Фото П. Репсторфа

Татьяна **СИТНИКОВА**,
Петер **РЕПСТОРФ**

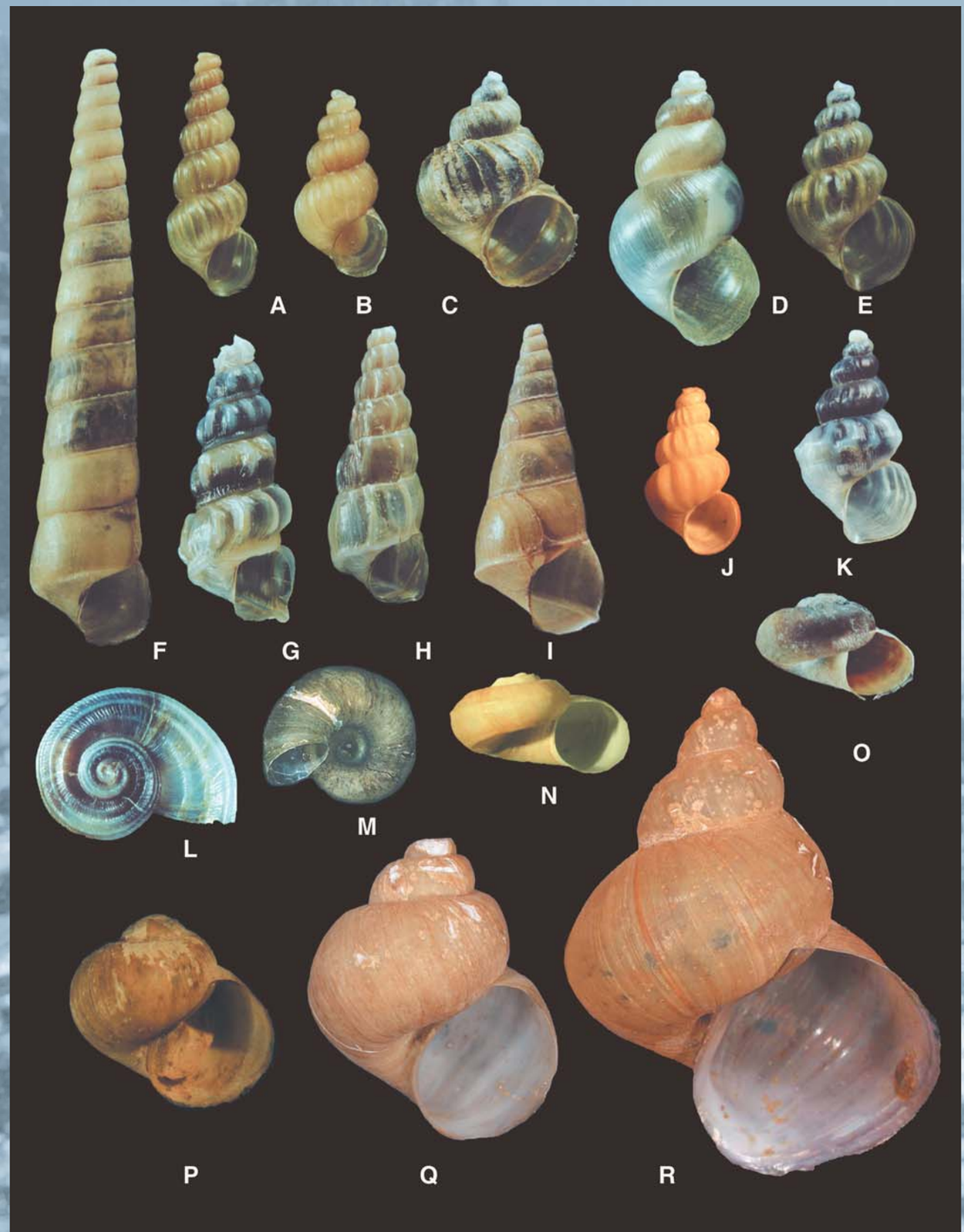
эти **МОЛЛЮСКИ** *живут только* В БАЙКАЛЕ

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.

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



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 K. Nakai, J, N, P–R — фото Т. Ситниковой)

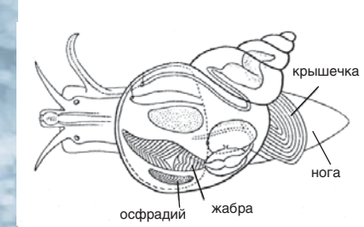
ХЛЕБА И ...

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 Acroloxidae — просто пасутся на дне, соскребая пищу с твердого субстрата. А вот для того, чтобы понять, каким образом питаются байкалииды (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 «минилаборатория» 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 байкалииды среди всех байкальских гастропод являются настоящими «гурманами»! Если попавшаяся 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.



Основной план строения переднежаберных брюхоногих моллюсков *(Иванов, 1940)*

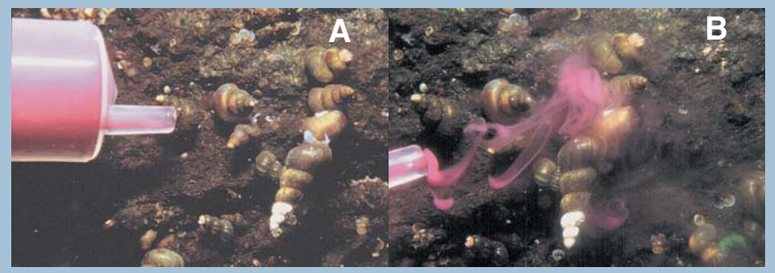
БРЮХОНОГИЕ ЗУБАСТИКИ

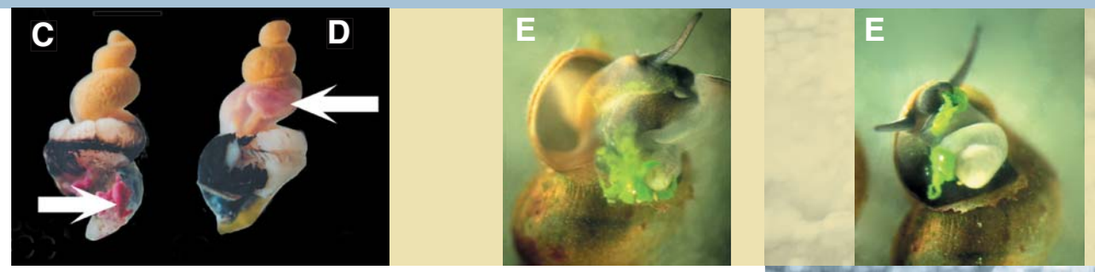
Захват пищи у всех брюхоногих моллюсков происходит одинаково — с помощью **радулы**. Сама радула по внешнему виду больше всего напоминает обычную терку. Это своеобразный орган пищеварительной системы, лежащий в глотке и состоящий из длинной ленты зубов. У разных моллюсков количество поперечных зубных 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.

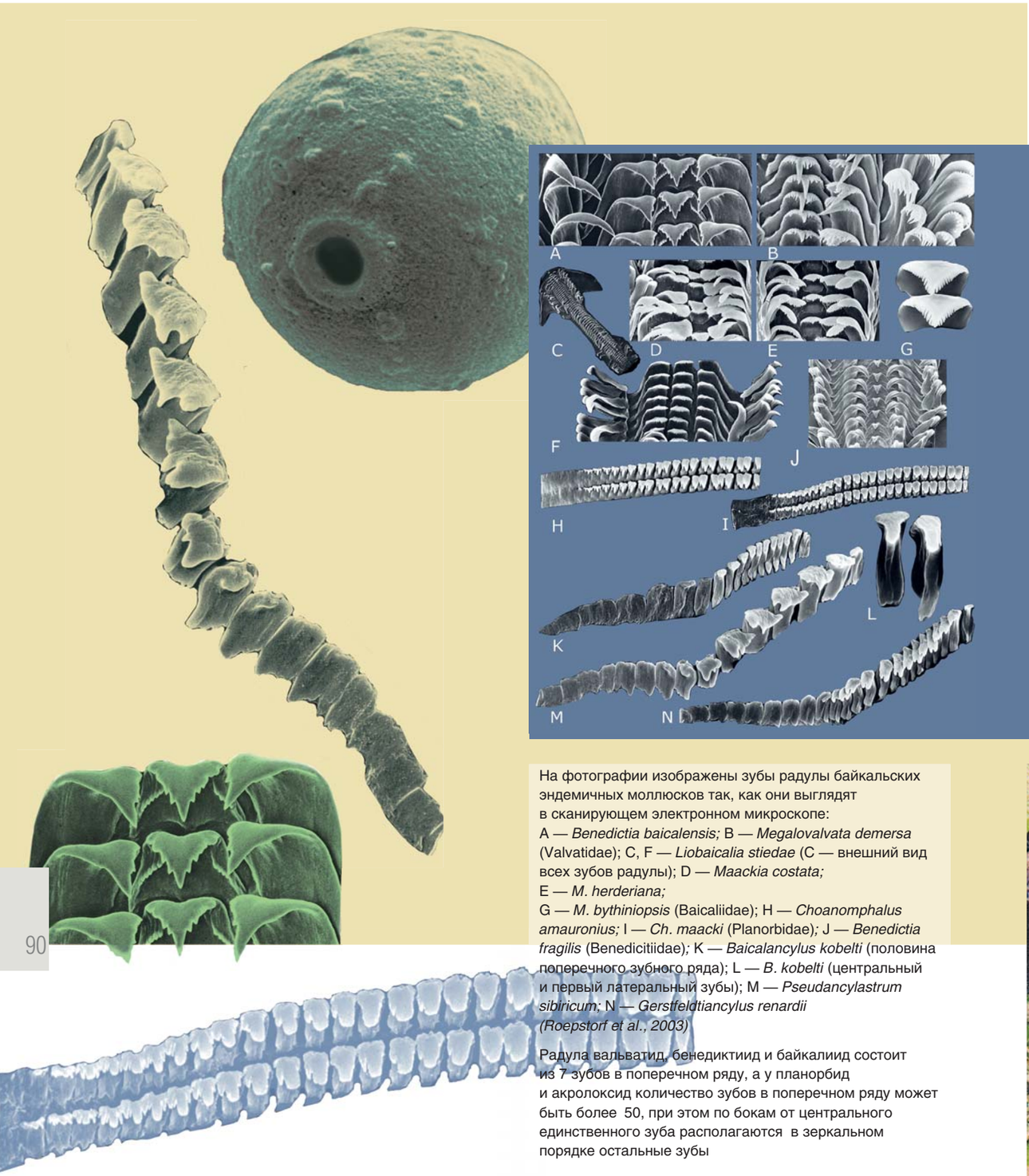
Из чего же состоит «меню» байкальских гастропод? Следует заметить, что о вкусах они не спорят. Так, два вида *(Megalovalvata baicalensis* и *Kobeltocochlea martensiana)* питаются тем, что осаждается на поверхности зеленых губок. При этом вместе с кормом в виде различных водорослей, главным образом диатомовых,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

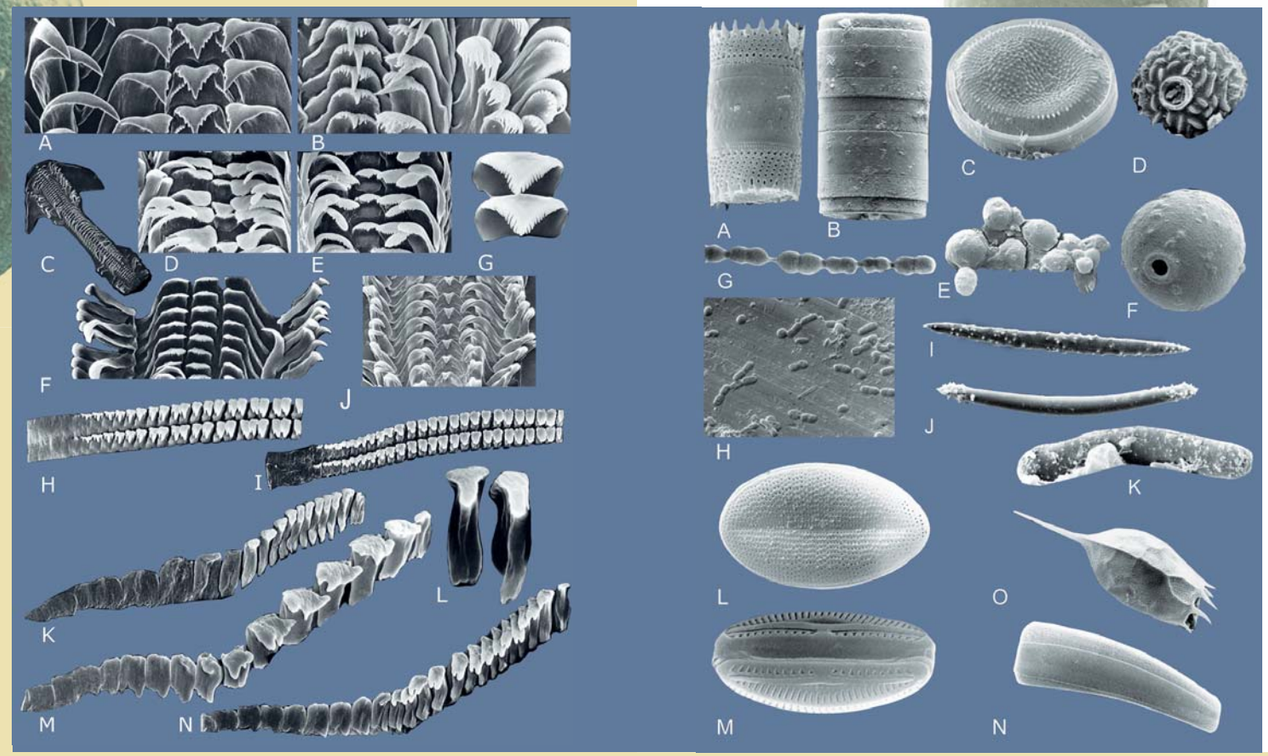
Раковины байкальских эндемичных брюхоногих моллюсков:
A — *Liobaicalia stiedae;*
B — *Teratobaikalia ciliata;*
C — *Yaroslawiella eximia;*
Ca — *Yaroslawiella eximia (вид сверху);*
D — *Maackia costata;*
E — *Teratobaikalia duthiersii;*
F — *Choanomphalus planorbiformis;*
Fa — *Choanomphalus planorbiformis (вид сбоку);*
G — *Ch. maacki;* H — *Parabaikalia florii;* I — *Baikaliella clandestina;*
J — *B. humerosa;*
K — *Gerstfeldtiancylus 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)*

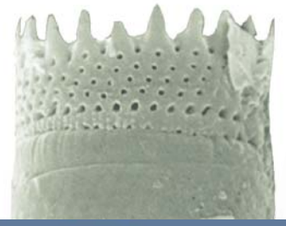
Для того, чтобы подтвердить наблюдаемый в лабораторных условиях механизм потребления пищи у байкалиид, проведено кормление *Baicalia turriformis* непосредственно в Байкале. A–B — впрыскивание водолазом подкрашенного раствора дрожжей в воду рядом с особями; C — вскрытая особь через 5 минут после кормления, подкрашенная взвесь находится в глотке и пищеводе; D — через 20 минут, подкрашенная взвесь находится уже в желудке; E — кормление *Chlorella sp.* (*фото П. Репсторфа)*









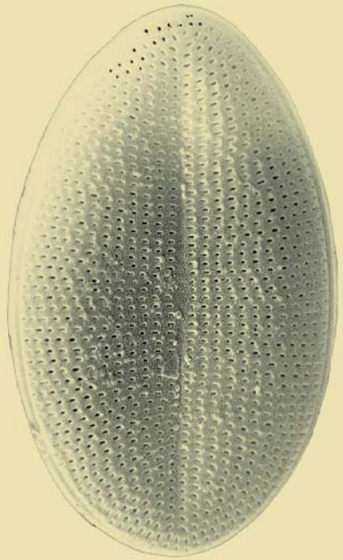


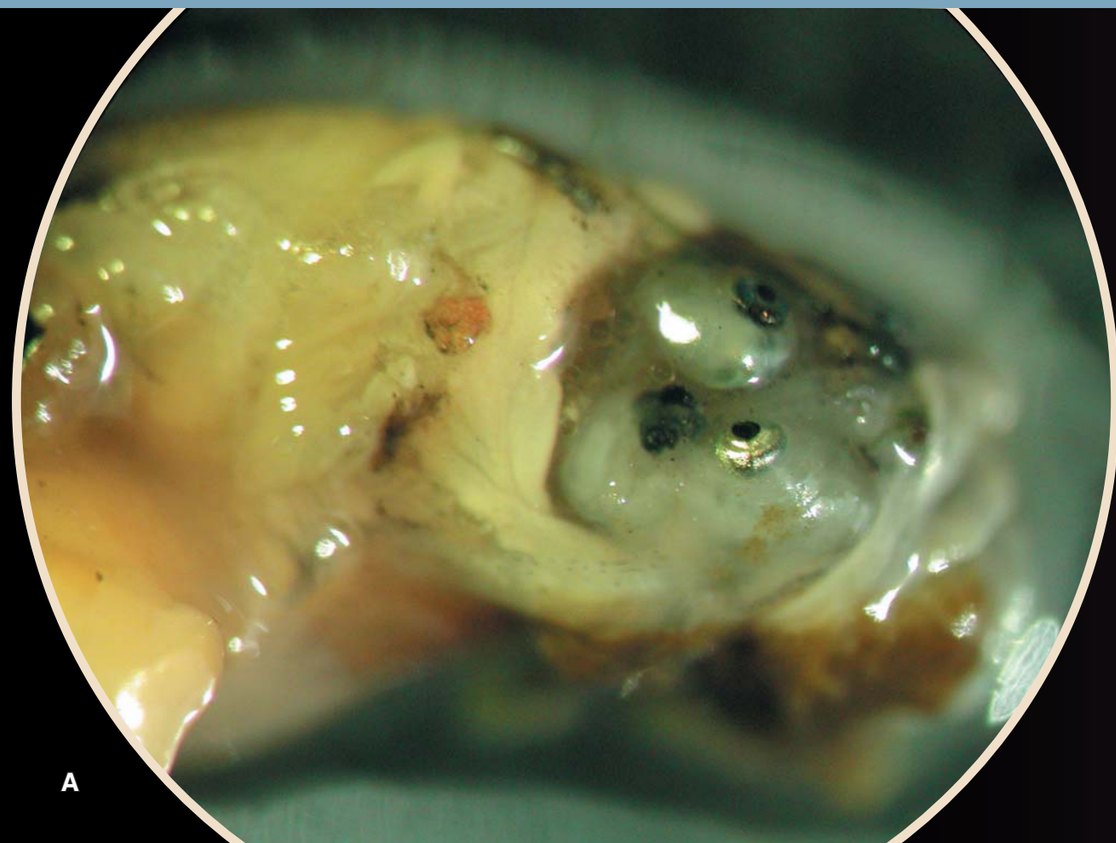
«Меню» байкальских гастропод
(фото в электронном сканирующем микроскопе):
A–C — планктонные диатомовые водоросли:
A — *Aulacoseira subarctica;*
B — *Ellerbeckia teres;* C — *Cyclotella minuta;*
D и F — цисты золотистых водорослей;
E — колония зеленых водорослей; G — дрожжи;
H — бактерии;
I, J, K — спикулы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

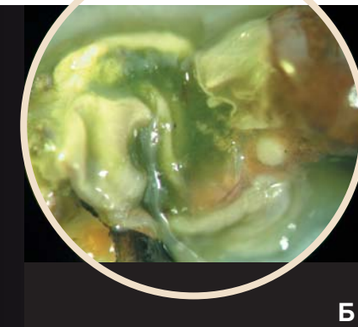
На фотографии изображены зубы радулы байкальских эндемичных моллюсков так, как они выглядят в сканирующем электронном микроскопе:
A — *Benedictia baicalensis;* B — *Megalovalvata demersa* (Valvatidae); C, F — *Liobaicalia stiedae* (C — внешний вид всех зубов радулы); D — *Maackia costata;*
E — *M. herderiana;*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







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

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.

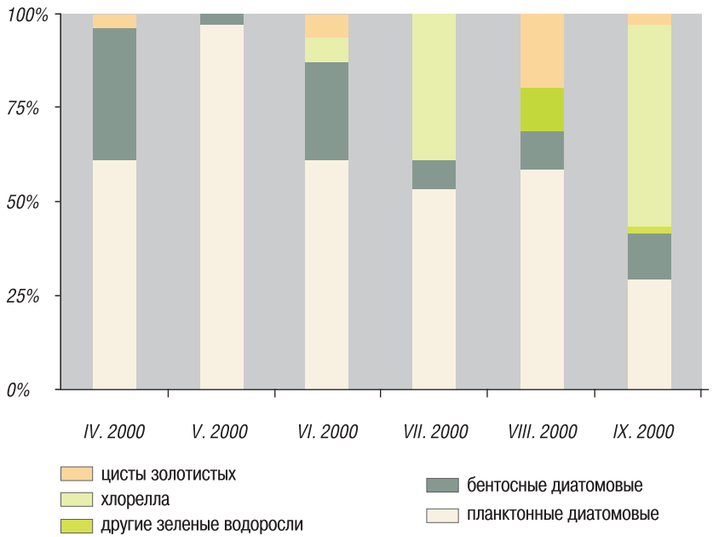
Основным «блюдом» байкалиид являются планктонные диатомовые водоросли (до 90 % желудочного содержимого). «Меню» дополняют цисты, отдельные клетки и колонии других водорослей, коловратки, инфузории, микроорганизмы. Иногда в их желудочном пищевом комке встречаются и спикулы губок. При этом у видов, населяющих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

В отличие от байкалиид 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, 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 байкалиид 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 байкалиид. Вид *Liobaicalia stiedae*, населяющая песчаную литораль у пос. Культук *(по Roepstorf, Sitnikova, 2003)*

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.

СНЕСЛА ГАСТРОПОДА ЯИЧКО, ДА НЕ ПРОСТОЕ

Разделение на «прекрасную» и «сильную» половины у брюхоногих моллюсков весьма условно. Бенедиктииды и байкалииды 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.

Байкалииды 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 байкалииды и бенедиктии 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.

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.

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

В ТЕСНОТЕ, ДА НЕ В ОБИДЕ...

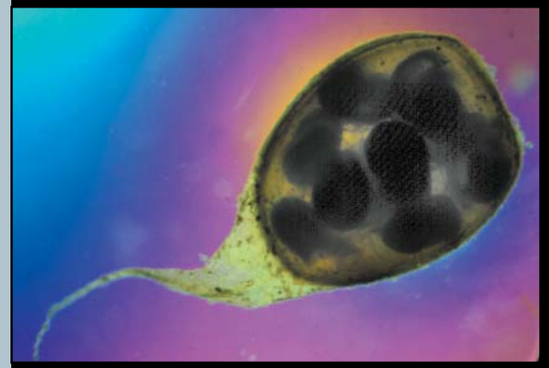
Изучая образ жизни брюхоногих моллюсков, мы обнаружили большие различия между байкальскими и палеарктическими видами, живущими в обычных, неглубоких озерах северного полушария.

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!

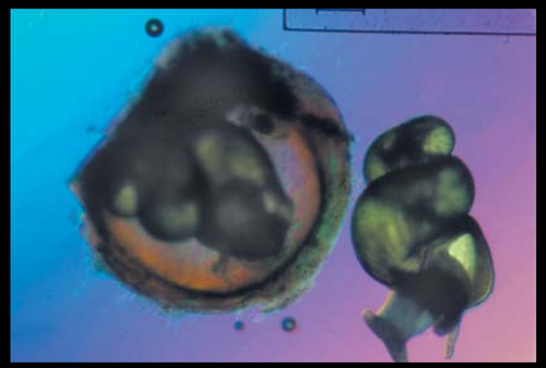
Улитки из обычных пресноводных водоемов предпочитают питаться

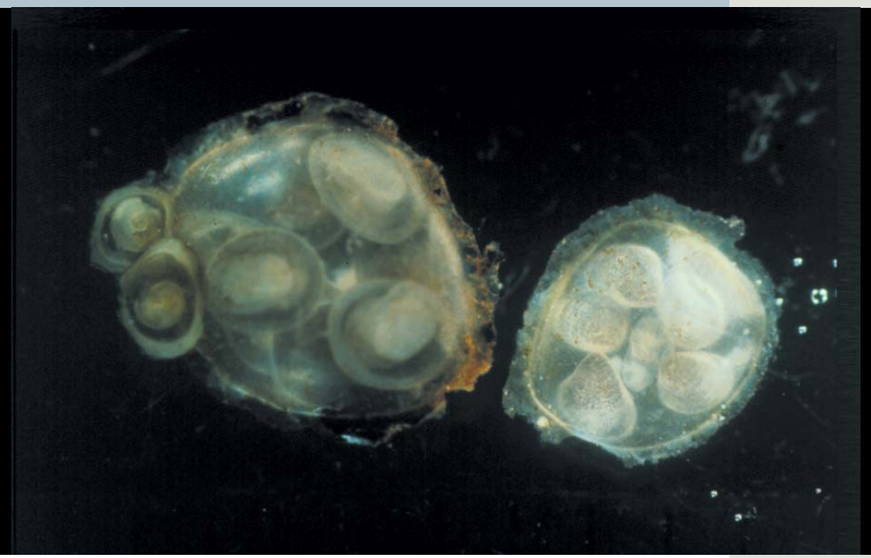
Копулирующая пара акролоксид *(фото О. Тимошкина)*.
У акролоксид отмечено несколько типов копуляции*:
I тип — «раздельнополая» или односторонняя копуляция, при которой один из копулирующих моллюсков выступает как «самец», второй — как «самка»;
II тип — копуляция цепочкой, при которой моллюск, находящийся 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)*

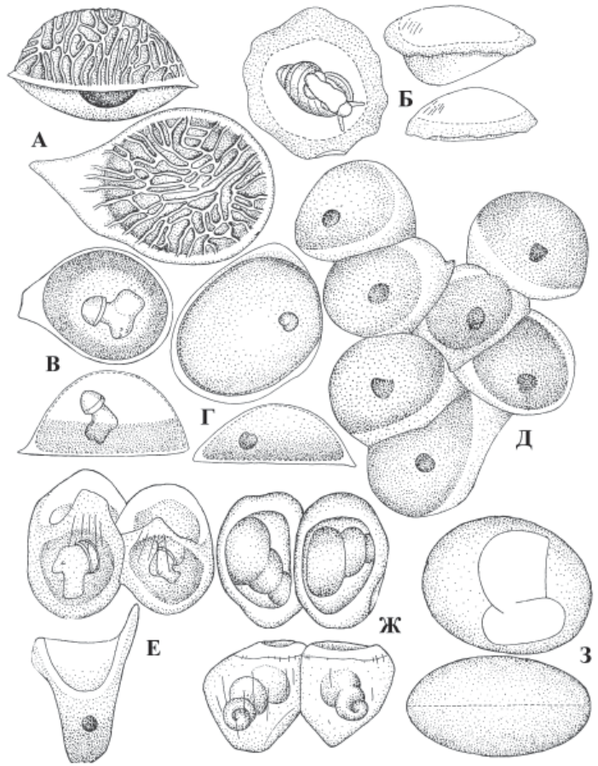


Яйцевая капсула и вылупившийся моллюск *Baicalia carinata* (Baicaliidae) *(фото П. Репсторфа)*





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



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

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!

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 байкалиид 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.

Живой представитель эндемичного семейства Baicaliidae *(фото П. Репсторфа)*

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 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