



Фото П. Репсторфа



СИТНИКОВА Татьяна Яковлевна — доктор биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории водных беспозвоночных Лимнологического института СО РАН (г. Иркутск)



Петер РЕПСТОРФ — кандидат биологических наук, научный сотрудник Института геологических наук (отделение палеонтологии) при Свободном Университете (г. Берлин). Работал на Байкале в совместном проекте с ЛИН СО РАН

Татьяна СИТНИКОВА,
Петер РЕПСТОРФ

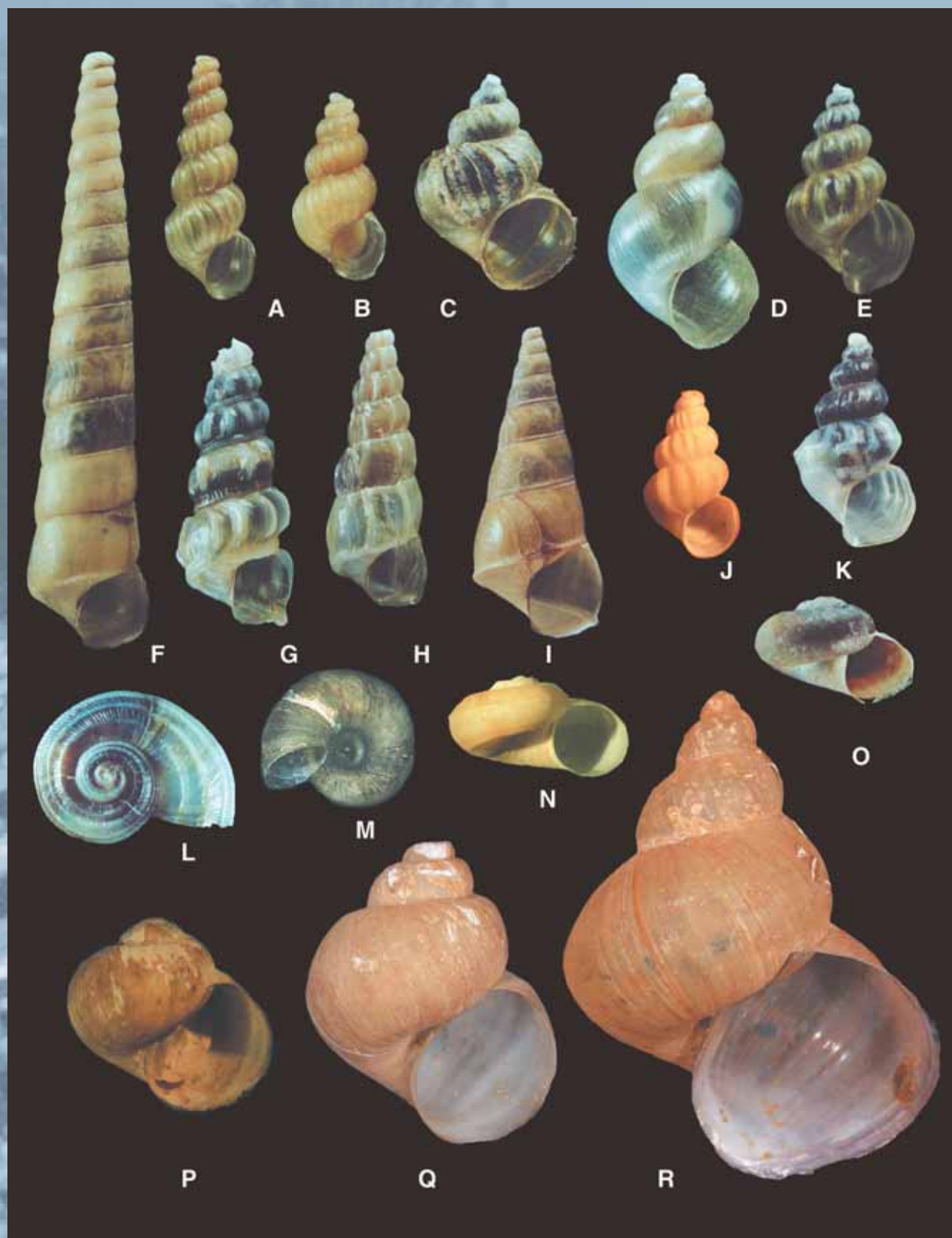
эти МОЛЛЮСКИ живут только В БАЙКАЛЕ



В Байкале обитает 180 видов моллюсков, принадлежащих двум классам: брюхоногих (Gastropoda) и двустворчатых (Bivalvia). При этом наблюдается интересный феномен: палеарктические виды моллюсков, живущих в других водоемах северного полушария, как правило, в Байкал не внедряются. Они встречаются только в его мелководных участках бухт и заливов. И наоборот, байкальские моллюски не распространяются за пределы озера, если не считать скромное число видов, населяющих вытекающую из Байкала Ангару.

Большая часть байкальских моллюсков — 79 % брюхоногих и 52 % двустворчатых — являются **эндемиками**, т. е. нигде в мире больше не встречаются! «Чемпионами» по числу видов являются брюхоногие, они же составляют и значительную часть всей биомассы обитателей байкальского дна. Байкальские Gastropoda представлены двумя эндемичными семействами переднежаберных — Baicaliidae и Benedictiidae, и тремя семействами — разножаберные (Valvatidae) и легочные (Planorbidae, Acroloxidae) — включающими эндемичные роды, которые и станут объектом нашего внимания.





ХЛЕБА И ...

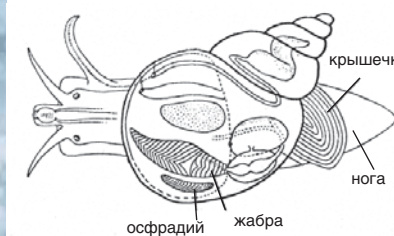
Что бы мы ни думали о высоких материях, но основными, жизненно важными функциями любого организма являются вполне «приземленные» — питание и размножение. Как и чем питаются, как плодятся байкальские улитки, и отличаются ли они по этим функциям от гастропод других водоемов нашего полушария?

В отношении способа питания моллюски проявляют немалую изобретательность. Например, виды семейства Valvatidae являются факультативными фильтраторами. Они достаточно быстро передвигаются по субстрату и с помощью ресничек, окружающих ротовые губы и ротовое отверстие, как «пылесос» собирают со дна пищевые частички.

Представители других семейств — Benedictiidae, Planorbidae и Acroloxiidae — просто пасутся на дне, соскребая пищу с твердого субстрата. А вот для того, чтобы понять, каким образом питаются байкальи (сем. Baicaliidae), необходимо вкратце ознакомиться с общим строением переднежаберных моллюсков.

Кстати сказать, свое название они получили потому, что дышат жаброй, находящейся, соответственно, на переднем крае тела. Вода поступает в мантийную полость моллюска благодаря биению ресничек по краю мантии и жабры, состоящей из жаберных лепестков. Справа от жабры лежит **осфрадий** — орган чувства, распознающий химический состав воды. Если эта «мини-лаборатория» установит, что вода не пригодна для дыхания, — моллюск прячется внутрь раковины и закрывается крышечкой, находящейся на верхней стороне ноги. В случае «положительного анализа» вода проходит в мантийную полость и затем выбрасывается наружу с другой стороны. При этом различные частички, находящиеся в воде, обволакиваются слизью, вырабатываемой специальной железой, и затем также «выбрасываются» наружу, что характерно для большинства переднежаберных моллюсков. Но только байкальи среди всех байкальских гастропод являются настоящими «гурманами»! Если попавшая взвесь оказывается «вкусной», в мантийной полости формируются особые слизевые шнуры с пищей, которые проходят по ресничному желобку справа от **рострума** ко рту и затем поедаются.

Раковины байкальских брюхоногих эндемичных моллюсков различаются формой, размерами и скульптурой:
 A — *Godlewskia wrzesniowskii*;
 B — *Pseudobaikalia pulla tenuicosta*;
 C — *Teratobaikalia macrostoma*;
 D — *Korotnewia semenkevitschi*;
 E — *Maackia herderiana*;
 F — *Godlewskia pulchella*; G — *Baicalia dybowskiana*; H — *B. carinatocostata*;
 I — *B. carinata*; J — *Pseudobaikalia pusilla*; K — *Maackia variesculpta*;
 L — *Megalovalvata piligera*;
 M — *M. baicalensis* (вид со стороны пупка); N — *M. demersa*;
 O — *Choanomphalus maacki*;
 P — *Kobeltocochlea olchonensis*;
 Q — *Benedictia maxima*; R — *B. fragilis*
 (A–I, K, L, O — фото С. Дидоренко, M — фото К. Nakai, J, N, P–R — фото Т. Ситниковой)



Основной план строения переднежаберных брюхоногих моллюсков (Иванов, 1940)

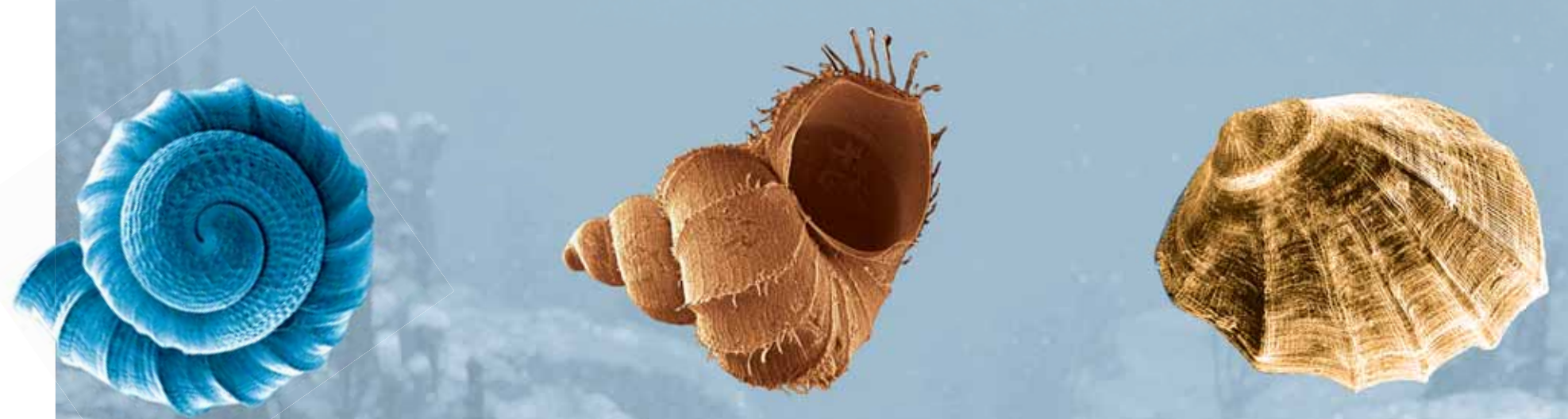
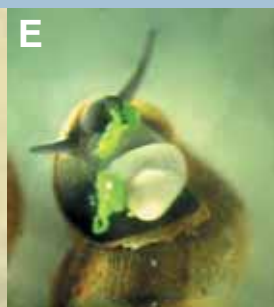
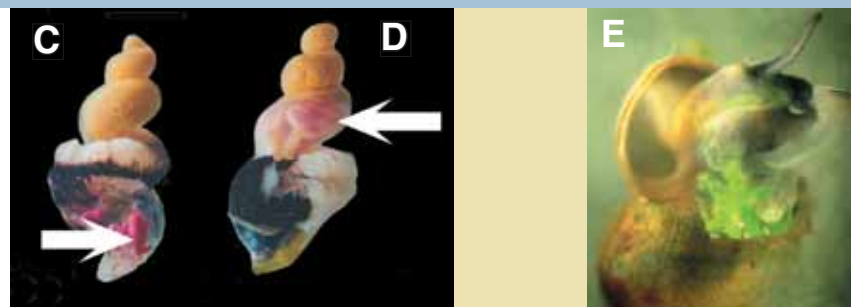
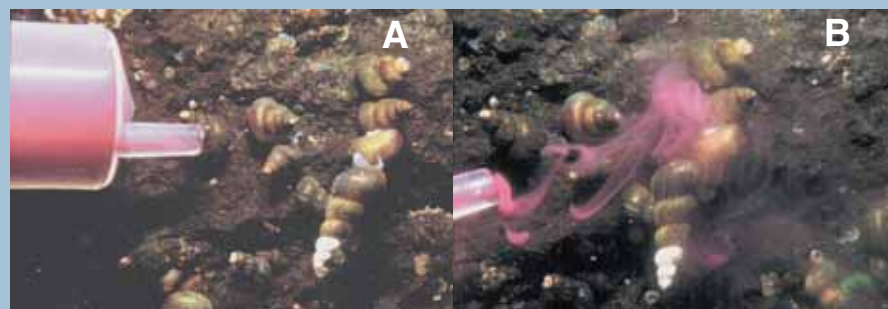
БРЮХОНОГИЕ ЗУБАСТИКИ

Захват пищи у всех брюхоногих моллюсков происходит одинаково — с помощью **радулы**. Сама радула по внешнему виду больше всего напоминает обычную терку. Это своеобразный орган пищеварительной системы, лежащий в глотке и состоящий из длинной ленты зубов. У разных моллюсков количество поперечных зубных рядов и число зубов в ряду также различается. Зубы переднего края радулы со временем изнашиваются, но в этом смысле моллюскам повезло! Им не требуется помощь стоматолога: по мере разрушения зубы замещаются новыми, образующимися в особом радулярном влагалище.

Из чего же состоит «меню» байкальских гастропод? Следует заметить, что о вкусах они не спорят. Так, два вида (*Megalovalvata baicalensis* и *Kobeltocochlea martensiana*) питаются тем, что осаждается на поверхности зеленых губок. При этом вместе с кормом в виде различных водорослей, главным образом диатомовых, и небольшого количества инфузорий в желудок моллюсков поневоле попадает и большое количество спикул губок.

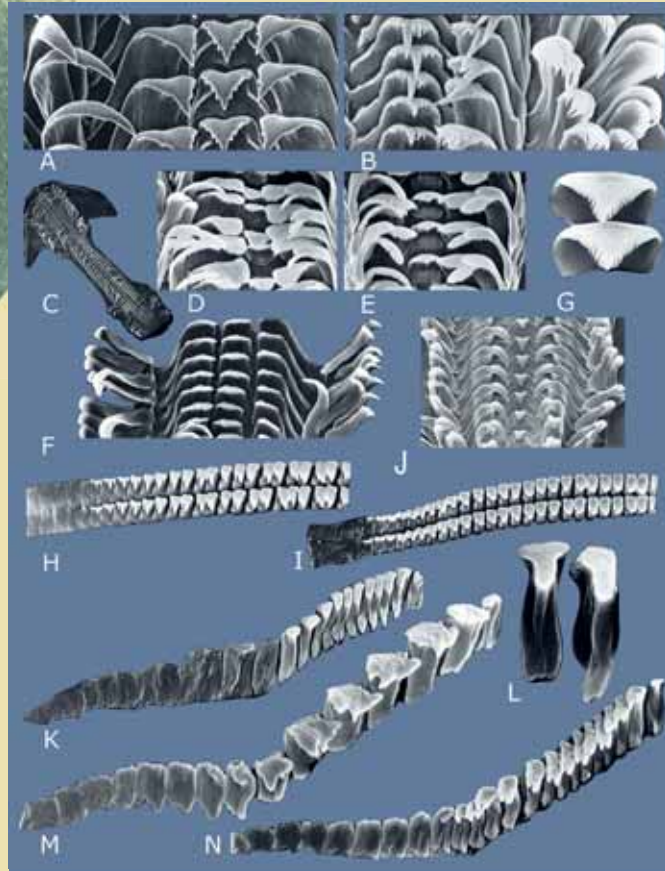
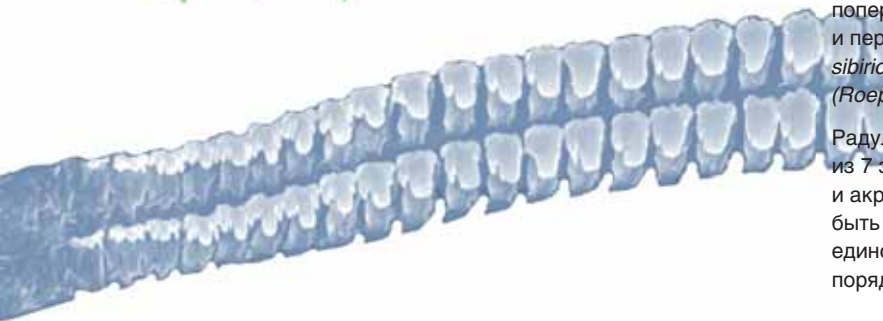
Для того, чтобы подтвердить наблюдаемый в лабораторных условиях механизм потребления пищи у байкалийид, проведено кормление *Baicalia turritiformis* непосредственно в Байкале. А–В — впрыскивание водоласом подкрашенного раствора дрожжей в воду рядом с особями;

С — вскрытая особь через 5 минут после кормления, подкрашенная взвесь находится в глотке и пищеводе; D — через 20 минут, подкрашенная взвесь находится уже в желудке; E — кормление *Chlorella sp.* (фото П. Репсторфа)



Раковины байкальских эндемичных брюхоногих моллюсков:
 A — *Liobaicalia stiedae*;
 B — *Teratobaicalia ciliata*;
 C — *Yaroslaviella eximia*;
 Ca — *Yaroslaviella eximia* (вид сверху);
 D — *Maackia costata*;
 E — *Teratobaicalia duthiersii*;
 F — *Choanomphalus planorbiformis*;
 Fa — *Choanomphalus planorbiformis* (вид сбоку);
 G — *Ch. maackii*; H — *Parabaicalia flori*; I — *Baicaliella clandestina*;
 J — *B. humerosa*;
 K — *Gerstfeldtancylus kozhovi* (вид сверху); Ka — *G. kozhovi* (вид слева); L — *Pseudancylastrum beckmanae* (вид сверху); La — *P. beckmanae* (вид слева);
 M — *Baicalancylus boettgerianus* (вид сверху); Ma — *B. boettgerianus* (вид слева) (фото П. Репсторфа)



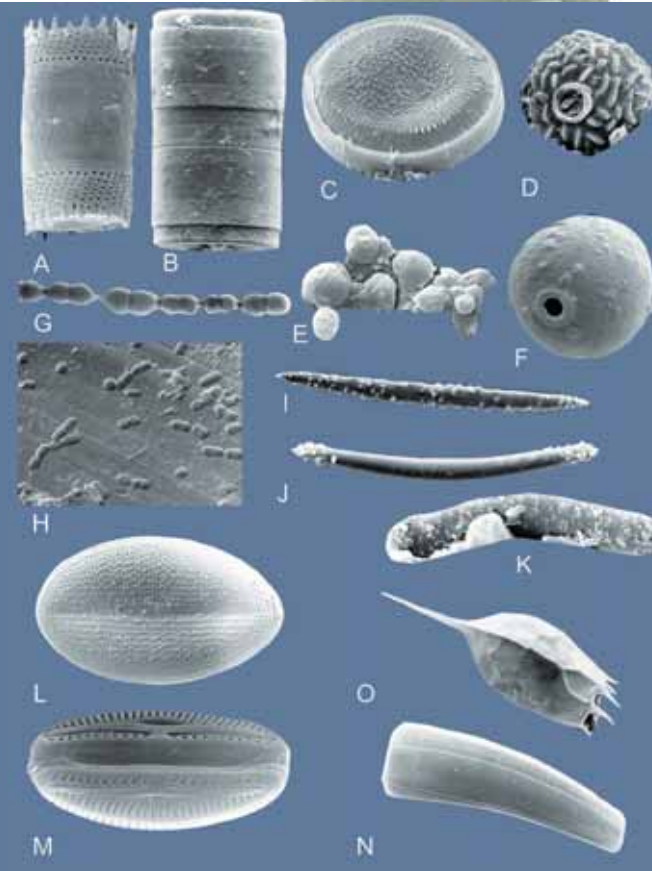


На фотографии изображены зубы радулы байкальских эндемичных моллюсков так, как они выглядят в сканирующем электронном микроскопе:
 A — *Benedictia baicalensis*; B — *Megalovalvata demersa* (Valvatidae); C, F — *Liobaicalia stiedae* (C — внешний вид всех зубов радулы); D — *Maackia costata*; E — *M. herderiana*; G — *M. bythiniopsis* (Baicaliidae); H — *Choanomphalus amauronius*; I — *Ch. maacki* (Planorbidae); J — *Benedictia fragilis* (Benedictiidae); K — *Baicalancylus kobelti* (половина поперечного зубного ряда); L — *B. kobelti* (центральный и первый латеральный зубы); M — *Pseudancylastrum sibiricum*; N — *Gerstfeldtiancylus renardii* (Roepstorff et al., 2003)

Радула вальватид, бенедиктиид и байкалиид состоит из 7 зубов в поперечном ряду, а у планорбид и акролоксид количество зубов в поперечном ряду может быть более 50, при этом по бокам от центрального единственного зуба располагаются в зеркальном порядке остальные зубы



Моллюски, питающиеся на губках
 (Фото П. Репсторфа)



«Меню» байкальских гастропод
 (фото в электронном сканирующем микроскопе):
 A–C — планктонные диатомовые водоросли:
 A — *Aulacoseira subarctica*;
 B — *Ellerbeckia teres*; C — *Cyclotella minuta*;
 D и F — цисты золотистых водорослей;
 E — колония зеленых водорослей; G — дрожжи;
 H — бактерии;
 I, J, K — спикулы губок;
 L– N — бентосные диатомовые водоросли:
 L — *Cocconeis placentula*;
 M — *Amphora ovalis*; N — *Rhoicosphenia curvata*;
 O — планктонная коловратка *Keratella quadrata* (Roepstorff et al., 2003)



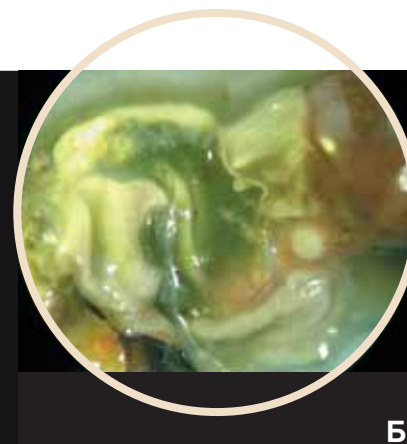


А

Интересно, что родственник *M. baicalensis* — *Megalovalvata demersa*, обитающий на песчаных и каменистых грунтах, предпочитает питаться на свободных от губок пространствах. Почти половину его «обеда» составляют диатомовые и золотистые водоросли.

Основным «блюдом» байкалийд являются планктонные диатомовые водоросли (до 90 % желудочного содержимого). «Меню» дополняют цисты, отдельные клетки и колонии других водорослей, коловратки, инфузории, микроорганизмы. Иногда в их желудочном пищевом комке встречаются и спикулы губок. При этом у видов, населяющих мягкие грунты, наблюдаются сезонные изменения в «меню», а у обитателей твердых грунтов пища круглый год достаточно однообразна.

В отличие от байкалийд некоторые виды бенедиктиид являются поистине всеядными. Они способны поедать все, в том числе детрит (мертвую органику из донных отложений), растительную и даже животную пищу — мальков и разлагающиеся трупы рыб. У байкальских моллюсков-гигантов с высотой раковины 30–40 мм, способных вырвать кусок ткани из тела мертвой рыбы,



Б

Зеленый улотрикс (Б) и мальки рыб (А) в желудке бенедиктии (фото О. Тимошкина)



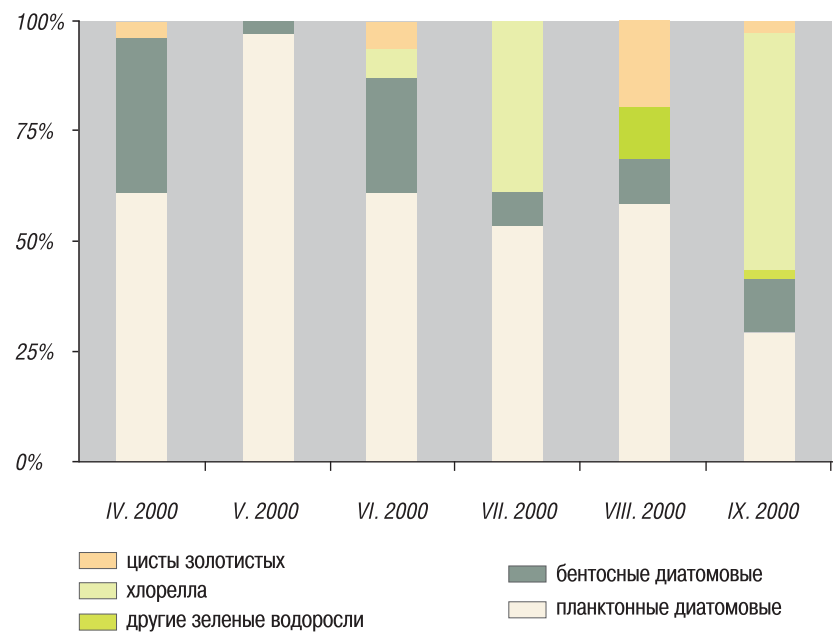
ротовой аппарат выглядит устрашающим. Зубы радулы у них лишены мелких зубчиков и имеют вид длинных острых крючьев.

В отличие от переднежаберных легочные брюхоногие моллюски дышат не жабрами, а легкими, приспособленными усваивать кислород из водной среды. Эти медленно передвигающиеся по субстрату улитки питаются в основном донными диатомовыми водорослями.

К чему же приводят такие разнообразные и, по сути, непритязательные пищевые привычки? Благодаря фильтрующему способу питания многочисленные виды байкалийд используют самый обильный и доступный в Байкале источник питания — планктонные водоросли.



Бенедиктия (*Benedictia baicalensis*) поедает труп рыбы (фото П. Репсторфа)



Пример сезонной динамики компонентов пищевого комка у байкалийд. Вид *Liobaicalia stiedae*, населяющая песчаную литораль у пос. Култук (по Roepstorf, Sitnikova, 2003)

СНЕСЛА ГАСТРОПОДА ЯИЧКО, ДА НЕ ПРОСТОЕ

Разделение на «прекрасную» и «сильную» половины у брюхоногих моллюсков весьма условно. Бенедиктииды и байкалийды являются раздельнополыми животными. Зато представители других семейств (вальватиды, планорбиды и акролоксиды) — гермафродиты, исповедующие принцип «два в одном». У таких особей в принципе возможно самооплодотворение. Однако в природе этого обычно не происходит, поскольку чаще всего сначала у моллюска созревают мужские половые продукты, и только потом — женские. К сожалению, подробностей «интимной» жизни байкальских брюхоногих известно крайне мало. Каким образом находят друг друга для спаривания особи одного вида, существуют ли у них «брачные игры» — пока неизвестно. Известно только, что копуляция у большинства видов происходит в весенне-летний период. Образующиеся «любовные» пары так тесно прикрепляются друг к другу, что порой их очень трудно разъединить.

Все брюхоногие моллюски Байкала — яйцекладущие, причем внешний вид кладок у каждой группы весьма своеобразный. Например, у вальватид кладка представляет собой овальный мешочек, содержащий до 40 и более яиц, покрытых оболочкой и соединенных между собой особыми нитями. Перед выходом «молодежи» капсула лопается по боковому шву. Кладки планорбид и акролоксид содержат меньше яиц — до 10–12-ти.

У первых перед выходом молоди капсула открывается сверху, как крышечка консервной банки, а вот юным акролоксидам приходится самим прогрызать себе выход на свет.

Байкалийды и бенедиктииды откладывают капсулы, содержащие только один эмбрион. Форма и цвет кладок различны: гладкие и морщинистые, темные и светлые, в виде линзы, подушечки, чашечки...

Главное, что объединяет всех байкальских брюхоногих — настоятельная потребность в твердом субстрате для прикрепления яиц. И тут уж приходится выкручиваться — где только не встретишь кладки вездесущих гастропод! Моллюски, обитающие на мягких грунтах, прикрепляют яйца на раковины особей как своего, так и чужого вида, на частички песка, гальку, затонувшие куски древесины. На скальных и каменистых породах кладки можно встретить у оснований губок, в пустых домиках ручейников, на гладких поверхностях, в щелях и ямках валунов, а также между колониями сфероностока. Чаще всего байкалийды и бенедиктииды откладывают одиночные капсулы, у некоторых видов кладка состоит из нескольких яиц, а несколько видов рода *Benedictia* создают настоящие «гнезда», состоящие из 100 и более яйцевых капсул, отложенных несколькими самками.

Скребущие же виды моллюсков собирают пищу разными способами и с самых разных мест (губок, скал, песка). Результат — в одном месте обитания могут мирно уживаться более двадцати видов брюхоногих моллюсков, принадлежащих к различным семействам! И всем в Байкале хватает пищи.

Пик размножения у байкальских улиток приурочен к летнему времени (июнь–июль). Однако в отличие от других пресноводных улиток северного полушария кладки байкальских гастропод можно находить практически круглый год. Еще одна удивительная особенность: молодь байкальских моллюсков может «вылупляться» в течение довольно длительного времени (от 3 до 12-ти месяцев после откладки яиц), тогда как у обычных пресноводных улиток — уже через 3–4 недели!

Продолжительность эмбриогенеза определяется сезонной изменчивостью температуры придонного слоя воды, где обитают улитки. Поэтому быстрее всего развиваются эмбрионы из кладок, отложенных в начале лета, но в целом выход молоди очень растянут. Интересно, что пики выхода молоди некоторых близкородственных видов не совпадают. Подобная разновременность, вероятно, уменьшает конкуренцию за пищевые ресурсы, качество и количество которых также подвержено сезонным колебаниям.

В ТЕСНОТЕ, ДА НЕ В ОБИДЕ...

Изучая образ жизни брюхоногих моллюсков, мы обнаружили большие различия между байкальскими и палеарктическими видами, живущими в обычных, неглубоких озерах северного полушария.

Поскольку даже в летнее время вода в Байкале достаточно холодна, развитие эмбрионов происходит медленно, да и растут улитки долго. Поэтому, чтобы достигнуть зрелого возраста, им нужен не один год, зато у некоторых палеарктических видов за теплый сезон успевает появиться одно–два поколения!

Улитки из обычных пресноводных водоемов предпочитают питаться



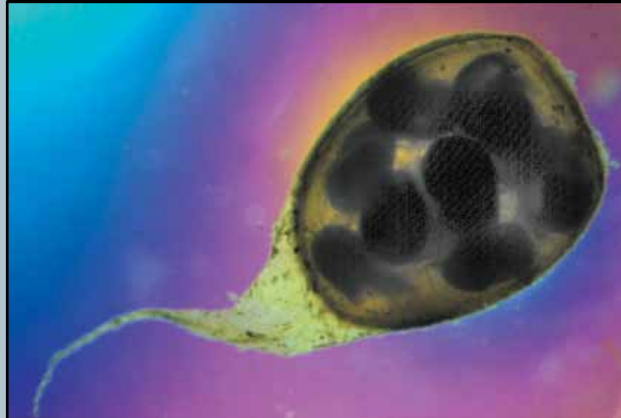
Benedictia fragilis. Один из самых больших видов. На раковине находятся яйцевые капсулы, отложенные другими самками (фото П. Репсторфа)



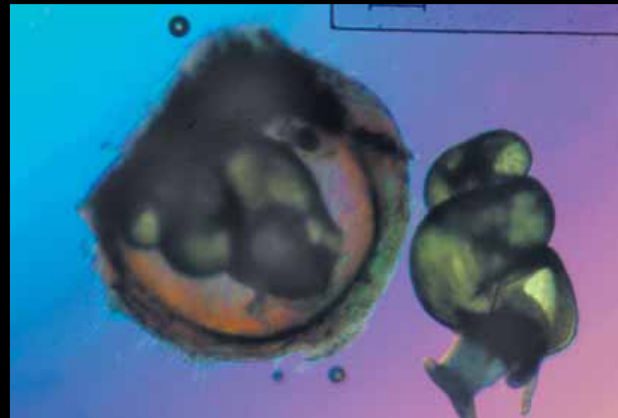
Копулирующая пара акролоксид (фото О. Тимошкина). У акролоксид отмечено несколько типов копуляции*: I тип — «раздельнополая» или односторонняя копуляция, при которой один из копулирующих моллюсков выступает как «самец», второй — как «самка»; II тип — копуляция цепочкой, при которой моллюск, находящийся на одном краю цепочки выступает как «самец», моллюск на другом конце цепочки — как «самка»; особи, находящиеся между ними, выступают как «самец» и «самка» одновременно. Число особей в цепочке составляет 3–4.

* Типы копуляции приведены по классификации Г. В. Березкиной и Я. И. Старобогатова (1988)

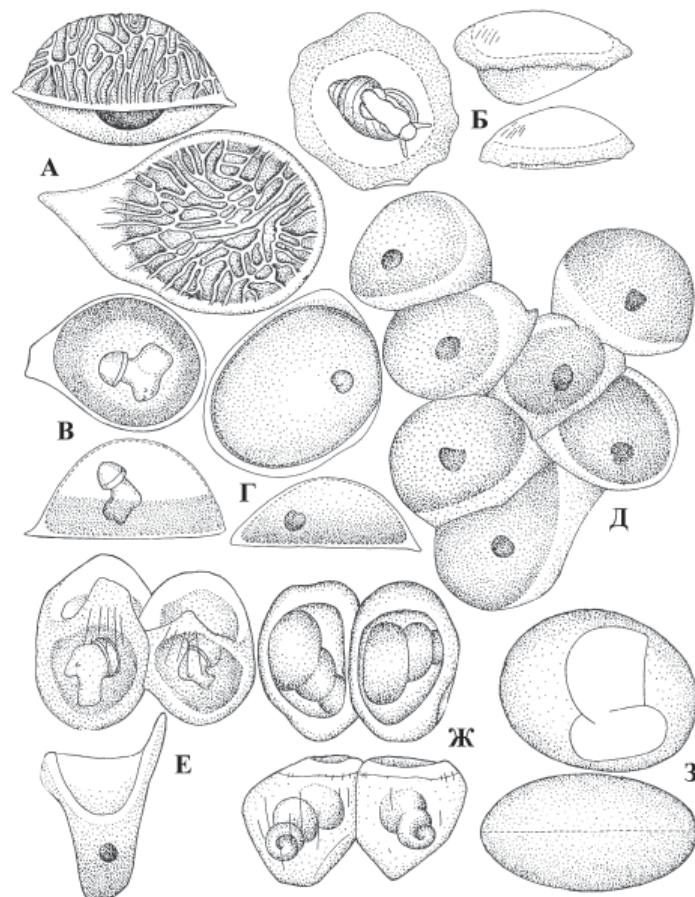
Кладка *Megalovalvata demersa*,
содержащая несколько яиц
(фото П. Репсторфа)



Яйцевая капсула и вылупившийся
моллюск *Baicalia carinata* (Baicaliidae)
(фото П. Репсторфа)



Кладки эндемичных
родов акролоксид
Pseudancylastrum
и *Gerstfeldtiancylus*
(фото П. Репсторфа)



детритом и высшей водной растительностью, а все байкальские гастроподы в той или иной степени перешли на самый доступный источник пищи — одноклеточные водоросли, обитателей водной толщи и дна. К тому же среди палеарктов отсутствуют виды-трупоеды.

Такие особенности образа жизни байкальских эндемичных моллюсков сближают их скорее с морскими, нежели пресноводными палеарктическими брюхоногими. Как и в морях, древние по происхождению байкальские улитки смогли пережить неблагоприятные для них периоды изменений климата, оледенения,

повышения тектонической активности. Ныне живущие гастроподы заняли все возможные биотопы Байкала, в том числе и находящиеся на больших глубинах. В Байкале, как и в морях, улитки могут обитать на глубинах свыше 400 м, а один вид был обнаружен даже на глубине свыше 1000 м.

А уж в зоне байкальского мелководья моллюски просто поражают своим обилием и разнообразием. Чтобы удостовериться в этом, достаточно лишь взглянуть на байкальское дно в каньоне Жилище, где на квадратном метре комфортно разместилось более 60 тысяч вполне довольных жизнью брюхоногих!

Яйца байкалиид:
А — *Maackia bythiniopsis*;
Б — *Teratobaikalia ciliate*;
В — *Pseudobaikalia zachvatkini*;
Г — *Liobaicalia stiedae*;
Д — *Parabaikalia oviformis*;
Е — *Baicalia turiformis*;
Ж — *B. dybowskiana*;
З — *Teratobaikalia macrostoma*
(Sitnikova et al., 2001)

Гастроподы
в каньоне Жилище
(фото П. Репсторфа)



Краткие сведения о первых исследователях малакофауны Байкала

Первые байкальские моллюски попали в руки ученых в середине XIX столетия. Р. Маак собрал улиток с прибрежной зоны Байкала у истока р. Ангары и передал их зоологу Г. Герстфельдту. Последний обратил внимание на их уникальность и непохожесть на всех других пресноводных брюхоногих, известных к тому времени, и выделил 5 новых для науки видов (Gerstfeldt, 1859).

Почти в это же время ссыльный поляк Бенедикт Дыбовский работал в поселке Култук, расположенном на южной оконечности озера. В течение нескольких лет он собирал и изучал разных животных Байкала, в том числе и брюхоногих. Всех найденных моллюсков он отправлял своему брату, профессору Львовского университета. В. Дыбовский (Dybowski, 1875–1912) обнаружил, что большинство из них являются новыми для науки видами и родами. Для 36-ти новых видов и подвидов он сделал подробные описания раковины, сопроводив прекрасными иллюстрациями, а у некоторых — изучил расположение внутренних органов и морфологию зубов радулы. Его рисунки поражают точностью воспроизведения, особенно если учесть, что радула байкалийд практически не видна даже под современным стереоскопическим микроскопом! Созданные более 150-ти лет назад, эти рисунки до сих пор переходят из одного научного издания в другое.

В начале XX-го столетия на Байкале работала экспедиция под руководством А. Коротнева, направленная Российской Академией наук. За два года ее участники объехали озеро вдоль всего побережья и собрали уникальный материал, который был передан Зоологическому институту (Санкт-Петербург) и обработан знатоком пресноводной фауны В. Линдгольмом. Он еще больше «увеличил» биоразнообразие байкальских моллюсков, описав 47 новых для науки видов и подвидов (Lindholm, 1909–1927), и выявил пространственную неравномерность



Живой представитель эндемичного семейства Baicaliidae (фото П. Репсторфа)

распределения моллюсков в озере.

После возвращения из ссылки Б. Дыбовский совместно с Я. Грохмалицким продолжили изучение собранных в Байкале брюхоногих моллюсков. Они первыми отметили величайшую внутривидовую изменчивость их раковины и выделили уже около 130-ти видов и подвидов с разновидностями (Dybowski, Grochmalicki, 1912–1925). Исследования видового состава и распределения моллюсков продолжили Старостин (Starostin, 1926)

и М. Кожов (1928–1971). Изучая сборы сотрудников Байкальской лимнологической станции, Кожов провел ревизию байкальских моллюсков и описал 22 новых вида и подвида. Благодаря его исследованиям знания о байкальских гастроподах пополнились сведениями об их морфологии и биологии, а также об эволюционных преобразованиях, в результате которых возникли «букеты» близкородственных видов.

Как и небесные тела, многие виды, роды и семейства байкальских моллюсков были названы в честь их первооткрывателей. Имена Маака, Герстфельдта, братьев Дыбовских, Кожова и других ученых навсегда сохранились в многочисленных «созвездиях» уникальных байкальских организмов.



В следующем номере



Прозрачные и холодные воды Байкала щедро наделены удивительной животной жизнью. Озеро — воплощенная мечта любого страстного рыбака и натуралиста. Поскольку байкальская вода насыщена кислородом до максимальных глубин, рыбы в нем живут повсеместно: на дне и в толще воды. И только здесь существует такой феномен, как глубоководные пресноводные рыбы.

Одними из самых интересных рыб Байкала являются уникальные *коттоидные* рыбы, больше известные под именем *бычков-подкаменщиков*. В ближайшем номере нашего журнала у читателя будет возможность поближе познакомиться с их необычной внешностью, удивительными привычками и «шестым» органом чувств, позволившим им «обжить» темные байкальские глубины. Секретами «бычковой» жизни с нами поделится доктор биологических наук *Валентина Сиделева* из Зоологического института РАН (Санкт-Петербург) в статье «**Длиннокрылка, желтокрылка, широколобка и другие... рыбы Байкала**».

Наверное, не будет преувеличением сказать, что байкальский омуль так же широко известен, как и сам Байкал. Для многих людей эти понятия неразделимы и обозначают нечто, единственное в своем роде. Согласно современной научной классификации байкальский омуль является разновидностью *омуля арктического*, обитателя Северного Ледовитого океана. Однако с помощью молекулярно-филогенетических методов удалось доказать, что байкальский омуль есть не что иное, как форма *обыкновенного сига*,

приспособившаяся к специфическим условиям обитания. Произошло это, согласно «диатомовой летописи», не позднее 11—9 тысяч лет назад. Об этих удивительных «превращениях» байкальского омуля читайте в следующем номере в статье «**Байкал — омулевая бочка**» *Любови Сухановой*, потомственного ихтиолога (Лимнологический институт СО РАН, Иркутск).

Еще один уникальный, но гораздо менее известный обитатель Байкала — *макрогектопус*. Это полупрозрачное ракообразное, в анфас напоминающее персонажа из известного американского фильма «Хищник», является единственным из всех пресноводных бокоплавов, кто выбрал своей обителью водную толщу озера. Об этом чрезвычайно чувствительном к свету хищнике, в поведении и биологии которого так много загадочного, расскажет в статье «**Ракообразие байкальских вод**» кандидат биологических наук *Наталья Мельник* из Лимнологического института СО РАН (Иркутск).



Фото М. Файерабенда, С. Глущенко, О. Тимошкина, В. Короткоручко