

УДК 594.32.22 (262.81)

## ПОЛОВАЯ СИСТЕМА И РАДУЛА КАСПИЙСКИХ PYRGULIDAE (ПОДСЕМЕЙСТВА TURRICASPIINAE И CASPIINAE, GASTROPODA, PECTINIBRANCHIA)

© 1998 г. Т. Я. Ситникова<sup>1</sup>, Я. И. Старобогатов<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Лимнологический институт СО РАН, Иркутск 664033

<sup>2</sup>Зоологический институт РАН, С.-Петербург 199034

Поступила в редакцию 29.09.95 г.

Изучено строение женской половой системы, копулятивного аппарата и радулы 15 видов рода *Turricaspia*, относящихся к 6 под родам, и 2 видов рода *Caspia* из одного под рода (некоторые виды были представлены только самками или только самцами). Полученные данные позволяют дополнить характеристики под родов анатомическими признаками. Род *Caspia* предлагается обособить в отдельное под семейство Caspiinae на основании строения женской половой системы и радулы. Показано, что семейства, входящие в над семейство Hydrobioidea образуют две группы: западную, распространенную на юго-востоке Европы, в Передней и, частично, и Центральной Азии, и восточную, куда входят Baicalliidae и Benedictiidae.

В литературе неоднократно (Dybowski, Grochmalicki, 1915; 1917; Кожов, 1951) обращалось внимание на сходство раковин эндемичных байкальских видов семейства Baicalliidae и каспийских видов семейства Pyrgulidae Brusina, 1881 (часто ошибочно называемого Micromelaniidae Thiele, 1925). Чисто конхологический подход к систематике гастропод приводил на этом основании к объединению обеих групп (Thiele, 1929) и появлению зоогеографической загадки о возможных связях Байкала и Каспия. Кожов (1951) в результате изучения половой системы и радулы нескольких видов Baicalliidae и одного вида Pyrgulidae обратил внимание на весьма серьезные различия в строении половой системы этих семейств, на основании чего констатировал их самостоятельность. Однако, для решения этого вопроса использован всего лишь один вид каспийских пиргулид, и в целом вопрос о разнообразии строения половой системы последних оставался открытым. Позднее Радоман (Radoman, 1983) опубликовал обстоятельные описания строения половой системы трех видов каспийских Pyrgulidae: *Turricaspia* (*Turricaspia*) *andrusovi* (B. Dyb. et Gr.), *T. (Caspella)* *trivialis* (Logv. et Star.) и *T. (Oxypyrgula)* *pullula* (B. Dyb. et Gr.) = *T. (O.) pseudospica* (Logv. et Star.). Материалом для этого послужили сборы Б.М. Логвиненко, сделанные в 1957 г. и определенные Логвиненко и Старобогатовым (1969) в согласии с системой, опубликованной в их работе. Если учесть, что Кожов (1951) обсуждает половую систему *T. (Laevicaspia)* *caspia* (Eichw.) или, возможно, не отделяемого от этого вида в то время *T. (L.) meneghiniana* (Issel), то, в конечном счете, известна анатомия представителей

4 под родов каспийских пиргулид, принадлежащих к роду *Turricaspia*: *Turricaspia* s. str., *Laevicaspia*, *Oxypyrgula* и *Caspella*. Между тем, по современной системе (Старобогатов, 1970; Алексенко, Старобогатов, 1987) каспийские пиргулиды относятся к 2 родам и 12 под родам: род *Turricaspia* B. Dybowski et Grochmalicki, 1917 с под родами *Turricaspia* s. str., *Trachycaspia* B. Dybowski et Grochmalicki, 1917, *Caspiopyrgula* Logvinenko et Starobogotov, 1969, *Oxypyrgula* Logvinenko et Starobogotov, 1969, *Laevicaspia* B. Dybowski et Grochmalicki, 1917, *Caspella* Thiele, 1929, *Celekenia* Andrusov, 1902, *Clessiniola* Lindholm, 1924, *Eurycaspia* Kolesnikov in Logvinenko et Starobogotov, 1969; род *Caspia* Clessin et W. Dybowski, 1886 с под родами *Caspia* s. str., *Clathrocaspia* Lindholm, 1929, *Ulskia* Logvinenko et Starobogotov, 1969. К этому стоит добавить, что некоторые под роды рода *Turricaspia*, в частности *Laevicaspia* и *Caspella* довольно разнородны по раковине и, вероятно, в ходе дальнейших исследований будут разделены. В этом отношении важно подчеркнуть, что черноморские *Laevicaspia* (группа *Turricaspia lincta* Milach., 1908) известны из киммерийских отложений западной Грузии, т.е. значительно раньше начала формирования современной каспийской фауны. Кроме этого, стоит отметить, что *Eurycaspia* заметно отличается по положению устья от всех остальных каспийских пиргулид и, возможно, заслуживает выделения в самостоятельный род. Впрочем, значительное сходство его представителей по раковине с моллюсками малоазиатского рода *Falsipyrgula*, возможно, лишь результат параллельной эволюции.

Целью предлагаемой работы было, прежде всего, изучение половой системы и радулы представителей возможно большего числа подвидов. Использованный для этой цели материал был собран Логвиненко в 1957 г. в Южном и Среднем Каспии и фиксирован первоначально 4%-ным раствором формалина с последующим (уже в лаборатории) переводом в 70%-ный спирт. При этом плотность поселения каспийских гастропод такова (40–100 экз. на 1 кв. м), что добыть живой материал крайне трудно. При сборе драгой, тралом или дночерпателем с большой площадью захвата живые особи теряются среди многих тысяч пустых раковин (отличить их можно только по просвечивающим сквозь раковину темным глазам). Эта же ситуация сохраняется при использовании дночерпателя с площадью захвата 1/40 кв. м (который был использован Логвиненко), однако, крупные формы при этом выбрать легче (хотя их и мало), а мелкую фракцию, отделенную с помощью сита, фиксировали целиком, и выборку особей с мягким телом производили в лаборатории под стереоскопическим микроскопом МБС-1. Именно поэтому использованный для работы материал был немногочислен: *T. (Clessiniola) triton* (Eichw.) – 2 самки; *T. (Turricaspia) dagestanica* (Logv. et Star.) – 3 самки; *T. (T.) spica* – самец и 2 самки; *T. (T.) andrusovi* (B. Dyb. et Gr.) – самец и самка; *T. (T.) spasskii* (Logv. et Star.) – самец и самка; *T. (T.) turricula* (Cless. et W. Dyb.) – самец; *T. (Laevicaspia) meneghiniana* (Issel) – 3 неполовозрелых самца; *T. (L.) eburnea* (Logv. et Star.) – самка; *T. (L.) brunnea* (B. Dyb. et Gr.) – самка; *T. (Trachycaspia) eucalia* (B. Dyb. et Gr.) – самец; *T. (Caspella) conus* (Eichw.) – 3 самки; *T. (C.) trivialis* (Logv. et Star.) – самец и самка; *T. (C.) ovum* (Logv. et Star.) – самец и самка; *T. (Oxyrgula) pullula* (B. Dyb. et Gr.) – самец и самка; *T. (O.) bogatscheviana* (Logv. et Star.) – самка; *Caspia (Clathrocaspia) gmelinii* (Cless. et W. Dyb.) – 3 самки; *C. (Cl.) gaillardi* (Tadj.-Pour) – 2 самки. Таким образом, в работе обсуждается строение женской половой системы представителей 7 подвидов (обоих родов), а мужской – 6 подвидов (одного рода) из 12. Изучение строения половой системы производили посредством ручного вскрытия под стереоскопическим микроскопом МБС-1 с последующим изготовлением микропрепаратов ренального и паллиального отделов женской половой системы и копулятивного аппарата самцов; простату изучали непосредственно при вскрытии – она у всех изученных видов довольно однотипна и различия лишь в размерах. Использование ручного вскрытия отличает наш метод изучения анатомии от метода реконструкции по серии срезов, которым пользовался П. Радоман.

## ПОЛОВАЯ СИСТЕМА И РАДУЛА

Род *Turricaspia* B. Dyb. et Gr., 1915

Подрод *Turricaspia* s. str.

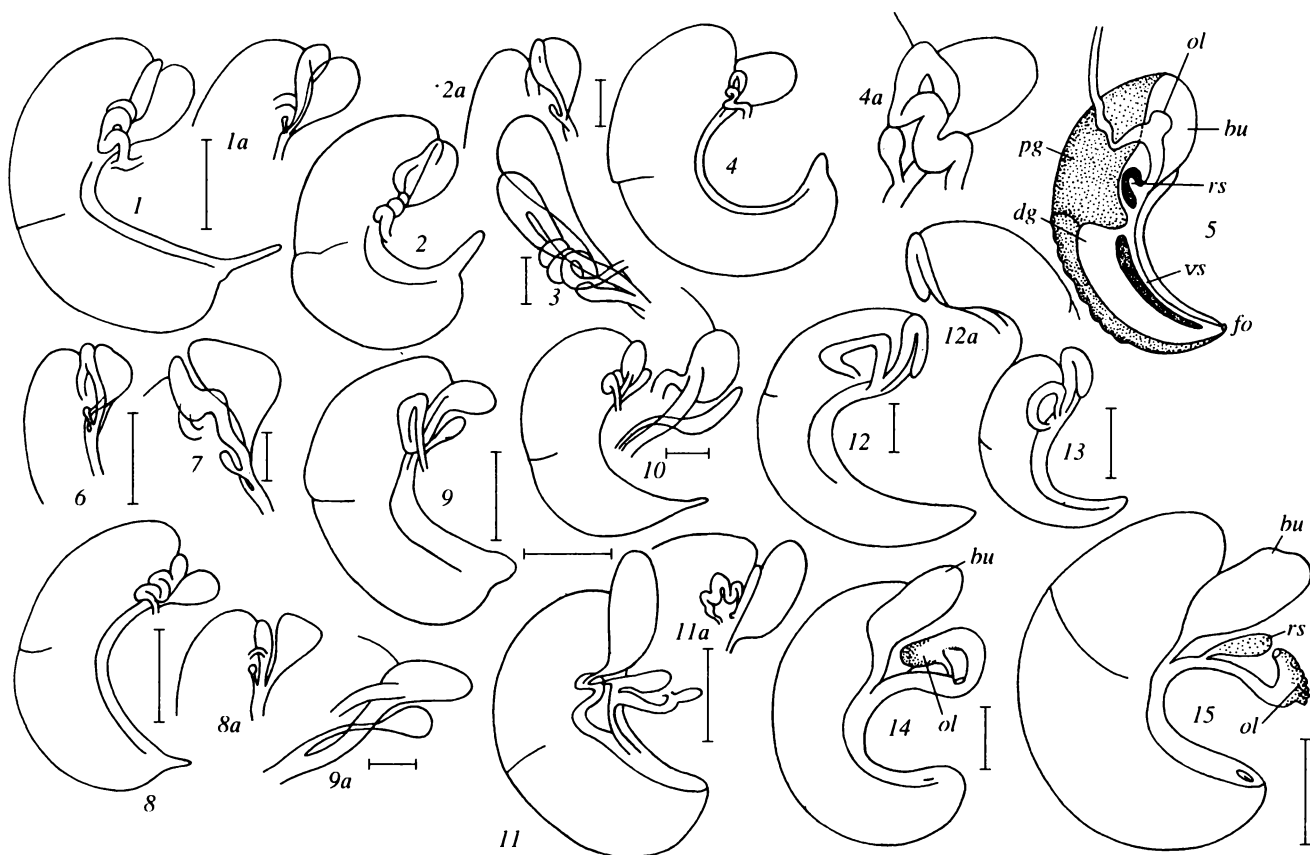
*T. (T.) andrusovi* (B. Dybowski et Grochmalicki, 1917) (рис. 1, 1; 2, 1). Железы паллиального яйцевода, примерно, одинаковы по длине, граница между ними хорошо выражена. Бурса крупная, длина ее резервуара составляет около половины длины верхней железы. Семяприемник (rs-1 по терминологии Радомана – Radoman, 1983) очень маленький. Ренальный яйцевод сильно извитой; его железистая петля вершиной достигает верха резервуара бursy. Дистальная часть паллиального яйцевода сужена и вытянута. Копулятивный аппарат самца клиновидный с оттянутой вершиной; латеральный его отросток довольно длинный. Наши данные почти полностью соответствуют описанию и рисунку Радомана (1983) за исключением размеров семяприемника и пропорций копулятивного аппарата, зависящих от степени сокращения.

*T. (T.) spasskii* Logvinenko et Starobogatov, 1969 (рис. 1, 2; 2, 2; 3, 1; 4, 1). Половая система самки почти такая же, как у предыдущего вида и, пожалуй, единственная разница (возможно, связанная с разным функциональным состоянием) в том, что у этого вида менее вздута железистая петля ренального яйцевода. Копулятивный аппарат самца более узкий с почти параллельными сторонами и с несколько более длинной концевой частью. Рахидальный зуб радулы без базальных зубчиков; центральный зубчик на режущем крае развит слабо, боковых зубчиков 7. Первый маргинальный зуб имеет широкие овальные зубчики, второй – узкие зубчики в большем числе, чем у первого.

*T. (T.) dagestanica* (Logvinenko et Starobogatov, 1969) (рис. 1, 3; 3, 2). Половая система самки такая же, как у предыдущего вида, но семяприемник заметно крупнее и достигает вершиной резервуара середины длины протока бursy. Бурса своим резервуаром заметно выдается за вершину железистой петли ренального яйцевода. Копулятивный аппарат самца не изучен. Радула как у предыдущего вида, но число боковых зубчиков на режущем крае рахидального зуба обычно 8.

*T. (T.) turricula* (Clessin et W. Dybowski, 1888) (рис. 2, 3; 3, 3) [syn. *Pyrgula rudis* Logv. et Star., 1969]. Копулятивный аппарат самца клиновидный, резко расширенный в основании и довольно плавно сужающийся к короткой оттянутой вершине. Латеральный отросток довольно длинный, почти вдвое длиннее короткого вершинного участка копулятивного аппарата. Половая система самки не изучена. Радула такая же, как у *T. spasskii*.

*T. (T.) spica* (Eichwald, 1855) (рис. 4, 2) [syn. *Pyrgula uralensis* Logv. et Star., 1969]. Половая система самки и копулятивный аппарат самца такие же, как у *T. (T.) andrusovi* и никаких различий нам обнару-



**Рис. 1.** Ренальный и паллиальный яйцеводы и место их соединения у видов Pyrgulidae: 1 – *Turricaspia andrusovi*, 2 – *T. spasskii*, 3 – *T. dagestanica*, 4 – *T. eburnea*, 5 – *T. caspia* (по: Кожову, 1951), 6 – *T. pullula*, 7 – *T. bogatscheviana*, 8 – *T. conus*, 9 – *T. trivialis*, 10 – *T. ovum*, 11 – *T. triton*, 12 – *Caspia gmelinii*, 13 – *C. gaillardi*, 14 – *Pyrgula annulata* (по: Radoman, 1983), 15 – *Falsipyrgula pfeifferi* (по: Radoman, 1983). (1a, 2a, 4a, 8a, 10a, 11a, 12a – участок яйцевода без ренальной петли): bu – бурса, dg – дистальная железа паллиального яйцевода, fo – женское отверстие, ol – петля ренального яйцевода, pg – проксимальная железа паллиального яйцевода, rs – семяприемник, vs – вентральный канал паллиального яйцевода. Масштаб (мм): 3, 7, 10a, 12, 13 – 0.1; остальные – 0.5.

жить не удалось, в связи с чем рисунок не приводим. Рахидальный зуб радулы мало отличается от такового других видов подрода, но первый маргинальный зуб с более мелкими зубчиками по режущему краю.

Подрод *Trachycaspia* B. Dybowski et Grochmalicki, 1917

*T. (Tr.) eucalia* (B. Dybowski et Grochmalicki, 1917) (рис. 2, 4; 3, 4). Копулятивный аппарат самца почти такой же, как у *T. (T.) landrusovi*, но латеральный отросток не заметен, а концевой отдел несколько уже и длиннее. Половая система самки не изучена. Радула с хорошо развитым центральным зубчиком на рахидальном зубе.

Подрод *Laevicaspia* B. Dybowski et Grochmalicki, 1917

*T. (L.) eburnea* (Logvinenko et Starobogatov, 1969) (рис. 1, 4; 3, 5). Дистальная железа палли-

ального яйцевода заметно длиннее проксимальной; граница между ними хорошо выражена. Бурса с овальным резервуаром, длина которого составляет около трети длины верхней железы. Семяприемник короткий с крупным резервуаром: длина его с протоком почти равна длине суженной части протока бursy. Ренальный яйцевод извитой с почти не вздутой железистой петлей, далеко не достигающей своей вершиной верхнего края резервуара бursy. Дистальная часть паллиального яйцевода сужена и вытянута, но в меньшей степени, чем у видов подрода *Turricaspia* s. str. Копулятивный аппарат самца не изучен. Радула такая же, как у остальных видов, но центральный зубчик на режущем крае рахидального зуба выделяется своим большим размером.

*T. (L.) brunnea* (B. Dybowski et Grochmalicki, 1917) (рис. 2, 5; 3, 6). Копулятивный аппарат самца мало расширен в основании и плавно сужается к вершине. Последняя очень широкая (по ширине превышает половину ширины копулятивного аппарата в основании). Латеральный отросток не-

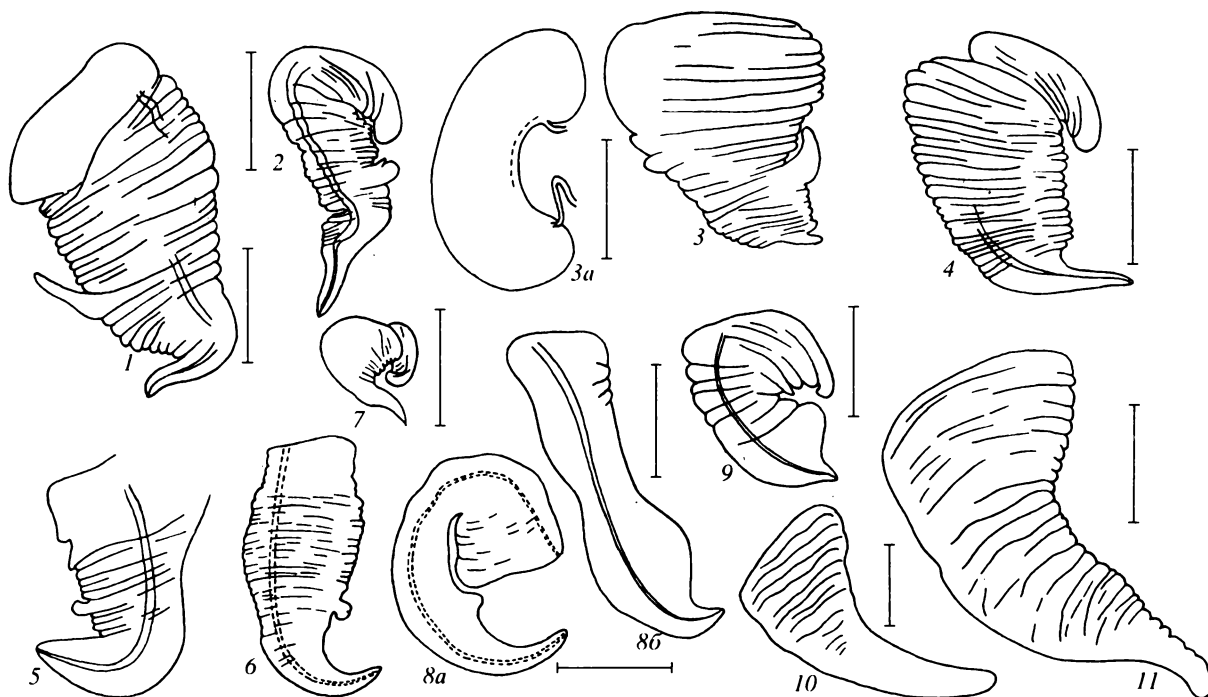


Рис. 2. Копулятивные аппараты (и простата на рис. 3а) видов Pyrgulidae: 1 – *Turricaspia andrusovi*, 2 – *T. spasskii*, 3 – *T. turricula*, 4 – *T. eucalia*, 5 – *T. brunnea*, 6 – *T. caspia* (по: Кожову, 1951), 7 – *T. pullula*, 8 – *T. trivialis* (а – по: Radoman, 1983, б – ориг.), 9 – *T. ovun*, 10 – *Pyrgula annulata* (по: Radoman, 1983), 11 – *Falsipyrgula pfeifferi* (по: Radoman, 1983). Масштаб 0.5 мм.

большой. Половая система самки не изучена. Радула как у предыдущих видов; центральный зубчик на рахидальном зубе крупнее остальных.

*T. (L.) caspia* (Eichwald, 1838) (рис. 1, 5; 2, 6; 3, 7). Половая система самки, копулятивный аппарат самца и радула обсуждаются по рисункам и описанию Кожова (1951). Не исключена возможность, что под этим названием изображена анатомия не *T. caspia*, а *T. meneghiniana* – вида, который тогда считался лишь разновидностью: *T. caspia* var. *inflata* (B. Dyb. et Gr., 1917) – см. Жадин (1952). Женская половая система отличается умеренно вздутой и частично обособленной петлей ренального яйцевода и слабо извитой тонкой проксимальной его частью. Бурса очень крупная, ее резервуар составляет половину длины проксимальной железы. Семяприемник такой же, как у *T. eburnea*. Дистальный конец паллиального яйцевода не оттянут. Копулятивный аппарат самца умеренно сужен в основании, далее расширяется, а от уровня короткого латерального отростка плавно сужается, переходя в длинную суженную вершинную часть. Рахидальный зуб радулы с очень слабо развитым центральным зубчиком на режущем крае.

Следует отметить, что отличия *T. caspia* от *T. eburnea* и *T. brunnea* (размеры бursы, размеры и форма ренального яйцевода, дистальный конец паллиального яйцевода, вершинная часть копуля-

тивного аппарата) заметно больше, чем между *T. eburnea* и *T. brunnea*.

*T. (L.) meneghiniana* (Issel, 1866) (рис. 4, 3). Поскольку мы располагали материалом только по неполовозрелым самцам, данные о половой системе не приводим. Рахидальный зуб радулы с хорошо выраженным центральным зубчиком и 5–6 боковыми зубчиками по режущему краю. Первый маргинальный зуб с длинными овальными зубчиками, второй – с узкими, более короткими малочисленными зубчиками.

Подрод *Oxypyrgula* Logvinenko et Starobogatov, 1969

*T. (O.) pullula* (B. Dybowski et Starobogatov, 1969) (рис. 1, 6; 2, 7; 4, 4) [syn. *Pyrgula pseudospica* Logv. et Star., 1969]. Железы паллиального гонодукта почти одинаковой длины, но граница между ними видна нечетко. Резервуар бursы слегка выдается за верхний конец проксимальной железы. Семяприемник маленький с необособленным от протока резервуаром. Ренальный яйцевод в извитой части довольно узкий со вздутой железированной петлей, доходящей вершиной до вершины резервуара бursы. Дистальная часть паллиального яйцевода не сужена и не вытянута. Копулятивный аппарат самца клиновидный с очень длинной концевой частью, превышающей треть всей длины

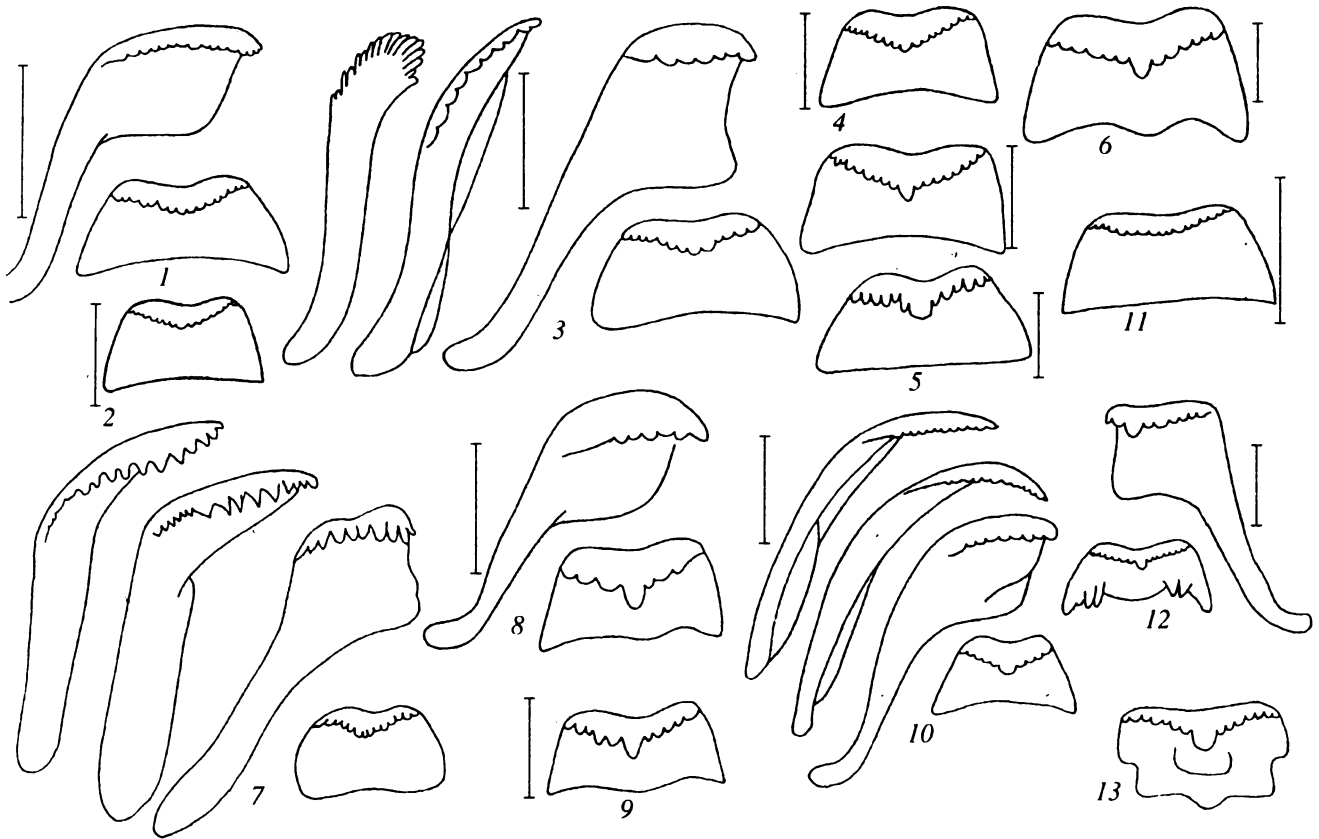


Рис. 3. Радула видов Pyrgulidae (половина поперечного ряда латеральный и рахидальный зубы или только последний): 1 – *T. spasskii*, 2 – *T. dagestanica*, 3 – *T. turricula*, 4 – *T. eucalia*, 5 – *T. eburnea*, 6 – *T. brunnea*, 7 – *T. caspia* (по: Кожову, 1951), 8 – *T. conus*, 9 – *T. trivialis*, 10 – *T. ovum*, 11 – *T. triton*, 12 – *Caspia gmelinii*, 13 – *Falsipyrghula pfeifferi* (по: Radoman, 1983). Масштаб 10 мкм.

копулятивного аппарата. Латеральный отросток не заметен. Центральный зубчик на режущем крае рахидального зуба развит слабо и не отличается по размерам от 7–8 боковых зубчиков. Маргинальные зубы имеют сходную мелкую зазубренность.

Наши данные вполне совпадают с описанием и рисунками Радомана (Radoman, 1983), за исключением степени вздутости железистой петли ренального яйцевода.

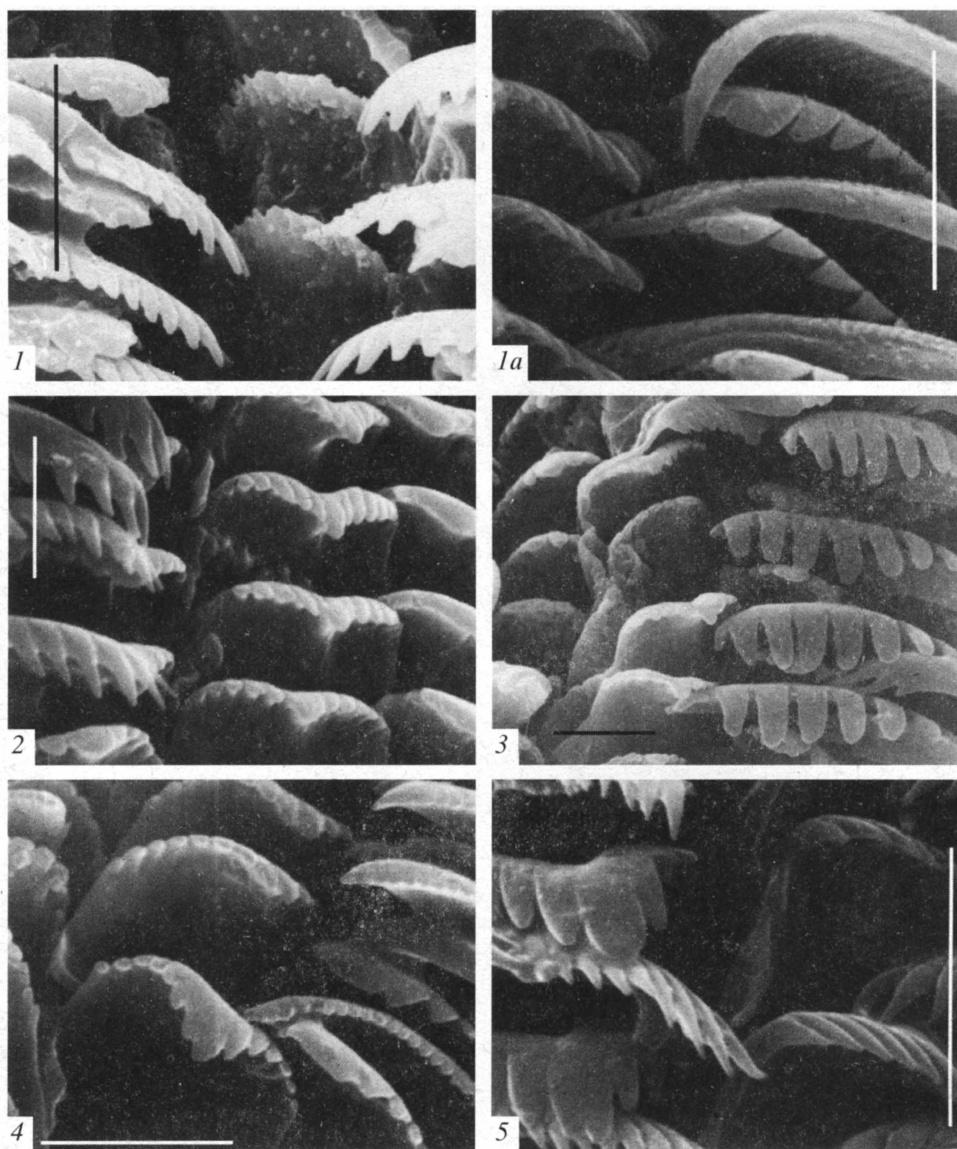
*T. (O.) bogatscheviana* (Logvinenko et Starobogatov, 1969) (рис. 1, 7). Отличается от *T. pullula* более вздутой железистой петлей ренального яйцевода. Копулятивный аппарат самца не изучен.

#### Подрод *Caspiella* Thiele, 1929

*T. (C.) conus* (Eichwald, 1838) (рис. 1, 8; 3, 8; 4, 5). Железы паллиального яйцевода почти одинаковой длины; граница между ними хорошо выражена. Резервуар бursy составляет около четверти длины проксимальной железы и прилегает вплотную к ее железистой массе. Семяприемник маленький с шаровидным резервуаром, четко от-

граниченным от протока. Ренальный яйцевод в извитой части узкий, но железистая петля вздутая и почти доходит своей вершиной до вершины резервуара бursy. Дистальная часть паллиального яйцевода сужена и вытянута в короткий вырост. Копулятивный аппарат самца не изучен. Рахидальный зуб радулы с небольшим центральным зубчиком, по бокам от которого расположены по 5 зубчиков. Инициальный (= латеральный) зуб с широкими зубчиками, маргинальные имеют сходную зазубренность (узкие длинные зубчики), но различаются числом зубчиков: у первого их больше, чем у второго.

*T. (C.) trivialis* (Logvinenko et Starobogatov, 1969) (рис. 1, 9; 2, 8; 3, 9; 5, 1). Железы паллиального яйцевода почти одинаковой длины с хорошо выраженной границей между ними. Резервуар бursy маленький, примерно около 0.2 длины проксимальной железы и значительно не доходит вершиной до ее верхнего конца. Семяприемник обнаружить не удалось, хотя по данным Радомана (1983) он имеется. Ренальный яйцевод выше железистой петли образует одну слабую петлю. Железистая петля крупная, выдающаяся своей вер-



**Рис. 4.** Радула видов *Turricaspiinae*: 1, 1a – *T. spasskii*, 2 – *T. spica*, 3 – *T. meneghiniana*, 4 – *T. pullula*, 5 – *T. conus*. Масштаб 10 мкм.

шиной за верхний край проксимальной железы. Дистальная часть паллиального яйцевода сужена и образует короткий массивный вырост. Копулятивный аппарат самца (по: Radoman, 1983) с нешироким основанием, далее сужается к середине длины, затем снова несколько расширяется и несет короткий отросток, после чего плавно сужается к оттянутой вершине. У изученных нами экземпляров копулятивный аппарат вытянут и отросток незаметен. Рахидальный зуб радулы с хорошо выраженным центральным зубчиком, по сторонам от него 6–7 боковых зубчиков. Инициальный (= латеральный) зуб с некрупными боковыми зубчиками, так что центральный не выделяется размерами. Маргинальные зубы с узкими длинными зубчиками.

Наши данные по женской половой системе вполне согласуются с данными Радомана (1983), с той лишь разницей, что мы не обнаружили семяприемника, хотя Радоман его изображает. Копулятивный аппарат отличается от рисунка Радомана несколько больше, но это, возможно, связано с различной степенью его сокращения.

*T. (C.) ovum* (Logvinenko et Starobogatov, 1969) (рис. 1, 10; 2, 9; 3, 10; 5, 2). Отличается от *T. trivialis* менее крупной железистой петлей ренального яйцевода, не выдающейся за задний конец верхней железы, удлинненным резервуаром бursы и плавно оттянутым на дистальном конце паллиальным яйцеводом. Семяприемник также обнаружить не удалось. Копулятивный аппарат самца и радула почти такие же, как у предыдущего вида,



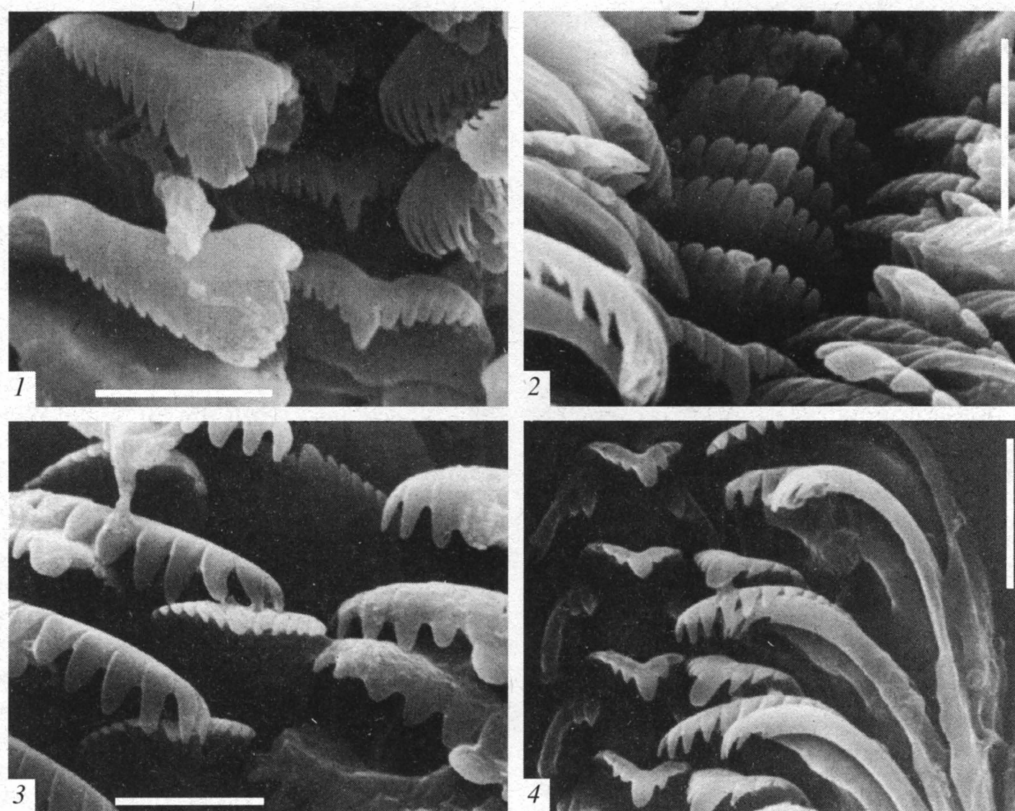


Рис. 5. Радула видов Turricaspiinae и Caspiinae: 1 – *T. trivialis*, 2 – *T. ovum*, 3 – *T. triton*, 4 – *Caspia gmelinii*. Масштаб 10 мкм.

но концевая часть копулятивного аппарата короче и выраста не нем обнаружить не удалось. Рахидальный зуб радулы с крупным центральным зубчиком и 5 боковыми зубчиками по режущему краю. Инициальный и маргинальные зубы такие же, как и у предыдущего вида.

#### Подрод *Clessiniola* Lindholm, 1924

*T. (C.) triton* (Eichawald, 1838) (рис 1, 11; 3, 11; 5, 3). Железы паллиального яйцевода почти одинаковой длины; граница между ними хорошо выражена. Резервуар бursы очень крупный, составляет около 2/3 длины верхней железы и открывается в паллиальный яйцевод очень узким протоком. Семяприемник очень крупный; он открывается в проток бursы узким протоком, но широко соединен с ренальным яйцеводом. Последний широкий, умеренно извитой, а его железнатая петля с небольшим пальцевидным расширением, не достигающим до заднего края проксимальной железы. Дистальная часть паллиального яйцевода не сужена. Копулятивный аппарат самца не изучен. Рахидальный зуб радулы со слабо развитым центральным зубчиком на режущем крае. Первый маргинальный зуб с крупными овальными зубчиками.

#### Под *Caspia* Clessin et W. Dybowski, 1886

##### Подрод *Clatrocaspia* Lindholm, 1929

*C. (Cl.) gmelinii* Clessin et W. Dybowski, 1888 (рис. 1, 12; 3, 12; 5, 4). Верхняя железа паллиального яйцевода несколько короче нижней; граница между ними хорошо выражена. Бурса и семяприемник отсутствуют. Ренальный яйцевод с крупной петлеобразной извитой частью и с длинной узкой железнатой петлей, достигающей своей вершиной до заднего конца проксимальной железы и замкнутой у латерального края. Дистальная железа паллиального яйцевода плавно сужается к дистальному концу, но на этом конце не оттянута. Копулятивный аппарат самца не изучен. Рахидальный зуб с двумя (редко с тремя) суббазальными зубчиками, хорошо выраженным центральным зубчиком и 4–5 боковыми зубчиками по режущему краю с каждой стороны от центрального зубчика. Инициальный и маргинальные зубы с хорошо выраженными крупными зубчиками.

*C. (Cl.) gaillardi* (Tadjalli-Pour, 1977) (рис. 1, 13). Женская половая система практически неотличима от таковой *C. gmelinii*. Единственные наблюдаемые отличия: извитая часть ренального яйцевода незначительно короче, а железнатая петля более вздута. Этим отличиям пока не стоит придавать серьезного значения, поскольку они

могут отражать лишь функциональное состояние половой системы. Копулятивный аппарат самца не изучен. Радула такая же, как у *C. gmelinii*.

## НЕКОТОРЫЕ ДРУГИЕ АНАТОМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ

Попутно приводим некоторые особенности анатомии, общие для всех исследованных видов.

Слюнные железы лежат целиком на глотке и имеют вид тонких, иногда извитых трубочек. Желудок (изучен только у видов *Turricaspia*) со слепым отростком таким же, как у *Pyrgula* (см. Radoman, 1983). Мешок кристаллического стебелька крупный, соединенный с кишкой щелью. Печень открывается в желудок единственным отверстием.

В центральной нервной системе плевральные ганглии соединены с церебральными очень короткими коннективами, образуя вместе с pedalными ганглиями околопищеводное кольцо. Субинтестинальный ганглий тесно придвинут к левому плевральному; супраинтестинальный ганглий соединен с правым плевральным длинным коннективом.

Перечисленные особенности пищеварительной и центральной нервной систем общие для пиргулид (Radoman, 1983) и в значительной мере для других Hydrobioidea.

## ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ СЛЕДСТВИЯ

Сравнение женской половой системы с таковыми Hydrobiidae и Baicaliidae (Кожов, 1951; Radoman, 1983; Ситникова, 1991; Ситникова и др., 1992) и приведенные выше данные) позволяет выявить следующие различия. У Pyrgulidae ренальный яйцевод подразделен на две части: извитую (в той или иной мере) трубку и железистую петлю. У Hydrobiidae весь ренальный яйцевод дистально от гоноперикардиального протока представлен извитой трубкой. У Baicaliidae проксимальная часть ренального яйцевода очень слабо извита, но зато дистальная снабжена несколькими, часто многими железистыми дивертикулами, выполняющими наряду с другими функциями роль семяприемников. Дистальная железа паллиального яйцевода у Hydrobiidae и Pyrgulidae цельная, а у Baicaliidae подразделена на лопасти, размер которых в заметной мере варьирует в пределах одной и той же железы. Женское половое отверстие у Baicaliidae в отличие от Pyrgulidae и Hydrobiidae сдвинуто несколько назад от дистального конца нижней железы. В мужском копулятивном аппарате Pyrgulidae и Hydrobiidae семяизвергательный проток не так тесно прижат к правой (выгнутой) стороне, как у Baicaliidae; у последнего семейства копулятивный аппарат всегда лишен выроста на левой стороне. Рахидаль-

ный зуб радулы у Hydrobiidae с оттянутыми латеро-базальными углами и с суббазальными зубчиками. Число зубчиков на режущем крае невелико: обычно 7. У Pyrgulidae и Baicaliidae латеро-базальные углы рахидального зуба не оттянуты, две пары суббазальных зубчиков известны лишь у *Caspia* и число зубчиков на режущем крае значительно больше (15). В то же время у представителей Pyrgulidae иногда есть небольшой зубчик или уступ на боковых краях рахидального зуба (рис. 3, 13), чего у Baicaliidae нет. Из этого видно, что Hydrobiidae и Pyrgulidae несколько ближе друг к другу, чем оба эти семейства к Baicaliidae. Если мы привлечем сюда данные по анатомии других гидробиоидных моллюсков Балканского пол-ва и Передней Азии (Radoman, 1983; Старобогатов, Ситникова, 1983), кроме Belgrandiellidae (= Lanzaiidae) и Dabrianidae, отличающихся своеобразием строения желез паллиального яйцевода, а также Benedictiidae (Ситникова, 1987), то можно отметить, что эти гидробиоидные семейства четко разделяются на западную и восточную группы. В первую входят Hydrobiidae, Pyrgulidae и ряд других балканско-переднеазиатских семейств (Radoman, 1983; Старобогатов, Ситникова, 1983) с извитым в различной степени ренальным яйцеводом, тонким или в той, или иной части снабженным железистым расширением и с цельной дистальной железой паллиального яйцевода. Во вторую входят Baicaliidae и Benedictiidae: у первых на ренальном яйцевode формируется система дивертикулов, а у вторых средняя часть этого отдела яйцевода снабжена многочисленными мелкими полукруглыми складками, очевидно, тоже выполняющими секреторную функцию. Кроме того, у представителей обоих семейств дистальная железа паллиального яйцевода подразделена на неправильные лопасти. Все сказанное дает возможность как-то "взвесить" различия между общепризнанными семействами гидробиоидных моллюсков и на основе этого оценить таксономический ранг других групп, относимых сюда же, а также, в какой-то мере, оценить степень их близости друг к другу, что должно составить предмет будущих исследований.

Радоман (Radoman, 1983) разделяет семейство Pyrgulidae на три самостоятельных семейства: Pyrgulidae (с подсемействами Pyrgulinae и Ohridopyrgulinae), Micropyrgulidae и Turricaspiidae (с подсемействами Turricaspiinae и Falsipyrgulinae). Различия между этими группами, однако, невелики. Так, Радоман в цитированной работе приводит следующие анатомические характеристики (здесь и далее перевод автора). У Pyrgulidae "Рахидальный зуб радулы без базальных (точнее, суббазальных – авт.) зубчиков. В желудке имеется слепой отросток. Плевро-супраинтестинальный коннектив длинный, тогда как плевро-субинтестинальный короткий, но заметный; оба цереб-



роплевральных коннектива также заметны. На щупальцевом нерве имеется ганглиозное утолщение, а на латеральном нерве его нет. Семяприемники (rs-1 и rs-2) в женской половой системе отсутствуют, их роль выполняет расширенная и железистая часть яйцевода, расположенная между гоноперикардиальным протоком и вагинальной частью яйцевода (т.е. паллиальным яйцеводом – авт.). Бурса имеется.” (стр. 131–132). Подсемейство Pyrgulinae он характеризует крайне лаконично: “Роль семяприемника выполняет характерное слепое клювообразное расширение яйцевода” (стр. 132). Почти такую же характеристику он дает для Ohridopyrgulinae: “Роль семяприемника выполняет расширенная, объемистая и железистая часть яйцевода, образующая петлю. Эта часть яйцевода, однако, гладкая без каких-либо частных расширений” (стр. 146). Семейство Micropyrgulidae отличается от Pyrgulidae лишь двумя особенностями (смысл остальных формулировок, приведенных в диагнозе, идентичен тому, что дано в диагнозе Pyrgulidae): “Отсутствует слепой отросток у пищеводного конца желудка” и “Имеется ганглиозное утолщение на щупальцевом нерве, но оно отсутствует на латеральном педальном нерве” (стр. 150). Наконец, Turricaspiidae характеризуются тоже немногими особенностями (те, что совпадают в диагнозах Pyrgulidae и Micropyrgulidae, мы опускаем): “Слепой отросток на пищеводном конце желудка имеется”, ... “Ганглиозное утолщение на щупальцевом нерве имеется, а на латеральном педальном нерве отсутствует”, ... “В женской половой системе имеется семяприемник (гомологичный rs-1 *Hydrobia* и *Orientalina*)” (стр. 152). Что касается подсемейств Turricaspiinae и Falsipyrgulinae, то различия тут еще меньше. Так, у второго из этих подсемейств “Яйцевод после ответвления гоноперикардиального протока образует шар (ball), а затем расширяется, образуя гребень (crest); копулятивный аппарат самца без отростка” (стр. 156). Кстати, на рис. 92 на стр. 155 (рис. 1, 15 этой статьи) никакого шарообразного расширения не видно.

Сопоставление сказанного с описанными нами выше материалами приводит нас к заключению, что по анатомии реально можно выделить лишь три группы, которые мы считаем подсемействами, поскольку отличия их друг от друга гораздо меньше, чем обсуждавшиеся выше различия между Pyrgulidae, Hydrobiidae и Baicaliidae. Подсемейство Pyrgulinae Brusina, 1881 (включающее Micropyrgulinae) характеризуется отсутствием суббазальных зубчиков на рахидальном зубе радулы, наличием бursy и отсутствием семяприемника (рис. 1, 14; 2, 10). Приведенные Радоманом особенности нервной системы не позволяют четко разграничить подсемейства, а вопрос об отсутствии слепого отростка у *Micropyrgula* нуждается в проверке. Подсемейство *Turricaspiinae* В. Dy-

bowski et Grochmalicki, 1915 характеризуется отсутствием суббазальных зубчиков на рахидальном зубе радулы, наличием и бursy, и семяприемника (rs-1). Сюда же, несомненно, входит и подсемейство Falsipyrgulinae. Наконец, подсемейство Caspiinae Wenz, 1938 характеризуется наличием двух пар суббазальных зубчиков на рахидальном зубе радулы, отсутствием и бursy, и семяприемника. Все сказанное заставляет нас включать в подсемейство Turricaspiinae лишь роды *Turricaspia* и *Falsipyrgula*. Отличия последнего рода от *Turricaspia* довольно невелики. Это, прежде всего, гребень (crest в работе Радомана – Radoman, 1983) на железистой петле ренального яйцевода, очень крупный семяприемник, длинный, лишенный отростка копулятивный аппарат самца, крупный центральный зубчик на режущем крае и наличие пары зубчиков на боковых краях рахидального зуба радулы (рис. 1, 15; 2, 11; 3, 13).

Диагнозы подродов рода *Turricaspia* можно дополнить некоторыми анатомическими сведениями.

**Подрод *Turricaspia* В. Dyb. et Gr., 1915:** железы паллиального яйцевода примерно одинаковы по длине, бурса крупная, семяприемник очень маленький, дистальная часть дистальной железы паллиального яйцевода сужена и оттянута. Копулятивный аппарат самца клиновидный с отростком на левой стороне. Центральный зубчик на режущем крае рахидального зуба радулы развит слабо.

**Подрод *Trachycaspia* В. Dyb. et Gr., 1917:** копулятивный аппарат самца удлинено клиновидный без отростка, но с удлинённой концевой частью. Центральный зубчик на режущем крае рахидального зуба радулы хорошо развит.

**Подрод *Laevicaspia* В. Dyb. et Gr., 1917** по анатомии и по признакам раковины можно подразделить на три группы (соответствующие самостоятельным под родам), из которых представители двух изучены анатомически.

**Группа *T. caspia* (Eichw., 1838) (= *Laevicaspia* s. str.):** проксимальная железа паллиального яйцевода заметно короче дистальной, бурса очень крупная, семяприемник короткий с крупным резервуаром, дистальный конец дистальной железы паллиального яйцевода не оттянут. Копулятивный аппарат самца с отростком на границе верхней трети длины и с удлинённым и умеренно узким концевым участком; проксимально от отростка копулятивный аппарат расширен, а в основании несколько сужен. Рахидальный зуб радулы с очень маленьким центральным зубчиком на режущем крае.

**Группа *T. brunnea* (В. Dyb. et Gr., 1917):** проксимальная железа паллиального яйцевода заметно короче дистальной, бурса небольших размеров, семяприемник маленький с крупным резервуа-

ром, дистальная часть дистальной железы паллиального яйцевода сужена и оттянута. Копулятивный аппарат самца мало расширен, снабжен коротким отростком и плавно сужается к широкой вершине. Рахидальный зуб радулы с хорошо выраженным центральным зубчиком на режущем крае.

**Подрод *Caspiella* Tiele, 1929** по анатомии и признакам раковины разделяются на две группы, которые со временем, вероятно, будут считаться отдельными подродами.

**Группа *T. conus* (Eichw., 1838) (= *Caspiella* s. str.):** железы паллиального яйцевода примерно одинаковой длины, бурса не крупная, семяприемник маленький с шаровидным резервуаром, ренальный яйцевод в извитой части узкий, дистальный конец дистальной железы паллиального яйцевода сужен и оттянут в короткий вырост. Рахидальный зуб радулы с маленьким центральным зубчиком на режущем крае.

**Группа *T. trivialis* (Logv. et Star., 1969):** железы паллиального яйцевода почти одинаковой длины, бурса с очень маленьким резервуаром, семяприемник маленький (?), ренальный яйцевод выше железистой петли образует всего одну слабую петлю и в этой части не расширен, дистальный конец дистальной железы паллиального яйцевода сужен и оттянут. Копулятивный аппарат самца с нешироким основанием, расширен дистально от середины длины, после чего сужается к короткой оттянутой вершине. Рахидальный зуб радулы с коротким центральным зубчиком на режущем крае.

**Подрод *Oxypyrghula* Logv. et Star., 1969:** железы паллиального яйцевода почти одинаковой длины и нечетко разграничены, семяприемник маленький, ренальный яйцевод в извитой части довольно узкий, дистальный конец дистальной железы паллиального яйцевода не сужен. Копулятивный аппарат самца с очень длинной концевой частью без отростка. Центральный зубчик на рахидальном зубе радулы развит слабо.

**Подрод *Clessiniola* Ldh., 1924:** железы паллиального яйцевода одинаковой длины, бурса очень крупная – ее резервуар составляет около 2/3 длины верхней железы, семяприемник очень крупный, широко сообщающийся с ренальным яйцеводом, железистая петля последнего развита слабо и снабжена пальцевидным расширением, дистальный конец дистальной железы паллиального яйцевода не сужен. Рахидальный зуб радулы со слабо развитым центральным зубчиком на режущем крае.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 95-04-11491а), Российского фонда “Биологическое разнообразие” (проект 21.1.67 БР за 1996 г.) и гранта Госкомвуза РФ в области фундаментального естествознания. Авторы приносят глубокую благодарность распорядителям перечисленных фондов и грантов.

Авторы также искренне признательны группе электронной микроскопии Лимнологического института СО РАН, Иркутск, за возможность изучения радул с помощью сканирующего электронного микроскопа Philips 525M.

Работа выполнена с использованием фондовой коллекции ЗИН РАН, которая имеет финансовую поддержку ГКНТ Российской Федерации, регистрационный номер 97-03-16.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексенко Т.Л., Старобогатов Я.И., 1987. Виды *Caspiella* и *Turricaspiella* (Gastropoda Pectinibranchia Pyrgulidae) Азово-Черноморского бассейна // Вестник зоологии. № 3. С. 32–39.
- Жадин В.И., 1952. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР. Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим институтом АН СССР. Т. 46. М.–Л.: Изд. АН СССР. 376 с.
- Кожов М.М., 1951. К морфологии и истории байкальских эндемичных моллюсков сем. Baicaliidae // Тр. Байкальск. Лимнол. ст. Т. 13. С. 93–119.
- Логвиненко Б.М., Старобогатов Я.И., 1969. Тип Моллюски Mollusca Атлас беспозвоночных Каспийского моря. М.: Пищевая промышленность (1968). С. 308–385, 407–410.
- Ситникова Т.Я., 1987. К систематике байкальских эндемичных моллюсков семейства Benedictiidae (Gastropoda Pectinibranchia) // Зоол. журн. Т. 66. Вып. 10, С. 1463–1476. – 1991. Новая структура байкальского эндемичного семейства Baicaliidae (Mollusca Gastropoda Pectinibranchia). Морфология и эволюция беспозвоночных. Новосибирск: Наука. С. 281–295.
- Ситникова Т.Я., Старобогатов Я.И., Анистратенко В.В., 1992. Анатомия и систематическое положение некоторых мелких Pectinibranchia (Mollusca Gastropoda) фауны Европы // Вестник зоологии. № 6. С. 3–12.
- Старобогатов Я.И., 1970. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов Земного шара. Л.: Наука, 372 с.
- Старобогатов Я.И., Ситникова Т.Я., 1983. Система отряда Littoriniformes (Gastropoda Pectinibranchia). Моллюски: систематика, экология и закономерности распространения. Седьмое Собрание по изучению моллюсков. Л.: Наука. С. 18–22.
- Dybowski B., Grochmalicki J., 1915. Ueber kaspische Schnecken aus der Abteilung “Turricaspiinae subfam. nova.” zum Vergleich mit den Turribaicaliinae nobis // Препринт из Ежегодника Зоологического музея Имп. Акад. Наук. Петроград. Т. 20. С. 103–136. (В соответствующий том Ежегодника не вошел в связи с войной).

- Dybowski B., Grochmalicki J., 1917. Studien ueber die turmfoermigen Schnecken des Baikalsees und Kaspimeeres (Turribaicaliinae – Turricaspiinae) // Abh. der K.-k Zool. – Bot. Ges. Wien. Bd. 9. H. 3. S. 1–55.
- Radoman P., 1983. Hydrobioidea a superfamily of Prosobranchia (Gastropoda). I. Systematics. Beograd.

Monogr. Serbian Acad. Sciences and Arts. V. 658. Department of sciences. № 57. 256 p.

Thiele J., 1929. Handbuch der Systematischen Weichtierkunde. Bd. 1. V. 1. Jena: Gustav Fischer. 376 S. [Перинт (1963) Амстердам, A. Asher and Company].

## REPRODUCTIVE SYSTEM AND RADULA OF CASPIAN PYRGULIDAE (TURRICASPIINAE AND CASPIINAE SUBFAMILIES—GASTROPODA, PECTINIBRANCHIA)

T. Ya. Sitnikova<sup>1</sup>, Ya. I. Starobogatov<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Limnological Institute, Siberian Division, Russian Academy of Sciences, Irkutsk 664033, Russia

<sup>2</sup> Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg 199034, Russia

The structure of the female reproductive system, male copulative apparatus and radula in 15 species of the genus *Turricaspia* (6 subgenera) and in 2 species of the genus *Caspia* from one subgenus is described. The obtained data permit one to characterize *Turricaspia* subgenera in terms of anatomical characters in addition to conchological ones. The genus *Caspia* should be separated into a *Caspiinae* subfamily differing from *Pyrgulinae* and *Turricaspiinae* in the reproductive system and radula. The anatomical difference between *Pyrgulinae*, *Hydrobiidae*, and *Baicaliidae* is analyzed. The first two families are closer to each other than to the third. This reflects the division of hydrobioid snails of Eurasia into western and eastern groups.