and family of freshwater molluscs for Japan // *Ruthenica*. – 2010. – Vol. 20, No. 1. – P. 41–44.
- Prozorova L.A., Kolpakov E.V.** Distributional patterns of the freshwater molluscs in the North East Primorye (Southern Russian Far East, Primorye Territory) // Abstracts of the Conference “Mollusks of the Northeastern Asia and Northern Pacific: Biodiversity, Ecology, Biogeography and Faunal History”, Institute of Marine Biology FEB RAS, Vladivostok, 4–6 October 2004. – Vladivostok: Dalnauka, 2004. – P. 121–123.
- Reuss A.E., Meyer H.V.** Beschreibung der fossilen Ostracoden und Mollusken der tertiären Süßwasserschichten des nördlichen Böhmens // *Palaeontographica*. – 1849. – B. 2. – S. 16–42.
- Riebesell J.F., Thrasher T.L., Bazzi A., Kovalak W.P.** Habitat characteristics of Rocky Mountain (Colorado) populations of *Acroloxus coloradensis* // *American Malacological Bulletin*. – 2001. – Vol. 16, No. 1–2. – P. 33–40.
- Röpstorf P., Riedel F.** Deep-water gastropods endemic to Lake Baikal – an SEM study on protoconchs and radulae // *Journal of Conchology*. – 2004. – Vol. 38, No. 3. – P. 253–282.
- Röpstorf P., Sitnikova T.Ya., Timoshkin O.A., Pomazkina G.V.** Observations on stomach contents, food uptake and feeding strategies of endemic Baikalian gastropods // *Berliner Paläobiologische Abhandlungen*. – 2003. – B. 4. – S. 157–181.
- Russell R.H., Brunson R.B.** *Acroloxus coloradensis* from Montana // *Nautilus*. – 1967. – Vol. 81, No. 1. – P. 33.
- Schütt H., Kavuşan G.** Mollusken der miozänen Süßwasserablagerungen in der Umgebung von Harmancik bei Kütahya-Bursa in Nordwestanatolien // *Archiv für Molluskenkunde*. – 1984. – B. 114, H. 4–6. – S. 217–229.
- Shirokaya A.A.** Post-embryonal growth and feeding of Baikal endemic limpets (Gastropoda, Pulmonata, Acroloxidae) // *Berliner Paläobiologische Abhandlungen*. – 2003. – B. 2. – S. 104–105.
- Shirokaya A.A.** A new species of *Gerstfeldtiancylus* Starobogatov, 1989 (Pulmonata: Basommatophora: Acroloxidae) from Lake Baikal // *Zootaxa*. – 2007. – Vol. 1466. – P. 55–67.
- Shirokaya A.A., Röpstorf P.** Morphology of syncapsules and the duration of embryogeny of Baikalian endemic limpets (Gastropoda, Pulmonata, Acroloxidae) // *Berliner Paläobiologische Abhandlungen*. – 2003. – B. 4. – S. 183–192.
- Shirokaya A.A., Röpstorf P.** Morphology of alimentary system and shell adductor muscles in some species of endemic Baikalian Acroloxidae (Pulmonata, Basommatophora) // *Ruthenica*. – 2004. – Vol. 14, No. 1. – P. 57–70.
- Shirokaya A.A., Röpstorf P., Sitnikova T.Ya.** Morphology of the protoconch, adult shell and radula of some species of endemic Baikalian Acroloxidae (Pulmonata, Basommatophora) // *Ruthenica*. – 2003. – Vol. 13, No. 2. – P. 115–138.

- Shirokaya A., Kebapçı U., Hauffe T., Albrecht C.** Unrecognized biodiversity in an old lake: a new species of *Acroloxus* Beck, 1837 (Pulmonata, Hygrophila, Acroloxidae) from Lake Eğirdir, Turkey // *Zoosystematics and Evolution*. – 2012. – Vol. 88, No. 2. – P. 159–170.
- Shirokaya A.A., Prozorova L.A., Sitnikova T.Ya., Matafonov D.V., Albrecht C.** Limpets of the genus *Acroloxus* (Gastropoda: Pulmonata: Acroloxidae) in Lake Baikal: taxonomy, shell morphology, distribution, origin // Abstracts of the International Symposium “Speciation in Ancient Lakes” (SIAL 5), PSI Hydrobiological Institute Ohrid, Ohrid, 7–11 September 2009. – Ohrid: Kosta Abras, 2009. – P. 107–109.
- Shirokaya A.A., Prozorova L.A., Sitnikova T.Ya., Matafonov D.V., Albrecht C.** Fauna and shell morphology of limpets of the genus *Acroloxus* Beck (Gastropoda: Pulmonata: Acroloxidae), living in Lake Baikal (with notes on Transbaikalia limpets) // *Ruthenica*. – 2011. – Vol. 21, No. 1. – P. 73–80.
- Shirokaya A.A., Sitnikova T.Ya., Kijashko P.V., Shydlovskyy I.V., Prozorova L.A., Yamamuro M.** A review of the Lake Baikal limpets, family Acroloxidae Thiele, 1931 (Mollusca: Pulmonata: Hygrophila), based on type specimens, with keys to the genera // *Archiv für Molluskenkunde*. – 2017. – B. 146, H. 1. – S. 9–64.
- Sitnikova T.Ya.** Endemic gastropod distribution in Baikal // *Hydrobiologia*. – 2006. – Vol. 568 (Suppl. 1). – P. 207–211.
- Sitnikova T.Ya., Shirokaya A.A.** New data on deep water Baikal limpets found in hydrothermal vents and oil-seeps // *Archiv für Molluskenkunde*. – 2013. – B. 142, H. 2. – S. 257–278.
- Sitnikova T.Ya., Fialkov V.A., Starobogatov Ya.I.** Gastropoda from underwater hydrothermal vent of Baikal Lake // *Ruthenica*. – 1993. – Vol. 3, No. 2. – P. 133–136.
- Stelbrink B., Shirokaya A.A., Föller K., Wilke T., Albrecht C.** Origin and diversification of Lake Ohrid’s endemic acroloxid limpets: the role of geography and ecology // *BMC Evolutionary Biology*. – 2016. – Vol. 16. – P. 273.
- Stelbrink B., Shirokaya A.A., Clewing C., Sitnikova T.Ya., Prozorova L.A., Albrecht C.** Conquest of the deep, old and cold: an exceptional limpet radiation in Lake Baikal // *Biology Letters*. – 2015. – Vol. 11. – 20150321.
- Taylor D.W.** Late Cenozoic molluscan faunas from the High Plains // *Geological Survey Professional Paper*. – 1960. – Vol. 337. – P. 1–94.
- Taylor D.W., Sohl N.F.** An outline of gastropod classification // *Malacologia*. – 1962. – Vol. 1, No. 1. – P. 7–32.
- Thiele J.** *Handbuch der Systematischen Weichtierkunde*. Jena: Gustav Fischer, 1929–1931. – B. 1, H. 1. – S. 1–376, B. 1, H. 2. – S. 377–778.
- Tillier S.** Relationships of gymnomorph gastropods (Mollusca: Gastropoda) // *Zoological Journal of Linnean Society*. – 1984. – Vol. 82. – P. 345–362.
- Timoshkin O.A., Suturin A.N., Maximova N.V., Semiturkina N.A., Galkin A.N., Kulikova N.N., Khanaev I.V., Ropstorf P.** Rock preferences and microdistribution peculiarities of Porifera and Gastropoda in the shallow litto-

ral zone of lake Baikal (East Siberia) as evidenced by underwater macrophotograph analysis // Berliner Paläobiologische Abhandlungen. – 2003. – B. 4. – S. 193–200.

Vaught K.C. A classification of the Living Mollusca. – Melbourne: American malacologists, 1989. – 195 p.

Vinarski M.V., Kantor Y.I. Analytical catalogue of fresh and brackish water molluscs of Russia and adjacent countries. – Moscow: A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of RAS, 2016. – 544 p.

Walker B. New species of North American Ancyliidae and Lancidae // University of Michigan, Occasional Papers of the Museum of Zoology. – 1925. – No. 165. – P. 1–13.

Westerlund C.A. Fauna der in der Paläarktischen Region (Europa, Kaukasien, Sibirien, Turan, Persien, Kurdistan, Armenien, Mesopotamien, Kleinasien, Syrien, Arabien, Egypten, Tripolis, Tunisien, Algerien und Marocco) lebenden Binnenconchylien. V. Fam. Succineidae, Auriculidae, Limnaeidae, Cyclostomidae und Hydrocenidae. – Lund: Hakan Ohlsson's Buchdruckerei, 1885. – S. 135–140.

Zemskaya T.I., Sitnikova T.Ya., Kiyashko S.I., Kalmychkov G.V., Pogodava T.V., Mekhanikova I.V., Naumova T.V., Shubenkova O.V., Chernitsina S.M., Kotsar O.V., Chernyaev E.S., Khlystov O.M. Faunal communities at sites of gas- and oil-bearing fluids in Lake Baikal // GeoMarine Letters. – 2012. – Vol. 32, No. 5–6. – P. 437–451.

Zilch A. Gastropoda. Teil 2. Euthyneura // Handbuch der Paläozoologie. – 1959–1960. – B. 6, H. 2. – S. 1–834.

ПРИЛОЖЕНИЕ

1. Словарь терминов

(составлен на основе трудов Кожова [1962], Старобогатова [1967], Миничева, Старобогатова [1979], Ситниковой, Старобогатова [1982], Ясаманова [1985], Ананьева, Леонтьева [1987], Березкиной, Старобогатова [1988], Бигон и др. [1989], Иванова [1990], Бродского [2000], Стадниченко [2004], Круглова [2008]; Березкиной [2011]; Хохуткина, Винарского [2013], Хубендика [Humbendick, 1962], Широкой, Репсторфа [Shirokaya, Röpstorf, 2003] и Международного кодекса зоологической номенклатуры [2000]).

Абиссаль – зона наибольших морских глубин (свыше 3000 метров). Для озера Байкал, согласно большинству опубликованных работ по его вертикальному зонированию, – это глубины свыше 250–500 метров.

Автогамия – самооплодотворение. Характерно для многих пресноводных легочных моллюсков, являющихся гермафродитами. Даже имея возможность получить сперму партнера (**аллосперму**), большинство особей некоторых видов размножаются *автогамно*.

Аддукторы – замыкающие мышцы *раковины* или мышцы-пригибатели; являются производными мантийной мускулатуры.

Аллогамия – перекрестное оплодотворение. Сочетание *авто-* и *аллогамии* имеет важное адаптивное значение, облегчая pulmonатам образование устойчивых популяций в новых местах обитания.

Антропоген (четвертичный период) – современный этап истории развития Земли, третий геологический период *кайнозойской эры* (см. *кайнозой*). Начался 2.588 млн лет назад и продолжается по сей день. В нем сформировалось большинство современных форм рельефа, произошла серия крупных оледенений.

Белковая железа – элемент половой системы, образованный *проксимальными* участками *паллиального гонодукта*; состоит из фолликулов, собранных в компактное тело. Развивается из *эктодермальных зачатков* (см. *эктодерма*). Из секретов *белковой железы* складывается содержимое (*матрикс*) *яйцевых капсул*.

Белковый матрикс яйцевой капсулы – *перивителлиновая жидкость*, являющаяся одной из *третичных оболочек* кладок пресноводных гастропод. У pulmonат продуцентом *матрикса* является *белковая железа*; объединение яйцеклеток и *перивителлиновой жидкости* у большинства семейств происходит в начальной части *паллиального гонодукта* – *квадривии*. У многих жаберных моллюсков *белковый матрикс* выделяет *капсульная железа*, и все дальнейшие этапы формирования *яйцевой капсулы* происходят в ее полости. *Матрикс* содержит полисахариды и белки, необходимые для завершения эмбрионального развития; содержание питательных веществ в нем согласуется как с продолжительностью развития молоди, так и с осмотическими условиями среды.

Белковый матрикс синкапсулы – относится к *третичным оболочкам* кладок пресноводных пульмонат и жаберных моллюсков-вальватид (затворок). Выделяется железами *дистальной части яйцевода*: у легочных гастропод – *нидаментальной железой*, у затворок – *вентральным участком капсульной железы*. Выполняет трофическую функцию (активно поедается молодыми особями перед выходом из кладки) и, в некоторых случаях, опорную (фиксирует положение *яйцевых капсул* внутри кладки за счет повышенной вязкости).

Билатерально симметричное положение – положение объекта, при котором обе его половины зеркально симметричны относительно единственной плоскости симметрии (в контексте нашей работы, относительно продольной оси *раковины*).

Биогеоценоз – однородный участок земной поверхности с определенным составом живых (см. *биоценоз*) и косных (почвенный покров и водный режим, микроклимат и т.д.) компонентов и динамическим взаимодействием между ними (обмен веществом и энергией).

Биотоп – относительно однородный по абиотическим факторам среды участок геопространства (суши или водоёма), занятый определённым *биоценозом*. Характерный для данного *биотопа* комплекс условий определяет видовой состав обитающих здесь организмов.

Биоценоз – совокупность *популяций* всех видов живых организмов, населяющих определенную географическую территорию, отличающуюся от других соседних территорий по химическому составу почв, вод, а также по ряду физических показателей.

Буккальная масса (глотка) – мускулистое расширение передней кишки, снабженное аппаратом для добывания и размельчения пищи (*челюсть, одонтофор, радула*) и принимающее протоки *слюнных желез*.

Бурсальный отдел половой системы – часть женского полового тракта, представленная у пульмонат *семяприемником*. Развивается из *эктодермальных зачатков* (см. *эктодерма*).

Велум – наружная кольцевая мышечная складка *препуциума*, отграничивающая последний от *мешка пениса*; расположена внутри *шаровидной камеры препуциума*. Обеспечивает определенную фиксацию спаривающихся партнеров по отношению друг к другу.

Вентральный – нижний, брюшной.

Висцеральная масса (внутренностный мешок) – совокупность внутренних органов, расположенных в туловище брюхоногих моллюсков.

Вторичная (фолликулярная) оболочка яйцеклетки – оболочка, которой яйцеклетка покрывается в *гонаде*; является продуктом жизнедеятельности окружающих фолликулярных клеток, располагающихся вокруг яйца в виде однослойного цилиндрического эпителия. Образуется у всех пресноводных пульмонат, но не у всех представителей класса *Gastropoda*. Обеспечивает защиту и питание растущих ооцитов.

Вторичноводные моллюски – моллюски, предки которых сначала перешли от обитания в водной среде на сушу, а затем снова вернулись в водную

среду. Дышат атмосферным воздухом с помощью *легкого*. Если воздушное дыхание невозможно, полость *легкого* заполняется водой, и оно начинает функционировать как жабра.

Вторичноротые животные – многоклеточные животные (иглокожие и хордовые), у которых положение **окончательного (дефинитивного) рта** не зависит от положения **первичного рта (бластопора)**.

Гаметы – репродуктивные (половые) клетки, имеющие **гаплоидный** (одинарный) набор хромосом. При слиянии двух *гамет* в половом процессе образуется **зигота**, развивающаяся в особь или группу особей с наследственными признаками обоих родительских организмов.

Ганглии – совокупность нервных клеток, составляющих нервные узлы или центры.

Гепатопанкреас (пищеварительная железа или “печень”) – объемистый орган, построенный по типу сложной железы и образованный за счет эпителия средней кишки. Выполняет как железистую функцию (выделение пищеварительных ферментов в полость кишечника), так и функцию абсорбции полностью переваренной пищи.

Гермафродитный проток – длинная и узкая трубка *мезодермального происхождения* (см. *мезодерма*), являющаяся частью *гонадиального отдела половой системы*. Берет свое начало от *гонады* и на уровне переднего конца желудка впадает в *паллиальный гонодукт*, который у большинства пресноводных пульмонат с самого начала разделен на мужской и женский протоки. Исключение составляют семейства *Acroloxiidae*, *Chiliniidae* Н. Adams et A. Adams и *Latiidae*, у которых он разделяется лишь перед *простатой* либо после нее. *Проксимальный* и *дистальный* участки *гермафродитного протока* выстланы ресничным эпителием и служат только для транспортировки *гамет*; центральная часть, кроме ресничных клеток, содержит железистые и служит временным хранилищем зрелых сперматозоидов.

Голарктика (Голарктическая область) – крупнейший биогеографический регион, выделяемый во флористическом и фаунистическом районировании. Охватывает большую часть Северного полушария. Южная граница *Голарктики* проходит по северу Мексики, островам Кабо-Верде, северному краю пустыни Сахара, Аравийскому полуострову, Гималаям, югу Китая, Тайваню и Японии.

Голотип – единственный экземпляр (*номенклатурный тип*), на котором в первоначальной публикации был основан новый *номинальный таксон* видовой группы (т.е. эталонный экземпляр, по которому описан вид или подвид).

Гонада (гермафродитная железа, овотестис) – непарная половая железа *мезодермального происхождения* (см. *мезодерма*), расположенная во *внутренностном мешке* (см. *висцеральная масса*). Составлена неправильными округлыми дивертикулами (у *Acroloxus* их до 20), глубоко погруженными в ткань *гепатопанкреаса*; стенки дивертикулов образованы однослойным зародышевым эпителием, лежащим на базальной

мембране и слое соединительной ткани. Дивертикулы впадают в тонкие гонадиальные протоки, а последние – в *гермафродитный проток*. *Гонада* является частью *гонадиального отдела половой системы*.

Гонадиальный отдел половой системы – часть репродуктивной системы, составленная *гонадой*, *гермафродитным протоком* и *семенными пузырьками*. Развивается из зачатков *мезодермы*.

Гонодукт – половые пути, в образовании которых у пульмонат принимают участие *гонадиальный*, *паллиальный*, *бурсальный* и *цефалоподиальный отделы*. Развитие их половой системы идет независимо от реноперикардальной закладки, *ренальный отдел* отсутствует. Начальной частью *гонодукта* является *гермафродитный проток*.

Дивергенция – расхождение признаков и свойств у первоначально близких групп организмов в ходе эволюции.

Дистальный – отдаленный от центра, периферический.

Дорсальный – верхний, тыльный, спинной.

Инициальная пластинка протоконха – начальная часть эмбриональной раковины моллюсков, лишенная скульптуры; выделяется *мантией*. У байкальских акролоксид формируется внутри *синкапсулы*, на 3–4 месяце эмбрионального развития. Ее размеры могут использоваться для определения близких по форме телеоконха видов (например, в роде *Gerstfeldtiancylus*).

Интестинальный – кишечный, расположенный со стороны кишечника.

Кайнозой (кайнозойская эра) – текущая эра геологической истории Земли. Началась 66.0 млн лет назад и продолжается до сих пор. В *кайнозое* континенты приобрели свое современное очертание.

Капсульная железа – железистый орган в дистальной части *яйцевода* жаберных гастропод, выстланный высоким призматическим железистым эпителием. Участвует в образовании яйцевых кладок: выделяет *белковый матрикс яйцевой капсулы (перивителлиновую жидкость)*, формирует тонкую *внутреннюю капсульную мембрану* (см. *третичная оболочка яйцеклетки I порядка*) и толстую внешнюю стенку кладки. Благодаря мышечным усилиям стенок *капсульной железы* происходит оформление *яйцевой капсулы* в виде шара и выведение ее наружу.

Квадривий – начальная часть *паллиального гонодукта* у большинства семейств пресноводных пульмонат, от которой отходят *семяпровод* и *яйцевод*. В *квадривий* открываются *гермафродитный проток*, выводной проток *белковой железы* и короткий трубчатый *оплодотворительный карман* (или *оплодотворительная камера*).

Коллостиль – тяж из соединительной ткани, залегающий в просвете трубки *радулярного влагалища* (см. *мешок радулы*); препятствует сминанию зоны формирования радулярной ленты при движениях *радулы*. У легочных моллюсков его образование связано с деградацией и выселением клеток *супрарадулярного эпителия* в зоне его контакта с эпителием пищевода.

Колумеллярный мускул – специализированный дорсо-вентральный мышечный пучок, идущий от *раковины* к ноге и обеспечивающий втягивание тела в полость *раковины*. Характерен лишь для класса *Gastropoda*. У акролоксид разделен на 3 самостоятельных – два передних и один задний. Проходит в ногу, образуя большую ее часть, при этом волокна передних мышечных *аддукторов* проходят в ноге в поперечном направлении, а заднего – в продольном.

Конвергенция (схождение, сближение) – эволюционное сходство между неродственными группами организмов.

Конхологические признаки – признаки *раковины* (от лат. *concha* – раковина).

Копулятивный аппарат (пениальный комплекс) – часть мужского полового тракта, относящаяся к *цефалоподiallyному отделу половой системы*; у сидячеглазых улиток дифференцируется из самостоятельного *эктодермального зачатка* (см. *эктодерма*). Состоит из четырех частей: *предпениального рукава (препуциума)*, совокупительного органа (*пениса*), одевающего пенис *мешка* и его *железистого придатка (флагеллула)*. У акролоксид находится в правой половине тела, на границе между головой и туловищем.

Копуляция – спаривание. У пульмонат выделяют несколько типов *копуляции*: **“раздельнополая” копуляция** – один из моллюсков выступает как “самец”, второй – как “самка”; **реципрокная одновременная копуляция** – каждый из двух копулирующих моллюсков ведет себя в одно и то же время как “самец” и как “самка”; **реципрокная неодновременная копуляция** – вначале один из двух моллюсков выступает как “самец”, а другой – как “самка”, затем (без паузы) они меняются ролями; **копуляция цепочкой** – спаривание 3–7 особей, соединяющихся в виде цепочки: один крайний моллюск выступает как “самец”, другой крайний – как “самка”; средние выступают одновременно и “самкой”, и “самцом”. Учитывая, что все Pulmonata – гермафродиты, понятия “самец” и “самка” основаны только на поведении моллюсков: “самец” – особь, отдающая сперму, “самка” – особь, принимающая ее.

Лакунарная кровеносная система – не замкнутая (или открытого типа), в которой система кровеносных сосудов местами прерывается, и кровь движется по участкам полости тела – **синусам** и **лакунам**.

Латеральный – боковой.

Латеральные зубы (промежуточные, боковые) – *радулярные зубы*, расположенные медиально от внешнего продольного сгиба *радулярной мембраны* (т.е. по обе стороны от *рахидального зуба*).

Легкое – орган воздушного и водного дыхания пульмонат, заменивший утраченную **первичную жабру (ктенидий)**. Представляет собой полость между краем *мантии* и стенкой тела, потолок которой пронизан кровеносными сосудами – разветвлениями легочной вены. Легочная полость открывается наружу через **дыхательное отверстие (пневмостом)**. У некоторых семейств ему предшествует подвижный **дыхательный си-**

фон, слизистый секрет которого увлажняет стенки полости *легкого*. У пульмонат, населяющих глубокие водоемы или бурные реки, полость *легкого* заполнена водой, и оно функционирует как жабра. Ранее считалось, что *легкое Pulmonata* полностью гомологично *мантийной полости* других моллюсков. На самом деле, гомологами являются лишь *супранухальная (надзатылочная)* и *метапневмостомальная полости*. Легочная полость – эволюционное новоприобретение. В процессе органогенеза зачаток *легкого* появляется в виде впячивания кожных покровов еще до образования *мантийной полости*.

Лектотип – один из синтипов, обозначенный после установления номинального вида или подвида как его единственный *номенклатурный типовой экземпляр*.

Лиман – мелководный залив при впадении реки в море; является частью акватории моря. Образуется при затоплении морем равнинных рек и может быть открытым либо отделенным от моря полосой суши. Уровень солености воды *лимана* ниже, чем воды моря, но выше, чем воды реки.

Литораль (приливно-отливная зона) – в океанологии, участок берега, который затопляется морской водой во время прилива и осушается во время отлива. *Литоралью* называют также дно морских водоемов до глубин 40–50 метров (нижняя граница действия волн). Для озера Байкал, согласно большинству опубликованных работ по его вертикальному зонированию, – это глубины от 0 до 5–20 метров.

Мандибулярные тензоры – челюстные мышцы-напрягатели.

Мантийная полость – полость между *мантией* и поверхностью *внутреннего мешка*, сообщающаяся с наружной средой. В ней помещается так называемый **мантийный комплекс органов**: у пульмонат это *легкое*, орган химического чувства (осфрадий), однопредсердное сердце в *перикарде*, который сообщается с единственной (правой) почкой, мочеточник и задняя кишка с анусом. Сюда же открывается и половое отверстие.

Мантия (эпанча) – складка кожи *эктодермального происхождения* (см. *эктодерма*), одевающая туловище моллюска. В большинстве случаев *мантия* выделяет в виде защитного приспособления разнообразно устроенную *раковину* из органического вещества с отложением известковых солей.

Маргинальные зубы (краевые) – *радулярные зубы*, расположенные латерально от внешнего продольного сгиба *радулярной мембраны* (т.е. между последним (внешним) *латеральным зубом* и боковым краем *радулярной ленты*).

Матка – расширенная часть *яйцевода*. Под этим термином у пресноводных пульмонат часто подразумевают комплекс из *нидаментальной железы*, *матки* и *провагины*.

Мезодерма – средний зародышевый листок у многоклеточных животных (кроме губок и кишечнополостных). Располагается между *эктодермой* и *энтодермой*. *Мезодерма* формирует большую часть мускулатуры,

выстилку *вторичной полости тела* (см. *целом*), органы кровеносной, выделительной и половой систем, у позвоночных и иглокожих – внутренний скелет.

Мезозой (мезозойская эра) – геологическая эра, которая продолжалась от 251.902 ± 0.024 млн лет назад до 66.0 млн лет назад. Эра тектонической, климатической и эволюционной активности, во время которой произошло формирование основных контуров современных материков и горообразование на периферии Тихого, Атлантического и Индийского океанов.

Мел (меловой период) – последний и самый продолжительный период *мезозойской эры* (см. *мезозой*). Начался 145.0 млн лет назад, закончился 66.0 млн лет назад. Период продолжения раскола материков и удаления их друг от друга, а также образования гигантских островов к югу от экватора.

Мембранобласты – клетки, залегающие в терминальной части *радулярного влагалища* (см. *мешок радулы*); из них формируется *радулярная мембрана*.

Метанневмомальная полость – участок *мантимальной полости* легочных моллюсков, находящийся позади дыхательного отверстия (**пневмомоста**) в непосредственной близости от выделительной поры.

Мешок пениса – часть *пениального комплекса*, в котором находится совокупительный орган (пенис). Имеет довольно мощные стенки, образованные несколькими слоями кольцевых и продольных мышц. Содержит железистые клетки, обращенные в полость *мешка*, особенно много их на границе с *препуциумом*. Является частью *цефалоподиального отдела половой системы*. Развивается из *эктодермальных зачатков* (см. *эктодерма*).

Мешок радулы или радулярное влагалище – *эктодермальное* глоточное выпячивание (дивертикул), выстланное однослойным цилиндрическим эпителием; служит для формирования радулярной ленты. Обычно свернуто в трубку, “разрезанную” вдоль средней линии на *дорсальной* стороне, в просвете которой залегает *коллостиль*. Радулярная лента залегает между *дорсальным* и *вентральным* слоями эпителия. В терминальной части *влагалища*, рядом с областью пролиферации (деления) эпителиальных клеток, залегают клетки, формирующие собственно *радулу* – *одонтобласты* и *мембранобласты*.

Миксоплоидия – форма **клеточного мозаицизма**, наличие у одной особи клеток с различным уровнем ploидности (за исключением “сосуществования” в одном организме **диплоидных соматических** и **гаплоидных генеративных клеток**).

Митохондриальный геном – гены, локализованные в митохондриях (органоидах эукариотических клеток). Гены, закодированные в митохондриальной ДНК, относятся к группе **плазмагенов**, расположенных вне ядра (вне хромосомы).

Монотипия – положение, которое возникает, если автор устанавливает номинальный род или подрод для единственного таксономического вида, который он обозначает пригодным названием (номинальный вид с таким названием является **типовым видом по монотипии**), или если автор основывает *номинальный таксон видовой группы* на единственном экземпляре, но не обозначает его определенно как *голотип*.

Неарктика (Неарктическая область) – один из крупнейших биогеографических регионов Земли, входящий в состав *Голарктики*. Охватывает Северную Америку (на юг до 26–27-й параллели), острова Алеутские и Ванкувер (в Тихом океане), Ньюфаундленд, Гренландию и Бермудские (в Атлантике), а также высокогорья Мексики.

Неоген (неогеновый период) – второй геологический период *кайнозойской эры* (см. *кайнозой*). Начался 23.03 млн лет назад, закончился 2.58 млн лет назад. Для *неогена* характерна сильная вулканическая деятельность; в этот период окончательно сформировалась альпийская складчатая система, завершилось образование высочайших горных хребтов. Наступившее в конце *неогена* похолодание привело к оледенению в горных районах.

Неотип – единственный экземпляр, обозначенный в качестве *номенклатурного типа* (эталона) для вида или подвида в случае утраты или разрушения *голотипа*, *лектотипа*, *синтипов* или ранее обозначенного *неотипа*. Рекомендуется выбирать *неотип* из хорошо сохранившихся *паратипов* или *паралектотипов*, а при их отсутствии – из новых экземпляров, собранных в *типовом местонахождении*.

Нидаментальная железа (слизистая или скорлуповая железа) – элемент половой системы, образованный многочисленными дольками, стенки которых выстланы железистыми клетками; располагается в медиальном участке *яйцевода* и участвует в формировании оболочек *яйцевых капсул* и *синкапсул*. Развивается из зачатков *эктодермы*.

Номенклатурный тип – *типовой род*, *типовой вид*, *голотип*, *лектотип*, серия *синтипов* или *неотип*, который обеспечивает объективный справочный эталон, по которому может быть определено применение названия таксона.

Номинальный таксон – таксон любого ранга, обозначенный пригодным названием (например, *Mollusca*, *Acroloxus*). Каждый *номинальный таксон* в группе семейства, родовой и видовой группах основан на *номенклатурном типе*.

Овипозиция – размещение яйцевой массы на том или ином субстрате (иногда здесь же образуются дополнительные структурные элементы кладки).

Одонтобласти – клетки, залегающие в терминальной части *радулярного влагалища*; из них формируются тела зубов *радулы*.

Одонтофор (“язык”) – внутренний опорный “скелет” *радулярного аппарата*, состоящий из субрадулярных “хрящей”, соединительной ткани и сложной радулярной мускулатуры; вдается в полость *глотки* от ее брюшной стенки; его передний конец направлен в сторону ротовой

полости, а задний погружен в *радулярное влагалище* (см. *мешок радулы*).

Палеарктика (Палеарктическая область) – биогеографический регион Земли, входящий в состав *Голарктики*. Охватывает всю Европу, запад Северной Африки (до южного края пустыни Сахара), Переднюю Азию (кроме юго-востока), Центральную Азию (нагорье Тибет, Синцзян-Уйгурский автономный район КНР, пустыня Гоби) и весь север Азии, исключая бассейны Амура и рек южнее хребта Джугджур. В состав области не входят Байкал и Каспий, а также *лиманы* и *эстуарии* крупных рек, впадающих в Черное и Азовское моря. Возникновение *Палеарктической области* датируется *палеогеном*.

Палеоген – первый геологический период *кайнозойской эры* (см. *кайнозой*), начавшийся 66.0 млн лет назад и закончившийся 23.03 млн лет назад. Первая половина *палеогена* характеризуется ровным тропическим климатом, вторая – континентальным, с появлением ледяных шапок на полюсах.

Паллиальный отдел половой системы (паллиальный гонодукт) – часть половой системы моллюсков, связанная в своем происхождении с *мантией*, и содержащая несколько желез, обеспечивающих нормальную функцию половых продуктов. У *Hydrophila* мужской отдел *паллиального гонодукта* представлен *простатой*, переходящей далее в *семяпровод*; женский отдел – *овидуктом* (см. *яйцевод*) и его придаточными железами. *Паллиальный гонодукт* формируется либо в дне *мантийной полости* (у легочных и заднежаберных⁸ брюхоногих моллюсков), либо в ее крыше (у переднежаберных гастропод).

Паралектотип – каждый экземпляр из бывшей серии *синтипов*, оставшийся после обозначения *лектотипа*.

Паратип – каждый экземпляр *типовой серии*, кроме *голотипа*.

Первичная (вителлиновая) оболочка яйцеклетки – модифицированная клеточная оболочка, которой яйцеклетка покрывается непосредственно в *гонаде*. Яйцо само образует ее на своей поверхности.

Первичная полость тела (схизоцель) – пространство между внутренними органами у некоторых многоклеточных животных. В отличие от *вторичной полости тела* (см. *целом*), не имеет собственной эпителиальной выстилки (стенки) и ограничена окружающими тканями и органами.

Первичноводные моллюски – моллюски, предки которых никогда не покидали водной среды. Дышат жабрами.

⁸ Термины “заднежаберные” и “переднежаберные” мы употребляем как описательно-анатомические. Принятые до конца XX столетия названия подклассов *Prosobranchia* Milne-Edwards и *Opisthobranchia* Milne-Edwards класса *Gastropoda* в настоящее время не являются пригодными, поскольку обе группы оказались полифилетическими (т.е. состоящими из неродственных таксонов, сходство которых конвергентно).

Первичноротые животные – ряд групп беспозвоночных животных (например, черви, мягкотелые и др.), у которых **первичный рот (бластопор)** образует рот взрослой формы.

Первоначальное обозначение – обозначение *номенклатурного типа номинального таксона* при установлении этого таксона.

Перикард(ий) – тонкостенная окологердечная сумка, представляющая собой производное *вторичной полости тела (целома)*.

Пилорический желудок – трубчатый отдел желудка со складчатыми стенками, в который открываются двумя широкими отверстиями протоки *гепатопанкреаса*. На границе между *пилорическим желудком* и кишечником имеется слепой отросток желудка – *пилорический цекум* (см. *цекум*). В отличие от всех впереди лежащих отделов пищеварительной системы, имеющих *эктодермальное* происхождение, *пилорический отдел желудка* – *энтодермальный*.

Пилястры – две мышечные складки, проходящие вдоль *препуциума* по его внутренней поверхности; образованы двумя слоями – наружным (слоем кольцевых мышц) и внутренним (продольных); пронизаны кровеносными сосудами и **лакунами**. Поверхность *пилястров* выстлана мерцательным эпителием, под которым залегают многочисленные одноклеточные железы.

Плейстоцен – эпоха *четвертичного периода* (см. *антропоген*) *кайнозойской эры* (см. *кайнозой*), начавшаяся 2.588 млн лет назад и закончившаяся 0.0117 млн лет назад. Характерная особенность *плейстоцена* – серия оледенений, чередовавшихся с межледниковыми периодами, во время которых уровень мирового океана поднимался. В *плейстоцене* Антарктический ледяной щит обрел современные очертания.

Плиоцен – эпоха *неогенового периода* (см. *неоген*), начавшаяся 5.333 млн лет назад и закончившаяся 2.588 млн лет назад. В Северном полушарии продолжалось изменение климата в сторону аридизации и похолодания: возник Гренландский ледниковый щит и началось оледенение на континентах; расширилось оледенение Южного полушария.

Подвершинное вдавление – углубление либо уплощение на заднем или задне-левом склоне *телеоконха* акролоксид. Видоспецифичный признак, использующийся при составлении определительных ключей.

Популяция – совокупность живущих на определенной территории особей одного вида со специфическими чертами строения, физиологии и поведения, скрещивающихся друг с другом, и дающих плодовитое потомство. В узком смысле слова термин используют, когда говорят о конкретной внутривидовой группировке, населяющей определенный *биогеоценоз*. В широком – для обозначения обособленных групп вида, независимо от того, какую территорию они занимают и какую генетическую информацию несут. В *популяциях* проявляются все формы связей, характерные для межвидовых отношений – от *взаимовыгодных* до *конкурентных* и *антагонистических*. *Популяция* выступает первой надорганизменной биологической макросистемой; ее приспособитель-

ные возможности значительно выше, чем у составляющих ее индивидов.

Последующее обозначение – обозначение номенклатурного типа номинального таксона, опубликованное после установления этого таксона (например, обозначение типового вида рода после опубликования родового названия).

Препуциум (предпениальный рукав) – часть копулятивного аппарата (чаще всего цилиндрической формы), одним концом соединяющаяся с мешком пениса, другим (свободным) – открывающаяся наружу через мужское половое отверстие, расположенное с правой стороны тела, на границе между головой и туловищем. Функционирует как присоска, обеспечивающая определенную фиксацию спаривающихся партнеров по отношению друг к другу.

Привершиноое вдавление – углубление либо уплощение на переднем или передне-правом склоне телеоконха акролоксид. Видоспецифичный признак, использующийся при составлении определительных ключей.

Провагина (влагалище) – короткая трубка, расширенная на проксимальном конце и суженная на дистальном; ее полость выстлана складчатым железистым эпителием, в покровах содержится небольшое количество черного пигмента. Открывается женским половым отверстием с правой стороны тела на уровне 1/2 длины ноги. Проксимальная часть провагины недалеко от женского полового отверстия принимает проток семяприемника.

Проксимальный – расположенный ближе к центру, ближайший к месту прикрепления (если речь идет о копулятивном аппарате акролоксид, центром которого является пениальный мешок, то проксимальным концом железистого придатка либо препуциума является место соединения с мешком пениса; противоположный (свободный) конец считается дистальным; проксимальным концом самого пениального мешка является место расположения основания пениса, т.е. часть, примыкающая к флагеллуму; дистальным концом мешок соединяется с препуциумом).

Простата – железистый орган эктодермального происхождения (см. эктодерма), имеющий фолликулярное строение, элемент мужской части паллиального гонодукта. Секреты простаты активизируют оплодотворительную способность сперматозоидов.

Протерандрия – особенность гермафродитизма, при которой мужской отдел половой системы развивается заметно быстрее женского. Зрелые мужские половые клетки также появляются ранее женских.

Протоконх – эмбриональная раковина или верхушечная часть дефинитивной раковины (см. телеоконх) моллюсков.

Профундаль – часть озера, для которой характерна значительная глубина и отсутствие волновых движений и ветрового перемешивания. Дно, как правило, илистое. Термин обычно употребляется для неглубоководных озер. Для оз. Байкал профундаль выделяют не все авторы. М.М. Кожов [1962] выделил переходную зону – супраабиссаль с диапазоном глу-

бин 70–250 м. Согласно большинству других работ по вертикальному зонированию Байкала, *профундаль* охватывает глубины 50/100–300 метров.

Псевдобранх (адаптивная жабра) – выросты кожи, более или менее густо пронизанные кровеносными сосудами. Этот орган развивается у моллюсков с редуцированной легочной полостью, в том числе, у чашечковых. Задняя часть их тела под *мантией* покрыта дополнительной складкой кожи, на которой расположено анальное отверстие. Находящийся непосредственно за ним участок представляет собой листовидный *псевдобранх*, который иннервируется так же, как и правый **ктений** (**первичная жабра**) гребнежаберных моллюсков. Дыхание с помощью *адаптивной жабры* является разновидностью **кожного дыхания**.

Радула (терка) – совокупность большого числа отдельных кутикулярных зубов различной формы, расположенных рядами на *радулярной мембране*. Служит для соскребания корма с субстрата и перетирания его. Радула постоянно формируется на заднем конце и разрушается на переднем. По способу укладки *радулярной мембраны* внутри *радулярного влагалища*, принято выделять несколько основных типов *радулы*: **артрогlossная** – радула с 4 или 3 (в случае отсутствия *рахидального зуба*) продольными сгибами *радулярной мембраны*; **докогlossная** – радула без продольных сгибов *радулярной мембраны*; **мусивогlossная** – радула с 2 или 1 (опять же, в случае утраты *рахидального зуба*) продольными сгибами *радулярной мембраны*. Каждый из этих типов включает в себя несколько подтипов.

Радулярная мембрана – склеропротеиновая (хитиновая) лента, на которой располагаются соскребающие пищу пластинки – *зубы*.

Радулярный аппарат – орган добычи и переработки пищи у моллюсков; состоит из *одонтофора*, *радулярного влагалища* и собственно *радулы*.

Радулярный зуб – кутикулярное образование на *радулярной мембране*, состоящее из базальной пластинки, тела и коронки (у моллюсков эти три элемента не всегда выражены в полном составе).

Радулярный сегмент – набор *зубов* поперечного ряда *радулы*.

Раковина – наружный скелет моллюска, выполняющий защитную и опорную функции. К нему крепятся мышцы, которые позволяют животному управлять телом. Возникает за счет секреторной деятельности эпителия наружной стороны *мантии*. Стенка *раковины* трехслойная. Наружный слой (**периостракум**) – роговой, состоит из органического вещества **конхиолина**, в котором преобладают белки. Он защищает *раковину* от губительного воздействия химических веществ, содержащихся в воде. Средний слой (**остракум**) – фарфоровый, сложен известковыми пластинками, ориентированными перпендикулярно поверхности *раковины*. Внутренний слой (**гипоостракум**) – перламутровый, в котором известковые пластинки чередуются с конхиолиновыми и лежат параллельно поверхности *раковины*. Форма *раковины* может быть очень раз-

нообразной: плоскоспиральной, турбоспиральной, кубаревидной, колпачковидной и т.д.

Рахидальный зуб – *центральный (срединный) зуб* в поперечном ряду *радулы*; образуется либо в результате слияния двух инициальных (закладывающихся первыми) зубов, либо вследствие их неразделения (в случае закладывания их в виде единой пластинки).

Ренальный отдел половой системы – часть репродуктивной системы, у низших брюхоногих моллюсков представленная правой почкой, выполняющей две функции: экскреторную и функцию выведения половых продуктов. Такая половая система открывается наружу первичным (*ренальным*) половым отверстием. В ходе эволюции наблюдается постепенное замещение *ренального* и *бурсального отделов паллиального*, и почка, редуцируясь, превращается в дистальную часть полового протока. Среди переднежаберных гастропод у самцов без замкнутого *паллиального семяпровода* почка формирует весь выводной проток, а у самок – участок *гонодукта* от места отхождения гоноперикардиального протока до первичного полового отверстия. У низших заднежаберных моллюсков *ренальный отдел* представлен левой почкой, видоизмененной в *семяприемник*. У высших заднежаберных *ренальный отдел* представлен лишь коротким *гонадиальным* протоком. Половой аппарат большинства Pulmonata отличается отсутствием *ренального отдела* и развивается независимо от *реноперикардиальной* закладки.

Реноперикардиальный проток – канал, посредством которого полость почки сообщается с околосоудочной сумкой.

Ретракторы – мышцы, за счет которых происходит втягивание или сокращение.

Рецентный – современный, ныне живущий (антоним – вымерший, ископаемый).

Саркобелум – внутренняя кольцевая мышечная складка *препуциума*, ограничивающая последний от *мешка пениса*; расположена внутри *шаровидной камеры препуциума*; обеспечивает определенную фиксацию спаривающихся партнеров по отношению друг к другу.

Семенные пузырьки – выпячивания боковой стенки *гермафродитного протока* в его средней части, высланные изнутри кубическим мерцательным эпителием. Формируются у половозрелых моллюсков; в них накапливаются мужские половые продукты (сперма).

Семявыносящий проток (семяпровод) – длинная тонкая трубка *эктодермального происхождения* (см. *эктодерма*), которая берет начало от *простаты* и вблизи женского полового отверстия погружается в покровы тела; в них доходит до мужского полового отверстия, где выходит из мышечной ткани и впадает в *копулятивный аппарат*.

Семяприемник (сперматека) – часть женского полового тракта, относящаяся к *бурсальному отделу половой системы*, возникающая в результате обособления участка *мантийной полости*; состоит из округлого или грушевидного резервуара и протока, длина которого у разных видов

неодинакова. Долгое время считалось, что *сперматека* служит для хранения активной спермы партнеров (**аллоспермы**). Однако оказалось, что это **гаметолитический орган**, резорбирующий избыток спермиев при *копуляции* для того, чтобы продукты резорбции активизировали процесс размножения у моллюсков.

Синкапула – кладка яиц пресноводных пульмонат и жаберных моллюсков-вальватид, представляющая собой слизистый мешочек с заключенными внутри более или менее многочисленными *яйцевыми капсулами*, погруженными в *белковый матрикс* (в норме одиночные капсулы не откладываются). Для жаберных моллюсков-битинид характерны так называемые **ложные синкапсулы** – группы уложенных определенным образом *яйцевых капсул*, склеивающихся между собой в тяж внутри тела самки.

Сино-Индийская область – один из крупнейших регионов, выделенных при зоогеографическом районировании континентальных водоемов. Характеризуется высоким рангом *эндемизма* (на уровне семейств/подсемейств) и высокой степенью *эндемизма* (лишь немногие широко распространенные виды выходят за пределы области). *Сино-Индийская область* занимает водоемы южной и восточной Азии (восточнее входа в Оманский залив и южнее хребта Джугджур), а также островов Малайского архипелага. В ее состав не входят высокогорные верховья крупных рек (Инд, Ганг, Брахмапутра, Салуин, Меконг, Янцзы, Хуанхэ) и их горные притоки.

Синтип – каждый экземпляр *типовой серии*, из которой не был обозначен ни *голотип*, ни *лектотип*. *Синтипы* совместно составляют *номенклатурный тип* и являются носителями названия вида или подвида.

Слюнные железы – парные (или первично парные, а затем объединяющиеся) железы, расположенные на спинной стороне *глотки* (см. *буккальная масса*), по бокам от входного отверстия пищевода. По своей структуре принадлежат к сложным железам **трубчатого** или **ацинозного типа**. Продуцируют слюну, которая облегчает продвижение пищи по *глотке* и пищеводу, способствует формированию пищевого комка и, благодаря наличию в ней амилазы, обеспечивает начальное переваривание углеводов.

Стабильные изотопы – это изотопы, не подверженные радиоактивному распаду и, следовательно, не дающие радиоактивного излучения; работа с такими изотопами не требует специальных мер предосторожности и защиты. Наиболее широкое применение в биологии нашли *стабильные изотопы* углерода (^{13}C) и азота (^{15}N), они используются для выяснения механизмов различных процессов, происходящих в живых организмах, для анализа состава их пищи.

Сублитораль – в океанологии, прибрежная зона дна Мирового океана, лежащая в границах материкового шельфа между линией наибольшего отлива и внешней границей шельфа. Обычно делится на две подзоны – верхнюю (**фотическую**, с границей на глубине 6–25 метров), и ниж-

ную (**дисфотическую**, почти лишенную солнечного света, достигающую до 40/50–200 метров). Для озера Байкал, согласно большинству опубликованных работ по его вертикальному зонированию, *сублитораль* ограничена глубинами 5/15–50/100 метров.

Субрадулярный эпителий – *вентральный* слой эпителия *радулярного влагалища*, на котором лежит радулярная лента; залегает на всем протяжении *радулы*, в том числе, в ее рабочей части.

Супранухальная (надзатылочная) полость – участок *мантальной полости* легочных моллюсков, расположенный над головой и шеей. В передней и боковых частях полость имеет широкое сообщение с внешней средой, а сзади ограничена приросшей к *внутренностному мешку* (см. *висцеральная масса*) поперечной складкой *мантии*.

Супрарадулярный эпителий – *дорсальный* слой эпителия *радулярного влагалища* (см. *мешок радулы*), под которым лежит радулярная лента; доходит только до устья *радулярного влагалища*, где к нему примыкает другой эпителий, который образует своеобразный “кутикулярный барьер”.

Телеоконх – *дефинитивная раковина* моллюсков или *раковина* целиком.

Типовая серия – серия экземпляров, на которой первоначальный автор основывает новый *номинальный таксон* видовой группы (т.е. новый вид или подвид). Если *типовая серия* состоит из нескольких экземпляров, и из нее выделен эталон – *голотип*, то остальные экземпляры становятся *паратипами*. Если *голотип* не выделен, то все экземпляры серии считаются *синтипам* и совместно составляют *номенклатурный тип*, из которого впоследствии можно выделить эталонный экземпляр – *лектотип*. В этом случае оставшиеся экземпляры серии будут называться *паралектотипами*.

Типовое местонахождение – географическое или стратиграфическое место поимки, сбора или наблюдения *номенклатурного типа* (*голотипа*, *лектотипа* или *неотипа*) *номинального вида* или подвида.

Типовой вид – *номинальный вид*, являющийся *номенклатурным типом* таксона родовой группы (т.е. рода и подрода).

Типовой род – *номинальный род*, являющийся *номенклатурным типом* таксона группы семейства (т.е. надсемейства, семейства, подсемейства, трибы и подтрибы).

Третичная оболочка яйцеклетки – под этим термином подразумевается серия третичных оболочек, формируемая вокруг **зиготы** железами *яйцевода* после овуляции и оплодотворения у пресноводных гастропод. Эти оболочки обладают избирательной проницаемостью и обеспечивают питание (в том числе **экстракапсульное**) и защиту развивающегося зародыша, газообмен и удаление клеточных метаболитов. Именно *третичные оболочки* придают яйцевым массам специфический для каждой группы моллюсков вид.

Третичная оболочка яйцеклетки I порядка – внутренняя капсульная мембрана в кладках пресноводных гастропод, образующаяся путем сгущения

ния веществ *перивителлиновой жидкости* (см. *белковый матрикс яйцевой капсулы*). Поверх нее накладываются дополнительные оболочки *яйцевой капсулы*.

Третичная оболочка яйцеклетки II порядка – наружная или слоистая оболочка *яйцевой капсулы*, формируемая стенками *проксимальной* части *паллиального овидукта* (см. *яйцевод*). Имеет различную толщину, консистенцию и структуру (однородную или слоистую), в разной мере способна к набуханию. Увеличивает осморегуляторные возможности *яйцевой капсулы*.

Третичная оболочка яйцеклетки III порядка – оболочка *синкапсулы* пресноводных пульмонат и жаберных моллюсков-вальватид, формируемая железами *дистальной* части *яйцевода*. Предназначена для усиления осморегуляции, механической защиты *яйцевых капсул* и фиксации кладки на субстрате. Ее основные компоненты у пресноводных пульмонат – кислые мукополисахариды, вырабатываемые *маткой*; у вальватид – конхиолин, выделяемый клетками *дорсального участка капсульной железы*.

Троглобионты – организмы, обитающие только в пещерах и трещинах горных пород, в том числе в пещерных водоемах и подземных водах.

Устье – отверстие в *раковине*, в которое втягивается тело животного. У пресноводных жаберных моллюсков закрывается органической (**конхиолиновой**) или обызвествленной **крышечкой**, расположенной на ноге животного. У пульмонат **крышечки** нет. Размеры и форма *устья* могут использоваться при составлении определительных ключей.

Филогенетика – область биологической науки, которая занимается идентификацией и прояснением эволюционных взаимоотношений среди разных видов жизни на Земле, как современных, так и вымерших; изучает развитие биологических видов во времени.

Флагеллум – *железистый придаток пениса* или *мешка пениса*, впадающий в его *проксимальную* часть (у большинства пресноводных пульмонат) либо в *дистальную* (у *Ferrissia Walker*, *Ancylus*). Толстый эпителий *флагеллума* представлен крупными железистыми клетками с базальными ядрами, между которыми расположены тонкие опорные клетки, расширенные в направлении просвета органа; их ядра периферические.

Цекум (пилорический цекум) – слепой карман желудка, в основании которого открываются два отверстия протоков *пищеварительной железы* (см. *гепатопанкреас*); внутри цекума находится кристаллический стебелек, состоящий из пищевых частиц и аморфной субстанции – результата секреторной деятельности *гепатопанкреаса*; в стебельке живут симбиотические бактерии.

Целом – вторичная полость тела многоклеточных животных, *мезодермального происхождения*. От первичной полости тела отличается наличием собственной эпителиальной стенки. Эпителий, образующий выстилку *целома*, называется **целотелием** или **мезотелием**. *Целом* выполняет 3 основные функции: опорную, выделительную и половую. У моллюсков

производными *целома* являются околосоудечная сумка (см. *перикард*) и половая железа (см. *гонада*).

Цефалоподиальный отдел половой системы – часть половой системы, представленная *копулятивным аппаратом*.

Челюсть – кутикулярное (**конхиновое**) образование, расположенное на границе ротовой полости и *глотки*. К спинной стенке *глотки* крепится с помощью хондроида хряща. Служит для добывания (откусывания) твердой пищи. Форма и размеры ее частей у пресноводных пульмонат очень разнообразны; отдельные части могут быть гипертрофированными (усиленными), другие, напротив, редуцированными. Строение *челюсти* может служить систематическим признаком.

Четвертичная (экстрасинкапсульная) оболочка – наружная оболочка яйцевых кладок всех видов моллюсков семейства *Acroloxidae* и некоторых *Planorbidae*. Выделяется железами ноги в процессе откладывания яйцевой массы на субстрат. Служит для прочной фиксации на субстрате в условиях сильного движения воды.

Шаровидная (или мускулистая) камера препуциума – расширенная (вздутая) *проксимальная* часть *предпениального рукава*, в которой находятся кольцевые мышечные складки *препуциума* – *саркобелум* и *велум*; в некоторых случаях *велум* может отсутствовать.

Эктодерма – наружный зародышевый листок многоклеточных животных, формируется на ранних стадиях эмбрионального развития из внешнего слоя зародышевых клеток. Производными *эктодермы* являются кожный эпителий, нервная система, органы чувств, эпителий переднего и заднего отделов пищеварительной системы.

Эндемизм – характерное для некоторых компонентов флоры и фауны распространение только на определенной территории или акватории (например, на острове, в озере, в географической области) при отсутствии в других аналогичных регионах. Иными словами, крайняя ограниченность области обитания (**ареала**).

Энтодерма – внутренний зародышевый листок многоклеточных животных. Образование *энтодермы* и превращение зародыша из однослойного в двуслойный (**гастроляция**) происходит у разных животных различными способами. Производными *энтодермы* являются переваривающая и всасывающая пищу часть кишечного канала (средняя кишка) со всеми ее железами, а также органы дыхания большинства позвоночных животных.

Эстуарий – однорукавное воронкообразное устье реки, расширяющееся в сторону моря. *Эстуарий* образуется в случае, если приносимые рекой наносы удаляются морскими течениями или приливом, и прилегающая к устью часть моря имеет значительные глубины. Противоположностью *эстуария* является **дельта** – устье, разделенное на несколько проток.

Ядерный геном – гены, локализованные в хромосомах.

Яйцевая капсула – оплодотворенная яйцеклетка (**зигота**), окруженная *белковым матриксом* и дополнительными оболочками. Формируется как у **яйцеживородящих** гастропод, так и у **яйцекладущих**. Среди последних, у одних групп она готова к размещению во внешней среде, у других продолжает свой путь по половому тракту до формирования *синкапсулы*. *Яйцевая капсула* защищает яйцеклетку от неблагоприятного внешнего воздействия. Перенесение личиночного развития внутрь *яйцевой капсулы* стало одним из условий успешного вселения гастропод в пресные водоемы.

Яйцевод (овидукт) – женский половой проток, формирующийся у пульмонат из зачатков *эктодермы* в дне *мантийной полости*. Является частью *паллиального отдела половой системы*. *Яйцевод* выстлан изнутри призматическим мерцательным эпителием, в его верхних отделах происходит оплодотворение яиц, окружение их *белковым матриксом* и серией оболочек. Железы *дистального* отдела *яйцевода* выделяют оболочку *синкапсулы*. У некоторых жаберных моллюсков в формировании *овидукта* могут участвовать другие отделы половой системы – *гонадиальный* и *ренальный*, а *паллиальные* элементы формируются за счет крыши *мантийной полости*, а не ее дна.

Яйцекладка – процесс откладывания яиц, который у пресноводных пульмонат складывается из нескольких этапов: 1) формирования *яйцевых капсул*, 2) формирования основных компонентов непосредственно *синкапсулы* и 3) *овипозиции*.

2. Обозначения, принятые на Рисунках 1, 2, 19

a, хорда наиболее длинного склона телеоконха; **ag**, белковая железа; **ao**, аорта; **ap**, анальное отверстие; **at**, предсердие; **aal**, левый передний мышечный аддуктор раковины; **aar**, правый передний мышечный аддуктор раковины; **bc**, буккальный “хрящ” (одонтофор); **bm**, буккальная масса; **bp**, базальная пластинка зуба; **cm**, внутренняя капсульная мембрана; **cae**, пилорический цекум; **cam**, белковый матрикс яйцевой капсулы; **cbc**, церебро-буккальные коннективы; **cgd**, правый церебральный ганглий; **col**, коллостиль; **dg**, пищеварительная железа (гепатопанкреас); **dgp**, отверстие пищеварительной железы; **e**, возвышение вершины раковины над плоскостью устья; **ec**, яйцевая капсула; **et**, экстрасинкапсульная оболочка; **emb**, зародыш; **f**, нога; **fl**, железистый придаток мешка пениса; **fp**, женское половое отверстие; **g**, адаптивная жабра (псевдобранх); **ga**, абдоминальный ганглий; **H**, высота телеоконха; **h**, высота протоконха; **hd**, гермафродитный проток; **he**, голова; **int1**, первая петля кишечника; **int2**, вторая петля кишечника; **j**, челюсть; **k**, почка; **L**, длина устья телеоконха; **La**, удаление вершины раковины от переднего края устья (в проекции на продольную ось устья); **Lp**, длина пениса; **Lfl**, длина железистого придатка мешка пениса; **Lpr**, длина препуциума; **Lps**, длина мешка пениса; **l**, длина протоконха; **ll**, латеральная доля; **ln**, губной нерв; **lpn**, левый паллиальный нерв; **m**, рот; **mb**, край мантии; **mp**, мужское половое отверстие; **np**, пениальный нерв; **oa**, основной (задний) аддуктор; **od**, одонтобласти; **oe**, пищевод; **og**, осфрадильный ганглий; **on**, зрительный нерв; **ov**, яйцевод; **p**, пенис; **pc**, перикард(ий); **pr**, препуциум; **ps**, мешок пениса; **pgd**, правый педальный ганглий; **pro**, простата; **prp**, пилястры препуциума; **psr**, ретрактор мешка пениса; **plgd**, правый плевро-париетальный ганглий; **re**, прямая кишка; **rm**, радулярная мембрана; **rp**, выделительное отверстие; **rs**, мешок радулы; **rpn**, правый паллиальный нерв; **sd**, проток слюнной железы; **sg**, слюнные железы; **sm**, синкапсульный матрикс; **st**, синкапсульная оболочка; **sar**, саркобелум; **spd**, проток сперматеки; **syn**, синкапсула; **sbre**, субрадулярный эпителий; **spre**, супрарадулярный эпителий; **t**, щупальце; **tm**, тензорная мускулатура; **tn**, щупальцевый нерв; **to**, тело зуба; **tt**, терминальная часть кладки; **v**, желудочек сердца; **vd**, семявыносящий проток; **ve**, велум; **vs**, висцеральная масса (внутренностный мешок); **vess**, семенные пузырьки; **W**, ширина устья телеоконха; **Wpr**, ширина препуциума; **Wfld**, ширина дистальной части железистого придатка мешка пениса; **Wflp**, ширина проксимальной части железистого придатка мешка пениса; **Wprc**, ширина шаровидной (мускулистой) камеры препуциума; **w**, ширина протоконха; **wL**, удаление вершины раковины от левого края устья (в проекции на плоскость устья); **α**, угол между вершиной раковины и продольной осью устья.

*Широкая Алена Александровна,
Тахтеев Вадим Викторович*

**ОПРЕДЕЛИТЕЛЬ БРЮХОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ СЕМЕЙСТВА
ACROLOXIDAE THIELE, 1931 (PULMONATA: HYGROPHILA) ОЗЕРА БАЙКАЛ,
С ЗАМЕЧАНИЯМИ ПО ЭКОЛОГИИ И РАСПРОСТРАНЕНИЮ ВИДОВ**

Учебное пособие

Компьютерная верстка, оригинал-макет: *В.В. Тахтеев*

Фото на обложке: *И.В. Ханаев, П. Репсторф* (лицевая сторона),
С.И. Дидоренко (оборотная сторона)

Технический редактор: *А.И. Шеховцов*
Дизайнер обложки *И.М. Батова*

Подписано в печать 12.11.2018 г.
Формат 60×90/16. Гарнитура Times New Roman. Бумага Ballet.
Уч.-изд. л. 9,4. Усл. печ. л. 7,2. Тираж 150 экз. Заказ № 845.

Издательство Института географии им. В.Б. Сочавы СО РАН
664033, Иркутск, ул. Улан-Баторская, 1