

Т Р У Д Ы
БАЙКАЛЬСКОЙ
ЛИМНОЛОГИЧЕСКОЙ
СТАНЦИИ

XIII



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА

1951

БИБЛИОТЕКА
ЛИН. СО АН
СССР

П-1175

М. М. КОЖОВ

К МОРФОЛОГИИ И ИСТОРИИ БАЙКАЛЬСКИХ ЭНДЕМИЧНЫХ МОЛЛЮСКОВ сем. BAICALIIDAE (GASTROPODA, PROSOBRANCHIA)

(Биолого-географический институт Иркутского гос. университета
им. А. А. Жданова)

Из переднежаберных моллюсков Байкала сем. Baicaliidae занимает центральное место по обилию видов. Оно представлено 47 видами, распределяющимися в два рода: Baicalia (46 видов) и Liobaicalia (1 вид).

Сем. Baicaliidae было установлено Кобельтом. Тиле (5) упразднил это семейство и отнес его к сем. Micromelaniidae и подсем. Micromelaniinae, распространенному почти исключительно в Понто-Каспийском бассейне, что, как увидим ниже, было ошибкой. Baicaliidae до сих пор анатомически почти совсем не были исследованы. Имеются лишь краткие сведения у Дыбовского (3) о строении радулы и о внешнем виде пениса у некоторых видов Baicalia и несколько замечаний Тиле (6) о половых органах у Baicalia oviformis. Анатомия Micromelaniidae из Понто-Каспия известна еще менее, и сближение их с Baicaliidae основывалось исключительно на некотором внешнем сходстве раковины и радулы.

Для выяснения степени родства между Baicaliidae и Micromelaniidae я исследовал девять байкальских видов рода Baicalia (*B. bithyniopsis*, *florii*, *oviformis*, *herderiana*, *korotnewi*, *ciliata*, *costata*, *godlewskii*, *tur-riformis*), *Liobaicalia stiedae*, а также из Каспия *Micromelania caspia* Eichw., *M. elegantula* Dyb. и *Clessiniola variabilis* Eichw. Кроме того, бегло был исследован один вид из оз. Охрида — *Chilopyrgula macedonica* Stur.

При исследовании перечисленных выше байкальских и каспийских моллюсков я применял те же методы, что и при исследовании *Benedicti-nae* (Кожов, 2); поэтому описывать здесь эти методы нет надобности. Материал по каспийским моллюскам мне был доставлен В. Г. Богоровым и Я. А. Бирштейном, по моллюскам из оз. Охрида — Л. А. Зенкевичем. Всем этим лицам я выражаю глубокую благодарность.

1. Внешняя морфология

Все виды рода Baicalia обладают башенковидной, шиловидной или конусовидной раковиной, как правило украшенной самой разнообразной скульптурой: продольными или поперечными ребрами и киями, бугорками или нежной сетчатой исчерченностью, нередко с длинными волосками, и т. д. *Liobaicalia stiedae* имеет шпоровидную раковину. Многие виды каспийских родов сем. Micromelaniidae имеют также башневидную или конусовидную раковину, но обороты ее, форма устья и украшения имеют несколько иной характер, чем у байкалий (Дыбовский, 3; Кожов, 1). Кроме того, у всех микромеланий Каспия раковина очень прочная и толстая, тогда как у байкалий она крайне тонкая и хрупкая.

Наиболее крупными размерами из всех байкалийд отличаются *Baicalia godlewskii*, *florii* и *oviformis*. Раковина первого из этих видов почти

шиловидная, у последних двух — коническая, с расширенным основанием. У *B. godlewskii* она состоит из 10—11, у *B. florii* из 6—7, у *B. oviformis* из 5—6 оборотов; высота раковины первых двух видов достигает 24—25 мм, у *B. oviformis* 15 мм.

Благодаря многочисленности оборотов тело у большинства видов *Baicaliidae* и *Micromelaniidae* сильно вытянуто в длину. Все первые обороты заняты печенью и гонадой, предпоследний и последний обороты включают желудок, заднюю кишку, почку, сердце и головную лопасть с мантией и мантийной полостью с придатками. Головной отдел вытянут в умеренно длинный хоботок, овальный в поперечном разрезе. На передней площадке хоботка располагается рот в виде вертикальной щели. От основания хоботка берет начало пара длинных шиловидных щупалец. У прибрежных форм голова и щупальцы окрашены в интенсивно черный цвет, у глубинных форм цвет головы сероватый, а щупальцы белые. У основания щупалец, на внешней их стороне, на небольших возвышениях, сидит пара черных небольших глаз.

Нога у *Baicaliidae* имеет вид клина, сзади сужена и округлена, спереди довольно широка, с несколькими выдающимися углами. У каспийских *Micromelania* и *Clessiniola* нога округленно-четыреугольная. На тыльной поверхности задней половины ноги располагается роговая, тонкая, со спиральной исчерченностью, крышечка. Лишь у одного вида байкалий, у *B. pulla*, диаметр крышечки почти равен диаметру устья; у всех остальных диаметр крышечки значительно меньше диаметра устья.

2. Мантия, жабра, почка (фиг. 1—4)

Мантийная полость у байкалий и микромеланий хорошо развита и содержит обычные для переднежаберных моллюсков органы. Передний, свободный край мантийной складки у всех исследованных видов утолщен.

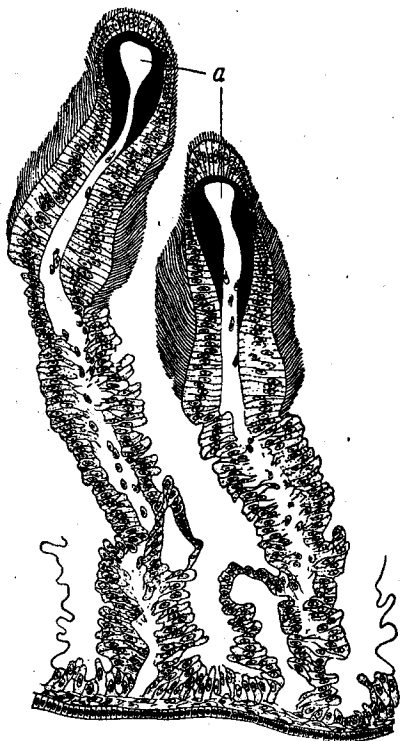
При изучении микроскопических срезов через край мантии обнаруживается краевая мантийная железа, расположенная вдоль свободного края мантийной складки на всем его протяжении. У байкалий эта железа состоит из скопления железистых клеток, собранных в группы, открывающиеся в слабо выраженную ресничную бороздку, идущую вдоль края мантийной складки ближе к внутренней ее стенке. Внешняя стенка мантийной складки построена из одного ряда очень мелких, низких клеток, среди которых много пигментных. По мере приближения к краю мантии клетки становятся более высокими и слабее пигментированными. Здесь, среди обычных узких цилиндрических клеток с тонкозернистой плазмой, встречаются клетки более вздутые, слизистые, с грубой зернистостью, окрашивающейся, при окраске по Блохману, в малиновый цвет. Внутренняя стенка мантийной складки построена из высоких и узких клеток с тонкозернистой плазмой и овальными, базально расположенными ядрами; среди них также встречаются слизистые клетки.

Между наружным и внутренним слоем эпителия мантийной складки находится тонкий слой мускульных волокон и соединительнотканые элементы, представленные крупными угловато-овальными клетками с маленьким, оттесненным к периферии ядром и крупной вакуолью с неокрашивающимся красками содержимым. В вакуолях часто обнаруживаются конкреции.

Жабра у всех исследованных видов байкалий очень крупная, дугообразно изогнутая, занимает значительную часть мантийной полости. Вершина ее близко подходит к краю мантии, задний конец лежит в левом углу мантийной полости. Число жаберных листочков очень велико: у *B. florii* их свыше 100, у *B. oviformis* от 180 до 200, у *B. herderiana* бо-

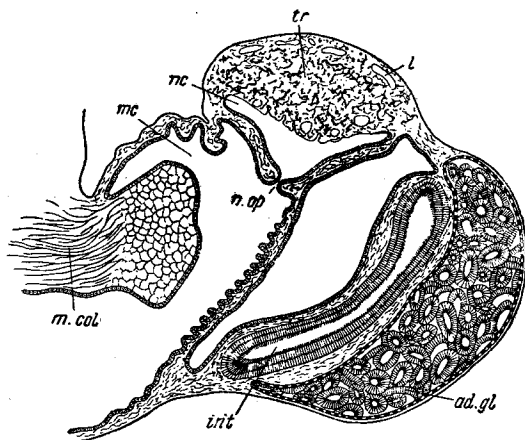
лее 120. Форма листочков в общем треугольная, причем длина их превышает наибольшую высоту у *B. floerii* в 5—6 раз, у *B. herderiana* в 3—4 раза. Наибольшей величины листочки достигают в среднем отделе жабры. В строении жаберных листочков (фиг. 1) и в положении отводящего жаберного сосуда каких-либо выдающихся особенностей по сравнению с другими переднежаберными моллюсками не обнаружено.

Осфрадий у *Baicaliidae* располагается в мантийной складке у внутренней стенки последней, рядом с отводящим жаберным сосудом, приблизительно у среднего отдела жабры, в виде валика на внутренней стенке мантийной складки, заметно возвышающегося над уровнем окружающих его тканей.



Фиг. 1. Поперечный разрез через жаберный листок *Baicalia floerii*. $\times 80$.

a — приводящий сосуд



Фиг. 2. Поперечный разрез через почку и соседние органы *Baicalia oviformis*. $\times 40$.

l — лакуны; tr — трабекулы; пс — полость почки; п. пр. — отверстие почки в мантийную полость; м. кол. — колумеллярный мускул; инт. — задняя кишка; ад. гл. — придаточная железа; пс — мантийная полость

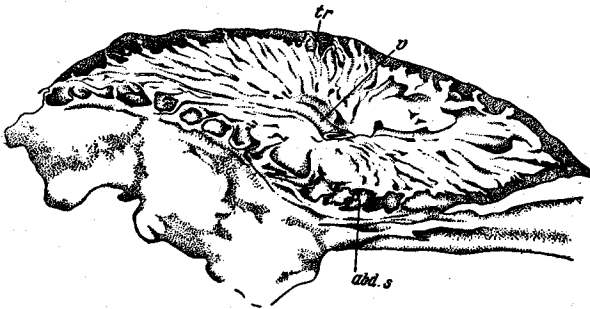
У *Micromelania* и *Clessiniola* из Каспия жабра относительно короче, чем у *Baicalia*, состоит всего лишь из 35—40 треугольных листочков. Осфрадий же, наоборот, более мощный и достигает трети длины жабры.

Перикардий у обоих исследованных семейств представляет собой тонкостенный мешочек треугольной формы; широкое основание его обращено к периферии тела и отделено от покровного эпителия лишь очень тонкой соединительнотканной прослойкой. Противоположный конец сужен клином и направлен у самцов к простате, а у самок — к добавочной железе конечного отдела яйцевода. Реноперикардиальный проток не обнаружен.

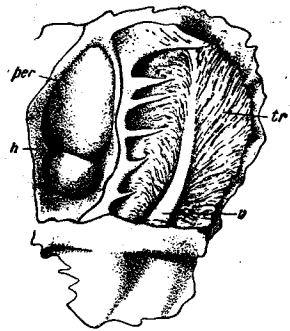
Почка (фиг. 2, 3, 4) располагается между перикардием, простатой (у самцов) или добавочной железой (у самок) и задней кишкой. Она представляет собой довольно обширный мешок, основание которого обращено к периферии тела. Почечный эпителий, из которого построены стенки этого мешка, налегает на соседние органы и частично обрастает их. Соприкасаясь с перикардием, эпителий почки срастается с его стенкой и при препаровке неотделим от нее без повреждения тканей. Соприкасаясь с прилегающими к почке задней кишкой и простатой самцов или с до-

бавочной железой самок, он частично обрастает также и их. Кроме того, эпителий почки срастается с основанием мантийной полости. Таким образом, полость почки впячивается глубоко в промежутки между соседними органами и поэтому имеет сложные, неправильные очертания.

На стороне, обращенной к периферии тела, в полости почки располагается так называемый трабекулярный отдел почки (фиг. 2, 3, 4, *tr*), являющийся ее основным секреторным органом. Он представляет собой довольно массивное железистое образование, занимающее весь прилегающий к периферии тела отдел почки и заполняющий значительную часть ее полости. При рассматривании со стороны полости почки трабекулярный отдел у *Baicaliidae* выглядит как скопление многочисленных, тесно сросшихся или анастомозирующих между собой складок (трабекул), направленных в общем от периферии к центру. Здесь от трабекул отделяется почечная вена (фиг. 3, 4, *v*), уходящая затем в мантийную складку и, наконец, в приводящий жаберный сосуд.



Фиг. 3. Вскрытая почка *Baicalia florii*.
abd. s — абдоминальный синус; *tr* — трабекулы;
v — почечная вена



Фиг. 4. Почка и сердце *Micromelania elengatula*. $\times 7$
h — желудочек сердца; *per* — перикардий; *tr* — трабекулы;
v — почечная вена

При изучении серии микроскопических срезов через почку *Baicalia* видно, что эпителий, выстилающий ее полость, переходит и на трабекулярный отдел, становится здесь очень плоским и образует выпячивания, проникающие вглубь между трабекулами. Там, где почка граничит с перикардием, почечный эпителий, налегающий на перикардий, дает внутрь трабекул сильные складки. Как уже отмечено, непосредственного сообщения почки с перикардием не обнаружено.

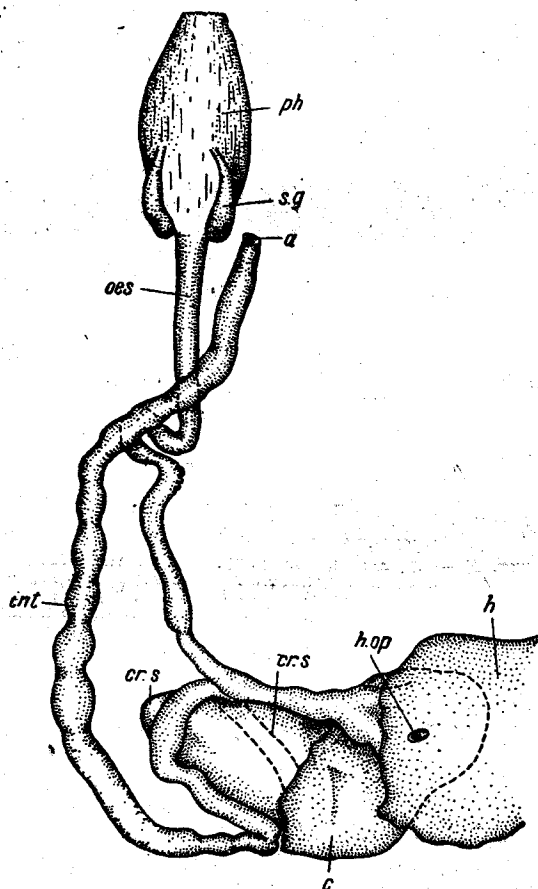
В железистой массе трабекулярного отдела почки проходят ее приводящие сосуды, сообщающиеся с кровеносными лакунами окружающего почку абдоминального синуса. Постепенно они сливаются в более крупные сосуды и, наконец, в отводящий сосуд почки (почечная вена), который, как указано выше, отводит кровь из почки к жабре. Таким образом, основная масса крови, прошедшая через почку, попадает сначала в околожаберный сосуд, затем в жабру и через отводящий жаберный сосуд в предсердие. Однако часть крови из почки по системе кровяных лакун, повидимому, может просачиваться непосредственно в предсердие, минуя жабру.

Почечный эпителий, ограничивающий полость почки, построен из железистых и опорных клеток. Железистые клетки крупные, с овальным ядром; в их плазме очень часто встречаются крупные вакуоли. Не редки также клетки с буроватыми включениями овальной или круглой формы. Эти клетки могут, повидимому, как и у *Benedictiinae*, выходить сначала в полость почки, а затем через выводное почечное отверстие в мантийную полость. Железистая масса трабекулярного отдела также состоит

главным образом из крупных овальных железистых клеток, в которых почти всегда можно обнаружить крупные вакуоли с различно окрашивающимся содержимым. Между железистыми клетками обнаруживаются и опорные клетки.

Выводное отверстие почки в мантийную полость (фиг. 2, *n. op*) снабжено ресничками и окаймлено сильным мышечным сфинктером, который сопровождается нервом, берущим начало от висцерального нерва вблизи абдоминального ганглия или непосредственно от последнего.

У *Micromelaniidae* трабекулярный отдел почки (фиг. 4) хорошо развит, но в отличие от *Baicaliidae* границы между трабекулами выражены очень слабо, что характерно также для рода *Hydrobia*. Почечная вена, как у *Baicalia*, идет в мантийную складку и затем к приводящему жаберному сосуду. Проток, который соединял бы почку непосредственно с предсердием или перикардием, также не был обнаружен.



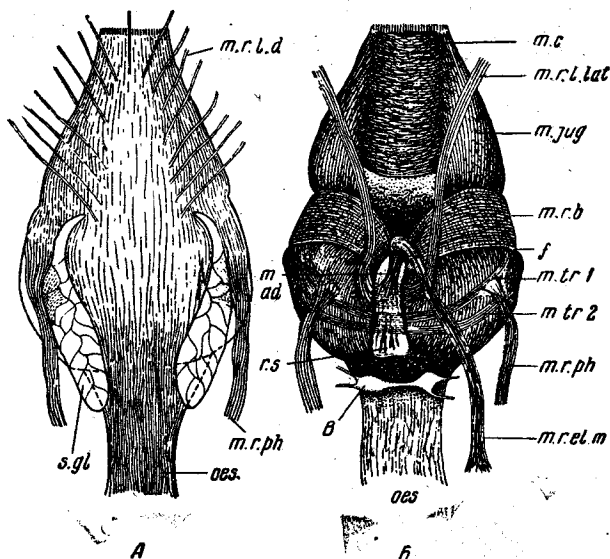
Фиг. 5. Пищеварительный тракт *Baicalia florii*. $\times 11$.
ph — глотка; *s. g* — слюнные железы; *oes* — пищевод;
int — кишка; *a* — анус; *c* — желудок; *cr. s* — мешок для
 кристаллического стебеля; *h. op* — отверстие печени;
h — печень

3. Органы пищеварения (фиг. 5—9)

Ротовая полость у *Baicaliidae* покрыта кутикулой, довольно толстой в дорзальном ее отделе и слабо выраженной в вентральном. Особого утол-

щения кутикулы, которое могло бы соответствовать так называемым челюстям других переднежаберных, не обнаружено.

Ротовая полость продолжается в мускулистую, сильно расширенную глотку (*ph*), на дне которой возвышается язык луковичеобразной формы, с вершиной, направленной вперед. Полость глотки в области языка в поперечном разрезе принимает вид широкой дуги (фиг. 7, *ph. c*), в которой можно различать срединный, или дорзальный, отдел, лежащий над языком, и два боковых отдела, расположенных симметрично по обе стороны языка в виде глубоких складок, втиснутых между стенками глотки и языком. В дорзальный отдел глотки над языком открываются протоки слюнных желез (*s. gl*).



Фиг. 6. Передний отдел пищеварительного тракта *Baicalia florii*.
Кожные покровы удалены.

А — вид сверху, Б — вид снизу, после отделения ноги; *m. r. l. d* — мышечные пучки, отходящие от поверхностного слоя дорзальной стенки глотки и кожи рта и ротовой полости; *m. c* — кольцевая мышца рта и ротовой полости; *m. jug* — мышцы, слагающие боковые стенки глотки и служащие для сближения языка и рта (протракторы языка); *m. r. l. lat* — ретракторы рта; *m. r. b* — базальная мышца влагалища радулы; *f* — мышечный узел, врастающий в хрящи языка; *m. tr 1, 2* — поперечные мышцы глотки; *m. r. ph* — ретракторы глотки; *m. r. el. m* — ретрактор эластической мембраны; *m. ad* — мышцы, стягивающие радулу; *r. s* — задний отдел влагалища радулы; *s. gl* — слюнные железы; В — буккальные ганглии; *oes* — пищевод

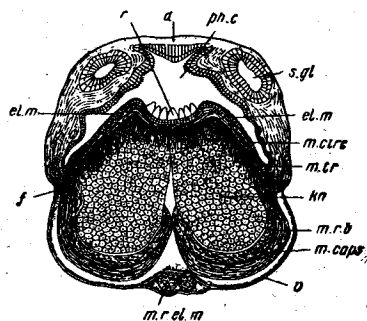
Эпителий, выстилающий дорзальный отдел глотки, состоит из высоких и очень узких клеток и несет на себе тонкий слой кутикулы. При переходе в боковые отделы кутикулярный слой постепенно исчезает и эпителий несет реснички. В глубине боковых отделов эпителий становится более низким и, при переходе на язык, снова покрыт кутикулой. На вершине языка кутикулярный слой превращается в так называемую эластическую мембрану (*el. m*). На срединной линии языка мембрана становится очень тонкой, преобразуясь в базальную мембрану, на которой укрепляется радула.

Срединные пластинки радулы всех исследованных видов *Baicalia* в общем округло-четыреугольной формы с изогнутым назад резцом, величина и форма которого у различных видов значительно варьирует. У *B. florii* (фиг. 8, *m*), *B. bithyniopsis* и у многих других видов резец

сильный и заострен в виде клина; у *B. oviformis*, *carinata*, *sachwatkini* он пологий. Края резца несут многочисленные мелкие зубцы. Задний (базальный) край срединных пластинок у *B. florii* и многих других видов образует слабо выраженный пологий выступ. Базальная, т. е. лежащая на мембране, часть срединных пластинок не несет на себе никаких зубчиков.

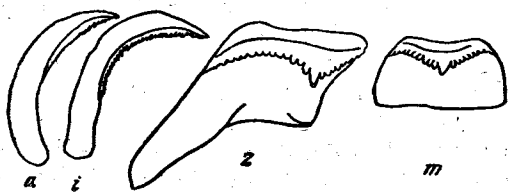
Межуточные пластинки у всех исследованных *Baicaliidae* (фиг. 8, з) по своей форме напоминают лопаточки с широким, загнутым на конце лезвием и короткой суженной рукояткой. Вершина лезвия, или резец, загнута назад и несет по краям многочисленные, хорошо выраженные, острые, мелкие зубчики. Внутренние и внешние боковые пластинки (фиг. 8, а, и) умеренной ширины и длины, впереди загнуты и по краям также несут многочисленные мелкие зубчики.

У *Micromelania caspia* (фиг. 9) пластинки радулы значительно отличаются от пластинок радулы *Baicaliidae*, в чем можно убедиться, сопоставляя рисунки 8 и 9. Прежде всего все пластинки у *Micromelaniidae* относительно крупнее, чем у *Baicalia*, хотя сами животные мельче. Форма срединных пластинок (фиг. 9, т) характерна по сильной вытянутости боковых краев их базальной части, что вообще свойственно видам сем. *Hydrobiidae*. Однако зубчиков на базальной части срединных пластинок, характерных для *Hydrobiidae*, нет. Зазубренность резца срединных пластинок у *Micromelania* резкая. Еще более отличаются межуточные и боковые пластинки очень резкой зазубренностью резца, а также своей формой. Особенно характерно строение внутренних боковых пластинок, рукоятка которых отделена от резца перехватом (фиг. 9, и).



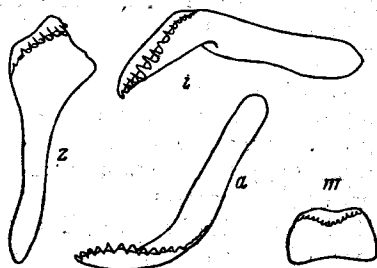
Фиг. 7. Схематический рисунок поперечного разреза через глотку *Baicalia* в области языка.

а и в — дорзальные и вентральные отделы поверхностного мышечного слоя глотки; ph. c — полость глотки; r — радула; s. gl — протоки слюнных желез; el. m — эластическая мембрана; m. circ — круговая мышца глотки; m. tr — поперечная мышца глотки; kn — хрящи; m. caps — капсульная мышца; m. r. b — базальная мышца радулы; m. r. el. m — ретрактор эластической мембраны; f — мышечный узел в хрящах



Фиг. 8. Пластины радулы *Baicalia florii*.

а — внешние боковые; и — внутренние боковые
т — срединные; з — межуточные



Фиг. 9. Пластины радулы *Micromelania caspia*. $\times 300$.

Обозначения те же, что и на предыдущем рисунке

Мышечные стенки ротовой полости у *Baicaliidae* состоят из сильной кольцевой мышцы (фиг. 6, т. с), тонкой в дорзальном отделе и толстой в вентральном и боковых отделах, на которую налагают сильные мышечные тяжи, представляющие собой передние концы протракторов языка (см. ниже). Кроме того, в области кольцевой мышцы берут начало многочисленные тонкие мышечные пучки, идущие к коже рта.

Мышечный аппарат глотки и языка состоит из следующих мышц и мышечных слоев (фиг. 6 и 7): 1) ретракторов глотки (*m. r. ph*) — пары сильных мышечных тяжей, берущих начало от боков заднего отдела глотки и отсюда направляющихся назад и вниз в мышцы ноги, куда они проникают между плевро-педалькой и церебро-педальной коннективами соответствующей стороны; у *Benedictiinae* (Кожов, 2) эти мышцы отсутствуют; 2) двух непарных поперечных мышц (*m. tr 1, 2*), охватывающих заднюю поверхность глотки и стягивающих ее правую и левую половины; 3) пары мышечных тяжей, берущих начало с нижней поверхности заднего отдела глотки (*m. r. l. lat*), идущих вперед и укрепляющихся у рта в подкожном мышечном слое; эти мышцы могут подтягивать задний отдел глотки вперед и одновременно оттягивать назад края рта.

Более глубокие мышцы глотки имеют прямое отношение к языку и хрящам, служащим опорой последнего. Хрящей в языке *Baicaliidae* два. Как и у *Benedictiinae*, хрящи языка покрыты двумя мышечными слоями — круговой мышцей (фиг. 7, *m. circ*) и глубокой поперечной мышцей (*m. tr*). Дорзальный отдел круговой мышцы располагается непосредственно под эластической мембраной в виде широкого мышечного пласта. Под ним находится глубокая поперечная мышца, которая уже непосредственно налегает на хрящи сверху, с боков и спереди, срастаясь с передними их отделами и образуя здесь мощный мышечный узел (*f*). От этих узлов берут начало две пары сильных мышц — протракторов языка. Одна из них связана с волокнами круговой мышцы (фиг. 6, *m. jug*), другая, более глубокая, — с волокнами поперечной мышцы. Обе эти пары составляют основную массу боковых стенок глотки и служат для подтягивания языка вперед, т. е. являются протракторами языка.

С радулой и эластической мембраной связаны три пары мышц: первая из них — ретрактор эластической мембраны — представляет собой довольно сильную, парную, но тесно спаянную мышцу (фиг. 6, 7, *m. r. el. m*), берущую начало под эластической мембраной в волокнах круговой мышцы. Отсюда она направляется вперед и вниз, выходит под глотку, затем уклоняется назад и проникает глубоко в мышцы ноги, почти рядом с педальными ганглиями. Вторая мышца (фиг. 6, *m. ad*) тоже парная и спаянная, но очень слабая, берет начало вместе с предыдущей мышцей и идет рядом с ней. По выходе из глотки она поворачивает круто назад и укрепляется на передней стенке того участка влагалища радулы, который лежит под глоткой в срединной борозде. Третья пара мышц (*m. r. b*) представляет собой парную широкую мышечную ленту, передние концы которой расположены под глоткой на нижней поверхности капсульной мышцы. Отсюда они идут в срединную борозду между хрящами под влагалище радулы и, спаиваясь вместе, подстилают влагалище радулы на всем его протяжении.

У *Micromelania* хрящей в языке также два, но, в отличие от байкалийд, хрящи образуют хорошо выраженные боковые выступы, что более характерно для видов рода *Hydrobia*. Мышечный аппарат глотки и языка у микромеланий исследован не был.

Слюнные железы (фиг. 5, 6, 7, *s. gl*) у байкалийд представлены парой железистых мешочков, располагающихся симметрично по обе стороны заднего отдела глотки. Протоки их впадают в дорзальный отдел глотки, над эластической мембраной. Железы эти построены из небольшого числа долек, сращенных друг с другом; при рассматривании с поверхности границы между дольками различаются неясно.

У *Micromelania* и *Clessiniola* из Каспия слюнных желез также одна пара. От слюнных желез байкалийд они отличаются главным образом тем, что от их основания берут начало по паре связок, которые глубоко про-

никают в мышцы ноги. Между этими связками, как в развилке, проходят церебро-педальные коннективы. У байкалий таких связок не обнаружено.

Желудок представлен обширным мешком, занимающим четвертую-третью часть предпоследнего оборота тела животного (фиг. 5, *c*). Стенки желудка очень массивны и построены из одного ряда очень высоких и чрезвычайно узких клеток с базально расположенными и вытянутыми в длину ядрами. В большей своей части полость желудка выстлана сильной кутикулой. Недалеко от впадения в желудок пищевода, на особом гребневидном выпячивании стенки желудка, располагается сильная, полупрозрачная, кутикулярная пластинка с неровной поверхностью, служащая для перетирания пищи.

На стороне, противоположной указанному гребню, на дне желудка, проходит широкая борозда, направленная к входу в заднюю кишку и выстланная ресничным эпителием. Желудок продолжается в мешок для кристаллического стебелька (фиг. 5, *cr. s*). У байкалий мешок этот довольно мощный, конической формы, направлен вперед и влево и упирается концом в перикардий. Изнутри он выстлан мощной кутикулой. Рядом с мешком из желудка отходит задняя кишка (фиг. 5, *int*). Начальный отдел последней связан с мешком кристаллического стебелька продольной щелью. Не доходя до дна мешка, задняя кишка обособляется от него, образует круглую петлю, направляется затем вперед, проникает в мантийную складку и заканчивается заднепроходным отверстием почти на одном уровне с передним краем мантийной складки. Кристаллический стебелек представлен в виде цилиндрического, округленного на концах тельца, состоящего из полупрозрачной студневидной массы. Задний конец стебелька упирается в дно мешка, передний торчит свободно в полости желудка.

У микромеланий мешок для кристаллического стебелька относительно более короткий и толстый, на конце округлен. Задняя кишка также связана сквозной щелью с мешком, огibaет последний в виде спирали и затем проникает в мантийную складку.

В желудке и кишечном тракте почти всех исследованных видов байкалий и микромеланий обнаруживаются обычно растительные остатки, а также спикеры губок, остатки гаммарид и других животных. Почти всегда в желудке и в задней кишке оказываются значительные количества песка, ила и детрита.

Обращает на себя внимание наличие в полости задней кишки байкалий паразитических инфузорий, иногда в таком количестве, что просвет кишки бывает полностью закупорен ими. Эти же инфузории нередко встречаются в мантийной полости.

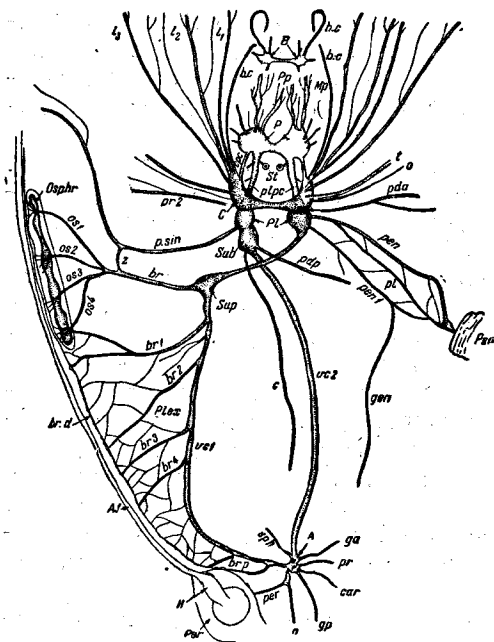
Печень (фиг. 5, *h*) представляет собой мощную железу обычного для гастропод строения. Трубочки железы сливаются в слабо оформленный обширный проток, впадающий одним отверстием в желудок.

4. Нервная система (фиг. 10—15)

Головные ганглии у Baicaliidae (фиг. 10—11; *C*) грушевидной формы, с вершиной, направленной вперед и несколько в стороны. Лежат они на пищеводе у задней стенки глотки и связаны между собой довольно толстой и относительно короткой комиссурой.

От головных ганглиев всех исследованных видов берут начало следующие парные нервы и коннективы. 1) Церебро-педальные коннективы (*c. p. c*), представляющие собой довольно сильные нервные тяжи, отхо-

дящие от внутренних краев ганглиев и углубляющиеся в мышцы ноги, где они сливаются с педальными ганглиями (P). 2) Буккальные коннективы (b. c.) — тонкие и длинные нервы, отходящие также от внутренних краев ганглиев, впереди от церебро-педальных коннективов. По выходе из ганглиев, буккальные коннективы идут вперед, сначала рядом с глоткой, а затем подгибаются под нее, поворачивают назад и достигают буккальных ганглиев, расположенных на задней стенке глотки. Недалеко от места выхода из церебральных ганглиев буккальные коннективы дают по очень тонкой веточке, направляющейся под глотку; проследить окончания этих веточек не удалось. 3) Первая пара губных, или лабиальных, нервов (l_1); базальная часть их обычно бывает слита с буккальными коннективами. Эти нервы идут вперед рядом с глоткой, дают по пути несколько тонких ветвей, одна из которых входит в слюнные железы и заканчивается у рта в подкожном слое. 4) Вторая пара лабиальных нервов (l_2), берущих начало от вершины ганглиев. Нервы эти толще, чем первая и третья пары; идут они вперед и косо в сторону, дают по пути несколько ветвей и кончаются в подкожном слое боковых краев рта. 5) Третья пара лабиальных нервов (l_3), очень тонких, отходящих от внешней стороны ганглиев или иногда с дорсальной их поверхности, обычно вместе с щупальцевыми нервами (t). Идут они вперед и в сторону и заканчиваются у рта ближе к дорсальному его отделу. 6) Пара щупальцевых нервов (t), очень сильных, берущих начало от внешней стороны ганглиев и идущих в сторону, к щупальцам. У входа в щупальцы они разветвляются обычно на три стволика, которые идут в центральной части щупальцев до конца, давая тонкие веточки к периферии. Иногда по 1—2 веточки отходят от щупальцевых нервов еще до входа в щупальцы; они тер-

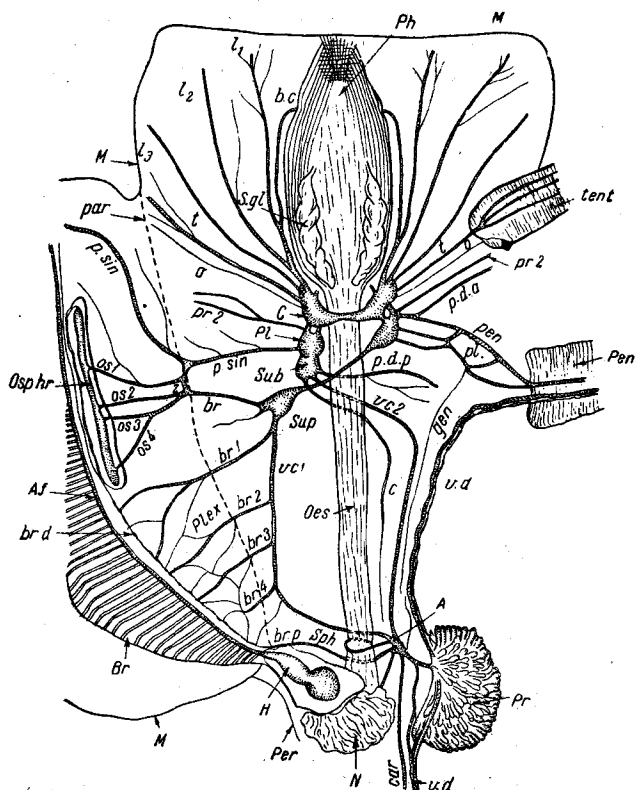


Фиг. 10. Нервная система *Baicalia florii*.

Условные обозначения к фиг. 10—15: А — абдоминальный ганглий; Аf — отводящий жаберный сосуд; В — буккальный ганглий; b. c. — буккальный коннектив; br — жаберный нерв; br. d. — нерв вдоль отходящего жаберного сосуда; br. p. — нерв к корню жабры; С — церебральный ганглий; с — колуемеллярный нерв; с. р. с — церебро-педальный коннектив; H — сердце; l_1, l_2, l_3 — губные нервы; Мр — метаподиальный ганглий; p. d. a. — правый передний мантийный нерв; p. d. p. — правый задний мантийный нерв; rep — нерв, иннервирующий penis; pr — нерв, идущий к простате или к добавочной железе; gen, ga, gp — нервы, идущие к половым органам; sph — нерв к сфинктеру пищевода; car — нерв к желудку; n — нерв к почке; Per — перикардиальный; per — нерв к перикардию; o — глазной нерв; Osphr. — осфразий; P — педальные ганглии; Pl — плевроальные ганглии; p. s. p. — левый мантийный нерв; Rep — penis; p. l. p. с — плевропедальный коннектив; Pr — проподиальный ганглий; pr 1, pr 2 — боковые нервы; P lex. и pl — нервные сплетения вдоль жабры и в области пениса; st — статисты; Sub — субинтестинальный ганглий; Sup — супраинтестинальный ганглий; t — щупальцевые нервы; vs 1, vs 2 — левый и правый висцеральные коннективы; z — анастомоз

ряются у основания последних. 7) Пара зрительных нервов (o), берущих начало рядом с щупальцевыми нервами и идущих в сторону, к основаниям щупалец. Здесь эти нервы входят в глазные пузыри. 8) Пара очень коротких, неясно выраженных, церебро-плевроальных коннективов, связывающих головные ганглии с плевроальными.

Следует отметить, что у *B. florigii* (фиг. 10) лабиальные нервы дают более сильные ветви, чем у остальных исследованных видов, причем место отхода их сильно варьирует. У некоторых особей ветви нередко отходят от корня нервов или даже непосредственно от ганглия, вследствие чего получается впечатление, что число пар лабиальных нервов доходит до четырех и даже до пяти. Однако нормальное число лабиальных нервов у *B. florigii* равно трем, что ясно выражено у большинства исследованных экземпляров.



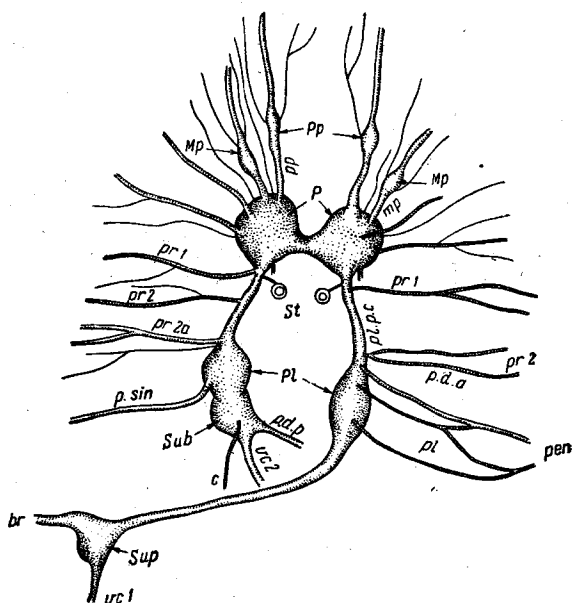
Фиг. 11. *Baicalia oviformis*. Нервная система без педалных и буккальных ганглиев.

Br — жабра; M — край мантии; N — почка; Oes — пищевод; Pr — простата; Ph — глотка; tent — щупальцы; vd — семяпровод. Остальные обозначения, как на рис. 10

Педалные ганглии (*P*) у всех *Baicaliidae* значительно крупнее головных. Погружены они глубоко в мышцы ноги под задним отделом глотки. Форма их почти совершенно круглая, а связывающая их комиссура толстая и короткая. С головными ганглиями они связаны церебро-педалными коннективами, уже отмеченными выше; с плевральными ганглиями — более широкими и мощными коннективами, описание которых будет дано после описания плевральных ганглиев. Спереди от педалных ганглиев отходят две пары мощных тяжей — проподиальные нервы, идущие в передний отдел ноги, и метаподиальные, поворачивающиеся тотчас по выходе из ганглиев круто вниз и назад и иннервирующие задний отдел ноги (фиг. 12, *pp*, *mp*). Обе пары описанных нервов дают по пути многочисленные ветви. На некотором расстоянии от места выхода из педалных ганглиев эти нервы образуют небольшие овальные вздутия — про- и

метаподиальные ганглии (*Pp*, *Mr*). Комиссурами эти ганглии не связаны. От каждого метаподиального и проподиального ганглия отходят обычно еще два тонких нерва, идущих вперед и погружающихся в мышцы ноги.

Кроме описанных нервов, от педальных ганглиев отходит еще несколько нервов. Один из них, более мощный, отходит от внешней поверхности ганглиев в стороны, к бокам ноги, давая по пути несколько ветвей; другой нерв, очень тонкий, отходит обычно между местом выхода от ганглиев про- и метаподиальных нервов, остальные 2—3 нерва берут начало вблизи места отхода метаподиального нерва. Положение и форма педальных ганглиев и отходящих от них нервов у всех исследованных видов одинаковы.



Фиг. 12. *Baicalia oviformis*. Педальные, плевральные, супра- и субинтестинальные ганглии с их нервами. *pp* — проподиальный нерв; *mp* — метаподиальный нерв; остальные обозначения, как на рис. 10

Плевральные ганглии (*Pl*) у всех *Baicaliidae* тесно придвинуты к головным ганглиям и связаны с последними очень короткими, не всегда выраженными коннективами. С педальными ганглиями они связаны широкими и довольно длинными плевро-педальными коннективами (*pl. p. c*).

Правый плевральный ганглий овальной формы, сравнительно небольших размеров. У *B. oviformis* он связан с головным ганглием очень коротким, но все же ясно выраженным коннективом, а у *B. florii* или совсем сращен с ганглием, или коннектив очень слабо выражен. Этот ганглий дает от себя следующие нервы. 1) Правый передний мантийный нерв (*p. d. a*), берущий начало обычно у корня плевро-педального коннектива. Он идет вправо и проникает в правую стенку тела позади правого щупальца. Нередко этот нерв берет начало от плевро-педального коннектива, недалеко от плеврального ганглия. 2) Нерв, идущий у самцов к penisу (*pen.*), у самок — к конечному отделу яйцевода. У самцов этот нерв очень мощный. Вскоре после выхода из ганглия он направляется к penisу, проникает в него и сопровождает семяпровод на всем его протяжении.

Нередко этот нерв в начальной части сливается с правым мантийным нервом.

С нервом, идущим к пенису, связаны еще 1—2 нерва, берущих начало от правого плевроального ганглия кзади от вышеописанного нерва. Нервы эти многократно анастомозируют друг с другом и с нервом, идущим к пенису, образуя сплетение (*pl*). У самого входа в пенис все эти нервы сливаются, причем в месте слияния образуется обычно небольшой ганглиозный узелок. От заднего из описанных выше нервов отходит назад тонкая ветвь, идущая рядом с семепроводом и, повидимому, иннервирующая последний (*gen*).

Ни в одном случае и ни у одного из исследованных видов не удалось с достоверностью установить наличие анастомозов между только что описанными нервами и нервами, отходящими из субинтестинального ганглия.

Различия между исследованными видами *Baicaliidae* по числу и положению нервов, отходящих от плевроального ганглия, незначительны.

От правого плевро-педального коннектива у всех исследованных видов отходят три нерва; первый из них (фиг. 12, *pr 1*) берет начало по соседству с педальным ганглием, направляется затем вправо и погружается в мышцы ноги; второй (*pr 2*) направляется в правую сторону, к основаниям щупальца, несколько впереди от последнего он проникает в стенку тела и, возможно, уходит в мантию, хотя с достоверностью это не было установлено. Обычно этот нерв дает еще одну ветвь, идущую рядом с ним. Третий нерв короткий и тонкий, берет начало у педального ганглия и иннервирует статист (*st*), который сидит на этом нерве, как на короткой ножке, будучи близко придвинут к педальному ганглию. Уже было отмечено, что от правого плевро-педального коннектива, недалеко от плевроального ганглия, нередко берет начало описанный выше правый передний мантийный нерв (*p. d. a*), а иногда и нерв, идущий у самцов к пенису.

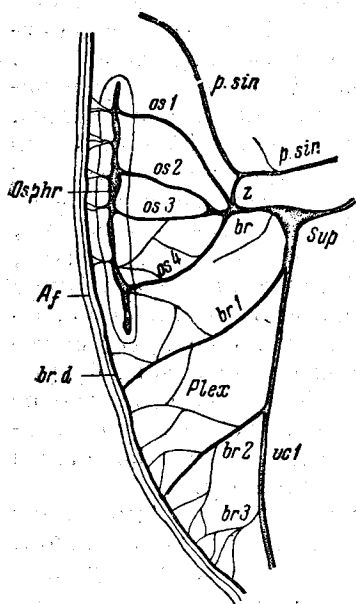
Левый плевроальный ганглий у всех *Baicaliidae* также тесно придвинут к головному ганглию, будучи связан с ним очень коротким коннективом. Кроме того, он слит с субинтестинальным ганглием и граница между ними намечена лишь в виде слабо выраженной перетяжки.

От левого плевроального ганглия отходит в левую сторону левый мантийный нерв (*p. sin*). Он берет начало от внешнего края ганглия, идет в левую сторону, проникает в стенку тела, образуя очень сильный анастомоз (зигозу) с жаберным нервом, идет в мантийную складку и затем направляется вдоль переднего утолщенного края последней. По пути этот нерв дает от себя несколько тонких ветвей, иннервирующих отдельные участки мантийной складки.

От левого плевро-педального коннектива отходят 3—4 нерва. 1) Первый левый боковой нерв (*pr 1*), берущий начало вблизи педального ганглия и теряющийся в левой стенке тела. 2) Второй левый боковой нерв (*pr 2a*), отходящий от коннектива у места выхода из плевроального ганглия, иногда даже от ганглия. Этот довольно сильный нерв идет налево, давая несколько тонких ветвей, проникает в стенку тела и дальше в мантийную складку, где и теряется. 3) Тонкий короткий нерв, иннервирующий статист, который занимает такое же положение, как и правый статист. Иногда обнаруживается еще нерв, берущий начало приблизительно в средней части плевропедального коннектива и идущий налево и проникающий затем также в мантийную складку (*pr 2*).

Супраинтестинальный ганглий (*Sup*) всех исследованных видов *Baicaliidae* имеет грушевидную форму, лежит вблизи левой стенки тела, по левую сторону пищевода, далеко удален от правого плевроального ганглия и связан с ним довольно длинным коннективом, перекидывающимся справа налево через пищевод. Коннектив этот не дает ветвей.

От супраинтестинального ганглия отходят два нерва. 1) Очень сильный жаберный нерв (*br*), который проникает в левую стенку тела, образует здесь уже упоминавшуюся выше сильную зигозу (*z*) с левым мантийным нервом, проникает затем в мантийную складку и разветвляется там на несколько ветвей, которые сливаются с осфрадием (*Osphr.*). Ветви жаберного нерва, сливающиеся с осфрадием, по своему положению, числу и месту отхождения варьируют у одного и того же вида. У *B. oviformis* (фиг. 11) 1—2 из этих ветвей отходят нередко не от жаберного нерва, а от зигозы, связывающей последний с мантийным нервом. У *B. florii*, *B. bithyniopsis* и у других видов все ветви, направляющиеся к осфрадию, отходят обычно



Фиг. 13. *Baicalia bithyniopsis*. Нервы мантии и левой половины тела.

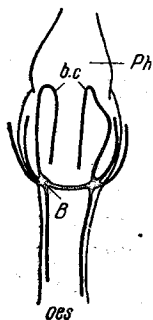
Обозначения, как на рис. 10

в указанном участке удавалось обнаружить очень тонкий нерв, идущий рядом с сосудом (*br. d*). С этим нервом и сливаются тончайшие концы веточек описанного выше нервного сплетения. Связан ли этот нерв с осфрадием или он независим от него, установить не удалось. Он связан с нервом (*br. p*), отходящим к корню жабры из абдоминального ганглия или от висцеральной коннективы, недалеко от этого ганглия.

Субинтестинальный ганглий (*Sub.*), как уже было отмечено выше, сливается с левым плевральным ганглием и границы между ними намечены очень слабо. От этого ганглия отходят три нерва. 1) Правый задний мантийный нерв (*p. d. p*), идущий в виде сильного тяжа вправо под пищевод и затем проникающий в правую стенку тела. Этот нерв по пути дает от себя 1—2 ветви, погружающиеся в мышцы, подстилающие нервы. 2) Правый висцеральный коннектив (*vc 2*), очень сильный, идущий по выходе из ганглия назад и вправо под пищевод, затем направляющийся вдоль правой стороны пищевода назад и сливающийся с абдоминальным ганглием. 3) Колумеллярный нерв (*c*), тонкий, идущий рядом с пищеводом назад и проникающий в колумеллярный мускул.

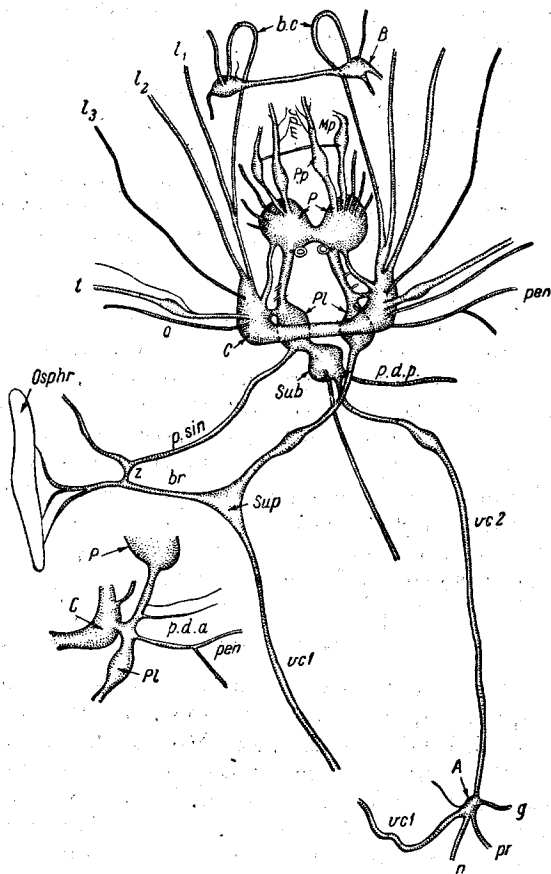
Положение супра- и субинтестинальных ганглиев у всех исследованных видов Baicaliidae совершенно одинаково. Что касается формы ганглиев и отходящих от них нервов, то здесь имеются некоторые, хотя и мало существенные различия. Так, у *B. florii* (фиг. 10) супраинтестинальный ганглий нередко образует сильный вырост назад, являющийся, повидимому, результатом слияния проксимальных отделов отходящих из ганглиев висцерального коннектива и сильного нерва, идущего к жабре. У места отхода от висцерального коннектива второй сильной ветви к жабре имеется небольшое ганглиозное утолщение. Этого не наблюдается у *B. oviformis* (фиг. 11 и 12).

Абдоминальный ганглий (А) у всех Baicaliidae непарный, хотя у *B. bithynopsis* сохраняются неясные следы парности этого ганглия. Расположен он в основании внутреннего мешка. С абдоминальным ганглием сливаются уже описанные выше висцеральные коннективы. Кроме того, из этого ганглия отходит несколько нервов, а именно: 1) нерв к простате



Фиг. 14. *Baicalia oviformis*. Буккальные ганглии с их нервами.

Обозначения, как на рис. 10 и 11



Фиг. 15. *Clessiniola variabilis* из Каспийского моря. Нервная система.

trcs — метаподальная комиссура. Остальные обозначения, как на рис. 10

у самцов (*pr*), а у самок — к добавочной железе; 2) нерв к сфинктеру (*n*), окаймляющему отверстие почки в мантийную полость; 3) нерв к сфинктеру (*sph*), окаймляющему пищевод в том месте, где он переходит во внутренний мешок (нередко этот последний нерв берет начало не от ганглия, а от левого висцерального коннектива вблизи ганглия); 4) нерв, направляющийся вдоль перикардия и проникающий в перикардиальную сумку (*per*); 5) нерв, идущий к желудку и дальше в висцеральный отдел (*car*); 6) нерв, идущий к корню жабры, хотя гораздо чаще этот нерв берет начало не от ганглия, а от левого висцерального коннектива (*br. p*); 7) нервы, направляющиеся вперед и назад вдоль семяпровода (*gp*). Следует, однако, отметить, что вообще место выхода всех указанных нервов значительно

варьирует. Так, нерв, идущий к перикардию и к желудку, нередко отходит не от ганглия, а от правого висцерального коннектива.

Буккальные ганглии (*B*) всех *Baicaliidae* небольшие, овальные, связаны умеренно длинной комиссурой, лежат на задней стенке глотки. Буккальные коннективы (*b. c*) были уже описаны выше. Кроме этих коннективов, буккальные ганглии дают по три нерва. Один из них идет вперед по бокам глотки в мышечной стенке последней, другой иннервирует заднюю стенку глотки, третий направлен назад и идет вдоль пищевода.

Исследованные нами *Micromelaniidae* из Каспия (фиг. 15) отличаются от *Baicaliidae* в следующих главнейших признаках: комиссура головных ганглиев у первых заметно длиннее, чем у вторых. Церебро-плевральный коннектив более ясно выражен. Щупальцевый нерв у *Micromelania* и *Clessiniola* имеет в начальной части ганглиозное утолщение, отсутствующее у *Baicaliidae*. Метоподияльные ганглии связаны у всех исследованных *Micromelaniidae* метоподияльной комиссурой (фиг. 15, *m p c*), что характерно для *Hydrobiidae*. У *Baicaliidae* эта комиссура отсутствует. От правого плеврального ганглия отходит лишь один нерв — правый передний мантийный нерв, дающий ветвь у самцов к пенису, тогда как у *Baicaliidae* от него отходит еще один или два нерва, анастомозирующие между собой и с *pervus penis* и образующие сплетение, а перед входом в пенис ганглиозное утолщение. Статоцисты у *Micromelaniidae* вплотную придвинуты к pedalным ганглиям и сидят на очень коротких нервах, отходящих от плевропедальных коннективов перед входом последних в pedalные ганглии; у *Baicalia* статоцисты заметно удалены от pedalных ганглиев. Ветви левого висцерального коннектива отсутствуют или слабо развиты, тогда как у *Baicaliidae* от висцерального коннектива отходит к жабре много довольно сильных нервов, образующих мощное сплетение в области отводящего жаберного сосуда.

5. Половые органы самца (фиг. 16—19)

Гонады у всех видов *Baicaliidae* расположены в области второго оборота тела, рядом с печенью. У *Micromelaniidae* они занимают 2—3-й (*Clessiniola*) или 2—4-й (*Micromelania caspia*) обороты тела.

Семенники представляют собой железу, состоящую из многочисленных фолликулов (фиг. 16, 17, *g*). У всех исследованных видов *Baicaliidae*, как и у других байкальских переднежаберных, созревание спермы приурочено к осеннему времени. Весной фолликулы содержат лишь небольшое количество сперматогониев, концентрирующихся группами у стенок фолликулов. В августе сперматогонии целиком заполняют просветы последних. В это же время, а особенно в сентябре, протекают деления созревания, и к середине сентября можно обнаружить в фолликулах уже группы сперматид, превращающихся в сперматозоиды. Полностью сперматогенез заканчивается в октябре. Спаривание начинается в октябре и затягивается до глубокой осени.

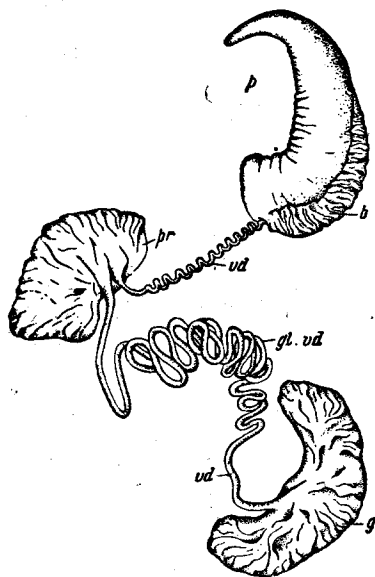
Сперматозоиды у *Baicaliidae* имеют палочковидную головку с острым перфораторием на переднем конце и снабжены очень длинным жгутом. Размеры их у *B. turrisformis* и *B. oviformis*: длина головки 10 μ , ширина 1—1,3 μ .

Семепровод (фиг. 16, *v d*) берет начало почти в центре железы. По выходе из семенника он направляется вперед вдоль колумеллы. Вблизи семенника он сильно извивается, образуя клубок, состоящий из тесно придвинутых друг к другу петель (фиг. 16, *gl. vd*), а затем идет вперед вдоль колумеллярного мускула и впадает в простату. В начальной части семепровода, до простаты, особенно в области клубка, почти всегда можно

обнаружить некоторое количество сперматозоидов. Повидимому клубок семяпровода, как и у *Benedictiinae* (Кожов, 1), служит фильтром, задерживающим менее жизнеспособную часть сперматозоидов в период спаривания. Семяпровод выстлан изнутри ресничным эпителием.

Простата (*pr*) крупная, почковидной формы, лежит в основании внутренностного мешка между желудком, почкой и задней кишкой. В ней можно различить краевую и центральную зоны. На поверхности краевой зоны заметна исчерченность, направленная к центру и указывающая на границы между отдельными дольками железы. В центральной зоне исчерченность более тонкая, а ткани более плотные. Изучение серии срезов через простату показало, что она представляет собой железу трубчатого строения и содержит внутри обширную полость в виде щели, дающую ответвления к периферии. В эту полость и открываются трубочки железы. Полость простаты выстлана эпителием, состоящим из высоких, несущих реснички клеток с овальными, базально расположенными ядрами. Клетки железистых трубочек неправильно овальной формы и также несут реснички. У животных, фиксированных летом и осенью, железистые клетки простаты содержат массу капелек секрета, окрашивающегося гематоксилином с эозином в розово-фиолетовый, иногда в бурый цвет. По выходе из простаты семяпровод, слегка извиваясь, идет вперед и впадает в пенис.

Пенис (фиг. 16, *p*) у всех *Baicaliidae* крупный, ланцетовидный, на конце тупо заостренный, без каких-либо придатков, отходит почти от середины дорзальной стороны головного отдела животного, позади основания щупалец. В расправленном состоянии конец его далеко выходит за пределы мантийной полости. Внешняя правая сторона пениса в его базальной и средней частях заметно вздута (*b*) и резко выделяется вследствие неровной, бугристой поверхности и беловатого цвета. Снаружи пенис одет эпителием, несущим на себе тонкую кутикулу. За эпителием следует тонкая базальная перепонка, затем слой кольцевых мышц, под которым располагается мощный слой продольных мышц. Под этими пучками в среднем отделе пениса идет еще один довольно толстый кольцевой слой мышц. Вся центральная часть пениса выполнена крупными, угловато-овальными клетками с обширными вакуолями, нередко содержащими конкреции с концентрической исчерченностью. В этой соединительной ткани располагаются многочисленные диагональные и дорзовентральные мышечные пучки. В конечной, утонченной части пениса субэпителиальный кольцевой слой мышц выражен слабо, а продольный разбит на отдельные пучки, в промежутках между которыми берут начало дорзо-неутральные и диагональные мышцы. В средней и базальной частях пениса субэпителиальный слой мышц выражен сильнее, а внутренний кольцевой слой слабее. Эпителий, одевающий пенис снаружи, состоит из железистых и опорных клеток. На вздутой части пениса клетки эпителия чрезвычайно высокие и узкие с круглыми или овальными ядрами.



Фиг. 16. Половые органы самца *Baicalia florii*.

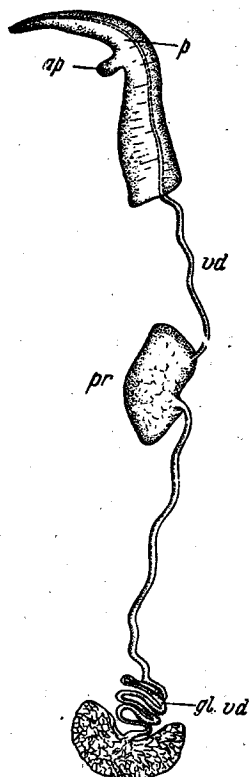
p — пенис; *b* — вздутие пениса;
vd — семяпровод; *pr* — простата;
gl. vd — клубок семяпровода
(несколько растянутый);
g — семяник

Семепровод идет в пенисе ближе к внешней его стенке. Он окаймлен кольцевым слоем мышц, а эпителий, выстилающий его полость, несет реснички. Рядом с семепроводом идет нерв, который к концу пениса разветвляется на несколько ветвей.

У *Micromelaniidae* из Каспия половые органы самцов (фиг. 17, 18) весьма существенно отличаются от половых органов *Baicaliidae*. Извивы семепровода (*gl. vd*), формирующиеся у *Baicaliidae* в клубок, у *Micromelania* слабее выражены и близко придвинуты к семеннику. У *Clessiniola* клубок совсем слабо выражен.

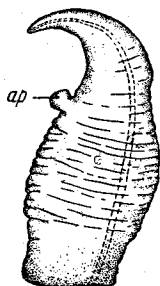
Пенис у *Clessiniola* очень длинный, узко-ланцетовидный, на конце заостренный, в расправленном состоянии выходит вперед далеко за пределы мантийной полости. У *M. elegantula* (фиг. 17) он несколько короче и шире, чем у *Clessiniola*; у *M. caspia* еще короче (фиг. 18).

Наиболее характерной чертой пениса исследованных видов *Micromelaniidae* из Каспия является наличие на левой стороне сосковидного выроста (фиг. 17 и 18, *ap*), расположенного ближе к переднему концу пениса. Такой вырост найден также у всех сколько-нибудь исследованных видов рода *Hydrobia* (фиг. 19), а также у американского рода



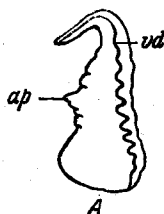
Фиг. 17. Половые органы самца *Micromelania elegantula*. Сильно ув.

ap — отросток пениса. Остальные обозначения, как на фиг. 16



Фиг. 18. Пенис *Micromelania caspia*.

ap — отросток пениса



Фиг. 19. Пенис *Hydrobia ventrosa* (по Круллю).

Обозначения, как на фиг. 17

Fluminicola. У *Baicaliidae*, как указано выше, такого выроста нет. У *Chilopyrgula macedonica* из оз. Охрида пенис умеренно длинный, округлый; на левой его стороне выроста нет, но заметна небольшая выпуклость недалеко от переднего конца (исследован лишь на фиксированном материале).

6. Половые органы самки (фиг. 20—23)

У живых особей *Baicaliidae* яичники (*ov*) ярко оранжевого цвета. Состоят они из нескольких десятков трубковидных фолликулов, то сращенных между собою на всем их протяжении, вследствие чего железа принимает компактный вид, то более или менее отделенных друг от друга; в последнем случае яичники имеют вид пальцевидно разветвленной железы. Нередко у одного и того же вида (например, у *B. oviformis*) наблюдаются

обе вариации формы яичника. Стенки фолликулов построены из зачаткового эпителия и одевающего его снаружи тонкого слоя соединительнотканых и мышечных волокон.

Изучение серий срезов через фиксированные в различное время года яичники показало, что развитие яиц у *Baicaliidae* идет круглый год. Почти в каждом фолликуле всегда можно обнаружить как крупные, вполне сформированные ооциты, заполняющие просвет фолликулов, так и более мелкие оогонии, еще не закончившие роста и сидящие среди клеток зачаткового эпителия.

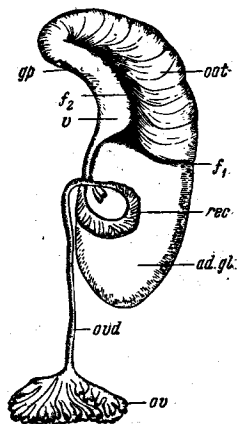
Зрелое яйцо у *Baicaliidae* имеет не более 0,2 мм в диаметре, почти совсем круглое, светложелтого цвета. На одном из полюсов яйца, при рассматривании под биноклем, хорошо различимо светлое пятно (зародышевый пузырек). В области пятна покоится ядро, окруженное участком протоплазмы, свободным от желточных зерен.

Яйцепровод (*ovd*) берет начало от центральной части яичников и вначале сильно расширен, но затем постепенно суживается. Он направляется почти прямо вперед и переходит в мощный конечный железистый отдел, задняя часть которого расположена у основания внутренностного мешка, а передняя — в мантийной складке. Вся задняя часть конечного железистого отдела полового пути образована мощной добавочной железой (*ad. gl.*). Эта железа неправильно овальной формы, лежит между желудком, почкой и петлей задней кишки. У живых особей она молочно-белого цвета, у фиксированных — стеклянноматового. Поверхность ее гладкая.

Как и у *Benedictiinae*, добавочная железа у *Baicaliidae* представляет собой железу трубчатого строения. Снаружи она покрыта тонким слоем плоского эпителия. Трубочки железы тесно сращены одна с другой. Железистые клетки трубочек всегда наполнены большим количеством секрета, окрашивающегося при окраске гематоксилином с эозином в темнофиолетовый цвет. На препаратах секрет этот выглядит как скопление многочисленных капелек, крупных и мелких, рассеянных в протоплазме клеток. Трубочки открываются в обширную полость, занимающую центральную часть железы и образующую ответвления к периферии. Эта полость и ее ответвления выстланы эпителием, состоящим из высоких, несущих реснички клеток, имеющих такой же железистый характер, как и клетки стенок трубочек. Полость добавочной железы имеет сообщение с полостью впереди лежащего оотипа, который описывается ниже.

Яйцевод идет рядом с описанной выше добавочной железой, затем образует крутую петлю, лежащую целиком на добавочной железе и слегка вдавленную в последнюю. В области этой петли от яйцевода отходит от 10 до 30 мешковидных выпячиваний, играющих роль семеприемников (*rec*). У *B. oviformis* их 20—30, у *B. turiformis* 15—20, у *B. godlewskii* 10—15. У некоторых видов байкалид обнаруживаются, кроме того, еще 2—3 (или больше) мешочка, отходящих от яйцевода за пределами петли, впереди ее.

Семеприемники расположены тесно один возле другого и заключены в общую капсулу, состоящую из тонкого плоского эпителия и

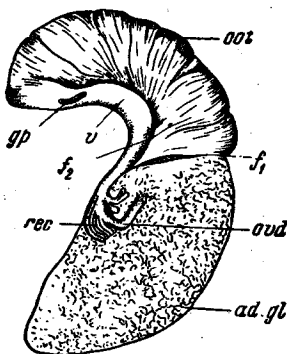


Фиг. 20. Половые органы самки *Baicalia oviformis*.

oot — проток для вывода яиц (оотип); gr — половое отверстие; v — влагалище; f₂ — щель, отделяющая влагалище от оотипа; f₁ — щель, отделяющая оотип от добавочной железы; ad. gl. — добавочная железа; rec — семеприемник; ovd — яйцевод; ov — яичник.

расположенного под ним сильного мышечного слоя. Кроме того, стенки каждого мешочка в отдельности также образованы сильным слоем мышц. Изнутри семеприемники выстланы эпителием, состоящим из вздутых на концах клеток без ресничек, с тонкозернистой протоплазмой и базально расположенными ядрами. В полости семеприемников всегда обнаруживаются скопления сперматозоидов, головки которых направлены к стенке семеприемника.

Впереди семеприемников яйцевод погружается в ткани добавочной железы и раздваивается на два протока, не полностью изолированных один от другого, но одетых в общую оболочку: проток для вывода яиц, или оотип (*oot*), и проток, принимающий сперму самца во время спаривания, или влагалище (*v*). При рассматривании снаружи этот конечный отдел полового пути самок, включающий указанные выше протоки, представляет собой подковообразное массивное тело, сдавленное в дорзовентральном направлении, тесно придвинутое к правой стенке мантийной полости и заключенное в мантийную складку. Границей между этим отделом и лежащей сзади и описанной выше добавочной железой служит глубокая и узкая поперечная борозда (*f₁*).



Фиг. 21. Конечный отдел половых путей самки *Baicalia florii*.

Обозначения, как на рис. 20

Проток, принимающий сперму (влагалище), является как бы прямым продолжением яйцевода и идет вдоль внутренней стороны оотипа; внешне он ограничен от последнего лишь глубокой продольной бороздой (*f₂*). Полость влагалища непосредственно сообщается с полостью оотипа, но, как и у *Benedictiinae*, может полностью замыкаться благодаря сильной продольной мускульной складке, сопровождающей ее почти на всем протяжении. Складка эта исчезает лишь в самом концевом отделе, где оба протока полностью сливаются и заканчиваются половым отверстием (*gp*).

Довольно толстые стенки оотипа состоят из массы трубочек, построенных из железистых клеток, по форме похожих на клетки добавочной железы и также несущих реснички. По своей консистенции железистая масса стенок оотипа более плотная, а железистые трубочки более узкие, чем у добавочной железы.

Полость оотипа образует многочисленные разветвления и ограничена от железистой массы его стенок эпителием, состоящим из высоких железистых клеток, снабженных длинными ресничками. По мере приближения к полости влагалища клетки эпителия становятся более низкими и, наконец, принимают почти кубическую форму. Железистая масса стенок оотипа в различных своих частях физиологически не однородна, на что указывают различия в окраске. Эти различия бросаются в глаза уже при рассматривании свежееубитого животного. Задний отдел оотипа, прилегающий к добавочной железе, серовато-белого цвета, средний желтоватого цвета с зеленоватым оттенком, а конечный, прилегающий к половому отверстию, белый или слегка розоватый. При окраске микроскопических срезов железным гематоксилином с эозином секрет железистых клеток конечного отдела оотипа окрашивается в фиолетовый цвет, средний отдел в розовый, а задний опять в слегка фиолетовый.

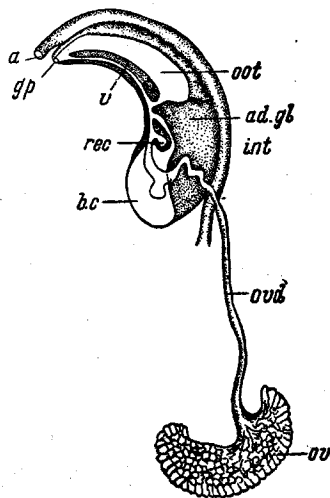
В полости влагалища часто обнаруживаются незначительные скопления сперматозоидов, тогда как в полости оотипа они не встречаются. Можно предположить, что, как и у *Benedictiinae*, при спаривании полость вла-

галища полностью изолируется от полости оотипа благодаря описанной выше продольной замыкающей складке. Сперма проникает из влагалища дальше назад в семеприемники и там скапливается.

Яйца оплодотворяются в петле яйцевода, лежащей на добавочной железе. Отсюда они попадают в оотип и здесь одеваются коконом, который выводится наружу и приклеивается к какому-нибудь твердому субстрату.

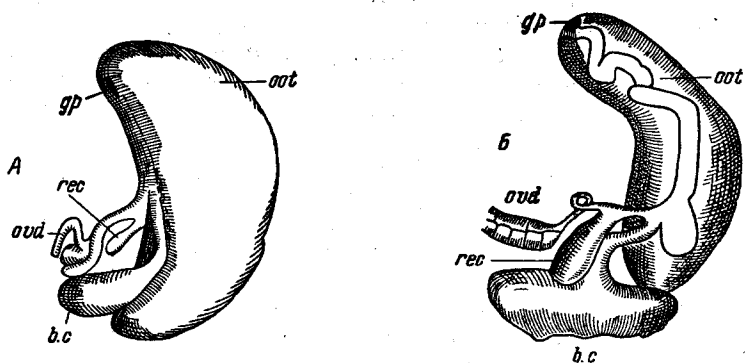
Кокон у всех видов *Baicaliidae* представляет собой низенькую подушечку желтого цвета, диаметром в 1—3 мм. Основание кокона окаймлено очень узким, светло окрашенным ободком. У всех исследованных видов коконы по форме почти совершенно одинаковы и отличаются лишь по величине. В каждом коконе помещается одно яйцо.

Половые органы самок у *Micromelaniidae* отличаются от половых органов *Baicaliidae* в следующих главнейших признаках (фиг. 22). Яичники у них более компактные и имеют больше долек. Семеприемник у *Clessiniola*, *Micromelania* и *Chilopyrgula* представлен одним небольшим пузырьком, лежащим на добавочной железе и впадающим коротким протоком в яйцевод. Кроме семеприемника, имеется обширное выпячивание яйцевода — копулятивная сумка (*b.c.*), соединяющаяся с яйцеводом длинным протоком. Следует отметить также, что петля яйцевода, налегающая, как и у байкалий, на придаточную железу, у микромеланий Каспия дает короткий вырост, налегающий на копулятивную сумку. Значение этого выроста не ясно. По строению придатков яйцевода *Micromelaniidae* близки к *Hydrobiidae*, в частности к роду *Hydrobia* и др., в чем можно убедиться, сравнивая фиг. 22 и 23.



Фиг. 22. Половые органы самки *Micromelania caspia* в продольном разрезе.

b.c. — копулятивная сумка; *int* — задняя кишка; *a* — анальное отверстие. Остальные обозначения, как на фиг. 20



Фиг. 23. Конечный отдел половых путей самок.

A — *Hydrobia ventrosa*; B — *Assiminea grayana* (по Круллю).
Обозначения, как на фиг. 20 и 22

Из приведенных выше материалов видно, что виды, подроды и роды сем. *Baicaliidae*, обитающие в Байкале, анатомически настолько близки между собой, что не может быть сомнения в том, что все они могли развиваться из одной прародительской формы в самом Байкале или в том древнем гигант-

ском многоозерье, остатком которого является Байкал, причем дифференцировке подверглись главным образом внешние признаки, особенно величина, форма и структура раковины, тогда как внутренние органы (органы пищеварения, мантийный комплекс, нервная и половая системы) изменились очень мало.

Сходство Baicaliidae Байкала с Micromelaniidae Каспия (и оз. Охриды) ограничивается в основном лишь формой раковины, не распространяясь на внутренние органы, строение которых показывает большие различия. Эти различия дают основание считать Baicaliidae самостоятельным семейством.

7. О генетических отношениях между Baicaliidae, Micromelaniidae и другими семействами Rissoacea

Весьма существенные анатомические признаки позволяют ставить в один ряд с семействами Baicaliidae и Micromelaniidae еще несколько семейств высших Prosobranchia, именно: Hydrobiidae, Assimineidae и Rissoidae. Все вместе они образуют более или менее естественную группу — надсем. Rissoacea. К тому же надсемейству Тиле относит несколько семейств, представленных немногими, иногда единичными, родами и видами в морях обоих полушарий. Анатомически они не изучены, и включение их в Rissoacea нужно считать весьма провизорным. Таковы семейства Adeorbidae, Skeneopsidae, Trachysmatidae, Rissoelidae, Trochocladidae и Choristidae.

Надсем. Rissoacea связывается через сем. Hydrobiidae с надсем. Littorinacea, с которыми они имели, вероятно, общих предков еще в палеозое.

В таблице¹ сведены важнейшие анатомические признаки, характерные для указанных выше семейств Rissoacea, а для сравнения также и для сем. Littorinidae из Littorinacea. Анализируя эти признаки, можно предположить, что предки Rissoacea обладали многими примитивными признаками, частично сохранившимися у некоторых из современных семейств этой группы. Такими примитивными признаками были в нервной системе лестничный тип строения pedalных нервов, хотя pedalные ганглии, возможно, были уже обособлены, затем наличие особых лабиальных ганглиев и лабиальной комиссуры, связывающей их с головными ганглиями. У всех современных Rissoacea (а также у Littorinacea) сохранились следы лестничной системы pedalных нервов в виде наличия метаподиальных ганглиев, а у Hydrobiidae, Micromelaniidae и Assimineidae имеется и метаподиальная комиссура, связывающая между собой эти ганглии. У некоторых Hydrobiidae сохраняется также лабиальная комиссура головных ганглиев, хотя лабиальные ганглии отсутствуют.

В половой системе предки Rissoacea также имели, очевидно, некоторые примитивные черты, например наличие простого, без каких либо придатков, пениса у самцов (Lithoglyphus, Benedictia, Baicaliidae), отсутствие дифференцировки конечной части полового пути самок на два протока — выводящий яйца и принимающий сперму (Assimineidae), отсутствие обособленной копулятивной сумки (Baicaliidae) и т. п.

В пищеварительной системе следами примитивных отношений являются, возможно, наличие боковых выростов в хрящах языка (Assimineidae), отсутствие базальных зубцов на срединных пластинках радулы (Baicaliidae, Micromelaniidae), наличие двух выводных отверстий печени в желудок (некоторые Bithyniinae) и т. д.

¹ При составлении этой таблицы использованы материалы как собственные, так и других авторов.

Характерные анатомические признаки некоторых групп моллюсков

Название семейств, подсемейств, родов	Нервная система					Половые органы						Пищеварительная система			
	набавляющая комиссура	число губных нервов	метанотальные ганглии	метанотальная нервная ганглия	контакты с супраэпителиальной комиссурой	самца		самки					Осязательные органы срединных парных стенок желудка	Число отверстий, сообщающихся с желудком	
						пенис	простата	клубок семенного канала	приточная железа	число протоков конечного полового пути	число половых отверстий	семенники			ночная сумка
Надсем. Littorinacea	Нет	3	Есть	Есть	Длинный	С клейкими железами	Есть	Есть	Есть	1	1	1	Есть	Нет	1
Сем. Littorinidae (Littorina)	»	4	»	»	Короткий	Простой	»	»	»	1	1	1	1	Есть	1
Надсем. Rissoacea	»	3—4	»	»	Длинный	С сосновидным придатком на левой стороне	»	»	»	2 неполностью разделенных	1	1	1	Нет	1
Сем. Micromelaniidae (Micromelania, Clessiniola)	?	4	»	»	»	То же	»	»	»	То же	1	1	1	»	1
Сем. Hydrobiidae	Есть	4	»	»	»	Простой	»	»	»	»	»	1	1	»	1
Подсем. Hydrobiinae	Нет	4	»	»	Короткий	С пальцевидным придатком	»	»	»	»	»	1	1	»	1
Подсем. Lithoglyphinae (Lithoglyphus, Benedictia, Kobeltochlea)	Нет	4	»	»	»	С пальцевидным придатком	»	»	»	»	»	1	1	»	1
Подсем. Bithyniinae (Bithynia)	»	3	»	»	Есть	С пальцевидным и железистым придатком	»	»	»	»	»	1?	1	»	2
Bithynella + Mysorella	?	4	»	»	Нет	Простой	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Сем. Rissoidae (Rissoa)	Нет	3	»	»	Длинный	»	Есть	Есть	Есть	2 неполностью разделенных	1	Более 10	Нет	Нет	1
Сем. Baicalidae															

Полнее всего эти предковые черты сохранились у *Assimineidae*; к ним примыкают *Hydrobiidae* и *Micromelaniidae*. К сожалению, очень слабо изучено анатомически сем. *Rissoidae* и нельзя провести более глубокого сравнения его с родственными группами, но во всяком случае у рода *Rissoa* предковые признаки сохранились не более, чем у любого другого семейства.

Что касается *Baicaliidae*, то в этом семействе особой примитивностью характеризуется половая система. У самок всех *Rissoacea* и скольконибудь изученных *Lottorinacea* проток, принимающий сперму, как правило, дифференцируется на влагалище, семеприемник и копулятивную сумку. У *Baicaliidae* же нет следа копулятивной сумки; яйцевод перед входом во влагалище образует лишь многочисленные мешковидные выпячивания, которые играют роль семеприемников.

Географическое распределение *Rissoacea* представляется в настоящее время в следующем виде.

Многочисленные виды сем. *Rissoidae*, включающего до 20 родов, представлены почти исключительно в мелководных частях морей преимущественно южного полушария, а также в солоноватых водах. В ископаемом состоянии они известны с юры.

Сем. *Assimineidae* населяет увлажняемые прибоем и приливом участки побережья морей обоих полушарий, но преимущественно также южного. В ископаемом состоянии известно лишь с третичного времени.

Сем. *Hydrobiidae* в своем составе имеет (по Тиле) восемь подсемейств, часть которых заслуживает выделения в самостоятельные семейства. Центральное место в сем. *Hydrobiidae* занимает подсем. *Hydrobiinae*, включающее до 30 родов. Если исключить из этого подсемейства род *Emmericia*, который ближе к сем. *Micromelaniidae*, и некоторые другие сомнительные роды, то *Hydrobiinae* будут довольно цельной естественной группой. Живут они в мелководных участках моря и в солоноватых бассейнах (*Hydrobia*), в пещерных водах (*Lartetia* и др.), а также в текучих и, реже, в стоячих пресных водах. Ареал *Hydrobiinae* — северное полушарие; лишь несколько родов трибы *Littoridinae* свойственны южному полушарию. В ископаемом состоянии они известны с мела. Роды *Lithoglyphus*, *Lithoglyphopsis* распространены в солоноватых и текучих пресных водах юго-востока Европы и Китая; известны с третичного периода. Байкальские роды *Benedictia* и *Kobeltosochlea* ограничены Байкалом, а последний род известен из оз. Косогол (Монголия); достоверные остатки в ископаемом состоянии не известны. Описанные Е. С. Раммельмейер «*Benedictia*» из меловых пресноводных отложений Забайкалья едва ли имеют отношение к современному роду *Benedictia*. Все эти роды (*Benedictia*, *Kobeltosochlea*, *Lithoglyphus*) анатомически очень близки между собой и должны быть расценены как одно из подсемейств *Hydrobiidae*, которое следует назвать *Lithoglyphinae*. Оно довольно близко к подсем. *Hydrobiinae*. Возможно, что к нему относится и еще несколько родов, к сожалению слабо изученных, распространенных в пресных водах Китая (*Lithoglyphopsis* и др.). Подсем. *Bithyniinae* очень сильно отличается от указанных выше подсемейств, и его следует выделить в самостоятельное сем. *Bithyniidae*. Распространено оно главным образом в пресных водах южного полушария, и лишь единичные виды проникают в северное полушарие. В ископаемом состоянии известно с мела. То же самое можно сказать о подсемействах *Truncatellinae* и *Stenothyriinae*, причем представители первого частично перешли к обитанию на суше.

Подсем. *Sygnolopsinae*, анатомически совершенно не изученное, представлено несколькими видами в африканском озере Танганьике; остальные

подсемейства (*Jiravadiinae*, *Edacantinae*, *Hydrococcinae*), анатомически также не изученные, представлены единичными видами в Индии и Австралии.

Сем. *Micromelaniidae* (если не считать некоторых сомнительных родов) центром своего расселения имеет в настоящее время солоноватые и пресные воды Понто-Каспийского бассейна и других дериватов Тэтиса. В ископаемом состоянии они известны с середины третичного периода, из тех же районов.

Наконец, сем. *Baicaliidae* ограничено в своем распространении Байкалом. В ископаемом состоянии их достоверные остатки известны лишь из третичных (миоценовых?) отложений байкальских террас. Описанные Раммельмейер «*Baicalia*» из меловых отложений Забайкалья вряд ли можно отождествлять с современным родом *Baicalia*.

Из приведенных данных видно, что из всех *Rissoacea*, населяющих континентальные воды, исключительно северному полушарию принадлежат лишь семейства *Micromelaniidae* и *Baicaliidae*, а также подсемейства *Hydrobiinae* и *Lithoglyphinae* из сем. *Hydrobiidae*. Очевидно, воды северного полушария и были местом их формирования и дальнейшей дифференцировки.

Анатомические особенности позволяют разбить перечисленные северные группы на две ветви. К одной из них относятся *Baicaliidae*, к другой — *Micromelaniidae*, *Hydrobiinae* и *Lithoglyphinae*. Как было показано выше, *Micromelaniidae* Понто-Каспийского бассейна настолько близки анатомически к *Hydrobiidae*, особенно к роду *Hydrobia*, что их надо рассматривать не как самостоятельное семейство, но лишь, в лучшем случае, как одно из подсемейств *Hydrobiidae*.

Весьма вероятно, что родиной предков этой второй ветви был Тэтис и его дериваты. Здесь еще в мезозое, может быть от каких-то примитивных «*Prorissoa*», отщепилась группа, давшая начало роду *Hydrobia*, который еще в своих истоках расщепился на ряд ветвей, давших впоследствии современные, близкие к *Hydrobia* роды (*Lartetia*, *Amnicola* и др.), а также предков для *Lithoglyphinae*. Последние, проникнув в древнее байкальское многоозерье, дали роды *Benedictia* и *Kobeltocochlea*. В более позднее время, очевидно уже в западных дериватах Тэтиса, от *Hydrobiinae* отщепилась ветвь, давшая начало *Micromelaniidae*, которые пережили особенный расцвет в плиоценовое время в бассейнах, остатках Тэтиса, заливавших территорию западной Азии и юго-восточной Европы. Что касается сем. *Baicaliidae*, то можно предположить, что они являются остатком той северной ветви *Rissoacea*, которая получила начало, независимо от *Hydrobiinae* и *Micromelaniidae*, от других «*Prorissoa*» в центрально-азиатских районах Тэтиса в еще более древние времена. Отсюда они, подобно *Lithoglyphinae*, проникли в древнее байкальское многоозерье и дали здесь пышный расцвет.

ВЫВОДЫ

1. Было исследовано строение органов мантийного комплекса, пищеварительной, нервной и половой систем брюхоногих моллюсков, принадлежащих к байкальским эндемичным родам *Baicalia* (9 видов) и *Liobaicalia* (1 вид). Для сравнения с ними были исследованы также представители сем. *Micromelaniidae* из Каспийского моря (роды *Micromelania* и *Clessiniola*) и *Chilopyrgula* из оз. Охрида.

2. Все исследованные виды *Baicalia* и *Liobaicalia* очень близки между собой по анатомическому строению, различаясь главным образом лишь

формой, структурой и величиной раковины. В то же время они сильно отличаются по многим анатомическим признакам от *Micromelaniidae*.

3. У *Baicaliidae* жабра очень крупная, состоит из 100—200 жаберных листочков, тогда как в жабре *Micromelaniidae* Каспия всего лишь 35—40 листочков. Осфрадий у байкальских родов выражен слабее, чем у *Micromelaniidae*, у которых длина его достигает трети длины жабры. Реноперикардиальный проток у тех и других отсутствует. Трабекулярный отдел почки у *Baicaliidae* сильно развит, границы между трабекулами ясные, у *Micromelaniidae* поверхность трабекулярного отдела выглядит почти гладкой, границы между трабекулами слабо различимы.

Весьма заметные различия установлены также в органах пищеварения — в строении пластинок радулы, форме мешка кристаллического стебелька, положении слюнных желез и т. д.

4. Нервная система у *Baicaliidae* Байкала и *Micromelaniidae* Каспия имеет обычные для высших переднежаберных ганглии. Характерными отличиями *Baicaliidae* от *Micromelaniidae* являются: отсутствие метаподиальной комиссуры между метаподиальными ганглиями; наличие многочисленных нервов, отходящих от левой висцеральной комиссуры к жабре и осфрадию, образующих здесь нервное сплетение; наличие такого же сплетения в области нервов, иннервирующих пенис.

5. Половые органы самца *Baicaliidae* имеют следующие отличия: семенник представляет более или менее компактную фолликулярную железу; длинный семяпровод образует у выхода из семенника клубок; простата крупная, почковидная; пенис крупный, ланцетовидный, лишенный каких-либо придатков, но имеющий вздутие в базальной части на правой стороне. Сперматозоиды созревают осенью.

У *Micromelaniidae* из Каспия пенис узко-ланцетовидный, длинный, на левой стороне снабжен сосковидным выростом.

6. Половые органы самки *Baicaliidae* состоят из компактных или пальцеви́дно разветвленных яичников и яйцевода, который в конечной железистой части дифференцируется на несколько придатков, а именно: мощную добавочную железу, проток, принимающий сперму (влагалище), проток для выведения яиц, или оотип, причем оба этих протока отделены друг от друга не полностью и погружены в мощную железистую массу. Кроме того, яйцевод перед переходом в оотип образует многочисленные выпячивания, играющие роль семеприемников. Копулятивная сумка отсутствует.

У *Micromelaniidae* строение женских половых органов отличается от таковых у *Baicaliidae* тем, что конечный железистый отдел их имеет лишь один семеприемник и одну копулятивную сумку. В этом отношении *Micromelaniidae* близки к *Hydrobiidae*.

7. Единство анатомического строения многочисленных видов *Baicaliidae* указывает на то, что все они могли возникнуть в самом Байкале от одной исходной формы.

8. Близких родственных связей между *Baicaliidae* Байкала и *Micromelaniidae* из Понто-Каспийского бассейна нет. Последние ближе к *Hydrobiidae*, и именно к роду *Hydrobia*, с которым в древние времена они, несомненно, развивались единой ветвью.

9. *Baicaliidae* вместе с семействами *Micromelaniidae*, *Assimineidae*, *Rissoidae*, а также с подсем. *Hydrobiinae* из сем. *Hydrobiidae* получили начало от каких-то примитивных «*Protissoa*», обитавших в мезозое или даже ранее в водах северного полушария, вероятно вдоль северных и северо-восточных берегов моря Тэтис или в его дериватах.

ЛИТЕРАТУРА

1. Кожов М. М. Моллюски озера Байкал. «Тр. Байк. лимнол. ст. АН СССР», 1936, т. VIII.
 2. Кожов М. К морфологии эндемичных моллюсков оз. Байкал. I. Benedictiinae. «Зоол. журн.», 1945, т. 24, в. 5.
 3. Dybowski W. Die Gasteropoden-Fauna des Baikalsees. St. Petersburg, 1875.
 4. Dybowski W. Die Gasteropoden-Fauna des Kaspischen Meeres. «Malakolog. Blätter» N. F., Kassel, 1888, Bd. 10.
 5. Tiele I. Rewisie des Systems der Hydrobiidae und Melaniidae. «Zool. Jahrb.», System., 1928, Bd. 55, H. 3.
 6. Tiele I. Handbuch der systematischen Weichtierkunde, T. I. Jena, 1929.
-