

Минобрнауки России
Федеральное государственное бюджетное
образовательное учреждение высшего образования
«Сыктывкарский государственный университет имени Питирима Сорокина»
(ФГБОУ ВО «СГУ им. Питирима Сорокина»)



А.Ф. Ишкаева

**ОСОБЕННОСТИ ОРГАНИЗАЦИИ
МОЛЛЮСКОВ (MOLLUSCA)
(С КРАТКИМИ ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНЫМИ ТАБЛИЦАМИ)**

Учебно-методическое пособие

Текстовое учебное электронное издание на компакт-диске

Сыктывкар
Издательство СГУ имени Питирима Сорокина
2015

ISBN 978-5-87661-324-0

© Ишкаева А.Ф., 2015
© ФГБОУ ВО «СГУ им. Питирима Сорокина», 2015
© Оформление. Издательство СГУ
им. Питирима Сорокина, 2015

[Титул](#) [Об издании](#)

[Производственно-технические сведения](#)

[Содержание](#)

УДК 594
ББК 28.691
И 97

Все права на размножение и распространение в любой форме остаются
за организацией-разработчиком.

Нелегальное копирование и использование данного продукта запрещено.

*Издается по постановлению научно-методического совета
ФГБОУ ВО «СГУ им. Питирима Сорокина»*

Рецензент: А.Г. Татаринов, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник
отдела экологии животных ФГБУН Института биологии Коми научного центра УрО РАН.

Ишкаева, А.Ф.

И 97 Особенности организации моллюсков (Mollusca) (с краткими определительными таблицами) для студентов, обучающихся по направлению «Биология» [Электронный ресурс] : учебно-методическое пособие : текстовое учебное электронное издание на компакт-диске / А.Ф. Ишкаева ; Федер. гос. бюджет. образоват. учреждение высш. проф. образования «Сыктыв. гос. ун-т им. Питирима Сорокина». – Электрон. текстовые дан. (1,0 Мб). – Сыктывкар: Изд-во СГУ им. Питирима Сорокина, 2015. – 1 опт. компакт-диск (CD-ROM). – Систем. требования: ПК не ниже класса Pentium III ; 256 Мб RAM ; не менее 1,5 Гб на винчестере ; Windows XP с пакетом обновления 2 (SP2) ; Microsoft Office 2003 и выше ; видеокарта с памятью не менее 32 Мб ; экран с разрешением не менее 1024 × 768 точек ; 4-скоростной дисковод (CD-ROM) и выше ; мышь. – Загл. с титул. экрана. – ISBN 978-5-87661-324-0.

Учебно-методическое пособие посвящено важной группе беспозвоночных животных – моллюскам. Оно может использоваться студентами для закрепления и расширения знаний, полученных на лекциях, а также как руководство по проведению практических занятий по нескольким курсам бакалавриата и магистратуры направления подготовки «Биология» и в качестве руководства по проведению учебной полевой практики при изучении темы «Моллюски». Данное пособие акцентирует внимание студентов на особенностях внешнего и внутреннего строения моллюсков и при этом отражает современные взгляды на систему данной группы беспозвоночных животных. В учебно-методическом пособии приводятся краткие определительные таблицы брюхоногих и двустворчатых моллюсков, обитающих в Республике Коми.

Данное пособие может быть рекомендовано студентам биологических специальностей, аспирантам, преподавателям биологии и всем интересующимся биологией.

**УДК 594
ББК 28.691**

[Титул](#) [Об издании](#) [Производственно-технические сведения](#) [Содержание](#)

Содержание

ВВЕДЕНИЕ	4
1. Общая характеристика типа Моллюски	5
2. Особенности организации брюхоногих моллюсков (Gastropoda)	26
3. Особенности организации двустворчатых моллюсков (Bivalvia).....	44
4. Краткие определительные таблицы моллюсков	59
Список рекомендуемой литературы.....	75

ВВЕДЕНИЕ

Учебно-методическое пособие посвящено важной и разнообразной группе беспозвоночных животных – моллюскам. В комплексе гидро-биологических исследований изучение моллюсков занимает видное место. Моллюскам принадлежит ведущая роль в круговороте минеральных веществ, они имеют большое значение в пищевом рационе ценных промысловых видов рыб и водоплавающих птиц, по видовому составу моллюсков, обитающих в водоеме, можно судить о степени загрязнения последнего. Известна и отрицательная роль моллюсков как промежуточных хозяев в жизненных циклах ряда паразитов рыб и сельскохозяйственных животных. На территории России насчитывается около 2900 видов моллюсков. В малакофауне Республики Коми зарегистрирован 91 вид (Лешко, 1998).

На сегодняшний день ясно ощущается нехватка методической литературы, посвященной данной группе беспозвоночных, редки также определители брюхоногих и двустворчатых моллюсков. Представляемое учебно-методическое пособие восполняет этот пробел.

Данное пособие акцентирует внимание студентов на особенностях внешнего и внутреннего строения брюхоногих и двустворчатых моллюсков и при этом отражает современные взгляды на систему данной группы беспозвоночных животных. В учебно-методическом пособии приводится общая характеристика типа *Моллюски*, содержатся краткие определительные таблицы брюхоногих и двустворчатых моллюсков, обитающих в Республике Коми, указываются литературные источники, посвященные изучению данной группы беспозвоночных животных. Пособие богато иллюстрировано.

Представляемое учебно-методическое пособие способствует формированию общепрофессиональных и профессиональных компетенций студентов (ОПК-3, ОПК-4, ОПК-14, ПК-1).

Учебно-методическое пособие может использоваться студентами I–IV курсов для закрепления и расширения знаний, полученных на лекциях и практических занятиях, а также как руководство по проведению лабораторных занятий по нескольким дисциплинам бакалавриата и магистратуры направления подготовки «Биология», в ходе которых изучаются беспозвоночные животные («Зоология», «Филогения и систематика», «Сравнительная анатомия и физиология», «Спецпрактикум», «Гидробиология», «Экология водных организмов»). Кроме того, данное пособие может использоваться в качестве руководства по проведению учебной полевой практики при изучении темы «Моллюски».

1. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ТИПА МОЛЛЮСКИ

Мягкотелые, или моллюски – одна из наиболее богатых по числу видов и разнообразию форм группа первичноморских животных, известная уже с докембрия. В состав моллюсков входит около 50000 современных видов, где большинство составляют брюхоногие (улитки) и двустворчатые (ракушки). Наиболее высокоорганизованными и физиологически совершенными являются головоногие моллюски. Другие группы моллюсков относительно невелики, однако их строение весьма оригинально. Среди моллюсков есть гиганты: у кальмаров рода *Architeuthis* туловище достигает 6,6 м в длину, а щупальца вытягиваются на 18 м – это самые большие из современных беспозвоночных животных. Однако большинство видов малы по величине. Самые мелкие виды моллюсков с длиной тела менее 1 мм относятся к Aplacophora. Среди ракушек и улиток также имеются виды размером чуть более 1 мм, например, семейство Microhedylidae (заднежаберные брюхоногие, Opisthobranchia), обитающие между песчинками морского грунта.

Моллюски имеют самые различные местообитания и отсутствуют только на постоянных льдах горных вершин и полярных областей. Большинство видов моллюсков обитают в море, а несколько групп вообще исключительно морские (Aplacophora, Polyplacophora, Monoplacophora, Scaphopoda, Cephalopoda). Двустворчатые моллюски живут не только в море, но и в пресных водоёмах, а некоторые даже во влажной почве (несколько видов *Pisidium*). Гастроподы успешно завоевали сушу, некоторые лёгочные улитки могут существовать даже в пустынях. Море заселено моллюсками до максимальных глубин, причём с глубиной растёт доля хищных видов. Очень богаты видами такие морские местообитания, как коралловые рифы и литоральный пояс, а также примыкающие зоны, как со стороны моря, так и со стороны суши. Там обитают, в частности, те переднежаберные гастроподы (Prosobranchia), которые способны выдерживать резкие колебания условий среды. Удивительным было открытие моллюсков как существенного элемента в сообществах подводных гидротермальных источников.

Моллюсками питается множество других животных – иглокожие, рыбы, птицы и млекопитающие. Массы плавающих в толще воды гимно- и текосомат (*Gymnosomata*, *Thecosomata*) потребляются усатыми китами. Моллюски известны как переносчики паразитов (например, как промежуточные хозяева дигенетических сосальщиков).

Человеком ценится мясо *Haliotis* (морское ушко), *Helix* (виноградная улитка), устриц и многих других ракушек и улиток; кальмары, каракатицы и осьминоги – любимые «дары моря» в странах Средиземноморья. Содержание и разведение двустворчатых моллюсков (например, устриц и мидий) – старейшие формы марикультур, они всё в большей мере замещают уменьшающиеся природные запасы.

Раковины многих моллюсков, особенно красивые и причудливые, с давних времён являются объектом человеческой страсти к коллекционированию и торговли редкостями. Очень большую ценность имеет жемчуг, причём в торговле увеличивается доля жемчужин из марикультуры. Первенство в разведении жемчужниц принадлежит Японии, где годовой экспорт выращиваемого жемчуга составляет несколько сотен миллионов долларов. Марикультуры жемчужниц существуют на других тропических побережьях. Из перламутрового слоя раковин изготавливаются пуговицы, ложки, чаши, украшения, предметы культа. В древности из секрета гипобранхиальной железы брюхоногого моллюска пурпуры (*Muricidae*) получали краску – однако ныне это не имеет практического значения, поскольку на смену пурпуре пришли синтетические красители.

Строение

Тело моллюсков состоит по основному плану строения (рис. 1) из двух функционально различных частей: **цефалоподия** (голова + нога) и **висцеропаллия** (внутренностный мешок с мантией). Цефалоподий развивается вдоль продольной оси тела и отвечает за локомоцию и контакт со средой. Висцеропаллий вмещает внутренности и (вместе с мантией, или паллием) обеспечивает защиту тела, особенно его спинной стороны.

Обилие разнообразных морфологических форм моллюсков происходит прежде всего из разнообразных соотношений цефалоподия и

висцеропаллия. Однако, несмотря на все различия, моллюски имеют очень много общих черт, которые чётко отличают их от всех других животных. Хотя в основе моллюски двусторонне-симметричные организмы, в этом типе выражена тенденция к асимметрии, которая у брюхоногих охватывает всё тело, а у других моллюсков ограничена некоторыми внутренними органами. У Conchifera имеет место тенденция к спиральному закручиванию большей или меньшей части тела. У большинства морских моллюсков, кроме головоногих, развитие отмечено **спиральным дроблением** и последующим выходом личинки – превелигера, перикалиммы или велигера (парусника) наиболее типичной личиночной формы (рис. 2).

В голове (рис. 1) находится центральная часть нервной системы, откуда иннервируются рецепторы передней части тела. Наряду с механо- и хеморецепторами многие моллюски обладают и светочувствительными органами. На голове всегда есть рот, однако другие органы могут быть сильно редуцированы (например, у двустворчатых или паразитических улиток).

Нога в соответствии со своей главной локомоционной функцией состоит в основном из мускулатуры и заполненных жидкостью лакун, которые при движении действуют как антагонисты. Кроме того, в ноге имеются соединительная ткань, нервы, железы и

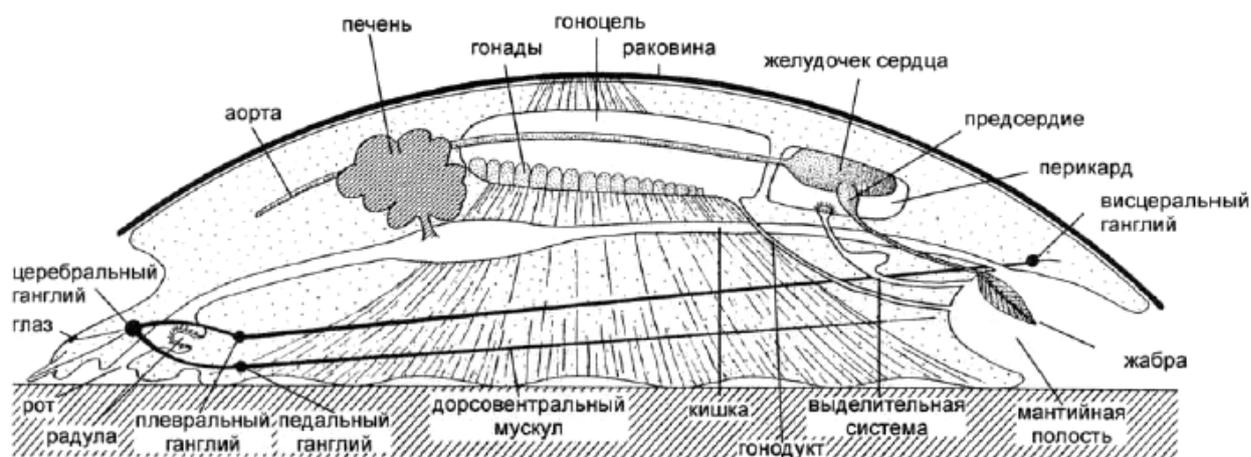


Рис. 1. Схема организации раковинного моллюска (по: Зоология..., 2008)

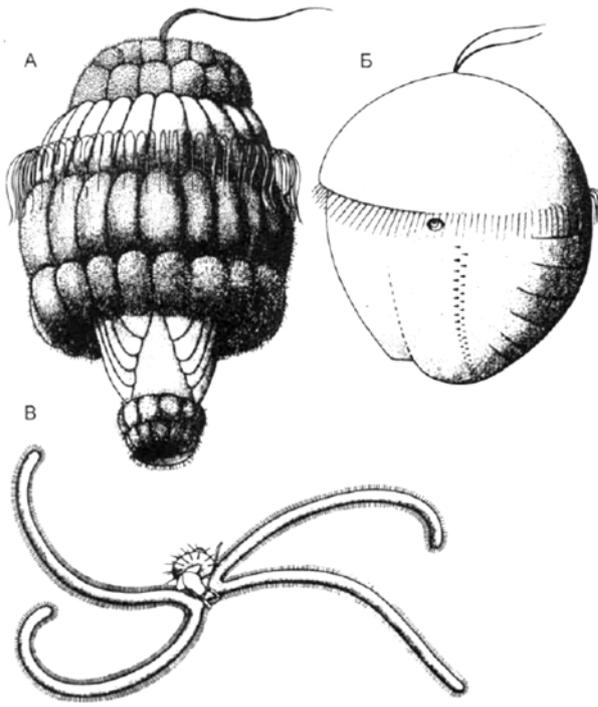


Рис. 2. Основные типы планктонных личинок Mollusca. А – перикалима, Solenogastres; Б – превелигер, Polyplacophora; В – пелагический велигер, Gastropoda (Prosobranchia) (по: Зоология..., 2008)

за счёт волн мышечных сокращений, которые пробегают по подошве либо сзади наперёд (прямые волны), либо спереди назад (обратные волны). У моллюсков многих групп на ноге есть боковые расширения или лопасти, которые служат для плавания – при этом их волнообразные движения часто поддерживаются изгибаниями всего тела (например, у текосоматных крылоногих и морских зайцев). У роющих видов нога уплощена (Gastropoda) или имеет вид способного к утолщению языка, которым животное может заякориваться в грунте (Bivalvia). Наиболее сильно преобразована нога у головоногих, где она служит не только как эффективный двигательный орган, но и также для захвата добычи. Живущие на сильном течении панцирные моллюски и улитки крепко прикрепляются к твёрдому субстрату широкой подошвой за счёт адгезии клейкой слизью и присасывания.

наружный эпителий. Мышечные волокна образуют трёхмерное переплетение, делаая возможными разнообразную локомоцию. У подвижных моллюсков двигательной функции ноги содействует то, что масса внутренних органов собрана в выступающем за контур тела спинном внутренностном мешке.

С помощью ноги моллюски ползают, зарываются или плавают, причём разными способами. Скользящее движение мелких и лёгких видов обеспечивается биеением ресничек подошвы ноги (например, водная лёгочная улитка *Lymnaea peregra* перемещается со скоростью около 17,5 см/мин). Более тяжёлые моллюски ползают

Дорсальный эпителий вместе с подлежащей соединительной тканью, мышцами, чувствительными клетками, железами и нервами образует особенное функциональное подразделение – мантию (паллий). Мантия создаёт защитное покрытие тела в виде твёрдых шипов, чешуи, пластин, раковин. Мантия тесно связана с внутренностным мешком и принимает его форму. Поэтому форма раковины в итоге определяется формой внутренностного мешка. С боковых сторон мантия выдаётся над внутренностным мешком в виде мантийного края, с внутренней стороны которого имеется мантийная борозда. У большинства моллюсков мантийная борозда расширяется в мантийную (паллиальную) полость, которая исходно располагается сзади. В мантийную полость открываются пищеварительная, выделительная и половая системы. Здесь же в мантийной полости находятся жабры, органы химического чувства (осфрадии) и железы.

Типичные жабры моллюсков – ктенидии. Они состоят из опорного стержня и расположенных по обеим его сторонам жаберных лепестков, на которых происходит газообмен. В стержне проходят афферентный и эфферентный (приносящий и выносящий) кровеносные сосуды. Наличие только одной пары ктенидиев в мантийной борозде расценивается как исходное состояние. Такой вариант имеет место у *Caudofoveata*, *Gastropoda*, *Protobranchia* и *Coleoidea*. Многократно и независимо друг от друга жабры изменялись в эволюции – умножались, редуцировались или замещались вторичными дыхательными органами.

У водных видов ресничный эпителий мантийной полости и жабр организует поток воды, который служит прежде всего для дыхания. Первичная функция паллиальных желёз – очистка: создаваемая ими слизевая сеть захватывает взвешенные частицы и эвакуирует их из мантийной полости. У многих водных моллюсков к этой функции жабр добавляется и другое основное дело – питание, перехват пищевых частиц из дыхательного потока воды.

Вне мантийной полости однослойный эпителий чаще ресничный, прежде всего у водных видов, и всегда железистый. Помимо одноклеточных желёз имеются и многоклеточные комплексы, которые даже у

одной особи могут выделять разные типы секрета. Секрет делает поверхность тела способной к скольжению и (у сухопутных видов) защищает её от высыхания. Часто секрет содержит отпугивающее или токсичное вещество. В составе эпителия есть чувствительные клетки, особенно много их в области рта и на щупальцах. На апикальной стороне эпителиальных клеток часто имеется микровиллярный слой, удерживающий слизевую плёнку на поверхности тела. Пигменты, особенно обильные у *Nudibranchia*, в основном расположены в субэпителиальных соединительнотканых клетках, где они дополнены иными структурами, создающими цвета. У некоторых видов здесь также живут симбиотические водоросли, также влияющие на окраску тела, или светящиеся бактерии.

Внутренностный мешок представляет собой грыжеобразный вырост на спинной стороне тела, где помещается большинство внутренних органов (рис. 1). Его нет у *Aplousophora* (рис. 3, 4), в то время как у *Polu-* и *Monoplousophora* внутренние органы уже смещены от ползательной стороны ноги к спинной стороне. Особенно хорошо выражен внутренностный мешок у *Gastropoda*, *Cephalopoda* и *Scaphopoda*. У «голых улиток» (некоторые *Pulmonata* и *Opisthobranchia*) он вторично снова интегрирован в область ноги.

Целом ограничен небольшими полостями (у всех кроме головоногих моллюсков) – это **перикард**, **полости гонад** и части **выделительной системы**. Эти части могут соединяться друг с другом гоноперикардиальными и реноперикардальными каналами (рис. 1). У более древних

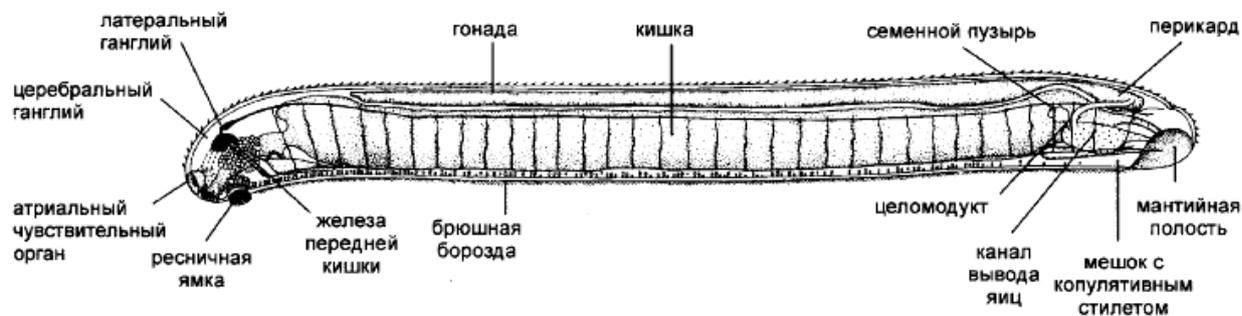


Рис. 3. *Solenogastres*. Внутренняя организация, вид сбоку (по: Зоология..., 2008).

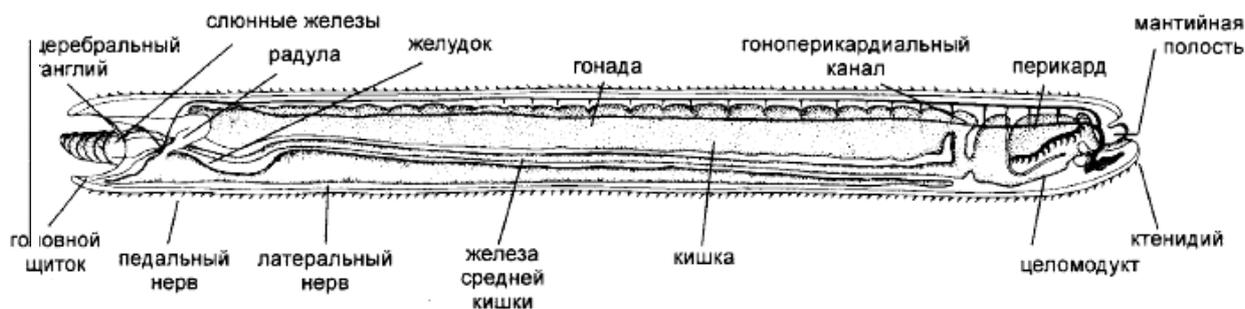


Рис. 4. Caudofoveata. Внутренняя организация, вид сбоку (по: Зоология..., 2008)

моллюсков половые клетки выходят из тела через перикард и/или выделительные каналы. В перикард открываются ресничными воронками два метанефридия, которые у высших моллюсков функционально замещаются железистыми выделительными органами.

Внутренние органы плотно окружены и стабилизированы соединительной тканью, мышечными тяжами и кровеносными лакунами. Поскольку внутренних жёстких опорных элементов нет, то всё тело подвижно и меняет свою форму за счёт частичных изменений внутреннего давления (отсюда происходит название Mollusca – мягкотелые, от *лат. mollis* – мягкий, упругий, гибкий). Разница во внутреннем давлении в теле получается при антагонистическом действии «мышцы – мышцы» или «мышцы – внутренняя жидкость».

Кишечный тракт (рис. 5) моллюсков относительно прост и состоит из **ротового отверстия, буккальной (ротовой) полости, фаринкса** (глотки), **пищевода, желудка, средней кишки и задней кишки с анусом** (рис. 1). Кишка проходит либо почти прямо через тело (Aplousophora), либо закручена петлями перед терминальным анусом, либо образует крутой поворот с перемещением ануса ближе к голове (Gastropoda, Cephalopoda, Scaphopoda). Моллюски освоили самые разные источники питания, чему в значительной степени обязаны своим широким распространением и большим числом видов. Важнейшим устройством для добывания, обработки и глотания пищи является **тёрка (радула)**, которая формируется в радулярном влагалище (рис. 1). Она чаще всего состоит из продольной мембраны, в которой укреплены менее или более многочисленные зубцы, организованные в продольные и

поперечные ряды. Зубцы содержат хитин, конхин и твёрдые минеральные соли. Радула может выдвигаться изо рта на хорошо развитом мускулистом валике или языке и, нажимая на субстрат, стирать с него обрастание. В то время как у растительноядных моллюсков радулы более или менее похожи, у хищных они многообразно отклоняются от общего типа. По мере того как зубцы спереди стираются, сзади вырастают новые ряды зубцов (например, у *Lymnaea stagnalis* со скоростью 2,8 поперечных ряда в день). У двустворчатых моллюсков радулы нет, они питаются преимущественно за счёт фильтрации. Радула редуцирована также у тех некоторых бороздчатобрюхих и брюхоногих, которые высасывают пищу.

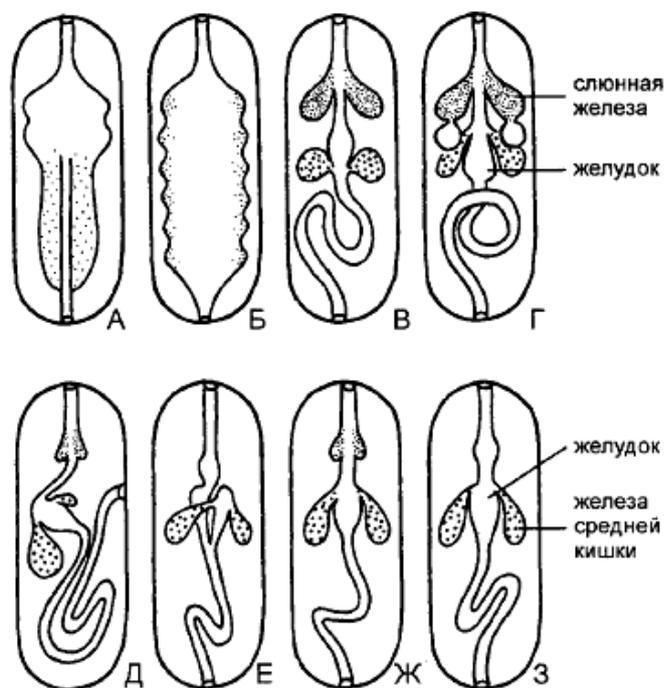


Рис. 5. Схема кишечного тракта в разных таксонах моллюсков: А – Caudofoveata, Б – Solenogastres, В – Polyplacophora, Г – Monoplacophora, Д – Gastropoda, Е – Cephalopoda, Ж – Scaphopoda, З – Bivalvia (по: Зоология..., 2008)

– железы средней кишки, которые соединяются с желудком и часто составляют значительную часть объёма внутренностного мешка. Некоторые брюхоногие и двустворчатые моллюски содержат в своём теле сим-

Ритм активности и пищедобывательные движения контролируются посредством специфических нейронов головных ганглиев и далее их моторных отростков в нервной сети. Приём пищи запускается рецепторами, которые стимулируются специфичными протеидами. Хищные улитки часто идут по слизевому следу своей жертвы. Растительноядные моллюски также могут отыскивать свои кормовые объекты с помощью хеморецепторов.

В ротовой полости пища перемешивается с секретом слюнных желёз. Основное место пищеварения и всасывания

биотические водоросли или хлоропласты и используют продукты их ассимиляции (например, *Elysia viridis*). В основном это тропические виды, которые в условиях дефицита углерода и азота таким образом используют дополнительные источники углеводов и аминокислот. Древооточцы (Teredinidae) усваивают бедную азотсодержащими веществами древесину также благодаря симбиотическим бактериям, которые восполняют этот недостаток. У гидротермальных источников и в гнилом иле могут существовать некоторые виды двустворчатых и брюхоногих моллюсков, в жабрах которых есть специальные клетки – бактериоциты – с бактериями внутри. Они (бактерии и далее их хозяева-моллюски) используют энергию, которая высвобождается при окислении сульфидов, обильных в таких местообитаниях.

Кровеносная система моллюсков в принципе незамкнутая, однако во многих группах выражена тенденция к развитию замкнутой системы, где может быть создано сравнительно более высокое внутреннее давление. Из всех моллюсков наиболее близка к замкнутому типу кровеносная система некоторых Stylommatophora (*Helix*, *Arion*, *Achatina*) и Cephalopoda. Однако у многих двустворчатых моллюсков кровообращение играет весьма ограниченную роль в распределении кислорода по телу (у *Placopecten* только третья часть потребности тканей в кислороде покрывается за счёт крови).

Сердце исходно располагается в задней части спинной стороны тела над задней кишкой; оно состоит из одного **желудочка** и одного–четырёх **предсердий**, число которых связано с числом жабр. От желудочка идёт одна аорта вперёд к голове и одна аорта назад к внутренностному мешку. Отходящие далее от аорт артерии переходят в лакуны. Далее кровь собирается в синус и по крайней мере частично, протекает через жабры, после чего снова через предсердия попадает в желудочек.

Кровь моллюсков (или **гемолимфа**) часто содержит дыхательные пигменты (**гемоцианин**, реже **гемоглобин**) и разные типы кровяных клеток. Эта жидкость составляет примерно 60–80 % сырой массы мягкого тела (без раковины) у Gastropoda и 50–60 % у Bivalvia. Самое высокое кровяное давление измеряется в желудочке (у *Anodonta* 5, у *Helix*

25 см водяного столба), а в артериях и перикарде давление самое низкое. Давление меняется в зависимости от движений тела. Высовывание тела из раковины, движения ноги, радулярного аппарата и сифонов, выдвигание пениса вызывают локальные колебания давления, распространение которых по телу ограничивается клапанами.

Сердце, как правило, помещается в околосоердечной сумке (**перикарде**). При разности давления осуществляется ультрафильтрация конечных продуктов обмена (экскретов) из сердца, особенно из предсердий, в перикард. Исходно **выделительная система** включает пару метанефридиев, которые начинаются в перикарде и дальше продолжаются каналом в мантийную полость. На этом пути в канале за счёт вторичного всасывания (реабсорбции) и секреции формируется вторичная моча. У большинства моллюсков на основе этих выделительных каналов развиваются железистые почки, куда у большинства моллюсков первичная моча подводится через реноперикардальный проход между почками и околосоердечной сумкой. Само наличие этих каналов расценивается как примитивное, исходное для моллюсков состояние. У многих моллюсков есть экскреторно-активная ткань, которая, находясь в тесном контакте с кровеносной системой, забирает из крови конечные продукты обмена веществ, которые переправляются далее или запасаются на какое-то долгое время. Специализированные клетки (атроциты), запасующие экскреты у моллюсков, напоминают хлорагогенные клетки у *Annelida*. Кроме того, в теле постоянно имеются подвижные фагоциты, собирающие отходы.

У личиночных стадий выделение осуществляется протонефридиями. У взрослых терминальные клетки отделяются, и на их месте образуется нефростом; выводной канал остаётся, один из его участков превращается в нефридиальный пузырь. Однако в общем эволюционное происхождение выделительных органов неясно; у взрослых особей они обозначаются нейтрально как почки.

Нервная система (рис. 6) у моллюсков демонстрирует все стадии структурной и функциональной дифференцировки и усложнения. **Нервные стволы** имеются у *Aplousophora*, *Polyplousophora* и *Monoplousophora*,

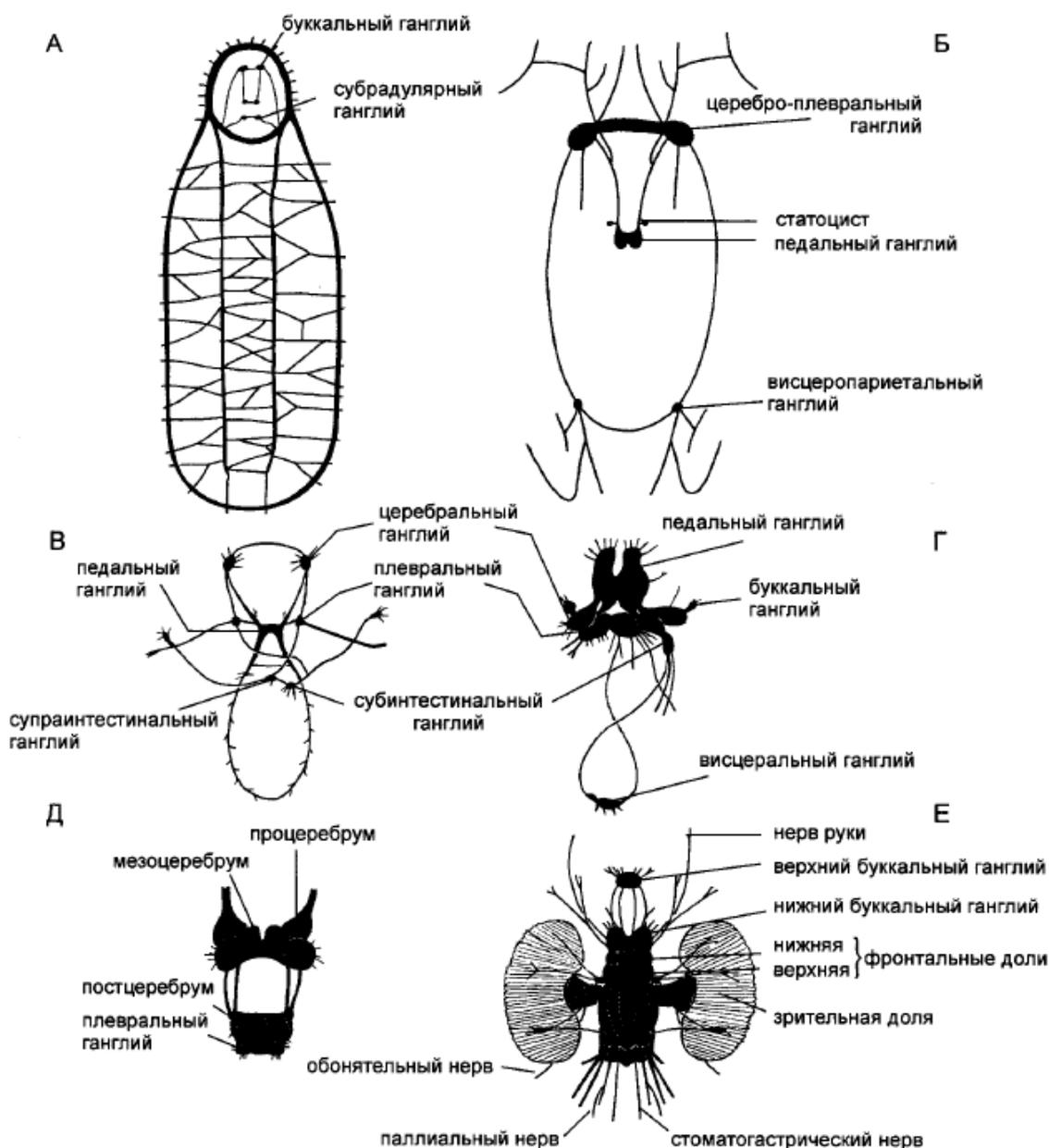


Рис. 6. Нервная система у моллюсков разных уровней организации: А – Polyplacophora (*Chiton*), Б – Bivalvia (*Nucula*), В – Archaeogastropoda (*Patella*), Г – Neogastropoda (*Buccinum*), Д – Pulmonata (*Helix*), Е – Cephalopoda (*Octopus*) (по: Зоология..., 2008)

а также в виде педальных стволов у Archaeogastropoda или в виде педальных и висцеральных коннектив у *Nautilus*. У всех моллюсков в отдельных частях тела есть **ганглии**. У Aplacophora есть парный **церебральный ганглий**, у Polyplacophora и Monoplacophora – околوجلочное кольцо с ганглиями, а также латеральные и висцеральные коннективы. У этих групп латеральные коннективы сзади соединяются над киш-

кой супраректальной комиссурой, тогда как у *Conchifera* латеральные коннективы соединяются под кишкой (субректально). У *Conchifera* имеются парные церебральные, педальные, плевральные, а часто также и висцеральные ганглии. Церебральные ганглии координируют ные реакции; другие ганглии имеют определённые области действия и могут дополняться вторичными ганглиями, выступающими как локальные рефлекс-центры (например, буккальные ганглии в районе ротовой полости).

Помимо униполярных нейронов, составляющих большинство, есть более редкие биполярные и мультиполярные нервные клетки, а также гигантские нейроны, например в брюшной ганглии *Aplysia* (1 мм в поперечнике). Толщина аксонов 40 мкм, толщина гигантских аксонов *Cephalopoda* даже более 700 мкм. Аксоны могут быть заключены в несколько слоев глиальных клеток, крупные волокна с глубокой продольной складчатостью. Синапсы аксо-аксонные и холинэргические. Нейро-секреторные клетки локализованы преимущественно в церебральных, плевральных и висцеральных ганглиях.

Широко распространена **кожная чувствительность к свету**. У *Ar-lasophora*, *Monoplacophora* и *Scaphopoda* специальных фоторецепторов нет. У *Polyplacophora* есть эстететы, своеобразные органы чувств в наружном слое раковины. У *Gastropoda* и *Cephalopoda* имеются головные глаза (рис. 7, 8) самой разной степени сложности; у некоторых двустворчатых моллюсков (*Pecten*) есть глаза по краю мантии.

Среди *Archaeogastropoda* можно найти разные типы глаз, которые можно расположить в сравнительный ряд, представляющий модель развития органов зрения в эволюции. *Polyplacophora* и *Conchifera* могут воспринимать изменения в интенсивности света и реагировать на быстрые перемены освещённости. Из всех моллюсков самые совершенные глаза имеются у головоногих. Способность опознавать форму предметов доказана только для некоторых *Coleoidea*, однако предполагается также для некоторых водных улиток.

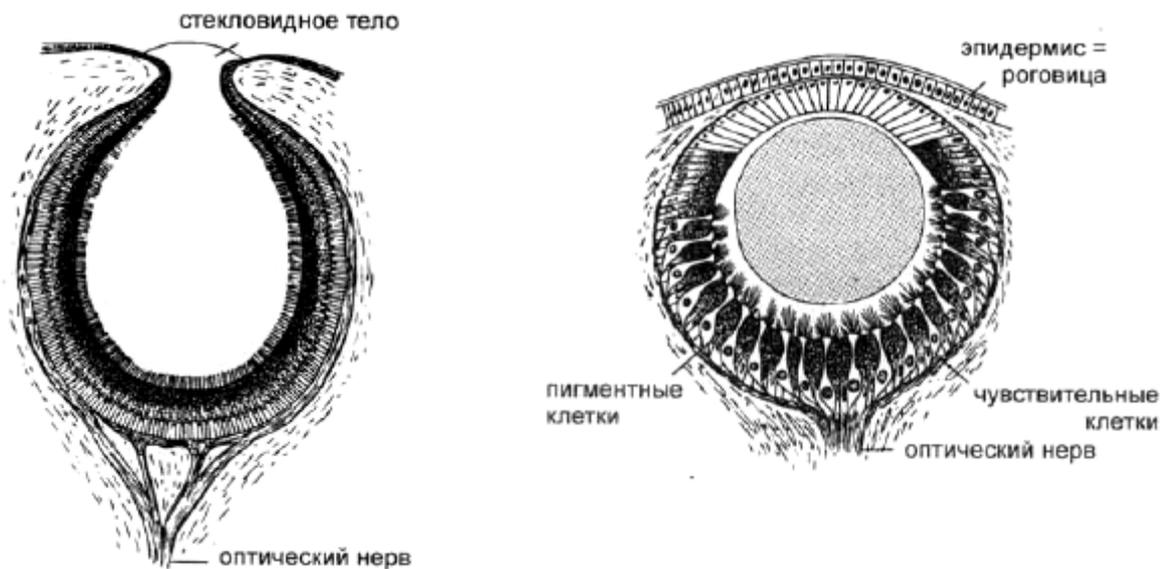


Рис. 7. Gastropoda, типы глаз: А – открытый пузыревидный глаз со стекловидным телом (*Haliotis sp.*), Б – закрытый пузыревидный глаз с линзой, стекловидным телом и роговицей (*Helix pomatia*) (по: Зоология..., 2008)

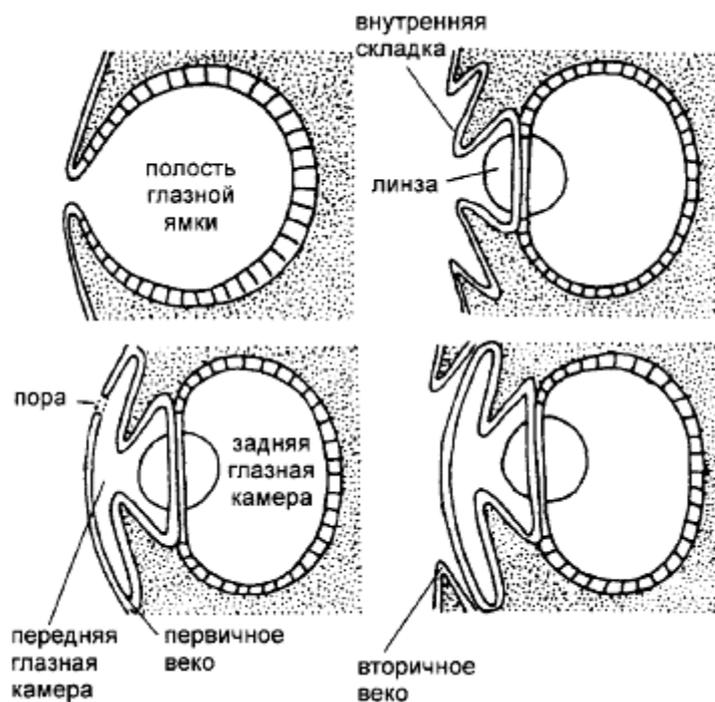


Рис. 8. Типы глаз у Cephalopoda: А – открытая глазная ямка у *Nautilus*, Б – тип Oegopsides (передняя глазная камера открыта) у *Illex*, В – тип Myopsides (передняя глазная камера сообщается с внешней средой порой или совершенно закрыта) у *Loligo*, Г – тип Myopsides со вторичным веком у *Sepia* или *Octopus* (по: Зоология..., 2008)

Статоцисты образуются у Conchifera как впячивания эктодермы, замыкающиеся в пузырьки. Статоцисты иннервируются от церебральных ганглиев, хотя расположены около педальных ганглиев. Пузырёк статоциста изнутри выстлан рецепторным эпителием; в жидкости внутренней полости находятся известковые статолиты или многочисленные мелкие статоконии. У моллюсков широко распространены механорецепторы; многие моллюски могут воспринимать изменения в гидростатическом давлении, температуре воды, магнитных и электрических полях.

Механорецепторы особенно многочисленны на головных щупальцах и ринофорах Gastropoda, в средней складке мантийного края Bivalvia и на присосках Cephalopoda. О **проприорецепторах** известно мало. Однако моллюски могут по меньшей мере контролировать степень растяжения и сжатия тела.

Хеморецепторы имеются в тех же местах тела, что и механорецепторы. Они представлены свободными нервными окончаниями или ресничными чувствительными клетками. Как хеморецептор обычно квалифицируется **субрадулярный орган** у Polyplacophora, Monoplacophora, примитивных Gastropoda и Scaphopoda. Хеморецепторные полосы в мантийном жёлобе Polyplacophora, по-видимому, гомологичны **осфрадиям** водных Gastropoda (рис. 9). Они расположены в мантийной полости между жабрами и краем мантии и иннервируются от интестинальных ганглиев. С редукцией правой жабры исчезает и правый осфрадий. Среди головоногих моллюсков осфрадии есть только у *Nautilus*. С помощью хеморецепторов моллюски находят питание, определяют положение врагов, ищут партнёра для спаривания, на стадии личинки выбирают субстрат для оседания или, при комменсализме, находят своего хозяина (например, Tunicata, Echinodermata).

Основная часть **половых органов** размещается во внутренностном мешке. Моллюски размножаются исключительно половым путём. Caudofoveata, Polyplacophora, Monoplacophora, а также Scaphopoda и Cephalopoda **раздельнополы**, тогда как в других группах часть видов или все виды **гермафродиты**. Насколько известно к настоящему време-

ни, половые клетки происходят от бластомера 4d. Они постепенно дифференцируются под действием нейрогормонов, «андрогенных факторов».

Размножение и развитие

При эволюционно исходном наружном оплодотворении в воду выпускаются многочисленные половые клетки (Arplacophora, Polyplacophora, многие Archaeogastropoda и Bivalvia, часть Cephalopoda). Число производимых ооцитов зависит от того, сколько в них содержится желтка. Чаще всего яйцеклетка помимо внутреннего желтка окружена фолликулярными клетками, которые её питают и образуют вторичную яйцевую оболочку. По мере роста яйцеклетка сдвигается в просвет яичника. Поначалу она ещё соединена тканевыми тяжами со стенкой яичника, потом уже, как зрелый ооцит освобождается из фолликула. Процесс созревания завершается в просвете яичника. У некоторых Neogastropoda

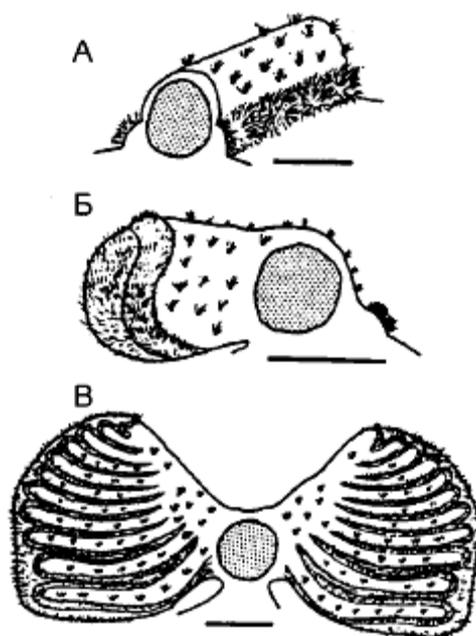


Рис. 9. Разные типы осфрадиев у Gastropoda: А – простой, в виде кромки или планки, у литорины (*Littorina littorea*), Б – с латеральным листочком, у фильтратора (*Crepidula fornicata*), В – двуперистый, с листочками, у хищника (*Conus striatus*). Осфрадии – хемо- и, возможно, механорецепторные органы в мантийной полости у многих водных моллюсков. Исходно они парные. У гастропод правый осфрадий постепенно редуцируется; у Neogastropoda единственный оставшийся осфрадий увеличен за счёт листочков, расположенных двумя рядами по обе стороны оси (В) (по: Зоология..., 2008)

часть ооцитов становится питающими яйцами. У этих видов, так же как у отдельных Mesogastropoda и Opisthobranchia, помимо типичных гаплоидных сперматозоидов появляются атипичные семенные клетки с отклоняющимся набором хромосом (полиморфизм **сперматозоидов**).

У высокоорганизованных моллюсков правилом является внутреннее оплодотворение. Яйцо, проходя по выводному гонодукту (рис. 1), покрывается следующей, третичной оболочкой.

Для многих Gastropoda и Cephalopoda характерно особенное прекопуляционное поведение. У наземных Pulmonata любовные игры могут длиться более двух часов, у Opisthobranchia – пять дней. Гермафродитные гастроподы иногда при размножении соединяются в цепочки, где каждая особь функционирует как самец по отношению к особи перед ней (*Aplysia*, *Lymnaea*). Особенно сложным репродуктивное поведение может быть у Cephalopoda (рис. 10). Готовность к спариванию, опознание партнёра и степень возбуждения сразу отражаются у них в изменениях цвета и рисунка кожного покрова. С одной стороны время размножения и откладки яиц управляется гормонами и нейросекретами, с другой – внешними факторами, особенно температурой. В связи с этим в разных географических областях могут быть физиологически различающиеся группы с несовпадающими репродуктивными ритмами.

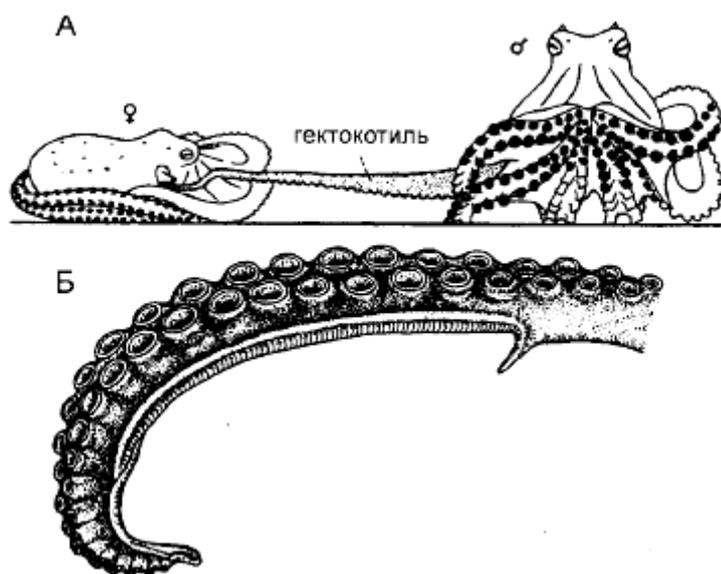


Рис. 10. Octopoda: А – спаривание *Octopus vulgaris*. Гектокотиль самца проникает в мантийную полость самки и переносит сперматофор, Б – *Octopus sp.* Кончик гектокотилия (по: Зоология..., 2008)

Во многих классах моллюсков имеются простые формы заботы о потомстве.

В раннем развитии имеет место правильное постоянное спиральное дробление. Исключение составляют головоногие моллюски, для их богатых желтком яиц характерно дискоидальное дробление. При спиральном дроблении первые пять делений дробления правильно и быстро следуют друг за другом, после чего наступает некоторая пауза. Дальнейшие деления уже не синхронны. Будущая судьба бластомеров определяется рано, однако не абсолютно неотвратимо. В яйце моллюсков всегда имеется анимально-вегетативная ось, чьё положение устанавливается уже положением ооцита в яичнике. Плоскости симметрии определяются плоскостями первых делений. У многих моллюсков (но не у *Polyplacophora*, *Archaeogastropoda*, *Pulmonata* и *Opisthobranchia*) при первом дроблении с вегетативного полюса образуется полярная лопасть, которая позже снова сливается с бластомером CD. При втором делении этот бластомер снова образует полярную лопасть, которая далее переходит в макромер D. В полярной лопасти образуются морфогенетические детерминанты, которые определяют вегетативный полюс и бластомеры D-квадранта. Детерминированный D-квадрант у всех моллюсков играет роль организатора, который контролирует развитие всех других квадрантов посредством клеточных контактов.

Мезодерма моллюсков состоит из двух частей: эктомезодермы из второго или третьего квартета микромеров и эндомезодермы из микромера 4d. По мере дробления между бластомерами появляется полость бластоцель – эта стадия эмбриона называется целобластула (у *Polyplacophora*, большинства *Bivalvia*, *Archaeogastropoda*, *Scaphopoda*). У большинства гастропод бластоцель редуцирован до щели, а бластула похожа на плакулу. Из яиц, богатых желтком, развивается стерробластула (без бластоцели): желток остаётся в макромерах, покрытых микромерами, как шапочкой (некоторые морские *Gastropoda* и *Bivalvia*). Гастрстула образуется путём инвагинации из целобластулы или путём эпителии из стерробластулы.

В результате развитие приводит к личинке: превелигеру, перикалимме (эндоларве) или чаще всего к настоящему велигеру (рис. 2). Отличительные черты велигера – ресничные клетки головных придатков или лопасти паруса (велюм). У велигера очень рано появляются раковинная железа и первичная раковина (протоконх), мускул-ретрактор раковины, далее зачатки ноги и головы и другие черты, общие для трохофор моллюсков и аннелид. Однако развитие нередко может быть отклоняющимся и укороченным, особенно у видов с яйцевыми капсулами, из которых выходят уже сформированные стадии, похожие на взрослых.

Систематика

Моллюски – в филогенетическом отношении древняя группа, чей план строения сложился в докембрии. Ныне в дискуссиях обсуждают в основном связи моллюсков с Plathelminthes, Sipuncula и Annelida. К настоящему времени имеется больше аргументов для сближения моллюсков с Annelida, чем с Plathelminthes. Свидетельствами в пользу родства моллюсков с аннелидами являются целомическая природа внутренних полостей тела, характер дробления яйца, метанефридиальная выделительная система у взрослых стадий (множественные пары метанефридиев у *Neopilina*), а также особенные физиологические и биохимические черты, общие для моллюсков и аннелид. Есть указания и на родство моллюсков с сипункулидами.

Предок моллюсков выглядел, по-видимому, как более или менее плоский ползающий организм с дорсальным защитным раковинным слоем, в котором, начиная с венда (докембрий) откладывалась известь (CaCO_3). Представления о дальнейшей эволюционной истории пока противоречивы. Можно предположить, что **Caudofoveata** и **Solenogastres**, чье тело покрыто кутикулой с чешуями и шипами, рано отделились от других моллюсков. (Это не доказано палеонтологической летописью, однако вымершие **Halkieriida** из нижнего кембрия стоят близко к предкам моллюсков и даже, возможно, к предкам аннелид.)

По принятым здесь представлениям (рис. 11) монофилетическая группа **Aplacophora** вместе с **Polyplacophora**, у которых толстая кутикула ограничена кольцевой зоной вокруг спины и есть дорсальная рако-

вина из восьми кусков, объединяют в таксон **Aculifera** («несущие шипы»). Все высшие моллюски на основе одной исходно цельной раковины рассматривают как монофилетическую группу **Conchifera**; сверх того, эти группы (по крайней мере в тех своих таксонах, что стоят ближе к основанию главных ветвей) демонстрируют много общих черт,

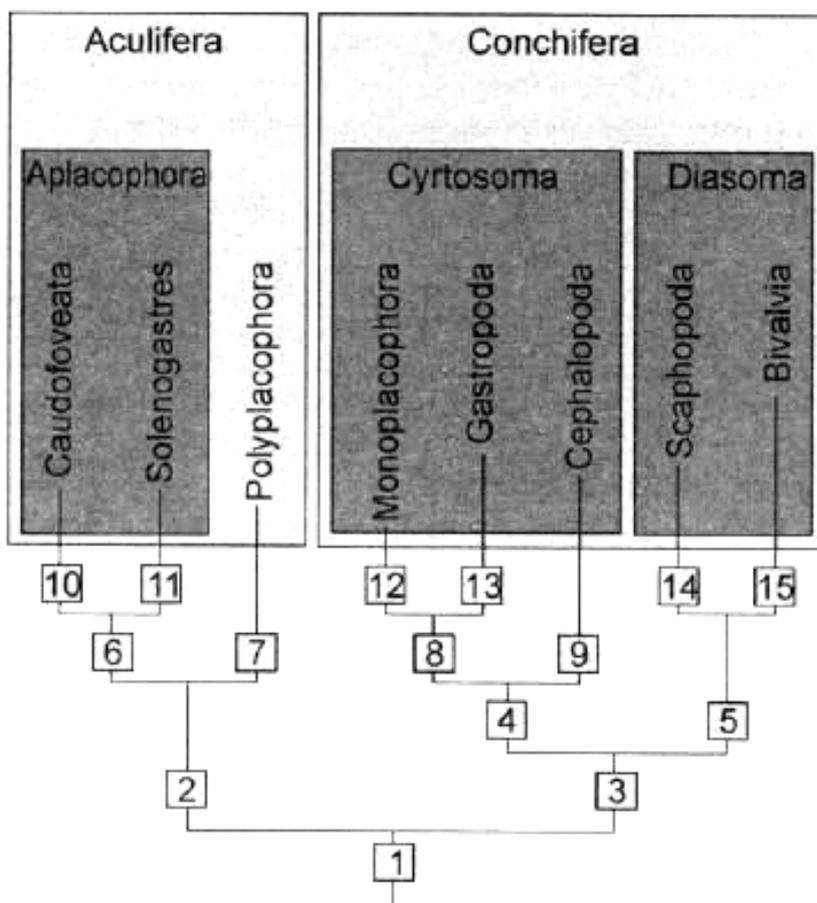


Рис. 11. Возможные филогенетические связи между группами моллюсков. Апоморфии: 1 – Несегментированные Spiralia с телом, состоящим из цефалоподия и висцеропаллия; радула; гипобранхиальные железы; нервная система из четырёх тяжей; личинка типа велигер. 2 – Кутикула с шипами, чешуями или пластинками; анус субтерминальный; супраректальная комиссура. 3 – Раковина закладывается в виде единого цельного образования; парные статоцисты; субректальная комиссура; нет покрывающей большую часть тела кутикулы; челюсти. 4 – Тенденция к спиральному закручиванию внутреннего мешка с мантией и раковинной; кишка с U-образной петлёй, анальное отверстие вблизи головы. 5 – Тело вытянутое; раковина исходно открыта спереди и сзади; кишка без выраженной U-образной петли; раковина построена из призматических и перекрёстно-ламеллярных слоев извести. 6 – Тело червеобразное; кутикула с иглами и чешуями; нога редуцирована; мантийная полость в задней части тела; гоноперикардиальный и реноперикарди-

альный каналы служат для вывода гамет. 7 – Восемь дорсальных пластин раковины; эстеты; гонодукты; мантийный жёлоб вокруг ноги и головы. 8 – Край мантии и структура раковины в основном совпадают по строению. 9 – Преобладание дорсовисцеральной оси; преобразование цефалоподия; хроматофоры; большая полость тела; раковина многокамерная (или редуцирована); дискоидальное дробление. 10 – Ножной щиток; терминальная мантийная полость; одна пара жабр; раздельнополые; непарная гонада; наружное оплодотворение. 11 – Брюшная борозда с рудиментом ноги; субтерминальная мантийная полость; жабр нет; гермафродиты; парные гонады; внутреннее оплодотворение. 12 – Многие органы представлены несколькими парами, в частности, органы выделения; перикард парный. 13 – Асимметрия: торсион с хиасто- или эугиневрией; спиральное закручивание висцеропаллия (с мантией и раковинной); гонада непарная. 14 – Мантия и раковина конически-трубчатые; каптакулы; раздельнополые. 15 – Мантия двулопастная, раковина из двух частей; часть головы с радулой и слюнными железами редуцирована (по: Зоология..., 2008).

например, в строении мантийного края, раковины и статоциста. Предполагаемые сестринские филогенетические отношения групп **Bivalvia** и **Scaphopoda** вне сомнений: в плане строения у них преобладает (как у *Aculifera*) продольная ось тела (**Diasoma**), мантия одинаковым образом закладывается и далее одинаково развивается. Очень по-разному оценивается положение **Monoplacophora**, у которых нет спирального закручивания. По мнению некоторых авторов, у моноплакофор так много общего с гастроподами, что две эти группы надо объединить. Мы рассматриваем моноплакофор и гастропод как сестринские группы (рис. 11).

Ныне в противоположность более ранним представлениям в общем признают близкое родство **Gastropoda** и **Cephalopoda (Cyrptosoma)**. В этих группах выражена тенденция к спиральному закручиванию части тела. У гастропод к этому добавляется торсионный процесс. У цефалопод продольная ось тела сильно укорочена, а спиральное закручивание выражено только у немногих современных видов (например, *Nautilus*) (рис. 12), но у очень многих ископаемых видов (например, у аммонитов) (рис. 13).

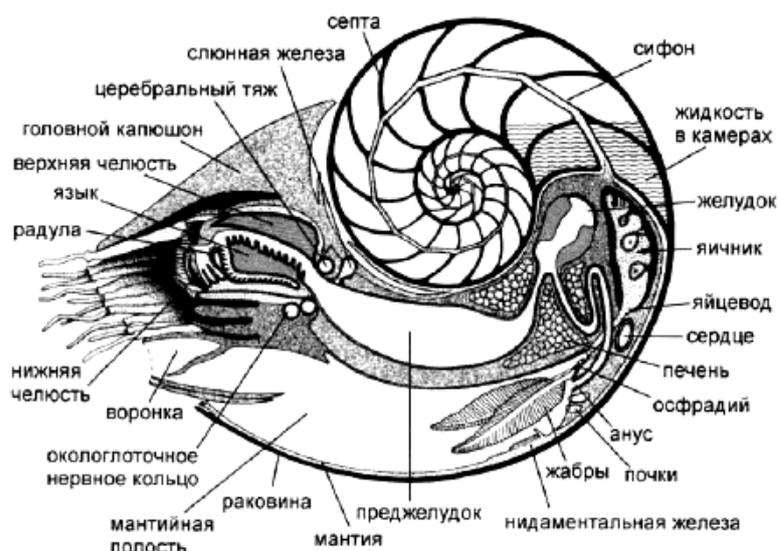


Рис. 12. Nautiloidea. Схема внутренней организации. Мантия образует спирально закрученную наружную раковину. Мягкое тело находится в самой новой последней (жилой) камере, нежилые отсеки ограничены септами. Задний червеобразный отросток тела, сифон, протянут через все старые камеры; с помощью сифона животное меняет соотношение газа и жидкости в камерах, регулируя свою плавучесть. Таким образом, раковина является гидростатическим органом (по: Зоология..., 2008)



Рис. 13. *Stephanoceras sp.* (Ammonoidea), юра; диаметр 10 см. Аммониты – вымершие морские цефалоподы с диаметром раковины до 2,5 м. Известны с девона; в мелу вымерли (примерно 70 млн лет назад). Очень обычные фоссилии, часто служат руководящими ископаемыми, на которых основаны стратиграфические подразделения юры и частично мела. Мягкие части практически неизвестны. Помимо форм с плоскоспиральной раковинной имеют так называемые гетероморфы, частично или полностью раскрученные до совершенно прямых (по: Зоология..., 2008).

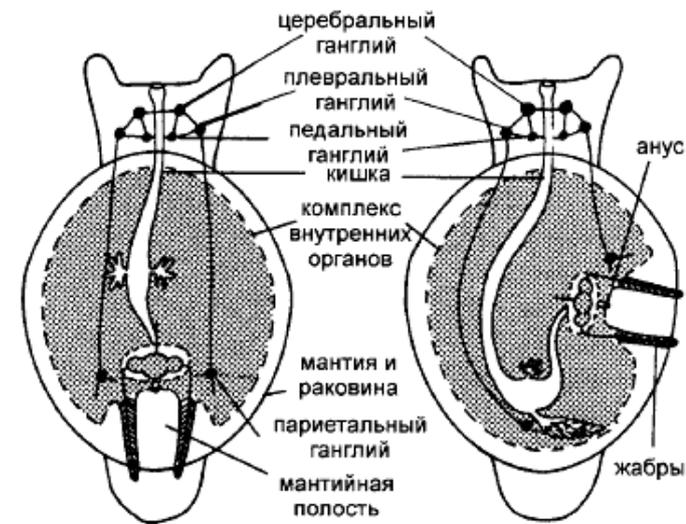
2. ОСОБЕННОСТИ ОРГАНИЗАЦИИ БРЮХОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ (GASTROPODA)

Всего известно около 38 000 видов брюхоногих моллюсков – это самая большая группа моллюсков. В ископаемом состоянии известны с раннего кембрия. Живут в самых разных местообитаниях; морфологическое разнообразие очень высоко.

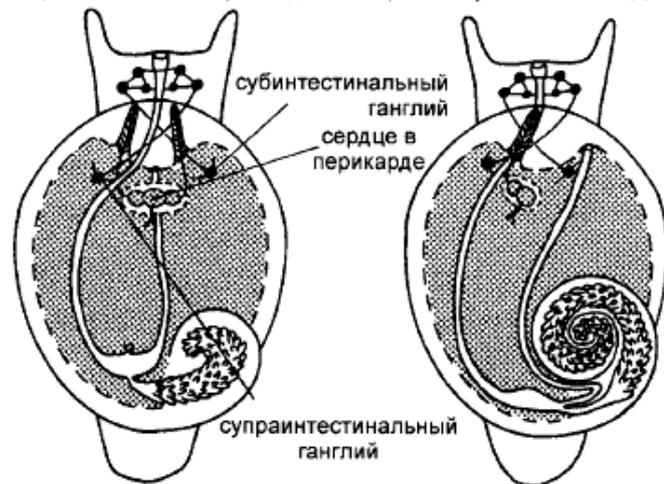
Строение

Самое сильное отличие от других мягкотелых состоит в глубокой асимметрии тела. Цефалоподий и висцеропаллий развиты примерно в равной степени; последний чаще всего спирально закручен. Секретируемая мантией раковина закручена соответствующим образом; однако часто она имеет вид колпака или рога. Во многих группах независимо развивается тенденция к редукции раковины («голые моллюски»).

Спирализация **комплекса внутренностный мешок – мантия** проявляется уже у фоссильных (предковых) форм, ещё сохранивших билатеральную симметрию. Асимметрия появилась в результате поворота висцеропаллия против часовой стрелки. Этот поворот (**торсион**) привёл к тому, что исходно позади расположенная мантийная полость вместе с паллиальными органами переместилась вперёд (рис. 14). Спирализация позволила удлинить внутренностный мешок вместе печёночными выростами, где в основном происходит пищеварение. Если раковина планоспирально закручена, симметричная, то обороты становятся очень тонкими. Когда эти витки смещаются вбок, появляется макушка раковины (апекс); при этом раковина сохраняет принципиальную конструкцию свёрнутой конической трубки. Возможно, торсион является следствием асимметричной спирализации для обеспечения гидростатического равновесия между цефалоподием и висцеропаллием. Торсион можно наблюдать в раннем онтогенезе некоторых Prosobranchia: сокращение асимметрично выраженных мускулов-ретракторов у личинки велигера поворачивает внутренностный мешок с мантий примерно на 90° влево. Дальнейший вращение до 180° достигается за счёт аллометрического роста. Причины и преимущества торсиона для велигера остаются предметом дискуссий.

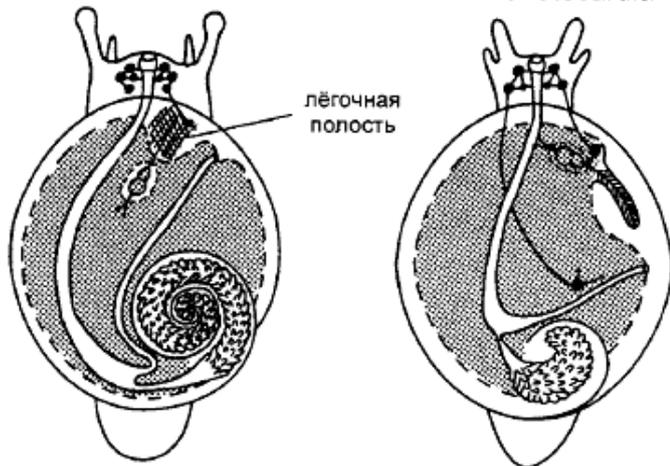


«Предковая гастропода» промежуточная стадия



Diotocardia

Monotocardia



Pulmonata

Opisthobranchia

Рис. 14. Филогенетическое происхождение асимметричной организации современных гастропод путём поворота и спирального закручивания внутренностного мешка (по: Зоология..., 2008)

Преимущество этого поворота для взрослых стадий видится в том, что в результате торсиона важные для активной жизни механо- и хеморецепторы из исходно задней позиции перемещаются вперёд, ближе к голове, что облегчает прямой контакт с окружающим миром. Входящий в мантийную полость поток воды теперь омывает тело спереди. Это позволяет (у части гастропод с помощью трубковидного выроста мантийного края, сифона) забирать снаружи свежую воду и расширить горизонт восприятия внешней среды. Самые древние гастроподы имеют ту проблему, что вместе с мантийной полостью вперёд перемещается анус, а собственные экскременты должны соответственно выливаться на голову. Такое положение исправляется тем, что анус смещается назад в мантийной щели или, у более продвинутых форм, небольшим обратным поворотом мантийной полости и раковины в обратном направлении направо – в результате анус отдаляется на некоторое расстояние от головы.

Следствия **торсиона**: 1) прежде всего, в результате поворота мантийной полости вперёд органы дыхания оказываются перед сердцем (переднежаберные, или Prosobranchia, лёгочные, или Pulmonata); вторичный обратный поворот мантийной полости помещает жабры позади сердца (заднежаберные, или Opisthobranchia). 2) Коннективы между плевральными и интестинальными ганглиями у Prosobranchia перекрещиваются (хиастоневрия, стрептоневрия); при обратном повороте мантийной полости (Opisthobranchia) или при укорочении этих коннективов (Pulmonata) перекрест исчезает (эутиневрия) (рис. 14). 3) Исходно левые из парных органов редуцируются. У древних улиток (Archaeogastropoda) они чаще всего меньше по размеру. В дальнейшей эволюции постторсионная правая жабра полностью исчезает вместе с осфрадием и гипобранхиальной железой. Утрата правой жабры ведёт к изменению направления потока воды через мантийную полость: ресничный эпителий левой, исходно двуперистой (бипектинатной) жабры, направляет поток входящей в мантийную полость воды к левой стороне, тогда с правой стороны эта вода выходит, увлекая с собой фекалии, экскременты, а часто и половые продукты.

Раковина Gastropoda, как правило, цельная, состоит из одного куска. Только у очень немногих представителей Saccoglossa раковина состоит из двух створок, как у бивальвий (*Berthelinia*) (рис. 15).

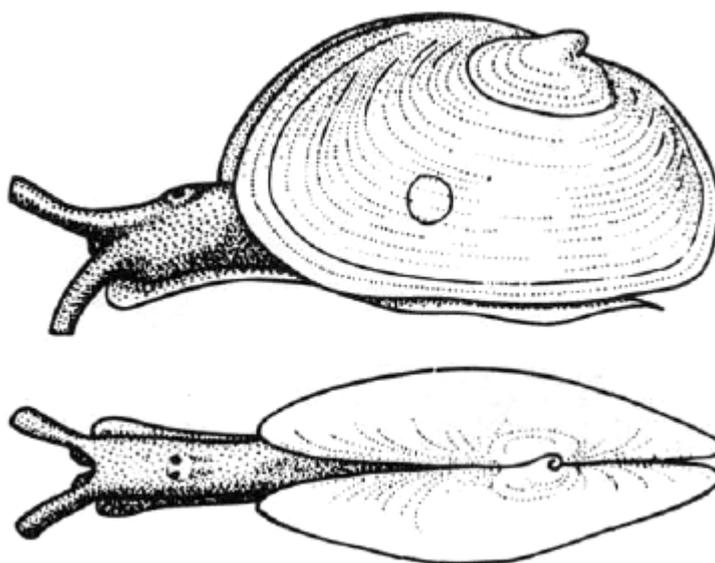


Рис. 15. *Berthelinia* sp. (Opisthobranchia (Заднежаберные), Saccoglossa (Мешкоглоточные)). Гастропода с двумя створками раковины примерно 1 см длиной (по: Зоология..., 2008)

Во многих группах имеет место тенденция редукции раковины. Это повышает подвижность животного, позволяя, на-пример, проходить большее расстояние за короткое время (например, при поиске пищи у растительноядных наземных слизней) или давая возможность более эффективного преследования жертвы и овладения ею у хищных форм.

У большинства гастропод раковина закручена вправо (исключения: *Triphoridae*, *Clausiliidae*, *Physa*, *Ancylus*, *Planorbarius*). Направление закручивания детерминируется материнским генотипом. У немногих изученных в этом отношении видов «правозакрученность» доминирует над «левозакрученностью». При скрещивании гомозиготы по правозакрученности с гомозиготой по левозакрученности получается гетерозиготное потомство – оно правозакрученное, только если доминирующая аллель правозакрученности находится в яйце, а не в сперматозоиде. В поколении F₂ все особи, включая рецессивных гомозигот, правозакрученные. Только в поколении F₃ потомки правозакрученных рецессивно го-

мозиготных улиток вновь левозакрученные. Смена направления закручивания ведёт к зеркально противоположному порядку размещения внутренних органов («улитковый король» у *Helix pomatia*).

У большинства Prosobranchia, а также у исходных Pulmonata и Opisthobranchia на задней части ноги имеется крышечка, состоящая из конхина и извести. Крышечка закрывает устье раковины после втягивания внутрь мягкого тела и таким образом защищает моллюска от врагов и от высыхания.

Мягкое тело связано с раковиной только веретеновидным или колумеллярным мускулом. Место прикрепления мускула к столбику раковины по мере роста животного перемещается в направлении к устью раковины. У многих гастропод тело по мере роста вытягивается из самых старых (и самых узких) оборотов. Эта нежилая часть раковины может за счёт отложения CaCO_3 сужаться или закрываться. У некоторых видов макушка полностью отваливается, а образовавшееся отверстие заделывается слоем извести (*Caecum, Rumina*).

Мелкие виды скользят с помощью ресничек; крупные виды обычно ползают на мышечной подошве ноги. **Нога** – гибкий орган разнообразного употребления (рис. 16). Нога используется не только для ползания и прикрепления, но и часто для плавания, а также для защиты от нападения, для очистки раковины, для схватывания и удержания жертвы, контакта с партнёром перед началом и во время копуляции, для формирования и откладки яйцевой капсулы. Необходимая подвижность и свобода движений ноги достигается тем, что в ней есть система наполненных жидкостью лакун, которые действуют как гидравлический антагонист мускулатуры. При такой конструкции нога обходится без твёрдых опорных элементов.

Продольная мускулатура ноги существенно усиливает прикрепительное действие подошвенной слизи за счёт поднятия свода и создания полости под средней частью ноги, как в присоске. Такая тонкая работа осуществляется группами мышц, которые, подобно колумеллярному

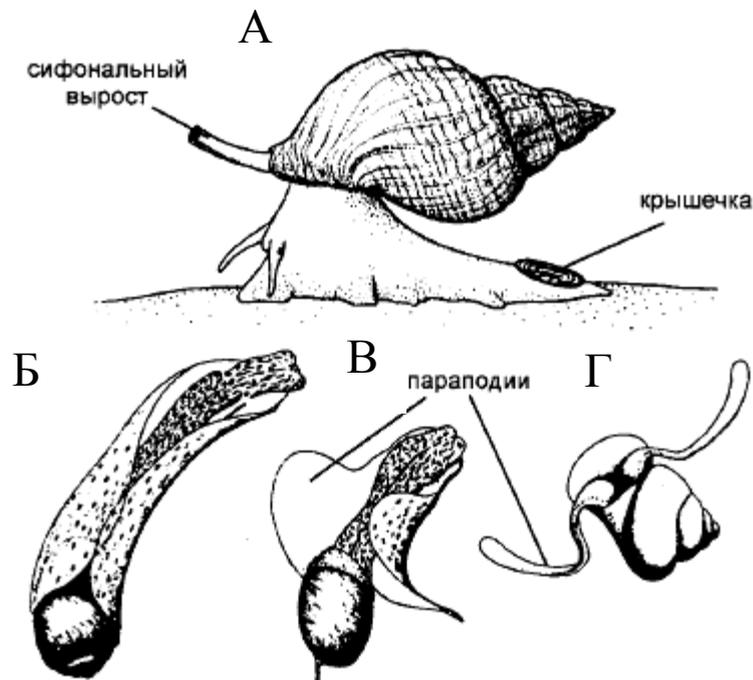


Рис. 16. Gastropoda, примеры строения ноги: А – трубач (*Buccinum undatum*). Типичная ползательная нога; по подошве волнообразно пробегают мышечные сокращения, создающие плавное скольжение вперёд. Б, В – малый морской заяц (*Akeria bullata*). Многофункциональная нога с обширными боковыми лопастями, которые при ползании складываются на спине (Б), а при плавании волнообразно взмахивают, как плавники (В). Г – «морская бабочка» (*Spiratella retroversa*). Нога как таковая редуцирована и сведена до двух длинных плавников (параподий), которые обеспечивают характерное качающееся движение в толще воды, одновременно с помощью ресничных полей собирая и подавая ко рту фитопланктон (по: Зоология..., 2008)

мускулу, спускаются от спины к ноге, где веерообразно расходятся и ветвятся. Именно эти ножные ретракторы вызывают волнообразные сокращения подошвы ноги и движение моллюска.

Ползание облегчается секретом многочисленных **желёз**. Физический характер слизи меняется за кратчайшее время (примерно 0,15 сек) от вязкого к жидкому. Волны сокращений проходят в жидкую фазу слизи, когда сопротивление меньше, чем при густой слизи во время прикрепления к субстрату. Слизь участвует в фиксации на субстрате, часто используется как фильтр для сбора пищи, а также для образования и прикрепления яйцевой капсулы.

Голова, как правило, чётко обособлена от остального тела. Но если соединение головы с ногой широкое, то нога с внутренностным мешком

соединяется посредством узкого стебелька. Через стебелёк проходят колумеллярный и втяжные мускулы; стебелёк закручивается при повороте внутренностного мешка с мантией и раковиной относительно цефалоподия. Голова несёт одну или две пары щупалец (рожек), которые выдвигаются как выпячивания стенки тела при повышении внутреннего давления и втягиваются продольным мускулом, как пальцы перчатки. Рядом со щупальцами, у их основания или на вершине щупалец находятся глаза (рис. 7).

Нервная система (рис. 6) весьма многообразна. Основной комплект состоит из парных церебральных, плевральных, pedalных, буккальных и субрадулярных ганглиев, а также непарного висцерального ганглия. К этому набору у *Prosobranchia* прибавляется одна пара интестинальных ганглиев, а у *Pulmonata* и *Opisthobranchia* вместо этого – одна пара париетальных ганглиев и другие, периферические ганглии (рис. 14). В результате торсиона интестинальные ганглии у *Prosobranchia* поменялись местами: исходно правый становится левым супраинтестинальным ганглием, а исходно левый – правым субинтестинальным. Укорочение плевроинтестинальных коннектив у *Pulmonata* возвращает интестинальные ганглии обратно в прежнюю позицию; хиастоневрия таким образом, устраняется. У *Opisthobranchia* перекрест исчезает за счёт частичного обратного поворота внутренностного мешка. У брюхоногих моллюсков выражена генеральная тенденция концентрации главных ганглиев в окологлоточном кольце. Церебральные ганглии в общем регулируют активность ноги, сердца и дыхания; pedalные ганглии управляют поступательными движениями и иннервируют пенис; висцеральные ганглии иннервируют кишечный тракт и жабры.

Архаичные черты обнаруживаются прежде всего в нервной системе *Archaeogastropoda*, но также и некоторых *Mesogastropoda*, у которых выражены нервные тяжи. Эти формы, а также некоторые примитивные *Pulmonata* и *Opisthobranchia* демонстрируют ясную хиастоневрию (рис. 14). Однако во многих группах нервная система модифицирована. Так, у многих *Neogastropoda* из-за укорочения плевроинтестинальных коннектив интестинальные ганглии возвращаются на исходные стороны тела.

Тенденция к концентрации главных ганглиев в голове особенно сильно выражена у хищных видов, которые нуждаются в более продвинутой нервной системе; однако смещение главных ганглиев в голову имеет место и у высших Pulmonata. Напротив, у эндопаразитических улиток выраженные ганглии отсутствуют, хотя и закладываются в эмбриональном развитии.

Сенсорные органы Gastropoda достигают разной степени развития и совершенства. Рецепторные клетки поодиночке или группами расположены в эпителии или в субэпителиальной ткани, их особенно много на голове и её придатках (щупальцах). Среди преимущественно хеморецепторных органов выделяются **осфрадии** (органы Шпенгеля) у водных моллюсков (рис. 17). Эти органы, расположенные в мантийной полости между жабрами и краем мантии, контролируют поток воды, омывающий жабры. Исходно парные, осфрадии построены из мелких групп модифицированных клеток и иннервируются от интестинальных ганглиев. Вместе с уменьшением правой жабры редуцируется и правый осфрадий.

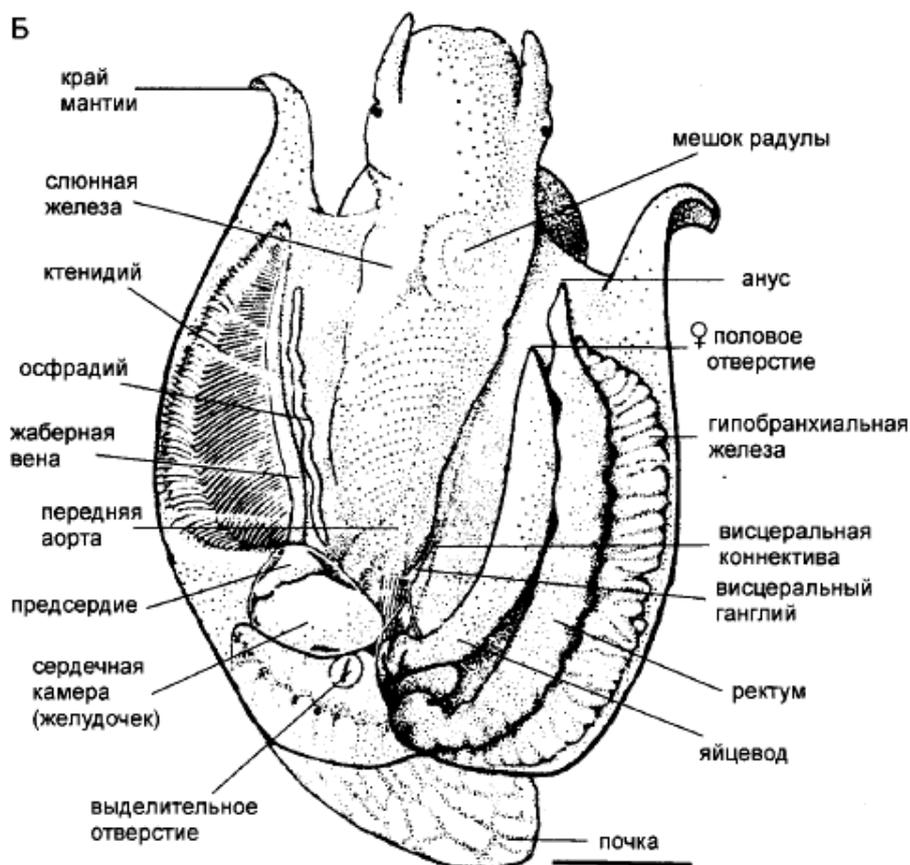


Рис. 17. Самка береговой улитки (*Littorina littorea*) со вскрытой мантийной полостью, вид со спинной стороны (по: Зоология..., 2008)

В компенсацию оставшийся левый осфрадий становится больше по размеру, у Neogastropoda он состоит из стержня с двумя рядами листочков, на которых имеются ресничные обручи. Осфрадии есть и у многих Opisthobranchia, но отсутствуют у высших Pulmonata.

Статоцисты обычно имеются. Они размещены в ноге рядом с pedalными ганглиями и иннервируются от церебральных ганглиев. Свет воспринимается всей поверхностью тела; кроме того, у большинства улиток есть специфичные фоторецепторы очень разного уровня развития. Различные конструктивные **типы глаз** обнаруживаются уже в пределах Prosobranchia, от простых глазных ямок (*Patella*), открытых пузырьвидных глаз со стекловидным телом (*Haliotis*) (рис. 7) или с линзовидным телом (*Cantharidus*) до закрытых пузырьвидных глаз со стекловидным телом и роговицей (*Trochus*) или со стекловидным телом, линзой и роговицей (*Fissurella graeca*). Похожая ситуация имеет место у Pulmonata. Линзовые глаза *Helix* (рис. 7) имеют разрешение $4,5^\circ$, то есть это весьма совершенные органы зрения. Глазные пузыри закладываются как впячивания эктодермы.

Поведением Gastropoda управляют церебральные ганглии. Это относится к движению, координации реакций нападения и защиты, хомингу (способности находить дорогу домой), поиску места зимовки, идентификации жертвы. Улитки способны учиться и изменять своё поведение на основе полученного опыта, который они могут долгое время хранить в памяти (*Achatina fulica* до четырёх месяцев).

Кишечный тракт (рис. 5) в результате торсиона преобразован таким образом, что кишка делает петлю, возвращается обратно и открывается анальным отверстием спереди на выходе из мантийной полости позади головы с правой стороны. Ротовое отверстие ведёт в эктодермальную буккальную полость, часто кутикуляризированную и снабжённую одной или двумя челюстями. В печёночных железах многочисленные ветвящиеся, слепо заканчивающиеся трубочки секретируют пищеварительные ферменты и расщепляют питательные вещества. Известковые клетки содержат запасы карбоната кальция для роста раковины и восстановления её повреждений, а также для регуляции рН в кишке.

Многообразие занимаемых гастроподами биотопов в немалой степени связано с многообразием радулярного аппарата, с чьей помощью брюхоногие сумели освоить самые разные источники питания. В наибольшей мере это относится к Prosobranchia. Радулярные аппараты моллюсков отличаются величиной зубов и пластинок, их количеством и расположением. У некоторых брюхоногих имеются немногочисленные стреловидные зубы, через которые, как через иглу шприца, в жертву изливается ядовитый секрет. Использованный зуб может через несколько секунд заменяться следующим зубом из резервной сумки. В составе ядовитого секрета есть пептиды, которые блокируют ионные каналы в мембране аксонов жертв (полихеты, моллюски, рыбы) и тем вызывают паралич, остановку дыхания и прекращение биения сердца. Такой радулярный аппарат имеется у конусов (*Conus*) и родственных групп, из которых по меньшей мере три вида могут представлять смертельную опасность для человека. Радулы Pulmonata и Opisthobranchia существенно более однообразны, они построены из очень большого числа (до 100000) одинаковых зубов.

Различная конструкция радулы соответствует различиям в функционировании. Однако по основному плану строения радула может перемещаться вперёд и назад на опорном органе (одонтофоре) (рис. 18), на нём же – в боковых направлениях, а также высовываться изо рта и нажимать на подлежащий субстрат, счищая с него пищевой материал. При этом передние зубы стираются. Радула растёт из заднего радулярного мешка вперёд, в результате чего изношенные зубы заменяются новыми.

Сердце расположено позади мантийной полости и состоит из желудочка и одного или двух предсердий. У Archaeogastropoda два предсердия, у остальных гастропод правое предсердие редуцируется. Передняя аорта снабжает кровью голову, передние отделы кишечного тракта и мантию; задняя аорта – внутренностный мешок, особенно желудок, печень и гонады. Большая часть крови проходит по лакунам в почку, а оттуда к жабре. Сердце переднежаберных и заднежаберных гастропод прокачивает смешанную кровь, а сердце лёгочных улиток – артериальную, поскольку у них циркуляционная система более закрытая. Самое

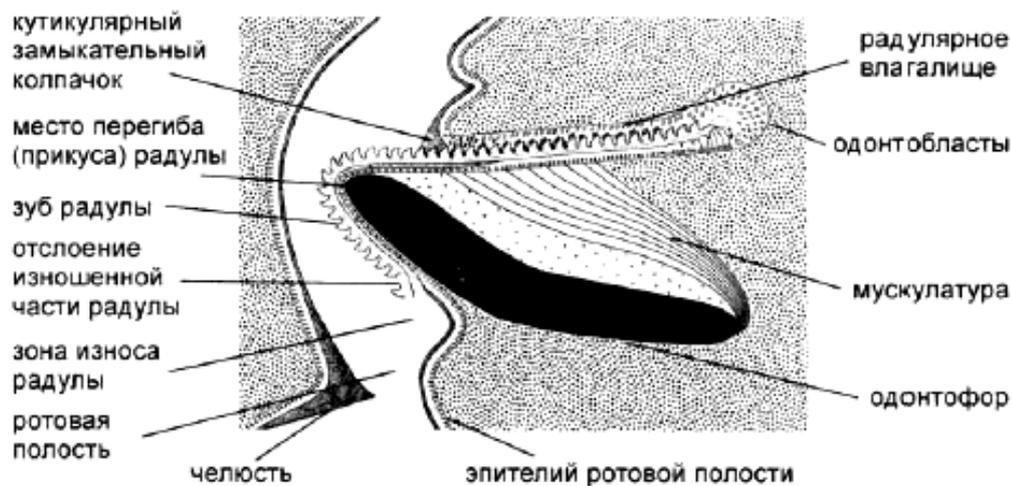


Рис. 18. Сагиттальный срез через ротовую полость прудовика *Lymnaea stagnalis*. В радулярном влагалище поперечные ряды клеток – одонтобластов – создают поперечные ряды зубов, которые по мере роста постепенно смещаются ко рту. Поверх поддерживающего одонтофора лента радулы перегибается – здесь место прикуса; близлежащие мышцы двигают радулу и одонтофор (по: Зоология..., 2008)

высокое кровяное давление – в желудочке; клапаны предотвращают обратный ход крови в предсердие. В перикарде внутреннее давление всегда ниже. У водных гастропод разность давлений делает возможной ультрафильтрацию первичной мочи из сердца в перикард. Реноперикардальный канал ведёт из перикарда в **почку**. Исходно почек две, но правая почка у высших гастропод редуцируется. Оставшаяся почка открывается в мантийную полость, напрямую или посредством уретры (мочевого пузыря). У некоторых лёгочных улиток (*Helix*) уретра также принимает на себя функцию ультрафильтрации. Азотсодержащие экскреты либо выводятся с водой в качестве мочевой кислоты, либо изолируются в почках накопления. Поскольку продолжительность жизни у большинства улиток невелика, часто экскреты остаются в почках накопления на всю жизнь. Небольшое количество азота выходит непосредственно в воздух в виде аммиака.

Органы дыхания исходно представлены одной парой двуперистых (бипектинатных) **ктенидиев** в мантийной полости (рис. 17). Помимо того, у многих видов имеет место газообмен через поверхность тела; мелкие улитки нередко обходятся вообще без жабр. У высших гастропод редуцируется правая жабра; на оставшейся жабре выражен только один

ряд жаберных лепестков (монопектинатный ктенидий) – тогда ось жабры свободной стороной может прирастать к стенке мантийной полости. У амфибиотических *Prosobranchia* дыхание осуществляется и через жабру, и через правую часть стенки мантийной полости с кровеносными сосудами. У наземных *Prosobranchia* и у *Pulmonata* жабра полностью редуцирована и функционально замещена стенкой мантийной полости с разветвлённой системой кровеносных сосудов (лёгкое).

Рядом с ктенидием лежит слизистая **гипобранхиальная железа** (рис. 17); она занимает все пространство между жаброй и задней кишкой и состоит из высоких поперечных складок мантийного эпителия. Передние складки наклонены назад, а задние вперед. Они значительно толще жаберных лепестков и разделяются более широкими промежутками. Гипобранхиальная железа выделяет слизь желто-белого цвета. Относительно функции этого органа известно мало; на первом месте, по-видимому, стоит защитная, или очистительная, секреция.

От исходно парных **гонад** остаётся только один правый (после торсиона) зачаток, встроенный в печень. Гаметы выводятся через оставшуюся правую (после торсиона) почку, дополнительные паллиальный и цефалоподиальный каналы. Большинство *Prosobranchia* раздельнополы, а *Pulmonata* и *Opisthobranchia* гермафродиты. У самцов *Prosobranchia* семенник составлен из отдельных мешочков, как гроздь. У некоторых примитивных *Archaeogastropoda* сперма выходит в воду через ещё остающуюся правую почку; оплодотворение наружное. У высших переднежаберных семенник соединён с гонодуктом (семяпровод), который часто снабжён расширением (семенной пузырь), железами и часто заканчивается пенисом (рис. 19). Последний находится на правой стороне головы и иннервируется от педального ганглия – таким образом, пенис развивается из участка зачатка ноги. У некоторых переднежаберных (*Viviparus*) копулятивный орган развивается из одного головного щупальца. У высших переднежаберных сперма переносится в виде сперматофоров, а оплодотворение внутреннее. У многих *Prosobranchia* помимо типичных гаплоидных сперматозоидов известны атипичные спермато-

зоиды с отклоняющимся количеством ДНК и не способные к оплодотворению. Их значение неизвестно.

Женская половая система *Archaeogastropoda* напоминает мужскую систему у самцов, тогда как у высших *Prosobranchia* женские половые органы сильно усложнены в связи с внутренним оплодотворением. Чаще всего, как и у самцов, имеет место соединение полового пути с окологосердечной сумкой (гоноперикардиальный канал). Женские половые пути снабжены придаточными железами: белковыми железами, поставляющие питательные материалы для яйцеклеток; скорлуповыми железами для образования яйцевых оболочек (рис. 18). Сперматофор партнёра проталкивается в копуляционную сумку, где стенки сперматофора растворяются и сперматозоиды освобождаются. Кроме того, к женской половой системе добавляются семяприёмники, где полученная чужая сперма хранится, пока собственные ооциты созревают для оплодотворения. Яйцевод составлен из разных отделов, происходящих от стенки гонады, от редуцированной почки, от стенки мантии. В наибольшей степени яйцевод дифференцирован в дистальной части, где он расходится на параллельные каналы или желобки: вагинальный канал для приёма пениса и собственно яйцевыводящий канал. У некоторых переднежаберных, особенно у *Neogastropoda*, помимо фертильных яйцеклеток, способных к развитию, в превосходящем количестве продуцируются стерильные клетки, служащие в основном для питания развивающихся яиц (питательные яйца).

Размножение и развитие

Гермафродитизм и партеногенез среди *Prosobranchia* редки. Есть примеры заботы о потомстве: яйца и ювенильные особи временно развиваются в мантийной полости, под ногой, в районе пупочного отверстия раковины, в спиральных бороздах раковины или на построенном моллюском поплавке.

У гермафродитных *Pulmonata* и *Opisthobranchia* половая система очень сложна в результате сочетания мужской и женской частей в одном организме (рис. 19). Гаметы производятся в долях гермафродитной половой железы (овотестис). Эти гермафродиты чаще протерандрические, поэтому самооплодотворения, как правило, не бывает. Виды, лишённые пениса (слизни *Arionidae*), при копуляции прижимаются друг к другу генитальными атриумами.

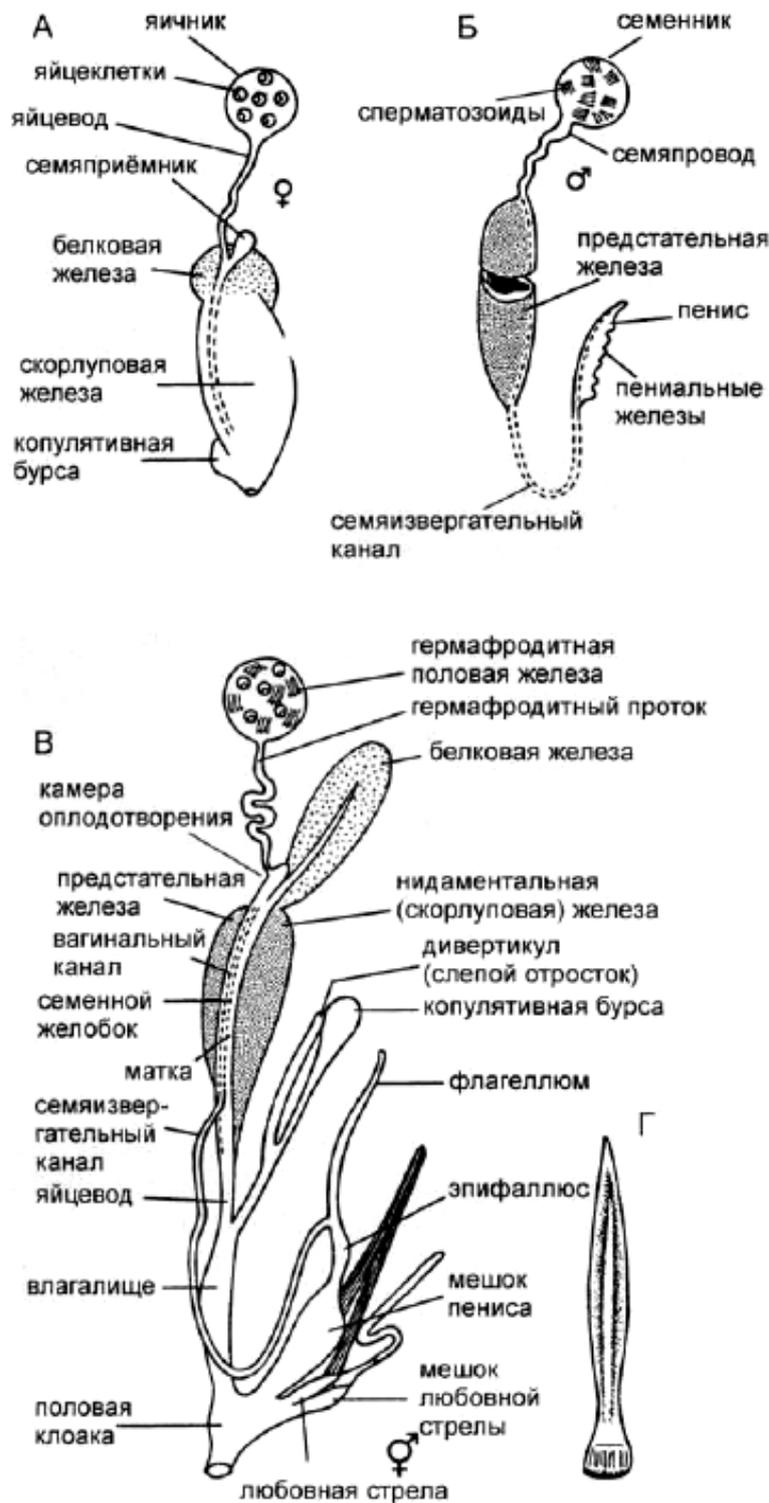


Рис. 19. Gastropoda, половая система: А, Б – женская и мужская половая системы раздельнополого вида *Littorina littorea* (Prosobranchia); В – гермафродитный вид (*Stylommatophora*). Половая система необычно сложна и потому является источником важных таксономических признаков. Здесь представлена только базисная схема. Г – любовная стрела *Cerapaea nemoralis* (*Stylommatophora*), около 9 мм длиной, характерная для *Helicidae*, у которых при копуляции она вонзается в ногу партнёра.

У многих видов, хотя они и гермафродитные, из двух особей-партнёров во время копуляции одна играет роль самца, другая самки; однако у других гермафродитных видов во время копуляции происходит одновременное перекрёстное оплодотворение (*Helix*). У многих семейств Stylommatophora в дистальном отделе половой системы образуется известковая «любовная стрела» (*Helix*) (рис. 19), которая перед копуляцией вонзается в ногу партнёра и тем стимулирует его к продолжению любовной игры.

Содержание желтка в ооците сказывается на ходе последующего **эмбриогенеза**. У морских видов самая первая трохофороподобная личинка называется **превелигер**; она отличается от аннелидной трохофоры ранней закладкой статоцистов, радулярного кармана, ноги и раковины. Превелигер выходит из яйца у многих Archaeogastropoda. У большинства других Gastropoda эмбрион на стадии превелигера остаётся в яйце, питаясь белковой жидкостью, питательными яйцами или отстающими в развитии эмбрионами. За превелигером или соответствующей стадией эмбриона следует **велигер**, который характеризуется лопастными ресничными выростами (парус), с помощью которых личинка плавает. Велигер затем переходит в стадию **великонхи** с зачаточной раковиной (протоконх) и далее в стадию **педивелигера** с увеличенной ногой. Педивелигер увеличивается в размере и переходит от плавания к ползанию, постепенно вырастая и принимая взрослый вид. У многих Prosobranchia с богатыми желтком яйцами и почти у всех Pulmonata развитие прямое, из яйца выходит уже ползающая стадия.

Систематика

В настоящее время система Gastropoda меняется. Поскольку полной ясности филогенетических отношений пока нет, здесь приведена традиционная система – брюхоногие моллюски разделены на три субтаксона: переднежаберные, лёгочные и заднежаберные.

Переднежаберные (Prosobranchia)

Мантийная полость расположена спереди и содержит исходно две жабры, из которых одна редуцируется; нервная система с хиастоневрией. У большинства видов имеется раковина и крышечка. Группа охва-

тывает примерно 20000 современных видов, обитающих преимущественно в море, но также в пресных водоёмах и на суше. Наибольшее число видов приурочено к прибрежным морским мелководьям; многие зарываются в песок и ил. В основном свободноподвижные, однако во многих семействах есть сидячие виды, которые добывают пищу фильтрацией воды. Подвижные виды с помощью многообразных по конструкции типов радулярного аппарата освоили самые разные пищевые объекты. Немногие переднежаберные паразитируют, в основном на иглокожих и двустворчатых моллюсках.

Представители: *Haliotis spp.*, морское ушко; *Patella spp.*, блюдечки; *Viviparus spp.*, лужанки, или живородки; *Bithynia spp.* битинии; *Littorina spp.*, береговые улитки, литторины; *Hydrobia ulvae*, гидробия; *Cypraea spp.*, каури; *Murex brandaris*, геркулесов мурекс, или пурпура; *Conus spp.*, конусы.

Лёгочные моллюски (Pulmonata)

Чаще всего раковина имеется, а нервная система эутиневрическая. Дыхание в основном осуществляется в мантийной полости, которая преобразована в лёгочную полость: в стенке этой полости многочисленные складки (трабекулы) с кровеносными сосудами; водные Pulmonata с вторичными жабрами. Глотка с челюстью и радулой; последняя несёт многочисленные зубы (у *Helix pomatia* около 27000); срединный зуб маленький, боковые и краевые зубы крупнее и чаще одинаковы по форме, у хищных серповидные зубы. Нервная система имеет тенденцию к концентрации ганглиев в окологлоточном кольце; хиастоневрия сохраняется только у нескольких примитивных форм. Предсердие перед желудочком. Половая система гермафродитная, сложная; penis рудиментарный, функционально замещён пениальным чехлом. Яйца окружены несколькими оболочками, развитие прямое, из яйца выползает маленький моллюск. Большинство Pulmonata наземные (неморские) животные немногие, виды (Archaeopulmonata) обитают на скалистых морских берегах, Basommatophora населяют пресные воды; Stylommatophora предпочитают влажные сухопутные местообитания, но есть и ксерофильные

виды, проникающие даже в пустыни, где переживают жару в состоянии покоя под защитой белой толстостенной известковой раковины.

Период покоя имеет место и у средневропейских видов, летом и зимой. Для лёгочных улиток крышечка нетипична, поэтому устье раковины закрывается слизью (оставляющей дыхательное отверстие). У некоторых видов эта слизь пропитывается известью, в результате получается крепкая эпифрагма (Helicidae). При продолжительном сухом периоде мягкое тело уменьшается в объёме, глубже втягивается в раковину, и часто создаются дополнительные эпифрагмы. Безраковинных улиток защищает от врагов кислая слизь на поверхности тела; в этой слизи к тому же часто присутствуют отпугивающие сернистые соединения.

Примерно 16000 современных видов. Представители: *Lymnaea stagnalis*, большой прудовик; *Planorbarius corneus*, большая роговая катушка; *Succinea putris*, янтарка; *Achatina fulica*, большая ахатина; *Arion ater*, большой слизень; *Helix pomatia*, виноградная улитка.

Заднежаберные моллюски (Opisthobranchia)

Морские моллюски, в основном донные на мелководьях, реже пелагические. Из-за обратного поворота (деторсии) мантийная полость перемещена на правую сторону тела, а жабра позади сердца. Выражена тенденция к редукции раковины, жабры и мантийной полости. Прimitивные опистобранхии обладают спирально закрученной раковинной крышечкой. В нескольких группах одни и те же этапы конвергентной редукции раковины: сначала исчезает крышечка, потом раковина. Ктенидий может замещаться адаптивными жабрами, которые несут два ряда жаберных листочков либо имеют вид пластины или мембраны. Многие голожаберники (Nudibranchia) несут яркоокрашенные, симметрично расположенные, часто колбовидные спинные придатки, которым приписывается дыхательная функция; в эти придатки проникают отростки печени. У Aeolidiidae, питающихся гидроидными полипами, стрекательные капсулы жертв (клептокниды) перемещаются в отростки печени и далее в спинные придатки, где запасаются в дееспособном состоянии и могут выстреливать в случае опасности для нового хозяина.

Радула более многообразно устроена, чем у Pulmonata. Донные виды питаются одни растительной, другие животной пищей; пелагические виды – фильтраторы, питаются планктоном. Некоторые ведут паразитический образ жизни, чаще только на личиночной или ювенильной стадии.

Предсердие повернуто, как и жабра, назад (исключение, например, *Acteon*). Кровеносная система существенно отличается от основного плана; сердце и перикард могут полностью отсутствовать. Почти всегда гермафродиты. Хиастоневрия имеет место у нескольких примитивных представителей (Cephalaspidea), обычно же обратный разворот внутренностного мешка создаёт эутиневрическую нервную систему, поначалу ещё асимметричную, но в высокоразвитых группах (Nudibranchia) симметричную. Главные ганглии сконцентрированы в окологлоточном кольце (конвергенция с Neogastropoda и Pulmonata). Из органов чувств важное место занимают хеморецепторы (обоняние и вкус). У Cephalaspidea имеется орган Ханкока с тактильными рецепторами, он помещается в углублении между головным щитом и ногой. У многих заднежаберных, особенно у Nudibranchia, обращают на себя внимание ринофоры, щупальцеобразные придатки, которые служат как хеморецепторы, а также органы восприятия движения воды. Глаза чаще всего простые, с линзами, эвертированные. Развитие протекает либо с планктонной личинкой, велигером, либо прямое, с вылуплением ползающей стадии.

Известно примерно 2000 современных видов. Представители: *Clione limacina*, морской ангел; *Limacina spp.*, лимацины, или морские черти; *Aplysia spp.*, морские зайцы; *Dendronotus frondosus* и *Aeolidia papillosa* (Nudibranchia, голожаберные моллюски).

3. ОСОБЕННОСТИ ОРГАНИЗАЦИИ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ (BIVALVIA)

Двустворчатые – водные, жабродышащие Conchifera с сильно редуцированной головой и раковиной из двух частей. Они живут в море, солоноватых и пресных водах. Больше всего двустворчатых моллюсков на мелководьях, однако некоторые встречаются даже на очень больших глубинах (*Yoldiella hadalis*: 10000 м). Известно примерно 7 500 современных видов.

Строение

Двустворчатые моллюски произошли от зарывающихся предковых форм, у которых в порядке приспособления к жизни в осадке редуцировалась передняя часть головы до ротового отверстия и соответственно исчезли находящиеся на ней придатки. Переход к фильтрационному питанию вызвал полную утрату радулы. От роющих форм несколькими независимыми линиями произошли сверлящие виды, обладающие тонкой раковиной с острыми выступами. Исходно сплюснутая, топоровидная **нога** модифицировалась в разных направлениях (рис. 20), например приобретая ползательную подошву (*Protobranchia*, *Tellina*, *Venus*) или становясь присосковидной (*Teredinidae*). У полностью неподвижных видов (*Ostraea*) нога сильно редуцируется. Большую часть ноги занимают железы, среди которых особенное значение принадлежит биссусным железам.

Биссусные железы состоят из многих частей, производящих разные типы секрета: фенольные протеиды с высоким содержанием глицина, полифенолоксидазу и другие компоненты, совместно образующие затвердевающий материал, выходящий из биссусной ямки. При этом кончик ноги прижимает образующиеся клейкие нити биссуса к субстрату. До 75 % массы нитей и до 26 % массы прикрепительных дисков составляет коллаген. Часто способность к образованию биссуса ограничена ювенильной стадией жизни моллюска. С помощью этих пружинящих нитей животные прикрепляются к твёрдому субстрату и могут противостоять ударам волн.

Главная функция ноги – локомоция. При зарывании нога клиновидно заостряется и вонзается в грунт, после чего расширяется, закоривается и сокращением ножных ретракторов подтягивает всё животное. При этом согласованно действуют мускулатура и перемещение жидкости в теле. Одновременно вода выпускается из мантийной полости, что облегчает зарывание: струёй воды может разрыхляться или отбрасываться осадок. Некоторые бивальвии (*Cerastoderma*) с помощью ноги могут отпрыгивать от нападающей морской звезды.

Сокращение мышечной внутренней складки мантийного края усиливает струю воды из мантийной полости; при этом выбрасываются чужеродные частицы и псевдофекалии. У *Pectinidae* и *Limidae* внутренняя складка мантийного края настолько мощная, что при её совместном действии с мускулом-замыкателем животное может плавать реактивным способом. Внутренняя складка контролирует также направление выброса воды.

Мантия состоит из двух боковых листков, которые целиком охватывают мягкое тело (рис. 21). Край мантии чаще в виде трёх параллельных складок: 1) уже упомянутой внутренней складки, 2) срединной складки, где размещено много чувствительных клеток, и 3) внешней складки, создающей раковину. Исходно края мантийных листков свободны, однако у многих бивальвий, обитающих в осадке, они срастаются друг с другом. Даже при сросшейся мантии остаются два отверстия

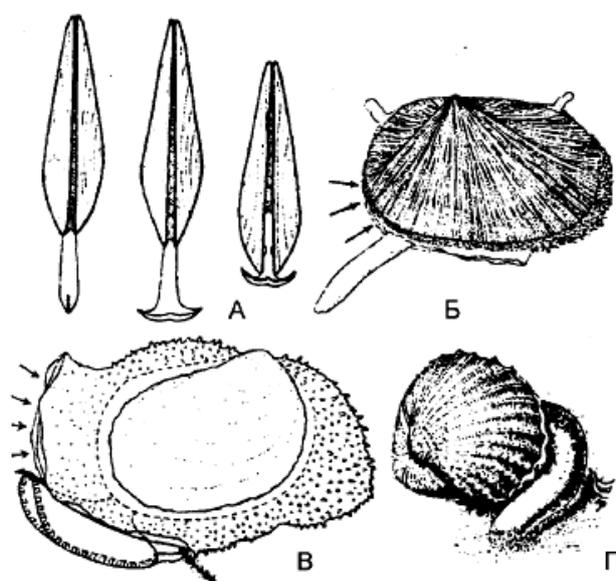


Рис. 20. Bivalvia. Разные типы ноги: А – заякоривающая нога (*Portlandia*) в трёх фазах движения; Б – ползательная нога (*Galeomma turtoni*); В – присосковидная нога (*Devonia perrieri*); Г – толкающая нога (*Acanthocardia echinata*), которой моллюск может резко отталкиваться. Часто встречается топорovidная нога – например, у *Anodonta* (рис. 21) (по: Зоология..., 2008)

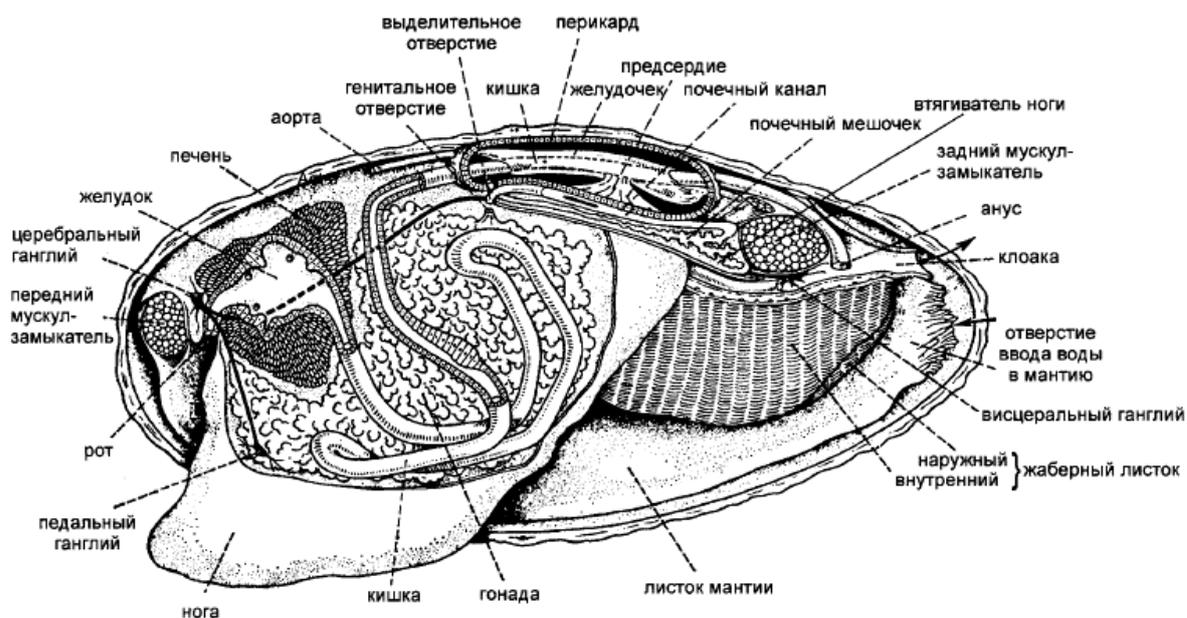


Рис. 21. Схема внутренней организации *Bivalvia* (*Anodonta cygnea*). Левая створка и левый листок мантии удалены; мягкое тело разрезано медианно (по: Зоология..., 2008).

у заднего конца тела: ближе к брюшной стороне вводное отверстие, через которое вода втекает в мантийную полость, и ближе к спинной стороне выводное отверстие, через которое вода вытекает. Кроме того, остаётся, по меньшей мере, ещё одно отверстие по брюшному краю для свободного выдвижения ноги. Часто на заднем крае тела из мантийных лепестков образуются трубковидные выросты – сифоны, на конце которых вводное и выводное отверстия. Сифоны могут срастаться друг с другом (*Mya*). Антагонистически действующие кольцевые и продольные мышцы создают возможность движения сифонов, особенно выдвижения и втягивания. Длина вытянутых сифонов определяется тем, насколько глубоко в грунт зарылся моллюск, который должен в тоже время сохранять сообщение со свободной водой над осадком.

Все слои раковины секретируются мантией. В дорсо-медианном положении обе створки соединены тканевой перемычкой, мантийным истмусом. Он выделяет лигамент (**шарнирную связку**). Лигамент образован необызвествлённой кутикулой и потому остаётся эластичным. По дорсальному краю левой и правой створок имеются чередующиеся ямки и выступы в виде зубов или планок, которые сочленяют створки

при закрытии раковины. Всё это устройство, предотвращающее параллельное смещение створок, называется замком (или шарниром).

Основные типы замков: 1) таксодонтный: много мелких равных зубцов (*Nucula, Arca*); 2) гетеродонтный: ограниченное число разных по форме зубов (*Cerastoderma, Venus*); 3) десмодонтный: на одной створке два зуба слиты в ложковидное образование (*Mya*); 4) дизодонтный: без зубов (*Ostraea*); 5) изодонтный: несколько симметричных зубов (*Spondylus*); 6) гемидапедонтный: маловыдающиеся зубы (*Tellina*). Иногда есть и другие твёрдые структуры: дополнительная пластина раковины, прикрывающая дорсально смещённый мускул-замыкатель у сверлящих бивальвий; у других сверлильщиков сифоны заключены в известковую трубку (*Pholadidae*); у корабельного червя (*Teredo*) отверстия сифонов могут замыкаться защитными пластинками (палетками), а сам ход в дереве изнутри выстилается известью; наконец, некоторые из бивальвий строят жилые известковые трубки (*Gastrochaena*).

Обе створки соединены двумя поперечными **мускулами-замыкателями** (аддукторами). Эти мускулы действуют как антагонисты по отношению к напряжению эластичного лигамента. Внутренние слои лигамента часто простираются в замочную область, где они усилены **резилием (замочным хрящом)**, который эластичным давлением увеличивает силу натяжения лигамента. Передний мускул-замыкатель редуцирован в некоторых группах (*Lima, Ostraea*). Мускул-замыкатель состоит из двух частей: медленных мышц, которые при небольшом расходе энергии могут долго держать раковину в закрытом состоянии (запирательный тонус), и быстрых замыкателей с фазовым сокращением. Место прикрепления аддукторов к внутренней поверхности створки хорошо различимо, поскольку в этой области кристаллическая структура раковины другая. Место прикрепления мускулатуры мантийного края тоже заметно как «**мантийная линия**»; у многих бивальвий она идёт параллельно краю раковины; у видов с втяжными сифонами мантийная линия часто глубоко впячивается внутрь, образуя синус.

Объёмистая **мантийная полость** простирается с обеих сторон тела между ногой и внутренней поверхностью мантийного листка. В ман-

тийной полости самыми заметными органами являются **жабры**. У примитивных бивальвий это ктенидии или **протобранхии**, по одной паре с каждой стороны тела (рис. 22). Биением ресничек ктенидиев и самого мантийного эпидермиса создаётся ток воды для дыхания, который втягивает и мелкие органические частицы для дополнительного питания. У большинства высших бивальвий весь рацион целиком составлен из этих частиц – таким образом, к дыханию, первичному назначению потока воды, добавляется питание (а также прочистка мантийной полости, выброс экскретов, экскрементов и гамет).

Поверхность жабр у таких высших моллюсков увеличена (рис. 22). В **филаментозных** (нитевидных) **жабрах** (**филибранхии**) от основания жабры в вентральном направлении тянутся две нити (филаменты), загигаются наподобие шпильки для волос и идут обратно в дорсальную сторону к стенке тела или мантии. В филибранхиях ресничные связки скрепляют соседние, следующие друг за другом филаменты, а тканевые перемычки соединяют нисходящее и восходящее колена каждого филамента. Сагиттальные группы ресничек могут объединять последовательные филаменты в подобие сплошной пластины (**псевдоламеллибранхии**). Тенденция к образованию жаберных листков в конце концов приводит к формированию настоящих пластинчатых жабр (**эуламеллибранхии**). В этом типе филаменты соединены поперечными и продольными тканевыми мостиками, в результате чего получаются двустенные решётчатые ламеллы; в соединительных мостиках между филаментами проходят кровеносные сосуды. Дыхательная вода затягивается в мантийную полость, проходит жаберные листки и далее попадает в супрабранхиальное пространство над жабрами, под крышей мантии. Оттуда вода направляется к выводному сифону и выходит наружу. У *Septibranchia* жабры совсем другие: мантийная полость поделена горизонтальной перегородкой (**септой**) с каждой стороны ноги на верхнюю и нижнюю **камеры**, которые сообщаются друг с другом щелями, через которые проходит вода (рис. 22).

На рисунке 6, Б представлена простая **нервная система** бивальвий. Хорошо развиты три главные пары ганглиев: церебро-плевральные (функция координации), pedalные и висцеральные, которые в большей степени автономны. Церебро-плевральные ганглии иннервируют переднюю часть тела (переднюю часть обоих мантийных листков, передний

аддуктор, ротовые лопасти, статоцисты), педальные ганглии – ногу и ретрактор биссуса, висцеральный – заднюю часть тела с жабрами, гонадами, осфрадиями, сердцем и кишкой.

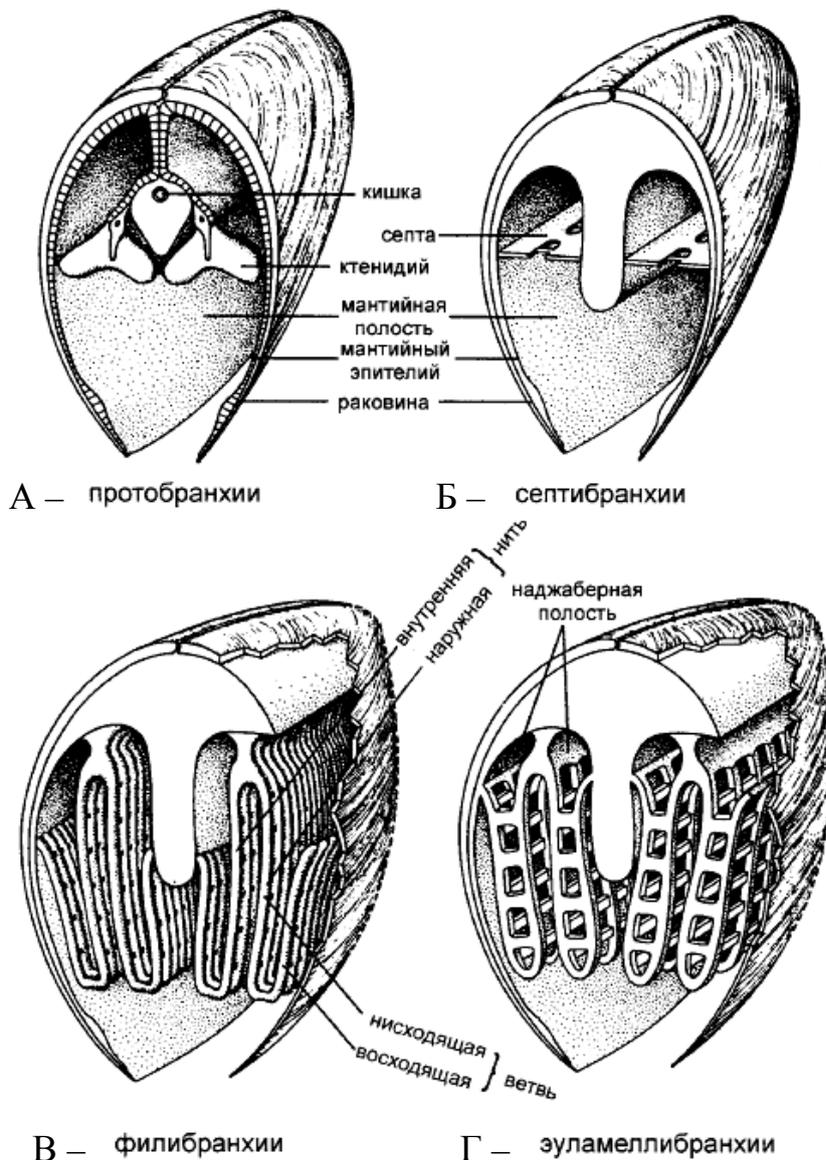


Рис. 22. Типы жабр *Bivalvia*: А – одна пара ктенидиев расположена в мантийной полости таким образом, что создаваемый ресничками поток входящей воды сначала проходит через жабры и далее через верхнюю часть мантийной полости к выводному отверстию. Б – горизонтальная септа разделяет мантийную полость; через отверстия в септе вода течёт в дорсальный отсек мантийной полости и далее выходит наружу. В – многочисленные жаберные нити свисают с крыши мантийной полости и внизу загибаются вверх наподобие шпильки для волос; между собой нити скреплены и стабилизированы, как минимум, группами ресничек. Г – соседние нити, а также нисходящие и восходящие ветви одной нити связаны тканевыми мостиками, что сильно увеличивает активную поверхность жабры (по: Зоология..., 2008).

Имеет место тенденция к концентрации ганглиев.

По мягкому телу распределены многочисленные, в основном одно-клеточные **рецепторы**, которые местами собраны в пятна. Имеются **статоцисты** в ноге, **осфрадии** в мантийной полости около заднего аддуктора и у некоторых видов **глаза**. Глаза на голове встречаются крайне редко, обычно они распределены по краю мантии, иногда в большом количестве. У *Arca* может быть свыше 200 глаз, каждый из которых образован большим числом (до 250) элементарных глазков. У *Pecten maximus* примерно 60 глаз по краю мантии, они иннервируются висцеральным ганглием.

Кишечный тракт (рис. 5, 3), в сравнении с кишечным трактом других моллюсков, довольно сильно изменён. Радугла и слюнные железы полностью отсутствуют. Nuculidae собирают около себя диатомей и фораминифер с помощью ротовых щупалец, тогда как высшие бивальвии, которых большинство, получают питание, фильтруя частицы из дыхательного потока воды.

На жабрах располагаются разные группы ресничек, которые создают поток воды и перенос частиц. Непригодные частицы с помощью слизи от многочисленных мантийных желёз свёртываются в длинные колбаски и удаляются из мантийной полости в качестве «псевдофекалий».

Двустворчатые моллюски вносят большой вклад в очистку воды и осаждение взвешенных материалов. Интенсивность фильтрации зависит от возраста и пищевого обеспечения, а также от факторов внешней среды (температура, солёность). Захваченные из воды частицы сначала сортируются на жабрах, а потом отбор годных для питания частиц завершается на ротовых лопастях. Реснички жабр в большинстве объединены в цирры, которые отстоят друг от друга примерно на 3 мкм и перехватывают более крупные комки; слизевая сеть задерживает частицы размером примерно до 1 мкм.

Вместе с пищевыми частицами моллюск собирает и чужеродные или вредные вещества, которые накапливаются в возрастающем количестве в дивертикулах средней кишки и гонадах. Если такого моллюска съесть, можно получить тяжёлое отравление (болезнь «минамата» в

Японии, случившаяся при ртутном заражении; динофлагеллятный токсин при «красных приливах»). Двустворчатые моллюски также улавливали из воды и переносили на людей возбудителей инфекций (холеры). Способность аккумулятировать разные частицы создаёт возможность использования бивальвии для контроля и даже для улучшения качества воды: по причине их чётко определённых требований к условиям жизни, двустворчатые моллюски (как и брюхоногие) могут использоваться как индикаторы состояния окружающей среды.

Простое ротовое отверстие ведёт в короткий **пищевод** и далее в **желудок**, снабжённый сортирующими полями. С желудком соединены каналами дивертикулы **средней кишки** (рис. 21). У Nuculidae желудок имеет постеро-вентральный мешковидный вырост, где образуются пищеварительные ферменты для желудка. У других бивальвий эти ферменты находятся на образующемся в постеро-вентральном выросте «**кристаллическом стебельке**». Он постепенно растворяется по мере выдвижения в полость желудка, а ферменты освобождаются (рис. 23). Кристаллический стебелёк вращается вокруг своей оси за счёт биения ресничек внутреннего эпителия постеро-вентрального выроста. Стенки желудка защищены со стороны свободного конца столбика кутикулярной выстилкой (**желудочный щиток**). Освободившиеся ферменты растворяют движущийся в желудок из пищевода слизевый тяж с пищей; дальнейшая стадия пищеварения проходит в дивертикулах средней кишки. Непереваренные комочки направляются сразу в среднюю кишку, отходящую от задней части желудка. Пищеварение у Protobranchia внеклеточное и происходит в желудке. У других бивальвий пищеварение вне- и внутриклеточное, происходит в дивертикулах средней кишки (печени), которые в виде ветвящихся канальцев находятся между соединительной тканью, желудком, мускулатурой и гонадами. Желудочный щиток и кристаллический стебелёк и совместно действуют как ступа и пестик – они могут разбивать крупные частицы. Средняя кишка делает несколько петель, у многих видов она проходит сквозь сердце и заканчивается анальным отверстием на вершине папиллы в мантийной полости. По бокам желудка располагается парная, хорошо развитая пе-

чень, состоящая из множества мелких долек и впадающая своими протоками в желудок.

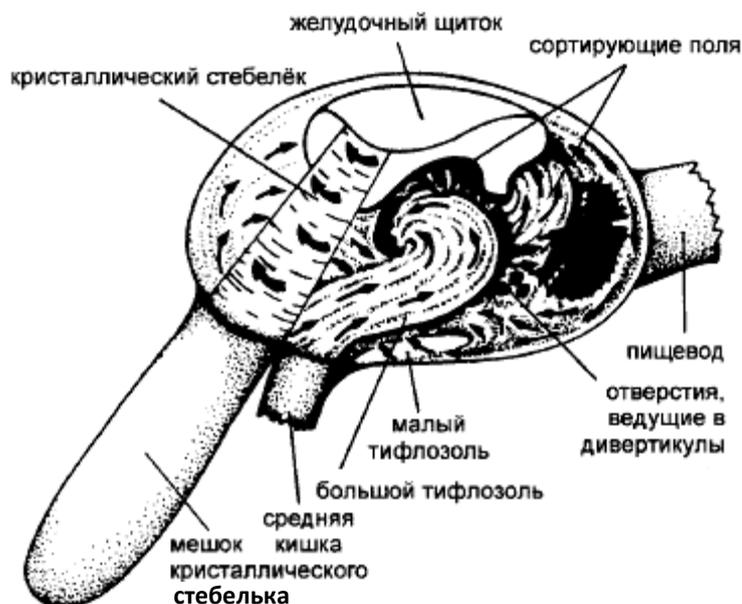


Рис. 23. *Vivalvia (Galeomma takii)*. Желудок с сортирующими полями, желудочным щитком и кристаллическим стебельком, содержащим энзимы. Входящие в желудок из пищевода (справа) пищевые частицы сортируются на ресничных полях. Биение ресничек вызывает вращение кристаллического стебелька; при этом стебелёк упирается в противоположную стенку желудка, механически укрепленную желудочным щитком. В своём вращении кристаллический стебелёк истирается о щиток, энзимы освобождаются и смешиваются с пищевой кашицей, которая далее переправляется в дивертикулы средней кишки (печень). Встречные потоки у основания желудка отбирают неусвояемые частицы и транспортируют их в среднюю (внизу слева) и далее в заднюю кишку, откуда они в конце концов выходят в виде фекалий. Тонкие стрелки: ход потоков, вызываемых биением ресничек; толстые стрелки: направление вращения кристаллического стебелька (по: Зоология..., 2008).

Большинство двустворчатых моллюсков питаются как фильтраторы взвешенными в толще воды частицами. Кроме них есть виды (например, *Scrobicularia*), которые своим длинным вводным сифоном, как пипеткой, собирают съедобные частицы детрита, диатомей, фораминифер с поверхности осадка вокруг себя. Есть и виды со специальными приспособлениями: 1) корабельный червь (*Teredo*); 2) тридакна (*Tridacna*); 3) хищники и падальщики больших глубин, где нет достаточного для питания количества фитопланктона; они схватывают жертвы длинным вводным сифоном (некоторые *Anomalodesmata*) или резким нажатием

жаберной септы, в результате чего получается сильный поток воды, увлекающий мелких ракообразных (Septibranchia); 4) бивальвии у гидротермальных выходов, которые используют энергию окисления выходящих из источника сульфидов в симбиотических бактериях, локализованных внутри специальных клеток-бактериоцитов в жабрах; 5) бескишечные бивальвии, получающие растворённые питательные вещества абсорбцией через жабры и за счёт симбионтов (*Solemya*).

Кровеносная система состоит из сердца с двумя латеральными предсердиями и желудочком, который охватывает заднюю кишку (вторичная черта). От желудочка отходят передняя и задняя аорты, в которых направление тока крови поддерживается клапанами. Часть крови направляется в жабры и мантию, где обогащается кислородом. Далее она течёт к почкам, где смешивается с освободившейся от кислорода кровью, текущей от внутренних органов, и, пройдя по лакунам и синусам, снова попадает в предсердия.

Кровь играет ограниченную роль в транспорте кислорода: у *Placopecten* кровь покрывает только одну треть потребности в кислороде. Всё же гемолимфа (кровь) составляет 63 % сырой массы мягкого тела. Главное назначение крови – функционировать как антагонист для мускулатуры и таким образом осуществлять движения, особенно ноги и сифонов. Клапаны служат для того, чтобы локальные изменения давления в теле не создавали обратных течений в центральной части кровообращения.

В **выделительной системе** экскреты сначала проходят путём ультрафильтрации из сердца в перикард, а затем улавливаются ресничными воронками и переносятся в реноперикардальные каналы. Эти каналы ведут в **почечные мешки** (органы Боянуса) и далее в два нефропора, открывающиеся в мантийной полости. У более примитивных бивальвий имеются гоноперикардальные каналы между гонадами и перикардом, а гаметы попадают в мантийную полость через выделительные каналы. У высших бивальвий имеются отдельные гонодукты и гонопоры. Экскреторной деятельностью занимаются также **перикардальные железы** (кеберовы органы), где экскреты (конкременты) накапливаются и транспортируются в перикард.

Размножение и развитие

Двустворчатые моллюски преимущественно **раздельнополы**. Мужская и женская половые системы очень похожи друг на друга. Гонады парные, находятся в тесной близости к частям кишечного тракта (рис. 21). Короткие гонодуks открываются в супрабранхиальное пространство. Копулятивных органов нет.

В одних и тех же группах могут быть близкородственные раздельнополые и гермафродитные виды. У последних гаметы чаще всего производятся в гермафродитных гонадах; реже бывают отдельные яичники и семенники.

Смена пола часто имеет место; при этом могут быть разные варианты:

1. Последовательный гермафродитизм: пол меняется один раз в жизни, чаще от мужского к женскому (протерандрия); протерогиния редка.

2. Ритмично-последовательный гермафродитизм: многократная смена пола (ювенильные *Ostraea* становятся половозрелыми как самцы, в следующий сезон размножения функционируют как самки, потом снова как самцы и так далее).

3. Альтернативная сексуальность: в популяциях с нормально функционирующими раздельнополыми особями у отдельных индивидов происходит непрогнозируемая смена пола (устрицы без заботы о потомстве, например, *Crassostrea virginica*: 70 % молоди становятся сначала функциональными самцами, а во второй сезон размножения самцов и самок оказывается поровну).

Гаметы чаще всего свободно выпускаются в воду, где и происходит оплодотворение. У многих видов это происходит в мантийной полости, что делает возможной последующую **заботу о потомстве**. Тогда развитие молоди совершается либо в просвете мантийной полости, либо в специальных выводковых камерах (марсупиях) в преобразованных частях жабр.

В ходе онтогенеза появляется личинка **превелигер** с цельной ларвальной раковиной (продиссоконх). На следующей стадии (**велигер**) раковина перегибается по медианной линии и становится двустворчатой. Велигер вырастает в **великонх**; далее преимущественный рост ноги

приводит к стадии **педивелигера**, уже ползающего по дну в виде ювенильной двустворки. У некоторых пресноводных бивальвий есть вторичные паразитические личинки: хаустории (*Mutelidae*), глохидии (*Anodonta*, *Unio*) (рис. 24) и лазидии (*Anodontites*).

Систематика

В ископаемом состоянии двустворчатые моллюски известны с нижнего кембрия. У самых древних форм помимо мест прикрепления мускулов – замыкателей есть и другие отпечатки мускулов. Это указывает на возможность выведения бивальвии от некоего предка с цельной колпачковидной или блюдцевидной раковины с несколькими парами дорсовентральных мускулов – ретракторов ноги. Характерный план строения двустворчатого моллюска развился при дорсомедианном перегибе раковины, уплощении тела с боков и перегруппировании мышц-ретракторов.

Систематическое разделение в значительной мере было основано на конструкции жабр, далее на строении замка и мускулов-замыкателей. *Protobranchia* сохраняют особенно много примитивных особенностей – они же принадлежат к числу древнейших форм, сохранившихся в ископаемом состоянии. По-видимому, именно от них произошли все остальные бивальвии. Выделяют следующие субтаксоны двустворчатых моллюсков.

Protobranchia (Протобранхии, Первичножаберные)

Одна пара ктенидиев, каждый с двумя рядами жаберных лепестков; раковина с беззубым или таксодонтным замком; внутренняя сторона раковины с перламутровым или фарфоровым слоем.

Представители: *Nucula spp.*, нукулы, подвижная нога с ползательной подошвой, большие ротовые лопасти, собирающие пищевые частицы, важный объект питания камбалы; *Solemya spp.*, кишечный тракт упрощён или отсутствует, имеются эндосимбиотические бактерии в иле и песке.

Pteriomorpha

Раковина разнообразная по форме, часто с неравными створками. Прикрепляются к твёрдому субстрату застывающим секретом (биссусом). У многих мускулы-замыкатели неравные. Края мантии изредка срастаются; сифонов нет. Жабры – филибранхии разных типов. В основном относятся к эпифауне.

Представители: *Arca spp.*, арки, таксодонтные, несколько видов прикрепляются биссусом к камням и раковинам; употребляются в пищу в сыром виде; *Mytilus edulis*, мидия съедобная, раковина изнутри частично перламутровая, передний аддуктор маленький, живут плотными скоплениями на банках у нижней границы приливно-отливной зоны, прикрепляются биссусом к твёрдому субстрату, в том числе к особям своего вида; *Lithophaga lithophaga*, морской финик, сочетая механический и химический способы, сверлит известняк на литорали; *Pinctada spp.*, жемчужницы, с прямым замочным краем и единственным срединным мускулом-замыкателем, складчатые жаберные лепестки, попавшая в тело чужеродная частица покрывается концентрическими слоями арагонита, часто превращаясь в драгоценную естественную жемчужину; *Ostrea spp.*, *Crassostrea spp.*, устрицы, педивелигер при оседании выдавливает из ножных желёз застывающий секрет и таким образом прикрепляет левую створку к субстрату; ценный деликатес; *Pecten spp.*, гребешки, с тонкими створками, где левая и правая отличаются друг от друга, края мантии с глазами и щупальцами; некоторые виды могут плавать.

Palaeoheterodonta

Обычно одинаковые, плотно закрывающиеся створки, часто с перламутровым слоем; два аддуктора; края мантии не срастаются, но сзади формируют вводное и выводное отверстия; в большинстве случаев настоящие пластинчатые жабры.

Представители: *Margaritifera margaritifera*, речная жемчужница; яйца развиваются в жабрах, откуда освобождаются глохидии, без крючков, но с зубчиками по краю створок; глохидии поселяются на жабрах рыб (например, ручьевой форели); раковина образует медленно растущие жемчужины высокой товарной ценности; голарктические, находятся под угрозой вымирания и потому охраняются. *Unio spp.* перловицы; три среднеевропейских вида с многочисленными расами, эмбриональное развитие в карманах наружных жабр; дальнейшее развитие глохидиев в жабрах рыб; охраняются. *Anodonta cygnea*, беззубка обыкновенная; глохидии развиваются в коже плавников рыб; охраняется.

Heterodonta

Раковины очень разные, без перламутра. Размеры от маленьких до очень больших (> 1 м). Замок очень разнообразный, у некоторых частично или полностью редуцирован. Мантийные края срастаются, по меньшей мере сзади, образуя вводное и выводное отверстия, часто с сифонами. Жабры пластинчатые.

Представители: *Cerastoderma edule*, сердцевидка; размер и ребристость раковины зависят от среды обитания; сифоны короткие; нога очень подвижна. *Tridacna gigas*, тридакна, до 1,2 м длиной и 200 кг весом; мягкое тело повернуто в раковине примерно на 180° , так что дорсальные ткани с зооксантеллами обращены к свету. *Dreissena polymorpha*; в пресных и солоноватых водах; прикрепляется биссусом; раздельнополы и со свободноплавающей личинкой; приносит вред тем, что забивает просвет водопроводных труб, охладителей. *Pisidium spp.*, горошинки; примерно 17 видов; в ручьях, реках и озёрах Европы и остальной Голарктики, иногда даже в экстремальных биотопах; молодь развивается в камерах на внутренних жаберных листках. *Teredo spp.*, корабельный червь; распространён по всему миру; опасный вредитель подводных деревянных конструкций; у ювенильных особей типичный облик двустворчатого моллюска; при сильном росте в длину получается червеобразное тело с мантией, сросшейся в длинную трубку; на переднем конце маленькая раковина, функционирующая как сверлильный инструмент; весь ход в дереве выстлан изнутри известью, выделенной мантией; в дивертикулах средней кишки продуцируются целлюлаза и глюкозидаза, таким образом, примерно 80 % проглоченной целлюлозы и 15–56 % гемицеллюлозы могут перевариваться; недостаток аминокислот восполняется симбиотическими бактериями, которые живут у основания жабр.

Anomalodesmata

Мелкие бивальвии бывают разного облика (как исключение бывают до 1 м); края мантии срастаются, оставляя отверстие для ноги, а также вводное и выводное отверстия или сифоны. Жабры устроены как зуламеллибранхии или септибранхии. Морские, обычно гермафродиты.

Представители: *Penicillus spp.*, очень маленькие бивальвии, целиком встроенные в известковую трубку (20 см), чей передний конец продырявлен, как сито, и окружён воротничком тонких трубочек, в песке и иле у нижней границы приливо-отливной зоны; *Cuspidaria cuspidata*, тонкая раковина, суженная кзади, на илах.

4. КРАТКИЕ ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНЫЕ ТАБЛИЦЫ МОЛЛЮСКОВ

(приводятся по Е.М. Хейсину (1962))

1(60) Раковина закручена спирально или имеет вид шапочки, цельная, нестворчатая (рис. 24–33). Голова обособлена. (**Класс Брюхоногие – Gastropoda**).

2(47) Устье раковины не закрывается крышечкой. Дыхание легочное. (**Отр. Легочные моллюски – Pulmonata**).

3(6) Раковина в виде шапочки или щита, без завитка, с заостренной, слегка загнутой назад верхушкой. (**Сем. Чашечки – Ancyllidae**, рис. 24)

4(5) Раковина округло-овальная, шапочковидная. Верхушка ближе к заднему концу раковины, несколько склонена вправо. Отверстие широкое, яйцевидное, иногда почти округлое. Длина 7 мм, ширина 5 мм, высота 4 мм. **Речная чашечка – Ancyclus fluviatilis** (рис. 24, А).

5(4) Раковина удлинённая, в виде щита. Верхушка склонена влево. Отверстие овальное или эллиптическое, расширенное кпереди. Длина 7,5 мм, ширина 3–3,5 мм, высота 2–3 мм. **Озерная чашечка – Acroloxus (Ancyclus) lacustris** (рис. 24, Б).

6(3) Раковина завита спирально.

7(26) Раковина завита в одной плоскости¹. Завиток или совсем не возвышается над устьем, или поднимается очень мало. Устье неокруглое. (**Сем. Катюшки – Planorbidae**).

8(9) Раковина крупная, массивная, с 4–5 оборотами, темно-коричневого цвета. Последний оборот более выпуклый и крупнее остальных. Устье почковидное, высота его больше ширины. Диаметр раковины до 35 мм, высота до 14 мм. **Роговая катушка – Coretus (Planorbis) corneus** (рис. 25, А).

9(8) Раковина меньших размеров.

10(19) На последнем обороте раковины киль (рис. 33–37).

11(14) Диаметр раковины более 10 мм, высота до 3 мм. Стенка толстая, не просвечивает.

12(13) Раковина темно-коричневая, матовая, с 5–6 оборотами, выпуклыми сверху и плоскими снизу, с глубоким швом. Устье косое, яйцевидное. На нижней стороне последнего оборота нитевидный киль. Диаметр раковины 12–20 мм. *Окаймленная катушка* – *Planorbis planorbis (marginatus)* (рис. 26, А).

13(12) Раковина светло-коричневая, с 4–5 оборотами, равномерно выпуклыми с обеих сторон. Последний оборот вдвое шире предпоследнего, по его середине тянется острый киль. Устье косое, остроугольное. Диаметр раковины 14–17 мм. *Килевая катушка* – *Planorbis carinatus* (рис. 26, Б)

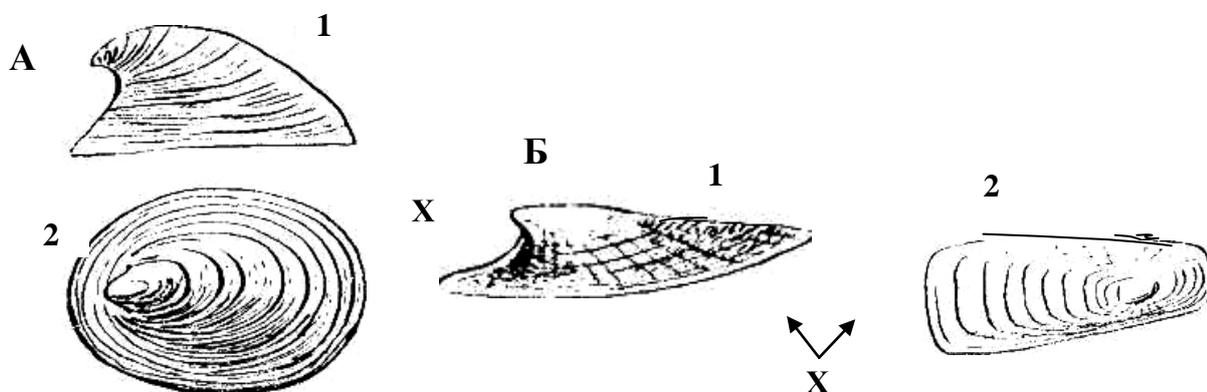


Рис. 24. Чашечки: А – речная (*Ancylus fluviatilis*); Б – озерная (*Acroloxus (Ancylus) lacustris*). 1 – вид сбоку, 2 – вид сверху, X – передний конец.

14(11) Диаметр раковины менее 10 мм. Стенка тонкая, просвечивающая.

15(16) Раковина матово-желтая, с 6–7 оборотами. На последнем широком обороте ниже его середины тянется острый киль. Снизу поверхность оборотов плоская, сверху слегка выпуклая. Диаметр раковины 9–10 мм, высота 1,5 мм. *Катушка – завиток* – *Anisus (Planorbis) vortex*.

16(15) Раковина блестящая, желтоватая или коричневатая, с 4–5 оборотами. Последний значительно шире остальных. Сверху обороты выпуклые, снизу – вогнутые или выпуклые. Диаметр раковины до 7 мм.

17(18) Раковина чечевицеобразная, блестящая, светло-розового цвета с килем посередине последнего оборота. Устье остройцевидное. Диаметр раковины 4–6 мм, высота 0,8 мм. *Сплюснутая катушка* – *Hippeutis (Planorbis) complanata* (рис. 27, А).

18(17) Раковина сверху выпуклая, снизу плосковогнутая, с глубоким пупком, коричневая. Обороты просвечивают. Киль идет по нижней стороне последнего оборота. Устье косо-сердцевидное. Диаметр раковины 4,5 мм, высота 1,5 мм. *Блестящая катушка* – *Segmentina (Planorbis) nitida* (рис. 27, В).

19(10) На последнем обороте раковины нет кия.

20(25) Обороты без резкой угловатости и без резко выраженных поперечных полос.

21(22) Высота оборотов больше их ширины. Сверху они плоские или слегка вогнутые, хорошо видны; снизу раковина имеет глубокую впадину, последний оборот почти закрывает все остальные. 7–8 оборотов навиваются плотно и равномерно, как у свернутого ремня. Диаметр раковины 5–6 мм, высота 2 мм. *Скрученная катушка* – *Anisus (Planorbis) contortus* (рис. 27, Б)

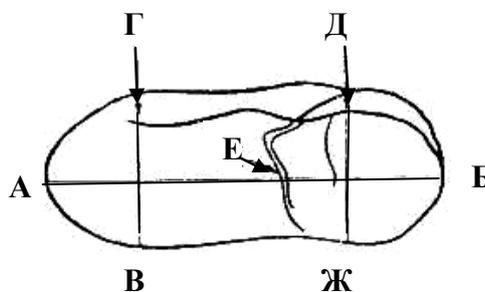


Рис. 25. А – Роговая катушка (*Coretus corneus*) сбоку; Б – Схема измерения раковины катушки: А–Б – диаметр раковины, В–Г – высота раковины, Д–Ж – высота устья, Б–Е – ширина устья.

22(21) Высота оборотов не больше их ширины. Низ раковины плоский, верх выпуклый.

23(24) Раковина желтоватая, блестящая. 7–8 слегка угловатых оборотов; высота и ширина их почти одинакова. Устье косое. Диаметр раковины до 9 мм. *Семиоборотная катушка* – *Anisus (Planorbis) septemgyratus* (рис. 28, А).

24(23) Раковина светло-розовая. 5 округлых, неугловатых оборотов. Устье овальное. Диаметр раковины 6–7 мм. *Спиральная катушка – Anisus (Planorbis) spirorbis* (рис. 28, В).

25(20) Обороты угловатые, с острыми и поперечными ребрышками. Раковина матовая, светлая и прозрачная. 3–4 оборота сверху плоские, снизу глубокая впадина. Диаметр 3–4 мм. *Гребнистая катушка – Armitiger (Planorbis) crista* (рис. 28, Б).

26(7) Раковина завита в виде башенки или конуса с большим или меньшим количеством оборотов.

27(42) Раковина завита вправо (рис. 42–49)².

28(29) Раковина прозрачная, тонкостенная, светло-желтого цвета, блестящая, в виде пузыря. Последний оборот сильно вздут. Край мантии у живого моллюска обволакивает почти всю раковину. Завиток слабо возвышается над краем устья. Высота раковины 10–15 мм. *Слизистая плащеноска – Amphireplea glutinosa* (рис. 29, А).

29(28) Раковина слабо прозрачная в виде башенки или уха. Мантия не обволакивает раковины. (Сем. Прудовики – *Limnaeidae*).

30(35) Высота завитка меньше высоты устья (рис. 43–46)³.

31(32) Раковина округло-уховидная, светло-желтого цвета, высота и ширина ее приблизительно равны. Последний оборот очень сильно вздут. Ширина устья почти равна его высоте (17–23 мм). Высота раковины 25–40 мм, ширина 20–30 мм. *Ушковый прудовик – Radix (Limnaea) auricularia* (рис. 29, Б).

32(31) Раковина продолговато-овальная, высота ее больше ширины. Ширина устья меньше его высоты (рис 45, 46).

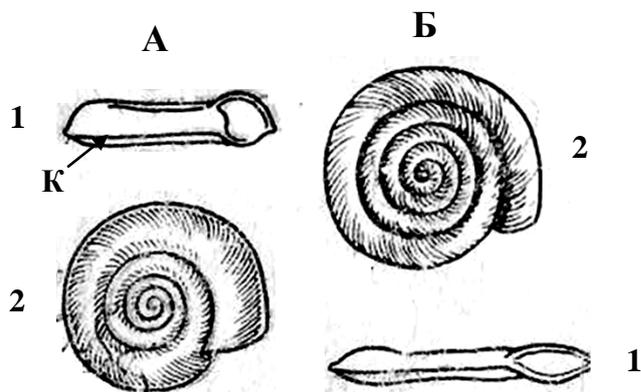


Рис. 26. Катушки: А – окаймленная (*Planorbis planorbis*); Б – килевая (*Planorbis carinatus*). 1 – вид сбоку, 2 – вид сверху, К – киль.

33(34) Раковина тонкостенная, яйцевидная, светло-желтая, иногда с темными пятнышками. Завиток низкий, высота его не более 1/4 высоты раковины. Устье удлинено-яйцевидное, высота его почти в два раза больше ширины. Высота раковины 20–26 мм, ширина 9–15 мм. *Овальный прудовик – Radix (Limnaea) ovata* (рис. 29, В).

34(33) Раковина обычно толстостенная, удлинено-яйцевидная, темно-желтого цвета. Завиток конусовидный, относительно высокий, около 1/3 высоты раковины. Устье овальное, высота его в 1,5 раза больше ширины. Высота раковины 7–20 мм, ширина 5–13 мм. *Вытянутый прудовик – Radix (Limnaea) pereger* (рис. 29, Г).

35(30) Высота завитка или равна высоте устья, или больше нее.

36(37) Высота завитка равна высоте устья или слегка больше. Последний оборот сильно вздут, широкий; завиток острый, конусовидный. Раковина грязно-желтого или темно-коричневого цвета, блестящая. Устье овальное или яйцевидное. Высота раковины до 60 мм. *Обыкновенный прудовик – Limnaea stagnalis*.

37(36) Высота завитка больше высоты устья. Последний оборот вздут не очень сильно.

38(39) Раковина с 5–6 оборотами, сильно выпуклыми и расположенными уступами. Устье яйцевидное, сверху тупоугловатое. Раковина коническая, тонкостенная, серовато-желтого цвета. Высота ее до 10 мм. *Усеченный, или малый, прудовик – Galba (Limnaea) truncatula* (рис. 29, Д).

39(38) Раковина с 6–7 оборотами, слабо выпуклыми, не образующими уступов. Устье сверху с острым углом. Высота раковины более 20 мм.

40(41) Раковина твердостенная, конусовидная, коричневая или почти черного цвета, снаружи с поперечными и продольными тонкими штрихами, изнутри розовато – фиолетовая, блестящая. Высота завитка приблизительно в 1,5 раза больше высоты устья. Обороты слегка выпуклые. Устье острояйцевидное. Высота раковины до 35 мм. *Болотный прудовик – Galba (Limnaea) palustris* (рис. 30, А).

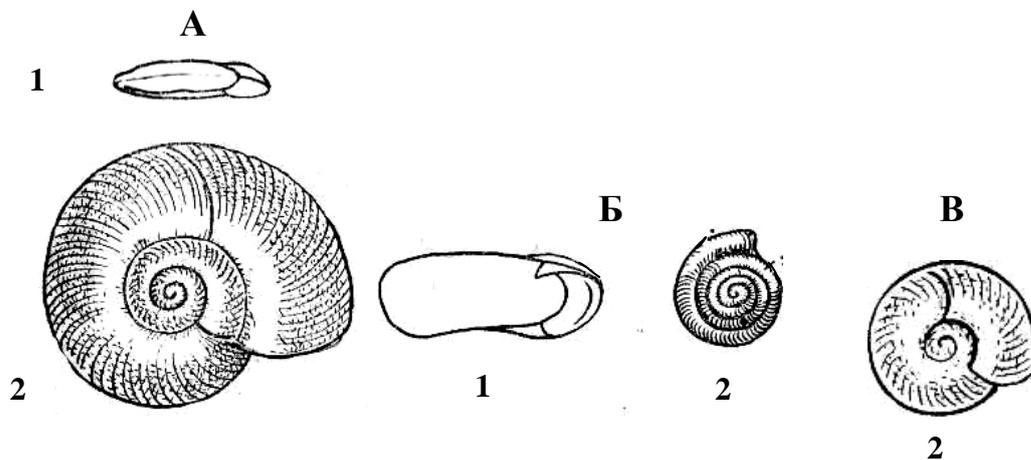


Рис. 27. Катюшки: А – сплюснутая (*Hippeutis (Planorbis) complanata*); Б – скрученная (*Anisus (Planorbis) contortus*); В – блестящая (*Segmentina (Planorbis) nitida*). 1 – вид сбоку, 2 – вид сверху.

41(40) Раковина тонкостенная, башенковидная, цилиндрическая, темно-желтого цвета. Высота завитка в 2 раза больше высоты устья. Высота раковины до 18 мм. Высота устья до 5 мм. **Гладкий прудовик** – *Galba (Limnaea) glabra* (рис. 30, Б).

42(27) Раковина завита влево (рис. 50, 51).

43(46) Раковина прозрачная, блестящая, желтого цвета, вздутойцевидная, высота ее до 15 мм. Завиток низкий, его длина не более высоты устья. У живого моллюска пальцевидные лопасти мантии заворачиваются на последний оборот раковины. (**Сем. Физы – Physidae**).

44(45) Завиток тупой, слабо выдается над устьем. **Пузырчатая физа** – *Physa fontinalis*.

45(44) Завиток острый, значительно выдается над устьем. **Заостренная физа** – *Physa acuta* (рис. 30, Г).

46(43) Раковина в виде веретена, коричневого цвета, блестящая, высота ее до 14 мм. Завиток высокий, в два раза длиннее высоты устья. **Аплекса** – *Aplexa hypnorum* (рис. 30, В).

47(2) Устье раковины закрывается крышечкой (рис. 32–33). Дыхание жаберное. (**отр. Переднежаберные моллюски – Prosobranchia**).

48(51) Раковины высотой до 45 мм, зеленовато-коричневого цвета, с тремя темными продольными полосами на последнем обороте. (**род Живородки – Лужанки – Viviparus**).

49(50) Обороты сильно выпуклые, с глубоким швом и острой вер-
хушкой. Высота раковины до 43 мм, ширина до 35 мм. **Болотная жи-
вородка** – *Viviparus contectus*.

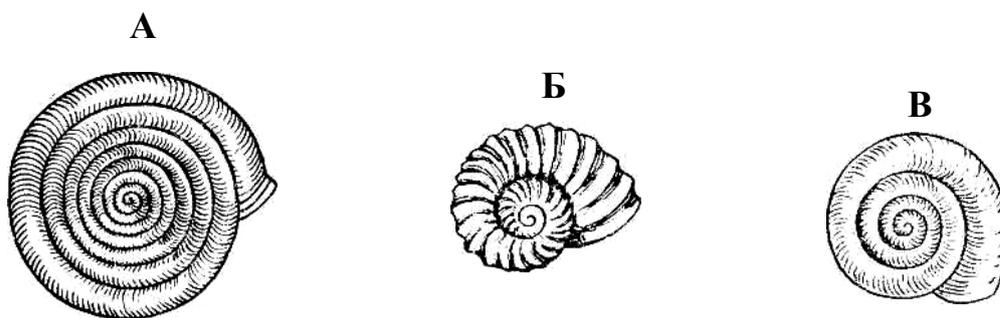


Рис. 28. Катушки: А – семиоборотная (*Anisus (Planorbis) septemgyratus*);
Б – гребнистая (*Armiger (Planorbis) crista*); В – спиральная (*Anisus (Planorbis) spirorbis*).

50(49) Обороты слабовыпуклые, с неглубоким швом и тупой вер-
хушкой. Высота раковины 25 мм, ширина до 26 мм. **Речная живородка**
– *Viviparus viviparus* (рис. 32, А)

51(48) Раковины высотой не более 17 мм, иной окраски.

52(55) Раковина яйцевидно-коническая, завиток высокий. Устье яй-
цевидное или овальное. Крышечка известковая, концентрически исчер-
ченная, сверху угловатая. Высота раковины более 6 мм. (**род Битиния** –
Bithynia).

53(54) Раковина коричневая, твердостенная, удлиненно-
яйцевидная; 5–6 оборотов ее слабо выпуклые, последний несколько
вздут. Устье яйцевидное, сверху заостренное. Высота раковины до 12
мм. **Щупальцевая битиния** – *Bithynia tentaculata* (рис. 32, Б).

54(53) Раковина овально-коническая, светло-коричневая; 5 оборо-
тов ее сильно выпуклые и завиток кажется ступенчатым. Устье оваль-
ное, сверху закругленное. Высота раковины 6–12 мм. **Битиния Лича** –
Bithynia leachi (рис. 32, В).

55(52) Раковина кубаревидная (похожа на волчок), с низким завит-
ком или дисковидная, без поднимающегося завитка. Обороты круглова-
тые. Устье круглое. Крышечка спирально исчерчена. Высота раковины
менее 6 мм. (**род Затворки** – *Valvata*).

56(57) Раковина с возвышающимся завитком, кубаревидная, желтая или темно-коричневая, с тонкими полосами. Последний ее оборот больше остальных и иногда отстает от них. Высота раковины немного больше ширины (6x5 мм). *Обыкновенная затворка* – *Valvata piscinalis* (рис, 33, А).

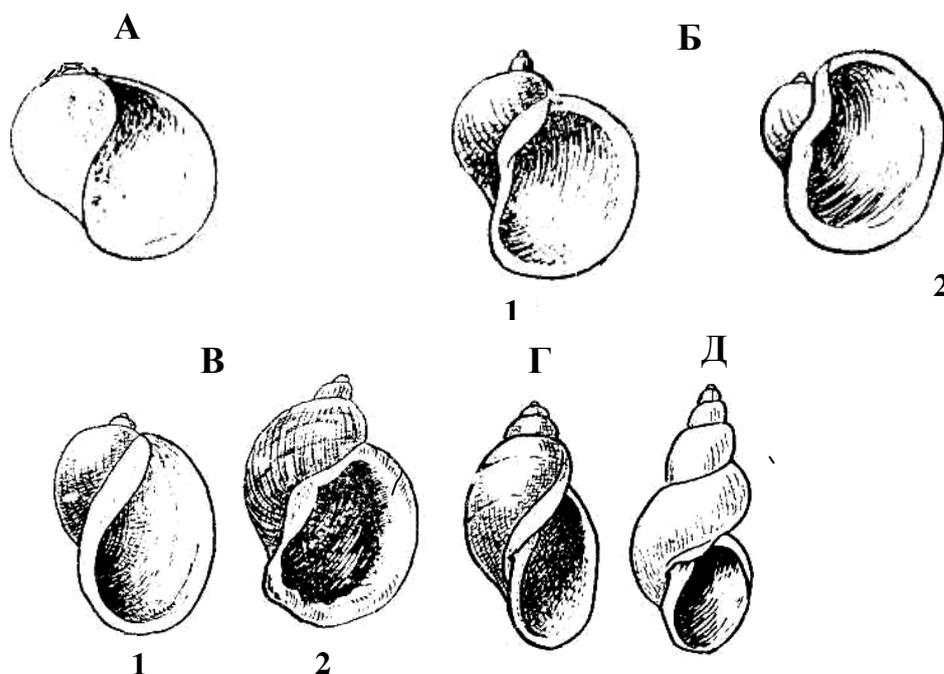


Рис. 29. А – Плащеноска слизистая (*Amphireplea glutinosa*); Б – Прудовик ушковый (*Radix (Limnaea) auricularia*) с высоким (1) и низким (2) завитком; В – Прудовик овальный (*Radix (Limnaea) ovata*) с низким (1) и высоким (2) завитком; Г – Прудовик вытянутый (*Radix (Limnaea) pereger*); Д – Прудовик малый (*Galba (Limnaea) truncatula*).

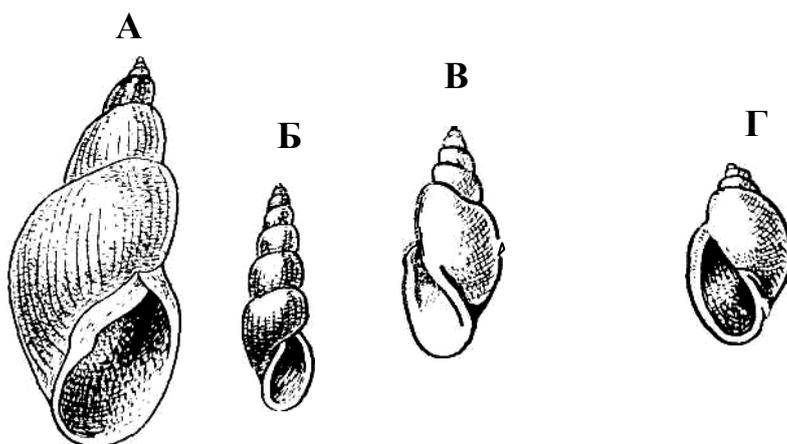


Рис. 30. А – Прудовик болотный (*Galba (Limnaea) palustris*); Б – Прудовик гладкий (*Galba glabra*); В – Аплекса (*Aplexa hypnorum*); Г – Физа заостренная (*Physa acuta*).

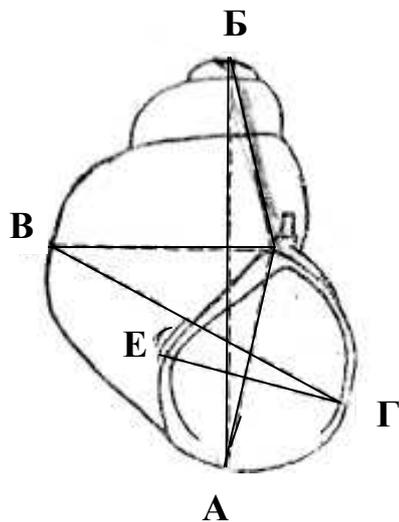


Рис. 31. Схема измерений раковины брюхоногого моллюска: А–Б – высота раковины; В–Г – ширина раковины; А–Д – высота устья; Г–Е – ширина устья; Д–Б – высота завитка.

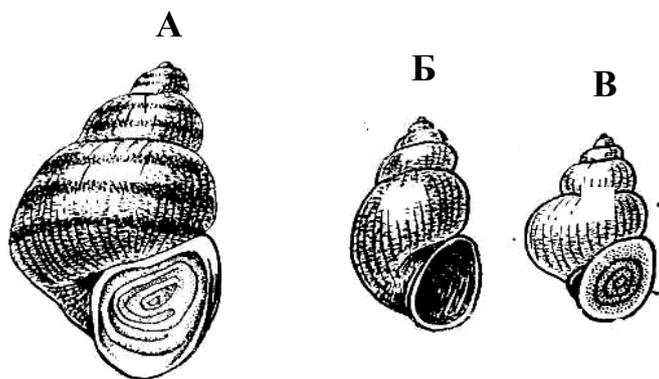


Рис. 32. А – Живородка речная (*Viviparus viviparus*); Б – Битиния щупальцевая (*Bithynia tentaculata*); В – Битиния Лича (*Bithynia leachi*).

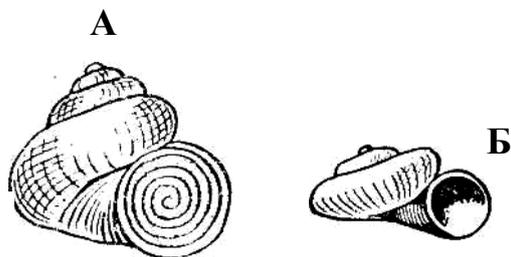


Рис. 33. Затворки: А – обыкновенная (*Valvata piscinalis*); Б – красивая (*Valvata macrostoma*).

57(56) Раковина с низким завитком, светло-коричневая. Ширина ее больше высоты.

58(59) Завиток едва возвышается. Раковина блестящая, высота ее 2 мм, ширина 4 мм. *Красивая затворка* – *Valvata macrostoma* (рис. 33, Б).

59(58) Раковина похожа на катушку, высота 1,2 мм, ширина 2–3 мм. Завиток не возвышается и завернут в одной плоскости. *Плоская затворка* – *Valvata cristata*.

60(1) Раковина состоит из двух створок (правой и левой, рис. 35). Голова не обособлена. (Класс **Пластинчатожаберные** – **Lamellibranchia**).

61(62) Раковина трехгранная (треугольная), зеленовато-желтая, с коричневыми полосами. Замок состоит из одного центрального зуба. Пучок нитей – биссус. Длина раковины 3–5 см. *Дрейссена* – *Dreissena* (рис. 35, А).

62(61) Раковина овальная или яйцевидная. Зубов нет или замок состоит из основного и боковых зубов. Биссуса нет.

63(66) Раковина более 4 см и вытянута в длину. Вершина смещена к переднему более широкому краю. Окраска темная. Сифонов нет.

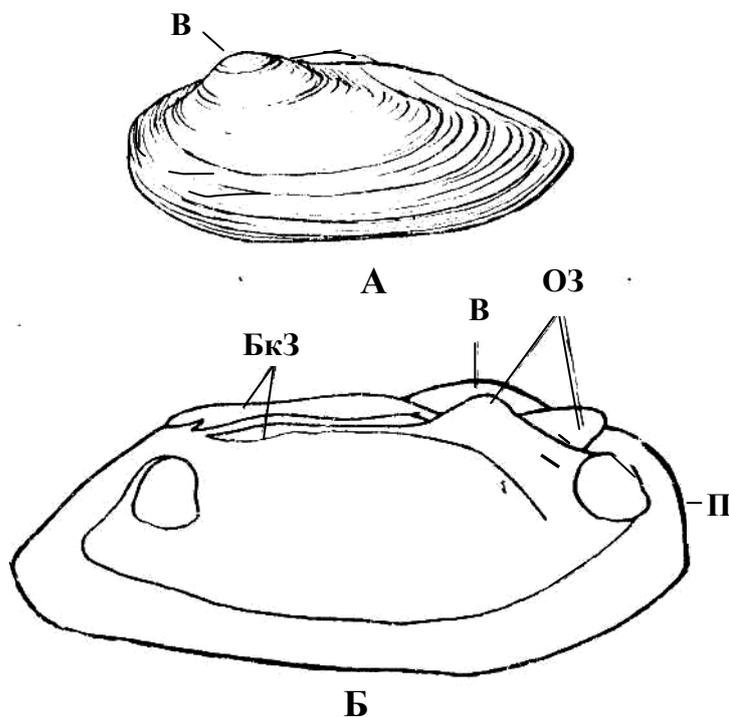


Рис. 34. Перловица (*Unio sp.*): А – наружная сторона левой створки; Б – внутренняя сторона левой створки; П – передний конец; ОЗ – основные зубы; В – верхушки; БкЗ – боковые зубы.

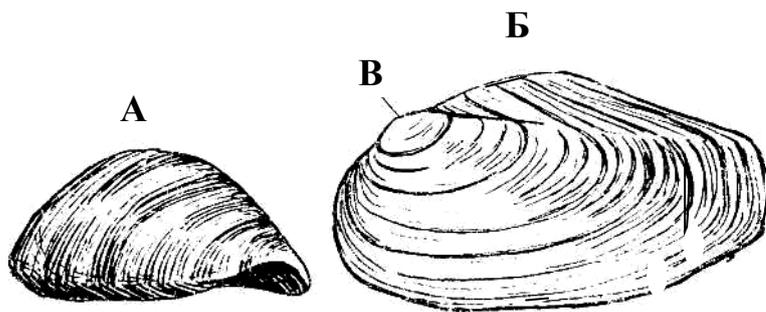


Рис. 35. А – Дрейссена (*Dreissena sp.*); Б – Беззубка (*Anodonta sp.*). В – вершина раковины.

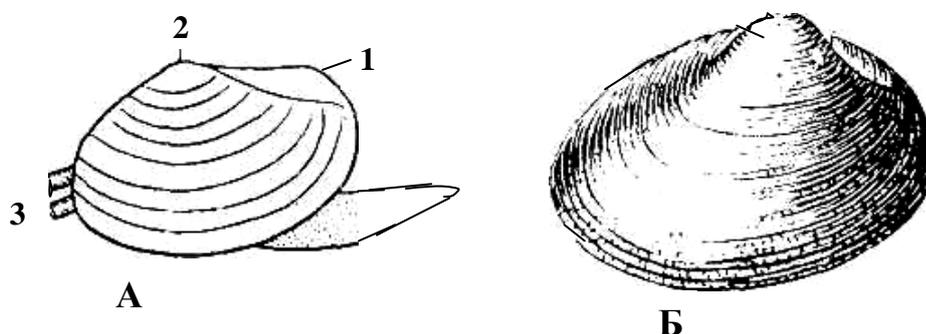


Рис. 36. А – Шаровка (*Sphaerium sp.*): 1 – передний конец; 2 – верхушка раковины; 3 – сифоны. Б – Горошинка (*Pisidium sp.*).

64(65) Раковина без зубов, тонкостенная. Вершина узкая, не выступающая. Поверхность гляцевитая, темно-зеленого цвета с коричневым оттенком. Длина 7–20 см. **Беззубка** – *Anodonta* (рис. 35, Б).

65(64) Раковина с основным и боковыми зубами (рис. 57, Б), толстостенная. Вершина выпуклая и выступающая. Поверхность гладкая, почти черного цвета с зеленым оттенком. Длина 10–15 см. **Перловица** – *Unio* (рис. 34).

66(63) Раковина до 3 см длины. Вершина на середине или сдвинута к более заостренному заднему концу. Окраска желтая, иногда с темными полосами. Сифоны есть (рис. 36, А).

67(68) Раковина более 10 мм. Вершина расположена симметрично в середине раковины. **Шаровка** – *Sphaerium* (рис. 36, А).

68 (67) Раковина менее 10 мм. Вершина смещена от центра к заднему, заостренному концу. **Горошинка** – *Pisidium* (рис. 36, Б).

Примечания

1 – Когда раковина завита в одной плоскости, условно принимают, что она закручена вправо, и при определении ориентируют устьем вправо.

2 – Для определения, в каком направлении закручена раковина, надо взять ее в руку так, чтобы вершина была направлена от себя, а устье – к себе. Если при таком положении устье окажется справа от продольной оси раковины (от завитка – рис. 29, 30 А, Б), то раковина считается закрученной вправо. Если же устье будет лежать слева от завитка, то раковина считается закрученной влево (рис. 30 В, Г).

3 – Высота раковины измеряется от вершины до нижнего края устья, ширина – от середины наружного края устья до противоположной стороны последнего оборота. Высота устья измеряется в самом высоком, а ширина – в самом широком месте. Высота завитка определяется от вершины устья до вершины раковины (рис. 31).

Оба вида чашечек (*Ancylidae*) широко распространены в водоемах России.

Речная чашечка встречается на камнях и стеблях растений рек или ручьев с быстрым течением. Моллюск плотно пристает устьем к подводным предметам.

Озерная чашечка обычно держится в больших стоячих водоемах на стеблях растений. Иногда ее можно найти в прибрежной зоне заросших рек с медленным течением.

Различные виды катушек (*Planorbidae*) – обычные представители пресноводной фауны и широко распространены в водоемах России.

Роговая катушка часто встречается в прибрежной зоне озер, в прудах, старицах, канавах и в других мелких стоячих водоемах.

Окаймленная катушка живет в мелких и заросших прудах, старицах, в болотах, лужах, канавах и в медленно текущих водах.

Килевая катушка обитает в озерах с чистой водой.

Катушка завиток обычна в заросших прудах, по берегам озер и в пересыхающих лужах.

Сплюснутая катушка встречается в мелких стоячих водоемах.

Блестящая катушка живет на луговых болотах, в осушительных канавах, в мелких заросших лужах.

Скрученная катушка обитает повсеместно в заболоченных озерах, прудах и пойменных водоемах.

Семиоборотная катушка встречается в пойменных болотах, запрудах и в прибрежной зоне рек с медленным течением.

Спиральная катушка распространена в лужах, луговых болотах, заросших ручьях, речных запрудах.

Гребнистая катушка встречается реже других форм в мелких стоячих водоемах в прибрежной заросли рек и ручьев.

Большинство видов прудовиков (*Limnaeidae*) – обычные обитатели пресных вод и широко распространены в водоемах.

Ушковый прудовик живет на песчаном грунте и на камнях в реках с быстрым течением или в прибойной зоне озер; встречается также в заросших прудах, где он держится у поверхности воды. В разных водоемах форма и размеры раковины сильно варьируют. Завиток у некоторых особей настолько мал, что вершина устья оказывается выше вершины раковины.

Овальный прудовик встречается вместе с ушковым в реках и озерах на песчаном грунте и, кроме того, обычен в прудах, старицах, пойменных лужах и заросших ручьях. В зависимости от условий жизни форма и размеры прудовика могут значительно варьировать.

Вытянутый прудовик обитает в пойменных лужах, болотистых водоемах с большим количеством воды и в равнинных ручьях.

Обыкновенный прудовик часто встречается в заросших прудах, старицах, больших ямах, наполненных водой, временных копанках, в запрудах, озерах и нередко в прибрежной зоне больших рек. Обычно держится у поверхности воды.

Малый прудовик широко распространен по территории России. Он обитает в луговых канавах с глинистым дном и с незначительным коли-

чеством прозрачной воды; очень часто живет в заболоченных участках речных долин, прудов и стариц, в сырых, болотистых местах, в маленьких лужах, сточных канавах с медленным течением.

Болотный прудовик часто встречается в мелких водоемах, пересыхающих лужах речных пойм, в болотах, иногда в небольших прудах и прибрежных участках озер.

Гладкий прудовик встречается реже других прудовиков в небольших пересыхающих ямах, лужах и болотах. Распространен повсеместно.

Слизистая плащеноска широко распространена в европейской части России по заросшим прудам и в прибрежной зоне рек с медленным течением.

Пузырчатая физидея (сем. Physidae) живет в прудах, старицах, озерах среди водной растительности; распространена повсеместно. Заостренная физидея обитает в небольших речках, ручьях, оросительных канавах, главным образом в центральных и южных районах европейской части России.

Аплекса часто встречается в небольших прудах, старицах, лужах, заросших ручьях, канавах. Обычна в весенний период.

Болотная живородка (сем. Viviparidae) широко распространена в пресных водоемах России. Живет в прудах с чистой водой и озерах; держится на песчаном или илистом грунте среди растений, вблизи от берега.

Речная живородка часто встречается в реках Центральной полосы европейской части России. Живет на песчаном или илистом грунте среди растительности.

Представители битиний (Vithyniinae) довольно широко распространены в пресных водоемах.

Щупальцевая битиния повсеместно встречается на камнях, в иле или среди водных растений прудов и прибрежных зон рек с медленным течением.

Битиния Лича также широко распространена в водоемах европейской части. Живет в прибрежной, заросшей зоне крупных и мелких рек, в их поймах и в весенних небольших лужах.

Разные виды затворок (Valvatidae) широко распространены в пресных водах.

Обыкновенная затворка обитает на илистом грунте или на водных растениях небольших прудов, стариц, озер и в прибрежной зоне рек с медленным течением.

Красивая и плоская затворки встречаются там же, где и предыдущий вид, и, кроме того, в небольших лужах.

Речная дрейссена (сем. Dreissenidae) обитает в больших реках и некоторых озерах южных районов европейской части России. Животное держится либо на песчаном грунте, либо прикрепляется биссусом ко всевозможным подводным предметам.

Из сем. Unionidae широко распространена обыкновенная беззубка. Она держится на песчаном грунте рек, озер, прудов и речных запруд, зарываясь частично в песок.

Несколько видов перловиц тоже широко распространены в водоемах России.

Обыкновенная перловица обитает в реках и озерах на песчаном или илистом грунте, где нет быстрого течения. Моллюск зарывается передним концом в грунт.

Разные виды шаровок (Sphaeriidae) повсеместно и часто встречаются в крупных реках на песчаном дне или в прудах и озерах среди зарослей. Здесь они иногда зарываются в илистый или песчаный грунт. Наиболее обычна среди этих видов роговая шаровка.

Многочисленные виды горошинок обитают в мелких стоячих водоемах: в прудах и озерах на илистом грунте. Отдельные виды живут в реках: на илистом и песчаном дне около берега.

В данной работе определительные таблицы моллюсков приводятся по Е.М. Хейсину (1962). Автор указывает, что определительные таблицы составлены им применительно к фауне водоемов Центральной и Северо-Западной полос европейской части России. Несколько из приведенных в таблицах видов (*Segmentina nitida*, *Anisus septemgyratus*, *Physa acuta*, *Dreissena*) для территории Республики Коми в работе

Ю.В. Лешко (1998) не указаны. Эти виды распространены в более южных районах Европейской части России. Однако известны, например, несколько поселений дрейссены в Северной Двине (Кучина, 1964; Старобогатов, Андреева, 1994; Сергеева, 2005, цит. по: Ворошилова, 2008), а источник заноса особей до сих пор не известен. В общем, считается, что северная граница ареала дрейссены в бассейне Балтийского моря проходит по 62°с.ш., а на востоке – несколько южнее, по Рыбинскому водохранилищу (59°с.ш.) (Старобогатов, Андреева, 1994, цит. по: Ворошилова, 2008).

СПИСОК РЕКОМЕНДУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. **Ворошилова (Сергеева) И.С.** Происхождение и популяционная структура периферических поселений *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) северо-восточной границы ареала вида : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок, 2008. 21 с.
2. **Догель В.А.** Зоология беспозвоночных: учебник для студ. биол. спец. ун-тов. 9-е изд. стер. М.: Альянс, 2011. 606 с.
3. **Зоология беспозвоночных: в 2 т. Том 1: От простейших до моллюсков и артропод** / под ред. В. Вестхайде и Р. Ригера. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 512 с.
4. **Иванов А.В., Полянский Ю.И., Стрелков А.А.** Большой практикум по зоологии беспозвоночных (типы: Сипункулиды, Моллюски, Щупальцевые, Иглокожие): учеб. пособие для студентов биол. спец. ун-тов. 3-е изд. перераб. и доп. М.: Высшая школа, 1985. Ч. 3. 390 с.
5. **Лешко Ю.В.** Пресноводные моллюски бассейна Печоры. Спб.: Наука, 1983. 128 с.
6. **Лешко Ю.В.** Моллюски. Спб.: Наука, 1998. 168 с. (Фауна Европейского Северо-Востока России. Моллюски; т. V, ч. 1).
7. **Ноздрачев А.Д., Поляков Е.Л., Лапицкий В.П., Осипов Б.С., Фомичев Н.И.** Анатомия беспозвоночных: пиявка, прудовик, дрозofiла, таракан, рак (лабораторные животные) Спб.: Лань, 1999. 320 с. (Учебники для вузов. Специальная литература).
8. **Определитель пресноводных беспозвоночных европейской части СССР (планктон и бентос).** М.: Гидрометеиздат, 1977. 511 с.
9. **Рупперт Э.Э., Фокс Р.С., Барнс Р.Д.** Зоология беспозвоночных: Функциональные и эволюционные аспекты: учебник для студ. вузов: в 4 т. Т. 2. Низшие целомические животные. М.: Издательский центр «Академия», 2008. 448 с.
10. **Хейсин Е.М.** Краткий определитель пресноводной фауны. М.: Государственное учебно-педагогическое издательство Министерства просвещения РСФСР, 1962. 144 с.
11. **Шарова И.Х.** Зоология беспозвоночных: учебник для студентов вузов. М.: Гуманит. изд. центр ВЛАДОС, 2002.

Учебное издание

Альфия Фагимовна Ишкаева

**ОСОБЕННОСТИ ОРГАНИЗАЦИИ
МОЛЛЮСКОВ (MOLLUSCA)
(С КРАТКИМИ ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНЫМИ ТАБЛИЦАМИ)**

Учебно-методическое пособие

Выполнено с использованием программы Microsoft Office Word

Системные требования:

ПК не ниже Pentium III; 256 Мб RAM; не менее 1,5 Гб на винчестере;
Windows XP с пакетом обновления 2 (SP2); Microsoft Office 2003 и выше;
видеокарта с памятью не менее 32 Мб; экран с разрешением не менее 1024 × 768 точек; 4-
скоростной дисковод (CD-ROM) и выше; мышь.

Редактор *О.В. Габова*

Корректор *Е.М. Насирова*

Техническое редактирование *Т.В. Матвеевой*

1,88 Мб. 1 компакт-диск, пластиковый бокс, вкладыш.
Подписано к использованию 01.10.2015 г. Тираж 30 экз.

Издательский центр ФГБОУ ВО «СГУ им. Питирима Сорокина»

167023. Сыктывкар, ул. Морозова, 25

Тел. (8212)31-16-93, 31-03-82.

E-mail: ipo@syktsu.ru

<http://www.syktsu.ru>

Титул

Об издании

Производственно-технические
сведения

Содержание