

Я. И. Старобогатов

К ПОСТРОЕНИЮ СИСТЕМЫ ПРЕСНОВОДНЫХ ЛЕГОЧНЫХ МОЛЛЮСКОВ

Y. I. Starobogato v

ON THE SYSTEMATIZATION OF FRESHWATER PULMONATE MOLLUSCS

Расширение исследований по анатомии легочных моллюсков дало в последние десятилетия возможность дополнить характеристики родов и семейств этой группы рядом анатомических признаков. В обширной группе пресноводных *Pulmonata* (подотряд *Hygrophila*) накопление данных о внутреннем строении существенно поколебало уже привычную всем малакологам систему, заставляя пересмотреть объем и границы некоторых семейств. В таблице приведены некоторые из предлагавшихся за последние 10 лет систем *Hygrophila*, а для сравнения дана привычная всем система, изложенная в сводке Тиле (Thiele, 1931). Как видно из таблицы, главные разногласия связаны с объемом и границами сем. *Planorbidae* и *Ancylidae*, поэтому в предлагаемой работе основное внимание обращено именно на эти группы.

В процессе работы над систематикой легочных моллюсков немалую помощь мне оказали ценные советы И. М. Лихарева, в связи с чем считаю своим приятным долгом выразить ему свою сердечную благодарность.

1. МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ *HYGROPHILA*, ИСПОЛЬЗУЕМЫЕ ПРИ ПОСТРОЕНИИ СИСТЕМЫ

Для того чтобы охарактеризовать естественные группы внутри подотряда *Hygrophila*, рассмотрим основные морфологические и анатомические особенности, используемые в систематике этой группы (Hubendick, 1955a, 1964; Старобогатов, 1958; Basch, 1963; Harry a. Hubendick, 1964; Harry, 1964).

Большинство пресноводных легочных моллюсков обладает лево-асимметричным строением (лейотропны), внешне выражающимся в том, что анальное и половое отверстия, а также вход в легочную полость расположены с левой стороны тела и почка примыкает к околосердечной сумке слева. Раковина при этом может быть не только левозавитой (т. е. завитой против часовой стрелки, если смотреть со стороны вершины) или колпачковидной, но и правозавитой; в последнем случае ее обозначают как гиперстрофную. Часть моллюсков (*Chilina*, *Lalia*, *Lymnaea*, *Lanx*, *Acroloxus*) обладает правой асимметрией тела — декситропны. Раковина у них правозавитая (т. е. завитая по часовой стрелке, если смотреть со стороны

Сооставление некоторых систем *Hygrophila* (по разным авторам)

Thiele, 1931	<i>Chiliniidae</i>	<i>Latitidae</i>	<i>Lymnaeidae</i>	<i>Physidae</i>	<i>Planorbidae</i> (исключая <i>Neoplanorbis</i>)	<i>Ancyloidea</i>	
H. B. Baker, 1936	<i>Chiliniidae</i>	<i>Latitidae</i>	<i>Lymnaeidae</i>	<i>Lancidae</i>	<i>Physidae</i>	<i>Planorbidae</i> (исключая <i>Protancylus</i>)	<i>Ancyloidea</i>
Wenz u. Zilch, 1959	<i>Chiliniidae</i>	<i>Latitidae</i>	<i>Lymnaeidae</i>	<i>Physidae</i>	<i>Planorbidae</i> (исключая <i>Protancylus</i>)	<i>Ancyloidea</i>	<i>Ancyloidea</i> <i>Ferrisiidae</i> <i>Rhodacmeidae</i> <i>Neoplanorbidae</i> <i>Acrolozoidea</i>
Taylor a. Sohl, 1962	<i>Chiliniidae</i>	<i>Latitidae</i>	<i>Lymnaeidae</i>	<i>Lancidae</i>	<i>Physidae</i>	<i>Planorbidae</i>	<i>Ancyloidea</i> <i>Acrolozoidea</i>
	«Superf. unnamed»		<i>Lymnaeacea</i>				
Harry a. Huben- diek, 1961, Harry, 1964	<i>Chiliniidae</i>	<i>Latitidae</i>	<i>Lymnaeidae</i>	<i>Lancidae</i>	<i>Physidae</i>	<i>Planorbidae</i> <i>Pateioplanor- bidae</i>	<i>Ancyloidea</i> <i>Protancylidae</i> <i>Acrolozoidea</i>
	<i>(Chilinaea)</i>		<i>Lymnaeacea</i>	<i>Physacea</i>		<i>Planorbacea</i>	<i>Acrolozoacea</i>

вершины) или колпачковидная. Иногда эмбриональная часть раковины (т. е. та, которая формируется в яйце) имеет иное направление закручивания, чем последующие обороты. В этом случае говорят о гетерострофности эмбриональной раковины.

Из органов пищеварительной системы наибольшее значение для систематики имеет строение челюсти и радулы. У подавляющего большинства видов челюсть имеет подковообразную форму и составлена из мелких роговых пластинок. У *Lymnaea*, *Lanx*, *Biomphalaria*, *Planorbulinae* и большинства представителей *Bulinidae* на дорсальной стороне глотки образуется единая серповидная пластинка, тогда как по бокам мелкие пластинки сохраняются обособленными. Получается трехраздельная челюсть. Радула *Hugrophila*, как и у других легочных моллюсков, состоит из большого числа рядов многочисленных мелких зубов, сравнительно однотипных по своей форме. У *Chilina*, *Latia*, *Acroloxus* и *Physidae* каждый ряд имеет λ-образную форму; у остальных он почти прямой. Каждый зуб состоит из четырехугольного основания и отогнутой ввиз зубной пластинки, несущей разное количество зубцов. У рода *Rhodactea*, кроме того, имеется зубчатый режущий выступ основания. Зубные пластинки у краевых зубов радулы обычно рудиментарны. Желудок *Hugrophila* состоит из трех следующих друг за другом отделов, из которых средний имеет мускулистую стенку. В месте соединения желудка со средней кишкой открывается слепой карман и отверстия двух лопастей печени. У *Chilina* лопасть печени одна и отверстие тоже одно.

Край мантии свободно свисает над головой, ногой образуя крышу супранухальной, или гипопеплярной, полости. Именно в ней и помещаются женское половое и анальное отверстия. Сюда же открывается и легочная полость. У *Chilina* и *Latia* легочная и супранухальная полости сообщаются широким отверстием — пневмостомом. У большинства других легочных моллюсков пневмостом уже и имеет мускулистое утолщение, придающее входу в легкое ложковидную форму, — образуется пневмостомальный сифон. Позади пневмостома у *Planorbidae*, *Bulinidae* и *Acroloxus* располагается орган водного дыхания — адаптивная жабра. Она может лежать как позади (у большинства родов), так и впереди задней кишки (у *Plesiophysa*). У *Physa*, *Physella* и некоторых *Lymnaeidae* органом водного дыхания является край мантии, заворачивающийся на раковину. В крыше легочной полости, в тех случаях, когда она достаточно велика, располагается почка, имеющая вид мешка (*Chilina*, *Latia*) или слабо изогнутой широкой трубки (большинство родов) или широкой извитой трубки (*Physidae*). В последних двух случаях она открывается коротким мочеточником. У форм с колпачковидной раковиной легочная полость редуцирована; в этом случае почка приобретает вид многократно изогнутой трубки.

Центральная нервная система состоит из 9 ганглиев, из которых 8 парных. Коннективы, соединяющие ганглии, довольно длинны у *Chilina* и сравнительно коротки у *Planorbidae*, *Bulinidae* и форм с колпачковидной раковиной. У *Chilina* наблюдается даже перекрещивание коннективов (хпастонерия).

Наибольшее число систематических признаков дает половая система (рис. 1). Она начинается гонадой, или гермафродитной железой, составленной у *Chiliniidae*, *Latiidae*, *Acroloxidae*, *Lymnaeidae*, *Lancidae* и *Physidae* неправильными округлыми дивертикулами, глубоко погруженными в ткань печени. У остальных семейств и родов она образована булавовидными дивертикулами, смещенными к вершине внутренностного мешка. При этом у *Planorbidae* они располагаются строго в два ряда, а у *Bulinidae* — в несколько рядов. От гонады отходит семяисцевод, или гермафродитный проток, который на уровне переднего конца желудка впадает в паллиальный гонодукт, связанный в своем происхождении с мантией,

и содержащий несколько желез, обеспечивающих нормальную функцию половых продуктов. У большинства *Hygrophila* паллиальный гонодукт с самого начала разделен на два независимых протока — мужской и женский, у *Latiia* и *Acroloxus* он разделяется лишь перед простатой, а у *Chilina* он делится уже после нее. Начальная часть паллиального гонодукта, то место, где у большинства *Hygrophila* происходит разделение, именуется квадратием; сюда впадает проток белковой железы и короткий трубчатый оплодотворительный карман.

Женский проток в проксимальной части узкий с многочисленными железистыми клетками. Далее полость его расширяется, эту часть обычно называют маткой. После небольшого сужения матка переходит во влагалище, открывающееся наружу. Сюда же впадает проток семеприемника. У *Chilina* (рис. 2) эти же части можно наметить и на неразделенном гонодукте, в котором женский и мужской каналы сообщаются продольной щелью, однако матка в отличие от представителей остальных семейств имеет трубчатый слепой отросток. Мужская часть паллиального гонодукта имеет единственную железу — простату. У *Chilina* — это скопление железистых клеток в стенке мужского канала, у остальных — вполне обособленный орган. У *Latiidae*, *Acroloxidae*, *Lymnaeidae* и *Rhodacmea* (рис. 3, 4, 1, 8) простата имеет вид мешка. У *Physidae*, *Planorbidae*, *Bulinidae* и *Ancylidae* она образована системой

трубчатых дивертикулов, при этом у *Physidae* они расположены неправильно, у *Planorbidae* и *Ancylus* образуют лентовидный ряд, а у *Bulinidae* и большинства *Ancylidae* собраны кистью или щеткой на небольшом участке семяпровода. Дальнейшее усложнение наблюдается у высших планорбид: здесь образуется самостоятельный простатический проток. У *Lanz* (рис. 7) в отличие от всех прочих родов простаты две: одна (проксимальная) такого же строения, как у *Lymnaea*, а другая (дистальная) составлена из многочисленных трубчатых дивертикулов, впадающих в семяпровод со всех сторон. После простаты семяпровод следует вдоль женского протока вплоть до женского полового отверстия. Дальше он уходит глубоко в мышцы, а затем, вернувшись в глубь тела, впадает в копулятивный аппарат. У *Chilina* между женским и мужским отверстиями снаружи имеется короткая семенная борозда. Семяпровод за женским половым отверстием уже не относится к паллиальной части половой системы. Копулятивный аппарат у *Hygrophila* наиболее разнообразен. В про-

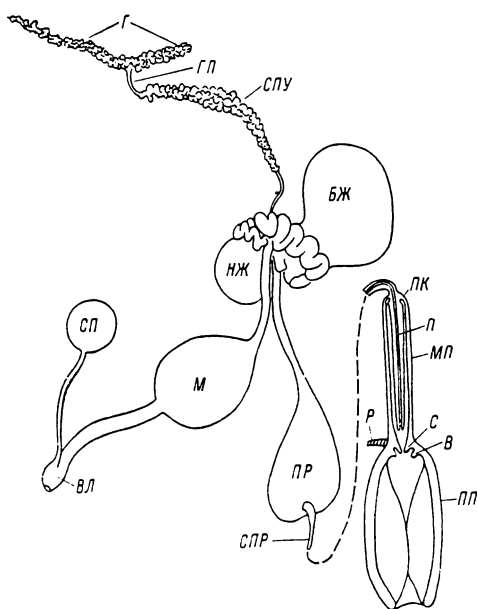


Рис. 1. Половая система *Lymnaea*.

БЖ — белковая железа; В — велум; ВЛ — влагалище; Г — гонада; ГП — гермафродитный проток; М — матка; МП — мешок пенниса; НЖ — нидаментальная железа; П — пенис; ПК — проксимальные камеры; ПП — препулюм; ПР — простата; Р — ретрактор пенниса; С — саккобеллум; СП — семеприемник (сперматека); СПР — семяпровод; СПУ — семянные пузырьки.

стом случае он представляет собой трубчатый пенис, одетый сверху мускулистым мешком, продолжающимся в более широкий и еще более мускулистый препуциум. Отверстие семявыносящего протока может располагаться терминально, но может и смещаться, тогда конец пениса представлен мягкой папиллой, а иногда даже роговым стилетом. Иногда пенис оказывается соединенным с мешком и на дистальном конце или заменен закрепленной на концах мешка трубкой. У *Bulinus* такое образование называется ультрапенисом, тогда как у других родов (*Gundlachia*, *Anisancylus* и др.) в связи с несколько иным происхождением этого образования название «ультрапенис» для него не используется. Вопрос о происхождении подобных образований мы разберем ниже, в разделе, посвященном филогении. В проксимальную часть пениса или заменяющего его образования у ряда форм (*Gundlachia*, *Uncancylus* и другие) впадает железистый придаток — флагеллум, или бич. Железистый придаток (а иногда и несколько) может впадать и в мешок пениса у проксимального его конца (*Acrolozous*, *Plesiophysa*, *Physastra*, *Acrorhini*, *Segmentinini*) или у дистального конца (*Ferrisia*, *Ancylus*). Для рода *Lymnaea* характерно наличие на проксимальном конце мешка слепых карманов — проксимальных камер. Препуциум тоже может иметь железистые образования в стенке — препуциальную железу (*Physa*, *Physella*) или массивное мускулистое образование внутри — препуциальный орган (*Segmentinini*, *Camptoceratinae*). По-разному могут быть выражены и складки на границе мешка и препуциума (саркобеллум, велум). Основная мышца копулятивного аппарата — ретрактор пениса — ветвь колумеллярного мускула — подходит к проксимальному концу мешка пениса и дает ветвь вдоль всего аппарата вплоть до полового отверстия. Такая картина четко видна у *Chilina* и некоторых *Planorbidae*. У *Limnaeidae* уже имеются 2 ветви: одна подходит к мешку, другая к препуциуму. Наконец, у большинства *Planorbidae* и *Bulinidae* резко преобладает ветвь, прикрепляющаяся к препуциуму.

II. ПОЛОЖЕНИЕ АНЦИЛИД В СИСТЕМЕ *HYGROPHILA*

Описанные особенности внутреннего строения позволяют четко охарактеризовать подавляющее большинство семейств *Hygrophila*. В самом деле, для каждого из семейств: *Chilinidae* (рис. 2), *Latiidae* (рис. 3), *Acrolozidae* (рис. 4—6), *Lymnaeidae* (рис. 1), *Lancidae* (рис. 7), *Physidae* (рис. 9—13), *Planorbidae* (рис. 18—22) и *Bulinidae* (= *Camptoceratidae* — рис. 14—17) можно привести свои специфические особенности строения радулы, мантии и половой системы, а часто и других внутренних органов. Столь же обособленным (рис. 8) оказывается и род *Rhodacmea* (Basch, 1960, 1963), что подтверждает правильность мнения Цильха (Wenz и Zilch, 1959) о необходимости выделения его в самостоятельное сем. *Rhodacmeidae*. Что касается остальных форм, обычно объединяемых в сем. *Ancylidae*, то они могут быть охарактеризованы лишь редукцией внутренности мешка и связанными с этим особенностями. Поскольку процесс редукции мог идти независимо в разных группах эти признаки непригодны для характеристики естественного семейства. По строению половой системы (рис. 19) род *Ancylus* (Sharp, 1883; Andre, 1893; Lacaze-Duthiers, 1899; Hubendick, 1960, 1964) должен быть включен в сем. *Planorbidae*, а своеобразия строения копулятивного аппарата заставляет выделять этот род в особое подсемейство. Роды *Gundlachia*, *Uncancylus*, *Anisancylus* и *Hebetancylus* (Hubendick, 1955b, 1964; Marcus a. Marcus, 1962; Basch, 1963; Hargy a. Hubendick, 1964) строением половой системы, адаптивной жабры и радулы близки к *Bulinidae*. Эта близость подчеркивается и несвойственным большинству легочных моллюсков строением копулятивного аппарата (рис. 23), в котором отсутствует настоящий свободный пенис. Некоторое

сходство в этом случае можно усматривать лишь с родом *Bulinus*, у которого имеется ультрапенис. Все это заставляет нас включать обсуждаемые роды в семейство *Bulinidae*, выделяя их, однако, в особое подсем. *Gundlachinae*. Род *Laevapex* в отличие от перечисленных родов, с которыми он сходен строением радулы, адаптивной жабры и значительной части половой системы (Basch 1959, 1963), обладает копулятивным аппаратом со свободным пенисом (Hubendick, 1964). Развитие обширных полостей позволяет понять, как образовались аномальные копулятивные аппараты *Gundlachia* и близких родов и, с другой стороны, ультрапенисы *Bulinus* и *Indoplanorbis*. Это заставляет нас помещать род *Laevapex* также в семейство *Bulinidae*, но в составе особого подсем. *Laevapicinae*. Роды *Ancylastrum*, *Burnupia*, *Ferrisia*, *Pettancyclus* (Hoff, 1940; Mirolli, 1960; Brown, 1961; Basch, 1963; Wright, 1963; Hubendick, 1964) по тем же признакам (рис. 13, 15, 16) более близки к подсем. *Miratestinae* (*Bulinidae*), причем *Burnupia* хорошо укладывается в ряд, составленный по редукции внутренностного мешка: *Amerianna*—*Patelloplanorbis*—*Protancyclus* (триба *Miratestini*), *Ancylastrum* по анатомии крайне близок к *Physastra* и вместе с ней заслуживает выделения в особую трибу *Ancylastrini*, а *Ferrisia* и *Pettancyclus* отличаются от представителей обеих названных выше триб строением копулятивного аппарата (придаток открывается близ дистального конца мешка пениса) и могут быть выделены в самостоятельную трибу *Ferrisini*.

О систематическом положении относимых обычно к анцилидам родов *Neoplanorbis* и *Amphygyra* пока говорить трудно из-за отсутствия анатомических сведений. Можно думать, что они или выделятся в самостоятельное семейство, как это уже принимал Цильх (Wenz u. Zilch, 1959), или будут включены в семейство *Planorbidae*. Последнее можно предположить, судя по данным о строении радулы (Basch, 1962). Таким образом, *Ancylidae* оказываются сборной группой: часть их (*Rhodacmeidae* и, возможно, *Neoplanorbidae*) выделяется в самостоятельные семейства, тогда как большинство распределяется между *Planorbidae* и *Bulinidae*.

III. СИСТЕМА ПРЭСНОВОДНЫХ ЛЕГОЧНЫХ МОЛЛЮСКОВ

Подотряд HYGROPHILA Férussac, 1821

Легочные моллюски с развитой наружной раковиной. Глаза расположены в основании единственной пары щупалец. Нервная система малоцентрированная, у примитивных представителей наблюдается хиастоневрия. Пневмостом несократимый. Желудок подразделен на три отдела; имеется слепой придаток. Половая система гермафродитная, мужское отверстие лежит позади щупальца, женское — вблизи пневмостома на той же стороне тела. Копулятивный аппарат представлен, как правило, трубчатым пенисом, одетым снаружи мускулистым мешком, продолжающимся в мускулистый прецциум. В неактивном состоянии копулятивный аппарат втянут внутрь тела. Яйцекладущие формы, обитающие, как правило, в пресных водоемах.

Надсем. CHILINOIDEA¹ H. Adams et A. Adams, 1855
(как *Chiliniidae*)

Раковина правозавитая, турбоспиральная с гетерострофной эмбриональной частью. Тело дексиотропное. Щупальца плоские треугольные. Пневмостом простой без сифона и адаптивной жабры. Мышечных гребней

¹ Мы меняем привычные окончания надсемейств -acea на -oidea, как рекомендует Международный кодекс зоологической номенклатуры (рекомендация 29A).

в легочной полости нет. Челюсть многопластинчатая. Зубы радулы лопатковидные с суженным основанием, размещены λ-образными поперечными рядами. Передняя лопасть печени отсутствует. Почка мешковидная без мочеточника. Гонада образована неправильными дивертикулами, глубоко погруженными в ткань печени. Паллиальный гонодукт не разделен на мужскую и женскую части; семяпровод обособляется лишь у дистального конца простаты. Имеется наружная семенная борозда. Копулятивный аппарат без придатков и железистых образований. Мешок пениса изнутри с папиллами. В вагину, кроме семяпровода, впадает слепой придаток (рис. 2). Нервная система с хиастоневрией.

Одно сем. *Chiliniidae* H. Adams et A. Adams, 1855, с признаками надсемейства.

Один род *Chilina* Gray, 1828.

Надсем. LATIODEA Hutton, 1882 (как *Latiidae*)

Раковина правозавитая неритоидная или колпачковидная без следов гетерострофии. Тело декситропное. Щупальца короткие, круглого сечения. Пневмостом простой без сифона, у форм с недоразвитой легочной полостью сильно редуцирован, но зато у таких форм имеется адаптивная жабра. Челюсть многопластинчатая. Зубы радулы с крупными зубными пластинками, почти равными по длине основанию; расположены зубы поперечными λ-образными рядами. Лопастей печени две. Почка мешковидная или трубчатая, образующая несколько петель. Гонада состоит из неправильных дивертикулов, погруженных в ткань печени. Паллиальный гонодукт в проксимальной половине единый, в дистальной — разделен на мужскую и женскую части. Простата мешковидная, обособленная от яйцевода. Нервная система без хиастоневрии.

Здесь входят два семейства.

1. Сем. LATIIDEAE Hutton, 1882

Раковина правозавитая, неритоидная. Тело декситропное. Адаптивной жабер нет. Почка мешковидная. Радула с широкими зубными пластинками, несущими небольшое количество зубчиков. Оплодотворительный карман длинный, он заметно отодвинут от проксимального конца паллиального гонодукта. Копулятивный аппарат простой без железистых образований (рис. 3).

Один род *Latia* Gray, 1849.

2. Сем. ACROLOXIDAE Thiele, 1931 (как *Acroloxinae*)

Раковина колпачковидная. Тело декситропное. Имеется адаптивная жабра. Колумеллярный мускул разделен на три самостоятельных — два симметрично расположенных передних и правый задний. Почка трубчатая, образующая несколько колен или петель. Радула с узкими, сильно скошенными зубными пластинками, несущими большое число зубчиков. Оплодотворительный карман короткий, расположенный у проксимального конца паллиального гонодукта. Мешок пениса с железистым придатком на проксимальном конце (рис. 4—6).

Два рода: *Acroloxus*¹ Beck, 1837 и *Pseudancylostrem* Lindholm, 1909. Сюда же, вероятно, относится вымерший род *Palaencylostrem* Yen, 1948.

¹ Сюда же в качестве особого подрода мы относим группу *Baicalancylostrem* Starobogatov, subgen. n.

Надсем. **LYMNAEOIDEA** Rafinesque, 1815 (как *Lymnidia*)

Раковина право- или левозавитая, различной формы. Тело декситропное или лейотропное. Щупальца короткие треугольные или длинные нитевидные. Пневмостом с сифоном, а иногда и с адаптивной жаброй. Челюсть многопластинчатая или трехраздельная. Зубы радулы расположены прямыми, реже согнутыми поперечными рядами. Почка трубчатая с коротким мочеточником. Гонада образована различными по форме и расположению дивертикулами, погруженными в печень или смещенными к вершине внутренностного мешка. Паллиальный гонодукт полностью разделен на мужскую и женскую части. Нервная система без хиастоневрии.

Сюда входят 6 семейств.

1. Сем. **LYMNAEIDAE** Rafinesque, 1815 (как *Lymnidia*)

Раковина правозавитая, турбоспиральная. Тело декситропное. Щупальца плоские треугольные. Адаптивная жабра и мышечные гребни в мантийной полости отсутствуют. Челюсть трехраздельная. Радула с крупными простыми зубами, расположенными в прямом поперечном ряду. Гонада из неправильных мешковидных дивертикулов. Простата распадается на два участка — проксимальный в виде узкой трубки и дистальный — мешковидный, часто с одной или несколькими складками внутри. Копулятивный аппарат без придатков и железистых образований (рис. 1).

Один род *Lymnaea*¹ Lamarck, 1799.

Вероятно, сюда же входят два вымерших рода *Valenciennius* Rousseau, 1842 и *Pitharella* F. Edwards, 1860.

2. Сем. **LANCIDAE** Hannibal, 1914 (как *Lancinae*)

Раковина колпачковидная, тело декситропное. Щупальца плоские треугольные. Адаптивная жабра отсутствует. Легочная полость редуцирована. Колумеллярный мускул цельный. Область его прикрепления к раковине имеет вид полного или почти полного кольца. Челюсть трехраздельная. Радула с крупными простыми зубами, расположенными в прямом поперечном ряду. Гонада построена из неправильных мешковидных дивертикулов. Простаты две, из которых дистальная составлена трубчатыми дивертикулами, а проксимальная — мешковидная. Копулятивный аппарат без придатков и железистых образований (рис. 7).

Два рода *Lanx* Clessin, 1882 и *Fischerola*² Hannibal, 1912.

3. Сем. **RHODACMEIDAE** Walker, 1917 (как *Rhodacminae*)

Раковина колпачковидная, тело лейотропное. Щупальца нитевидные. Легочная полость редуцирована. Колумеллярный мускул разделен на три самостоятельных: правый, растянувшийся почти вдоль всего тела, и два левых — передний и задний. Челюсть многопластинчатая. Радула с крупными зубами; кроме зубной пластинки на всех зубах, кроме центрального и маргинальных, имеется зубчатый вырост основания. Зубы располагаются в слабо изогнутом поперечном ряду. Гонада построена правильными булавовидными дивертикулами. Простата мешковидная. Копулятивный аппарат без придатков и железистых образований (рис. 8).

Один род *Rhodacmea* Walker, 1917.

¹ Другие обычно выделяемые группы (*Galba*, *Radix*, *Myxas* и др.) мы считаем внутривидовыми единицами рода *Lymnaea*; их ранг и объем обсуждаются в уточнении.

² Значком «+» отмечены анатомически не изученные роды.



Рис. 2—13.

2 — половая система (а) и копулятивный аппарат (б) *Chilina fluctuosa* (по: Harry, 1964); 3 — половая система (а) и копулятивный аппарат (б) *Latia* (по: Hubendick, 1962); 4 — половая система (а) и копулятивный аппарат (б) *Acroloxus lacustris* (по: Hubendick, 1962); 5 — копулятивный аппарат *Acroloxus (Baicalanoxylus) laricensis* (ориг.); 6 — копулятивный аппарат *Pseudanaxystrum troscheli* (по: Hubendick, 1962); 7 — половая система (а) и копулятивный аппарат (б) *Lanx paleoloides* (по: Baker, 1925), снизу на рис. 7, а поперечные срезы обоих простат; 8 — половая система (а) и копулятивный аппарат (б) *Rhodactena cahabensis* (по: Basch, 1960); 9 — копулятивный аппарат *Physa fontinalis* (ориг.); 10 — копулятивный аппарат *Physella integra* (ориг.); 11 — копулятивный аппарат *Afrophysa waterloti* (по: Ranson et Cherbonnier, 1951); 12 — половая система (а) и копулятивный аппарат (б) *Aplexa hypnorum* (ориг.); 13 — копулятивный аппарат *Stenophysa marmorata* (по: Harry a. Hubendick, 1964).

4. Сем. **PHYSIDAE** Fitzinger, 1833 (как *Physoidea*)

Раковина турбоспиральная, яйцевидная или яйцевидно-коническая, левозавитая. Тело лейотропное. Щупальца нитевидные. Адаптивная жабра и мышечные гребни в легочной полости отсутствуют. Челюсть многопластинчатая с редуцированными латеральными частями. Радугла с узкими скошенными многозубчковыми зубами, располагающимися в λ-образный поперечный ряд. Гонада построена неправильными дивертикулов, впадающих прямо в семяпровод. Копулятивный аппарат без придатков, но с железистыми образованиями в мешке пениса или в препуциуме.

Подсем. **PHYSINAE** Fitzinger, 1833 (как *Physoidea*)

Препуциум с железой (рис. 9—11). Раковина яйцевидная. Мантийный край с пальцевидными отростками, заходящими в спокойном состоянии на раковину.

Четыре рода: *Physa* Draparnaud, 1801, *Physella*¹ Haldeman, 1842 [= *Alampetista* Zilch, 1956], *Afrophysa* Starobogatov, gen. n., *Pterophysa* Pilsbry, 1926.

Сюда же, вероятно, принадлежит и вымерший род *Hannibalina* Hanna et Gester, 1963.

Подсем. **APLEXINAE** Starobogatov, subfam. n.

Препуциум без железы (рис. 12, 13). Раковина удлиненная. Мантийный край цельный или слабо фестончатый, как исключение с пальцевидными отростками.

Три рода: *Aplexa* Fleming, 1820, *Stenophysa* Martens, 1898, *Sibirenauta*² Starobogatov et Streletzkaia, 1967.

5. Сем. **BULINIDAE** Herrmannsen, 1846 (как *Bullinea*)

[= *Corcina* Gray, 1847].

Раковина яйцевидная левозавитая, плоскоспиральная, кубаревидная, правозавитая, гиперстрофная или колпачковидная. Тело лейотропное. Щупальца нитевидные. Адаптивная жабра у большинства представителей хорошо развита, из одной или двух волнистых складок. Мышечные гребни в легочной полости имеются; отсутствуют они лишь у самых высших представителей, да у тех, у кого легочная полость редуцирована. Челюсть трехраздельная, лишь у немногих высших представителей многопластинчатая. Радугла с крупными зубами, располагающимися в прямой поперечный ряд. Гонада образована системой веерообразно расположенных булавоподобных дивертикулов — сдвинутых к вершине внутренностного мешка. Простата кистевидная, составлена булавоподобными дивертикулами, открывающимися в семяпровод на коротком участке или даже общим отверстием. Копулятивный аппарат различного строения.

Подсем. **LAEVAPICINAE** Hannibal, 1912

Раковина колпачковидная со смещенной вправо вершиной. Колумеллярный мускул разделен на три самостоятельных — два симметрично

¹ Отличается от *Physa* отсутствием желез в стенке мешка пениса. Сюда же мы условно пока включаем не изученную анатомически группу *Costatella* Dall, 1870.

² Диагноз см. стр. 234 настоящего сборника.

расположенных передних и левой задней; между передними и между правым передним и задним мускулами располагается ряд более мелких мышечных пучков. Адаптивная жабра из двух волнистых складок. Мешок пениса с двойной стенкой. Пенис свободный, развитый. Флагеллума нет (рис. 23, а).

Один род *Laevarex* Walker, 1903.

Подсем. GUNDLACHIINAE Starobogatov, subfam. n.

Раковина колпачковидная со смещенной вправо вершиной. Колумеллярный мускул разделен на три самостоятельных: два передних и левой задней. Адаптивная жабра из двух волнистых складок. Имеется флагеллум. Настоящих пениса и его мешка нет: вместо этого стенка семяпровода между местом впадения флагеллума и препуциумом сильно утолщается за счет развития мышц, в ней появляется продольная щель и все это образование функционирует как пенис или, точнее, ультрапенис (рис. 23, е, ж).

Четыре рода: ¹ *Gundlachia* L. Pfeiffer, 1849, *Hebetancylus* Pilsbry, 1914, *Uncancylus* Pilsbry, 1914, *Anisancylus* Pilsbry, 1924.

Подсем. BULININAE Herrmansen, 1846 (как *Bullinea*)

Раковина яйцевидная или плоскоспиральная. Адаптивная жабра из двух волнистых складок. Копулятивный аппарат с ультрапенисом, без придатков и флагеллума (рис. 23, д).

Два рода: *Bulinus*² Müller, 1781 [= *Pyrgophysa* Crosse, 1879] и *Indoplanorbis* Annandale et Prasad, 1920.

Сюда же, вероятно, принадлежит и вымерший род *Macrophysa* Dall, 1870.

Подсем. MIRATESTINAE P. Sarasin et F. Sarasin, 1897
(как *Miratestidae*)

Раковина яйцевидная левозавитая, неритондная или колпачковидная. У колпачковидных форм колумеллярный мускул разделен на две или три части. Адаптивная жабра из двух или одной волнистых складок или почти не развита. Копулятивный аппарат со свободным пенисом и простым мешком. Препуциального органа нет. Иногда имеются придатки мешка пениса, как проксимальные, так и дистальные.

Триба *Miratestini* P. Sarasin et F. Sarasin, 1897
(как *Miratestidae*)

[= *Protancylinae* Walker, 1923 = *Amerianninae* Zilch, 1959 = *Patelloplanorbidae* Harry et Hubendick, 1964].

Раковина яйцевидная, левозавитая или неритондная. Колумеллярный мускул цельный или разделенный на три (две передних и заднюю) части. Придатков мешка пениса нет. Пенис без стилета (рис. 14).

¹ Хубендик (Hubendick, 1964) считает все эти четыре названия синонимами. В то же время рисунки строения копулятивных аппаратов, приведенные в названной работе, заставляют думать, что эти группы все же следует обособить как роды или, самое меньшее, как подроды.

² Сюда в качестве подродов мы включаем также *Physopsis* Krauss, 1848, *Isidora* Ehrenberg, 1831 [= *Diastrophia* Gray, 1840] и *Isidorella* Tate, 1896 [= *Opplatoria* Iredale, 1943].

Пять родов: *Miratesta* P. Sarasin et F. Sarasin, 1897, *Glyptophysa* Crosse, 1870 [= *Amerianna* Strand, 1928 = *Glyptamoda* Iredale, 1943 = *Ameriella* Cotton, 1943], *Patelloplanorbis* Hubendick, 1957, *Protancylus* P. Sarasin et F. Sarasin, 1897, *Burnupia* Walker, 1912.

Триба Plesiophysini Bequaert et Clench, 1939
(как *Plesiophysinae*)

Раковина яйцевидная. Адаптивная жабра из двух волнистых складок. Копулятивный аппарат с многополостным придатком мешка пениса и с системой карманообразных желез на границе мешка пениса и препуциума.

Один род: *Plesiophysa* Fischer, 1883.

Триба Ancylastrini Walker, 1923 (как *Ancylastruminae*)

[= *Physastrinae* Starobogatov, 1958].

Раковина яйцевидная или колпачковидная. Колумеллярный мускул цельный или разделенный на переднюю и заднюю части. Мешок пениса с придатком, открывающимся на его проксимальном конце. Пенис со стилетом (рис. 15).

Два рода: *Physastra* Tapparone-Canefri, 1883 [= *Lenameria* Iredale, 1943 = *Tasmadora* Iredale, 1943] и *Ancylastrum* Bourguignat, 1853 [= *Legrandia* Hanley, 1872 = *Cumingia* Clessin, 1882 = *Tasnancylus* Iredale, 1926].

Сюда же принадлежит и вымерший род *Platyphysa* P. Fischer, 1883.

Триба Ferrisiini Walker, 1917 (как *Ferrisiinae*)

Раковина колпачковидная. Колумеллярный мускул разделен на три части, две расположенные симметрично спереди и левую заднюю. Адаптивная жабра из одной волнистой складки. Мешок пениса с придатком, открывающимся в его дистальной половине. Пенис без стилета (рис. 16, 17).

Два рода: *Ferrisia* Walker, 1903 и *Pettancylus* Iredale, 1943 [= *Problancylus* Iredale, 1943 = *Forsancylus* Iredale, 1944].

Подсем. CAMPTOCERATINAE Dall, 1870 (как *Camptocerinae*)

[= *Coretina* Gray, 1847 = *Pompholyginae* Dall, 1870 = *Helisomatinae* F. C. Baker, 1928].

Раковина яйцевидная левозавитая, плоскоспиральная или кубаревидная правозавитая гиперстрофная. Адаптивная жабра в виде одной складки, часто слаборазвитая. Копулятивный аппарат с препуциальным органом, но без придатков мешка пениса.

Шесть родов: *Camptoceras* Benson, 1834, *Culmenella* Clench, 1927, *Planorbarius* Dumeril, 1806 [= *Coretus* Gray, 1847, non Adanson in Bruguière, 1792], *Helisoma* Swainson, 1840, *Vorticifex*¹ Meek, 1870, *Carinifex* Binney, 1863.

Сюда же входят и четыре вымерших рода: *Graptophysa* Yen et Reeside, 1946, *Pseudophysa* Yen, 1938, *Pentagoniostoma* Branson, 1935 и *Perrinilla* Hannibal, 1912.

¹ Включает три подрода: два вымерших — *Vorticifex* s. str. и *Pompholopsis* Call, 1888 и ныне живущий — *Parapholux* Hanna, 1922.

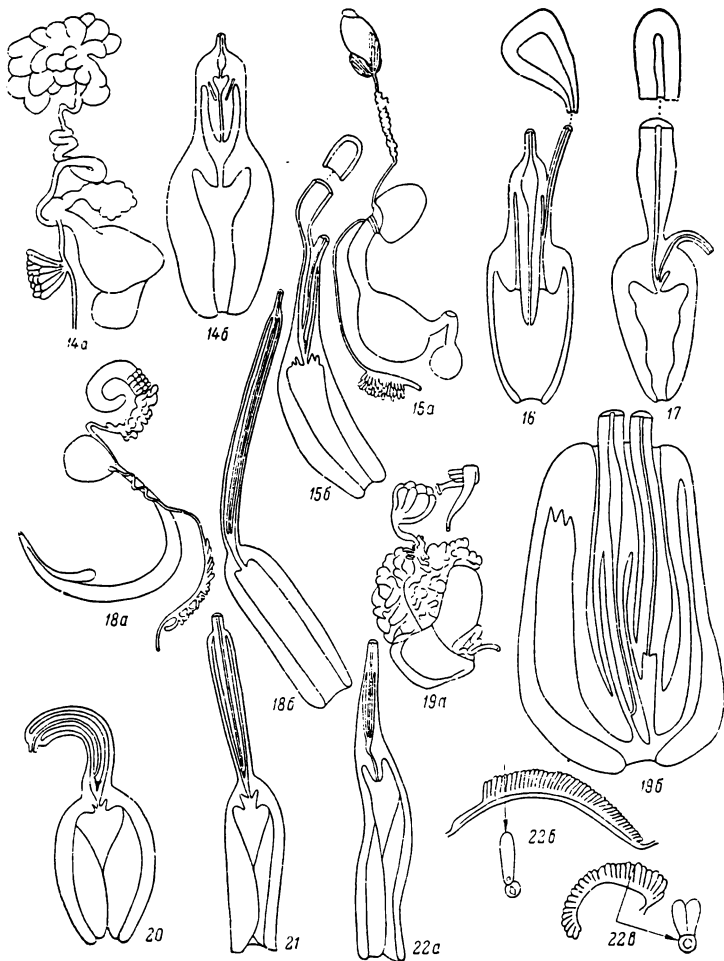


Рис. 14—22.

14]—половая система (а) и копулятивный аппарат (б) *Burnupia cafra* (по: Hubendick, 1964); 15 — половая система (а) и копулятивный аппарат (б) *Physastra proteus* (ориг.); 16 — копулятивный аппарат *Ferrisia parallela* (по: Hubendick, 1964); 17 — копулятивный аппарат *Peltancytus australicus* (по: Hubendick, 1964); 18 — половая система (а) и копулятивный аппарат (б) *Biomphalaria alexandrina* (ориг.); 19 — половая система (а — сверху простата) и копулятивный аппарат (б) *Ancylostylus fluviatilis* (по: Hubendick, 1964); 20 — копулятивный аппарат *Choanomphalus (Lamorbis) riparius* (ориг.); 21 — копулятивный аппарат *Afroygyrorbis natalensis* (ориг.); 22 — копулятивный аппарат (а), простата (б) и гермафродитная железа (в) *Planorbis planorbis* (ориг.).

6. Сем. PLANORBIDAE Rafinesque, 1815 (как *Planorbia*)

Раковина плоскоспиральная, кубаревидная, правозавитая, гиперстрофная или колпачковидная. Тело лейотропное. Щупальца нитевидные. Адаптивная жабра имеется. Мышечные гребни на крыше легочной полости есть лишь у низших представителей, тогда как у большинства все они или, по крайней мере, часть их редуцированы. Челюсть у некоторых низших представителей трехраздельная; у большинства — многопластинчатая. Радуга с узкими несхоженными трехзубчikovыми зубами, располагающимися в прямой ряд. Гонада образована двумя рядами булавовидных, иногда разветвленных дивертикулов. Простата лентовидная из одного ряда пальцевидных дивертикулов, впадающих прямо в семяпровод или в специальный простатический проток. Копулятивный аппарат разнообразного строения.

Подсем. BIOMPHALARIINAE Watson, 1954

Раковина плоскоспиральная или кубаревидная гиперстрофная. Простатического протока нет. Копулятивный аппарат без преуциального органа.

Триба *Biomphalariini* Watson, 1954 (как *Biomphalariinae*)

[=*Taphiinae* Harry, 1962].

Раковина плоскоспиральная. Дивертикулы простаты разветвлены в плоскости простаты. Копулятивный аппарат без придатков мешка пениса (рис. 18).

Один род: *Biomphalaria*¹ Preston, 1910.

В эту же трибу, вероятно, входят вымершие роды *Anisopsis* Sandberger, 1875 и *Idahoella* Yen, 1948.

Триба *Acrorhini* Starobogatov, 1958

[=*Drepanotrematinae* Zilch, 1959].

Раковина плоскоспиральная или кубаревидная, гиперстрофная. Дивертикулы простаты не ветвящиеся. Копулятивный аппарат с придатком мешка пениса.

Два рода: *Drepanotrema*² Fischer et Crosse, 1880 и *Acrorbis* Odhner, 1937.

Подсем. ANCYLINAE Rafinesque, 1815 (как *Ancylidia*)

Раковина колпачковидная. Дивертикулы простаты малочисленные, неветвящиеся. Простатического протока нет. Мешок пениса в нормальном положении полностью погружен в проксимальную часть препуциума.

¹ В пределах этого рода, вероятно, в дальнейшем будет выделена серия подродов. В частности, резко выделяется группа *Armigerus* Clessin, 1884, отличающаяся отсутствием вагинального кармана и развитым зубом в устье раковины (Paraense a. Deslandes, 1956a—1956c, 1957a—1957c, 1958a—1958c, 1962a, 1962b; Paraense, 1958; Paraense a. Ibañez, 1964). Остальные американские виды, гораздо более близкие к африканским, пока лучше объединять в два подрода: *Taphius* H. Adams et A. Adams, 1855 (с укороченным внутренностным мешком) и *Planorbina* Haldeman, 1843 (остальные). Африканские виды четко распадаются на 3—4 группы (Mandahl-Barth, 1957), которые тоже можно рассматривать как подроды. Это *Biomphalaria* s. str. (группа *chonanopala-smithi*), *Afroplanorbis* Thiele, 1931 (группа *sudanica*), *Syrioplanorbis* F. C. Baker, 1945 (группы *alexandrina* и *pfeifferi*).

² В качестве подродов в этот род мы включаем *Fossulorbis* Pilsbry, 1934 и *Antilorbis* Harry et Hubendick, 1964.

У дистального конца мешка открывается длинный железистый придаток; в месте впадения последнего образуется особое расширение (рис. 19).
Один род: *Ancyclus* Müller, 1774 [= *Brondelia* Bourguignat, 1862].

Подсем. PLANORBULINAE Pilsbry, 1934

Раковина плоскоспиральная. Простатического протока нет. Дивертикулы простаты гребневидно разветвлены в плоскостях, перпендикулярных оси простаты. Имеется массивный препуциальный орган.

Три рода: *Planorbula* Haldeman, 1840, *Promenetus* F. C. Baker, 1935, *Menetus* H. Adams et A. Adams, 1855.

Сюда же входят вымершие роды: *Paraplanorbis* Hanna, 1922 и *Planorbifex* Pilsbry, 1935.

Подсем. PLANORBINAE Rafinesque, 1815 (как *Planorbia*)

Раковина плоскоспиральная или кубаревидная гиперстрофная. Имеется простатический проток. Дивертикулы простаты, как правило, неветвящиеся. Копулятивный аппарат различного строения.

Триба Planorbini Rafinesque, 1815 (как *Planorbia*)

Раковина плоскоспиральная или кубаревидная. Придатков мешка пениса и препуциального органа нет (рис. 20—22).

Семь родов: *Planorbis* Geoffroy, 1767, *Anisus*¹ Studer, 1820, *Armiger* Hartmann, 1840, *Choanomphalus*² Gestfeldt, 1859, *Afrogyrorbis* Starobogatov gen. n., *Glyptanisis*³ Iredale, 1943, *Glacidorbis*† Iredale, 1943.

В эту же трибу входит вымерший род *Proplanorbis* Starobogatov, nom. n. pro *Jaroslavia* Zharnyl'skaja, 1965,⁴ non Obenberger, 1942.

Триба Segmentinini F. C. Baker, 1945 (как *Segmentininae*)

Раковина плоскоспиральная, линзовидная. Имеются либо придатки мешка пениса (в числе одного-двух), либо препуциальный орган, а чаще и то и другое.

Восемь родов: *Segmentina*⁵ Fleming, 1817, *Acutorbis* Mandahl-Barth, 1956, *Segmentorbis* Mandahl-Barth, 1954, *Lentorbis* Mandahl-Barth, 1954, *Kolhymorbis*⁶ Starobogatov et Streletzskaja, 1967, *Polypylis* Pilsbry, 1906, *Helicorbis*⁷ Benson, 1855, *Trochorbis*⁸ Benson, 1855.

HYGROPHILA неясного систематического положения

Пять современных родов *Hygrophyla* пока не могут быть включены ни в одно из охарактеризованных выше семейств. Два из них, несомненно

¹ Сюда же в качестве подродов мы включаем *Gyraulus* Charpentier, 1837 [= *Pygmanisis* Iredale, 1943 = *Plananisis* Iredale, 1943], *Torquis* Dall, 1905, *Carinogyraulus* Polinski, 1932 и *Andrusovia* Brusina, 1903.

² Сюда же в качестве подрода мы относим группу *Lamorbis* Starobogatov, subgen. n., включающую два европейских вида.

³ Возможно, к этому роду относится *Planorbis sarasinorum* Boll., у которого имеется препуциальная железа (Hubendick, 1955a).

⁴ Жарныльская, 1965 : 141.

⁵ Сюда же в качестве подрода мы включаем *Hippeutis* Charpentier, 1837.

⁶ Диагноз см. стр. 236 настоящего сборника.

⁷ Сюда же в качестве подродов мы включаем *Intha* Annandale, 1922 и *Segnetilia* Cotton et Godfrey, 1938 [= *Pingiella* F. C. Baker, 1945].

⁸ Возможно, к этому роду относится *Polypylis calathus* (Bens.), по строению копулятивного аппарата близкий к *Helicorbis*, но отличающийся наличием стилета (Hubendick, 1955a).

родственные между собой, часто выделяются в особое сем. *Neoplanorbidae*, три остальных: *Nautilinus*+Mousson, 1872, *Lantzia*+Jousseume, 1872, *Canefria*+Issel, 1874, не проявляют заметного родства ни друг с другом, ни с какими-либо из изученных анатомически родов *Hygrophila*.

Сем. NEOPLANORBIDAE Hannibal, 1912 (как *Neoplanorbinae*)

Раковина плоскостриальная, гиперстрофная или перитоидная, правозавитая. Тело лейотропное. Зубы радулы образуют слабо изогнутый поперечный ряд. Центральный зуб с двумя узкими зубчиками. У остальных зубная пластинка короче основания и постепенно уменьшается к краю радулы. Латеральные зубы с тремя зубчиками, дальше число зубчиков возрастает до 5—6 (Basch, 1962). Строение половой системы неизвестно.

Два рода: *Neoplanorbis* Pilsbry, 1906 и *Amphygyra* Pilsbry, 1906.

По строению радулы оба рода проявляют известное сходство с планорбидами, а по форме раковины род *Neoplanorbis* можно сближать с родом *Menetus*. Не исключена возможность, что *Neoplanorbidae* — старший синоним *Planorbulinae*.

Остается неясным систематическое положение некоторых вымерших форм. Это, во-первых, европейские роды *Berellaia* Laubiere et Carez, 1880, *Camptoceratops* Wenz, 1923 (палеоцен) и *Kosovia* Pavlovic, 1931 (плиоцен), которые, возможно, являются аберрантными представителями трибы *Planorbini*, во-вторых, *Brannerillus* Hannibal, 1912 из плиоцена запада США, возможно, принадлежащий к подсемейству *Camptoceratinae*, и, в-третьих, недавно описанный Ю-Веном (Yu-Wen, 1965) род *Sinoplanorbis* Yu, 1965 из эоцена Китая. Последний род обладает кубаревидной эмбриональной раковиной, состоящей из 3 оборотов и совершенно лишенной какой-либо скульптуры или пунктировки, что резко отделяет его от всех родов *Hygrophila*.

IV. ДИАГНОЗЫ НОВЫХ РОДОВ И ПОДРОДОВ

Сем. ACROLOXIDAE

Род ACROLOXUS

Подрод BAICALANCYLUS Starobogatov, subgen. n. (грамм. род — мужской)

Раковина колпачковидная овальная, более высокая, чем у *Acroloxus* s. str., но заметно более низкая, чем у *Pseudancylastrum*, коричневая с сильно загнутой влево и почти нависающей над краем, острой, слегка сжатой дорсо-вентрально вершиной. Копулятивный аппарат с длинным придатком мешка пениса и коротким пенисом с латерально расположенным отверстием семявыносящего протока. Проксимальная часть препуциума шаровидно вздута (рис. 5).

Типовой и единственный вид — *Ancylus laricensis* W. Dybowski, 1913 = *A. sibiricus* var. *laricensis* W. Dybowski, 1913 nom. pro *A. dybowskii* Lindholm, 1909. non Clessin, 1882.

Сем. PHYSIDAE

Род AFROPHYSA Starobogatov, gen. n. (грамм. род — женский)

Раковина яйцевидная, короче чем у *Aplexa*, так что высота устья составляет $\frac{2}{3}$ высоты раковины. Мантийный край фестончатый. Препуциум цилиндрический с железой, расположенной у проксимального его конца.

Мешок пениса железистый и вздутый в проксимальной части, затем резко сужающийся и близ препуциума вновь воронковидно расширяющийся. Саркабеллум развит очень сильно (рис. 11). Типовой вид — *Physa waterloti* Germain, 1911.

Сем. PLANORBIDAE

Род СНОАНОМФАЛУС

Подрод LAMORBIS Starobogatov, subgen. n. (грамм. род — мужской)

Раковина плоскоспиральная с небольшим числом (3—4.5) быстро нарастающих оборотов и погруженной вершиной. Поверхность раковины гладкая или с тонкой правильной осевой скульптурой. Копулятивный аппарат с цилиндрическим мешком пениса и цилиндрическим или бочонковидным препуциумом. Пенис с конхиолиновым стилетом, имеющим воронковидное основание. Простата лентовидная с неразветвленными дивертикулами (рис. 20).

Типовой вид — *Planorbis riparius* Westerlund, 1865. К этому же подроду мы относим *P. rossmaessleri* A. Schmitt, 1851.

Род AFROGYRORBIS Starobogatov, gen. n. (грамм. род — мужской)

Раковина плоская с 4—5 медленно нарастающими оборотами, слегка угловатыми по периферии. Мешок пениса и препуциум цилиндрические; второй примерно втрое шире первого. Сужения, отделяющего проксимальную часть препуциума, нет. Пенис с субтерминальным отверстием семяпровода; на конце его короткий воронковидный стилет (рис. 21). По строению половой системы близок к роду *Armiger*.

Типовой вид — *Planorbis natalensis* Krauss, 1848.

Сюда же относится, вероятно, еще ряд африканских планорбид, например *P. oasienesis* Demain, 1962 и *P. coretus* Blainville, 1826. Последний вид, впрочем, заслуживает выделения в самостоятельный подрод (аналогичный подроду *Gyraulus* в роде *Anisus*). Не исключена и возможность, что весь род и подрод, включающий *P. coretus*, должен называться *Coretus* Adanson in Bruguière, 1792 (non Gray, 1847), в связи с тем, что и родовое название *Coretus*, и видовое *Planorbis coretus* предложены для одной и той же формы, описанной Адаansonом под названием «la coret», и, следовательно, *P. coretus* должен считаться типом рода *Coretus* Adanson in Bruguière.

V. ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ СЕМЕЙСТВ И ПОДСЕМЕЙСТВ ПРЭСНОВОДНЫХ PULMONATA

Вопросы филогении *Hygrophila* в последнее время обстоятельно обсуждались в работе Харри (Harry, 1964). Особенно детально этот автор разбирает организацию мантийного комплекса и пищеварительной системы. Излагаемые ниже филогенетические построения в основном не противоречат данным Харри, однако мы считаем, что, анализируя строение половой системы, можно уточнить отдельные моменты филогении *Hygrophila*. Кроме того, представляется интересным проследить филогенетические изменения раковины в пределах этой группы.

Если проанализировать эволюцию половой системы в целом, то можно наметить важнейшую основную тенденцию — обособление мужской и женской частей паллального гонодукта. У целого ряда легочных моллюсков (*Siphonariidae*, большинства *Auriculidae* и *Stylommatophora*) эти части вовсе не обособлены или обособлены очень слабо (продольной складкой, но не перегородкой). Примерно такая же картина наблюдается у *Chiliniidae*.

В семействах *Latiidae* и *Acroloxidae* процесс обособления зашел дальше — здесь уже полностью разделена дистальная половина паллиального гонодукта. Наконец, у всех остальных представителей обсуждаемой группы паллиальный гонодукт целиком разделен на мужскую и женскую части. Железистые клетки мужской части независимо в разных группах объединяются в специальный орган — простату. Простейшая ее форма — мешок, в котором железистые клетки равномерно разбросаны по всем стенкам. Необходимость увеличения секретирующей поверхности ведет к усложнению формы этого мешка — появляются слепые выросты — дивертикулы, или стенки мешка делают складчатыми. Процесс увеличения поверхности этими двумя путями мог идти параллельно и одновременно, но все же образование дивертикулов таит в себе гораздо большие возможности увеличения поверхности (например, за счет дальнейшего их ветвления), и те группы, у которых этот путь получил резкое преобладание, можно считать высшими.

Для того чтобы разобраться во всем разнообразии строения копулятивных аппаратов у пресноводных *Pulmonata*, нужно определить тот прототип, из которого можно вывести конкретные типы, наблюдаемые у представителей разных семейств. Если мы рассмотрим строение этого органа у *Chilina* (а как мы отметили выше, этот род наиболее примитивен по строению паллиального гонодукта) и сопоставим с тем, что наблюдается у *Auriculidae*, то неизбежно придем к выводу, что прототипом копулятивного аппарата пресноводных легочных моллюсков должен считаться трубчатый penis, одетый вдвое более длинным мешком, проксимальная половина которого может обозначаться как мешок пениса, а дистальная — как препуциум. Именно такой тип копулятивного аппарата мы наблюдаем практически во всех семействах пресноводных легочных моллюсков, причем в одних случаях он свойствен всем представителям семейства, а в других — только низшим. Анализ строения копулятивного аппарата *Hygrophila* заставляет добавить к этой характеристике еще три детали. Во-первых, в проксимальной части мешка пениса между penisом и стенкой мешка легко образуются карманы — проксимальные камеры. Концентрация в их стенке железистых клеток и последующее разрастание камер приводит (независимо у разных групп) к образованию проксимальных придатков мешка пениса. Во-вторых, такие же слепые карманы и тоже с железистыми элементами имеют тенденцию образовываться и на границе мешка пениса и препуциума. В частности, такие карманы имеются у *Plesiophysa* и очень заманчиво из образований подобного типа выводить дистальные придатки мешка пениса (вроде тех, что имеются у *Ancylus* и *Ferrisia*). Наконец, в-третьих, между слоями многослойной стенки пениса и его мешка легко образуются щели. В одних случаях такие щели имеются только в стенках пениса (*Lymnaeidae*, *Biomphalaria*), в других — только в стенках мешка (*Laevapex*), однако и там, и там они не нарушают общего плана строения копулятивного аппарата. Дальнейшая эволюция может идти двумя путями (рис. 23). В одних случаях образование обширных полостей в стенке мешка создает дополнительные возможности для его выворачивания при копуляции. Отпадает надобность в самом пеннсе, и он редуцируется. Именно так можно трактовать строение копулятивного аппарата *Gundlachia* и близких родов. Естественно, что при этом и сама стенка мешка претерпевает заметные изменения. Интересно, что если высказанное предположение справедливо, то становится понятным наличие у этих родов флагеллума — образования, абсолютно не свойственного пресноводным *Pulmonata*. В самом деле, при крайней редукции пениса проксимальный придаток мешка (обычный для *Hygrophila*) оказывается открывающимся в месте впадения семяпровода в мешок пениса, т. е. превращается во флагеллум. Некоторым свидетельством в пользу такого про-

исхождения аберрантного копулятивного аппарата *Gundlachia* и близких родов служит наличие у *Hebetancylus* слепого кармана, помещающегося у места впадения семяпровода в мешок пениса (Basch, 1963). Этот карман можно рассматривать как остаток проксимальной части

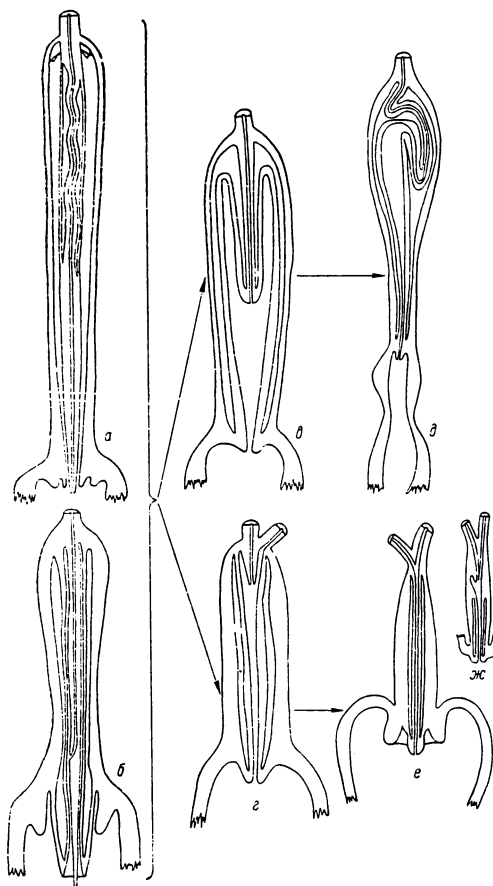


Рис. 23. Эволюция аберрантных типов копулятивного аппарата.

а — *Laerapex diaphana* (по: Hudenbick, 1964), видна полость в стенке мешка пениса; б — *Lympaea auricularia* (ориг.) — видна полость в стенке пениса; в, г — гипотетические промежуточные типы; д — *Bulinus africanus* (по: Hudenbick, 1955a); е — *Uncancylus concentricus* (по: Hudenbick, 1964) — пенис отсутствует; ж — «мешок пениса» *Hebetancylus excentricus* (по: Basch, 1963), виден слепой карман у места впадения семяпровода.

приведших к образованию такой формы, говорить пока трудно. И в развитии конической, и в развитии плоскоспиральной раковины можно наметить две противоположные тенденции. Одна ведет к замедлению нарастания поперечника оборотов, т. е. обычно к образованию раковины с большим числом оборотов (а если раковина коническая, то и к ее большей стройности). При таком изменении объем легочной полости может сохраняться (за счет ее удлинения), площадь ее дыха-

полости мешка пениса (т. е. той части, которая расположена между пенисом и стенкой мешка). Другой путь — слияние щелей в стенках мешка и пениса. Это сразу обеспечивает образовавшейся трубке необычную длину (исходно вдвое большую, чем у свободного пениса) и в связи с этим значительную подвижность. Получается ультрапенис, столь характерный для *Bulinus*. Кстати сказать, изложенный взгляд на образование ультрапениса точно соответствует тому, что было высказано Хубендиком (Hudenbick, 1955a).

Последнее, на чем мы бы хотели остановиться — это филогенетическая интерпретация эволюции раковины. Если мы возьмем за основу раковину тсго типа, что преобладает у *Auriculidae*, то ее можно охарактеризовать как яйцевидно-коническую со сравнительно небольшим завитком и крупным последним оборотом, обеспечивающим значительные размеры легочной полости. Такая раковина широко распространена в самых разных семействах пресноводных *Pulmonata*. Отличается резко от этого прототипа раковина большинства планорбид и булдинид — она плоскоспиральная, причем о причинах,

тельной поверхности — сохраняться или даже возрастая, но зато длина свободного мантийного края неизбежно окажется меньше, чем у моллюсков, имеющих те же объемы тела и легочной полости, но более быстро нарастающие обороты раковины. Естественно, что изменения такого рода свойственны моллюскам, использующим для дыхания только атмосферный воздух. Наиболее ярким примером эволюции раковины в этом направлении могут служить виды *Anisus s. str.* (*A. vortex*, *A. septemgyratus* и др.) и виды подрода *Fossulorbis* рода *Drepanotrema*.

При эволюции раковины в противоположном направлении — в сторону ускорения нарастания оборотов, — объем легочной полости остается постоянным или уменьшается, площадь дыхательной поверхности тоже проявляет тенденцию к уменьшению, но зато возрастает (при том же объеме тела) длина свободного мантийного края, в связи с чем увеличивается возможность использовать его или его дериваты (например, адаптивную жабру) для дыхания. Легочная полость в этом случае начинает играть в процессе дыхания второстепенную роль (как воздушное легкое, как физическая жабра или как водное легкое), а в дальнейшем и вовсе редуцируется. Конечной ступенью эволюции в этом направлении оказываются формы с колпачковидной раковиной. Хорошим примером такого пути может служить ряд: *Glyptophysa* — *Patelloplanorbis* — *Protancylus* — *Burnipia*. Важно отметить, что начало эволюции в этом направлении намечается уже у видов, раковина которых имеет вполне развитый завиток. В частности, почти все виды, для которых доказано наполнение легкого водой или использование его как физической жабры, имеют «малооборотную» раковину (*Lymnaea* группы *Radix*, подрод *Gyraulus* рода *Anisus*, род *Armiger*).

С развитием по пути уменьшения числа оборотов, по-видимому, может быть связана и еще одна особенность раковины ряда легочных моллюсков — гиперстрофия. Обычно гиперстрофия констатируется только для форм с конической и кубаревидной раковиной, однако, строго говоря, она есть и у многих плоскоспиральных форм. Если мы сравним диаметры соответствующих швов с двух противоположных сторон раковины, то увидим, что они, как правило, бывают неравны. Если диаметр больше с той стороны, которая соответствует завитку у левозавитых форм, то такую раковину с полным правом можно считать левозавитой, если с противоположной — то правозавитой, т. е. в данном случае гиперстрофной, поскольку тело сохраняет левую асимметрию. При таком рассмотрении оказывается, что «многооборотные» формы (большинство *Anisus s. str.*, *Planorbis*, *Fossulorbis*) имеют левозавитую раковину, а «малооборотные» (*Gyraulus*, ряд видов *Biomphalaria*, *Armiger*) — правозавитую. В некоторых случаях эта закономерность выражена плохо: так *Anisus (Anisus) vorticulus* и *Planorbis carinatus* имеют почти равные диаметры швов с обеих сторон. — но это как раз наименее «многооборотные» формы в тех группах, к которым они принадлежат. Резким отклонением от описанной закономерности являются раковины *Anisus contortus* и сходных по облику видов (например, *Drepanotrema anatinum*). Несмотря на весьма медленное нарастание оборотов и большое их число, раковина у этих видов правозавитая.

Можно предположить, что у таких видов, у которых сечение оборота принимает серповидную форму, т. е. ширина устья становится много меньше его высоты, гиперстрофию следует истолковывать иначе. В отличие от видов *Gyraulus* у *Anisus contortus* гиперстрофия раковины (измеряемая по соотношению швов) с возрастом заметно увеличивается. В связи с этим можно предполагать, что у форм с серповидным устьем небольшого смещения оборотов друг относительно друга (неизбежного при росте) достаточно для резкого увеличения гиперстрофии раковины. Такая же

картина должна была бы наблюдаться и у планорбид с инволютной раковиной, но среди них нет «многооборотных».

Если оставить пока без внимания отмеченные выше исключения, то получается, что развитие гиперстрофии свойственно только малооборотным формам. Крайние случаи такого изменения раковины наблюдаются уже исключительно у малооборотных форм (*Carinograulus*, *Choanophalus*, *Armiger*, *Acrorbis*, *Carinifex*, *Vorticifex*). Все резко гиперстрофные виды этих шести родов и подродов обитают в тех условиях, где нельзя использовать для дыхания атмосферный воздух. Можно предположить, что причиной, в результате действия которой у форм с плоскоспиральной раковиной развивается гиперстрофия, является изменение ориентировки раковины у живого моллюска. Легкое у форм с яйцевидной и конической раковиной занимает большую часть последнего оборота и прижато к его базальной стороне. У форм с плоской раковиной легкое также прижато к базальной стороне, и, следовательно, раковина под водой должна быть ориентирована базальной поверхностью вверх. При этом у форм с большим числом оборотов и длинной легочной полостью воздушный пузырь столь велик, что особенности его размещения мало сказываются, и раковина может занимать практически любое положение. У «малооборотных» форм с маленьким воздушным пузырем раковина неизбежно должна постоянно лежать горизонтально и притом так, чтобы не стеснять находящиеся слева мантийные дыхательные образования. Этим условиям удовлетворяет положение раковины устьем вперед и вершиной (точнее говоря, той стороной, которая соответствует вершине у левозавитых форм) вниз.

Подводя итог всему сказанному, можно заключить, что основные тенденции в эволюции пресноводных легочных моллюсков сводятся к следующему. В отношении половой системы — обособление мужской и женской частей паллиального гонодукта и формирование в пределах первой обособленного железистого органа — простаты, усложнение копулятивного аппарата за счет развития железистых образований и репуциального органа, а в ряде случаев возникновение аберрантных типов копулятивного аппарата — с ультрапенисом или с редуцированным пенисом. В отношении раковины — развитие «многооборотных» форм, и, напротив, развитие малооборотных форм (обычно гиперстрофных) и форм с колпачковидной раковиной. В отношении пищеварительной системы (Harro, 1964) — слияние пластинок челюсти, спрямление поперечных рядов радулы и слияние мускулатуры желудка в единый сфинктер. Наконец, в отношении мантийного комплекса — развитие дополнительных дыхательных образований (адаптивная жабра, расширенный мантийный край), а в ряде случаев и редуция легочной полости. Большинство этих тенденций легко связывается с постепенным освоением легочными моллюсками водной среды.

Естественно, что эти общие тенденции могут проявляться независимо в разных группах: одни группы далеко зашли в редукции мантийной полости и уменьшении числа оборотов раковины, другие — эволюционировали в направлении усложнения копулятивного аппарата, сохраняя раковину примитивной формы.

Поэтому при филогенетических построениях приходится учитывать различные системы органов и разные направления эволюции. Конкретно филогения пресноводных легочных моллюсков, по нашим представлениям, сводится к следующему.

Исходными для *Hygrophyla* формами следует считать моллюсков, близких по организации к *Auriculidae* и приспособленных к амфибиотическому образу жизни и дыханию атмосферным воздухом. Первой ветвью, обособившейся от основного ствола *Hygrophila*, являются *Chiliniidae*, сохранившие много общих черт с аурикулидами (Harro, 1964). Несколько

позже обособилась другая ветвь, характеризующаяся рядом примитивных особенностей строения половой и пищеварительной систем (неполное разделение паллиального гонодукта, строение радулы). Два семейства, образующие эту ветвь, несомненно родственны, но в то же время отражают резко разные этапы эволюции. Если *Latiidae* сохраняют развитую легочную полость, примитивную форму почки и копулятивного аппарата и спиральнозавитую раковину, то у *Acroloxidae* раковина колпачковидная, легочная полость редуцирована, а почка в связи с этим значительно усложнена. Копулятивный аппарат *Acroloxidae* также несколько усложнен за счет железистого придатка.

После отделения этих двух ветвей основной ствол делится на три слабо разграниченные ветви. Первая дает дексиотропные формы с мешковидной простатой (к которой иногда добавляются иные образования того же назначения) и сравнительно простым копулятивным аппаратом. У представителей этой ветви отсутствует адаптивная жабра; ряды радулы спрямлены, а мускулатура желудка состоит из двух долей. В то же время в отношении степени редукции раковины два входящих сюда семейства резко различны: у *Lymnaeidae* сохраняется спиральнозавитая раковина, а у *Lancidae* она становится колпачковидной. Дальше зашли *Lancidae* и в отношении развития простаты. Вторую ветвь образует всего одно семейство *Rhodacmeidae*. Это лейотропные формы с мешковидной простатой, но уже с колпачковидной раковиной и со своеобразной формой радулярных зубов. При этом интересно, что поперечный ряд зубов сохраняет примитивную л-образную форму.

Третья ветвь образована лейотропными формами с лентовидной или кистевидной простатой, состоящей из трубчатых дивертикулов и с желудочной мускулатурой, слитой в сфинктер. Это — наиболее разнообразная и обширная ветвь *Hygrophila*. Примитивным ее членом следует считать семейство *Physidae*, у представителей которого сохраняются характерные для низших *Hygrophila* положение гонады и форма поперечного ряда зубов радулы. Адаптивной жабры у них нет, но ее часто заменяет расширенный и заходящий на раковину мантийный край. Трудно сказать, какое из двух подсемейств этого семейства более примитивно, но можно предположить, что таковым следует считать *Aplexinae*, поскольку у его представителей железистые образования в копулятивном аппарате еще диффузны. Помимо примитивных черт, физиды имеют и ряд черт специализации, хорошо подчеркнутых Харри и Хубендиком (Harry a. Hubendick, 1964) при выделении этой группы в отдельное надсемейство (строение челюсти, мускулатура стенки легочной полости).

Низшие представители семейства *Bulinidae* по раковине мало отличимы от физид, но в анатомическом строении у них гораздо меньше примитивных черт. В частности, у них, как и у близких к ним *Planorbidae*, хорошо развита адаптивная жабра, гонада смещена в вершину внутренностного мешка, значительно усложнены простата и копулятивный аппарат. Поперечный ряд зубов радулы в обеих группах спрямлен. Наконец, в обоих семействах особенно часто наблюдается колпачковидная форма раковины. Несмотря на близость этих двух семейств, их несомненное происхождение от общего предка и значительный параллелизм эволюции, все же общие тенденции в эволюции проявляются в развитии этих семейств по-разному, что уже обсуждалось нами ранее (Старобогатов, 1958). На филогенетических взаимоотношениях подсемейств внутри *Bulinidae* и *Planorbidae* мы останавливаться не будем, поскольку подробный анализ дан в названной выше работе, и скажем несколько слов лишь о группах, обычно объединяемых в семейство *Ancylidae*. На наш взгляд, *Gundlachiinae* и *Laevapicinae* не могут быть связаны с *Ancylus*. Эти подсемейства вместе с *Bulininae* образуют особую группу булинид, отклоняю-

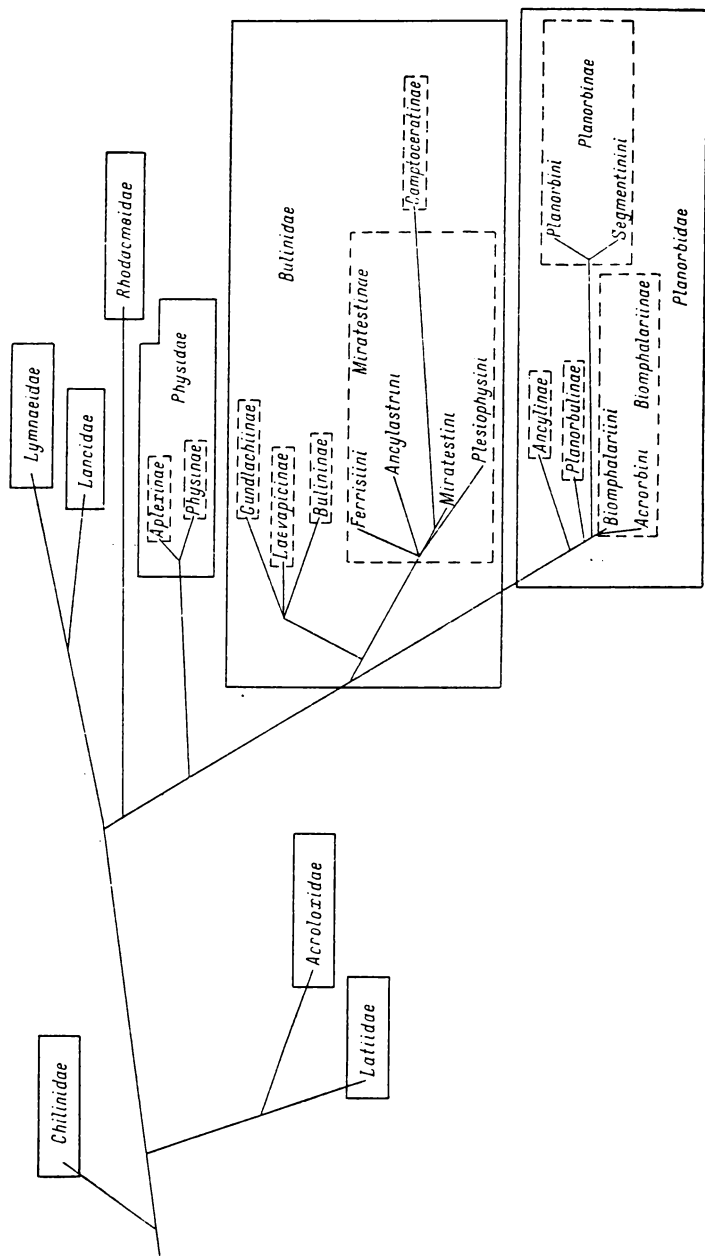


Рис. 24. Схема филогенетических взаимоотношений семейств, подсемейств и триб *Hygroplitu*.

щущая от основного направления развития семейства. По строению копулятивного аппарата наиболее примитивным членом этой группы следует считать *Laevapex*, однако по остальным анатомическим особенностям и характеру раковины этот род эволюционировал гораздо дальше, чем, например, *Bulinus*. Все это заставляет выводить подсемейство *Bulininae* из таких предковых форм, у которых копулятивный аппарат был сходен с *Laevapex*, а раковина еще оставалась физиодной. Гораздо легче связать с родом *Laevapex* или его непосредственными предками подсемейство *Gundlachiinae*. Что касается подсемейства *Ancylinae*, то оно принадлежит к семейству *Planorbidae* и может быть выведено из форм, близких к подсемейству *Biomphalariinae*. Большинство своеобразных черт, свойственных *Ancylus*, объясняется далеко зашедшей эволюцией в направлении укорочения внутренностного мешка и раковины.

Изложенные филогенетические представления изображены на рис. 24.

ЛИТЕРАТУРА

- Жарпыльская Г. И. 1965. Новые меловые гастроподы из озерных отложений Южной и Восточной Ферганы. В сб.: Меловые континентальные отложения Ферганы. Изд. АН СССР, М.—Л.: 140—148.
- Старобогатов И. И. 1958. Система и филогения *Planorbidae* (*Gastropoda Pulmonata*). Бюлл. Моск. общ. испыт. прир., 63, 6: 37—53.
- Andr e E. 1893. Contribution a l'anatomie et a la physiologie des *Ancylus lacustris* et *fluviatilis*. Rev. Suisse Zool., 1: 427—461.
- Baker H. B. 1925. Anatomy of *Lanc.* a limpet-like lymnaeid mollusk. Proc. Calif. Acad. Sci., ser. 4, v. 14: 143—168.
- Baker H. B. 1956. Family names in *Pulmonata*. Nautilus, 69: 128—139.
- Basch P. F. 1959. The anatomy of *Laevapex fuscus* a fresh-water limpet (*Gastropoda Pulmonata*). Misc. Publ. Mus Zool. Univ. Michigan, 108: 1—56.
- Basch P. F. 1960. Anatomy of *Rhodacmea cahawbensis* Walker, 1917, a river limpet from Alabama. Nautilus, 73: 89—95.
- Basch P. F. 1962. Radulae of north american ancylid snails. II. Subfamily *Neoplanorbidae*. Nautilus, 75: 145—149.
- Basch P. F. 1963. A review of the recent freshwater limpet snails of North America (*Mollusca Pulmonata*). Bull. Mus. Compar. Zool. Harvard Coll., 129, 8: 399—461.
- Brown D. S. 1961. A description of *Burnupia* sp. cf. *caffra* Krauss (*Gastropoda Ancylidae*) from Ethiopia. Ann. Mag. Nat. Hist., 13 ser., 14, 42: 377—382.
- Harry H. W. 1964. The anatomy of *Chilina fluctuosa* Gray reexamined with prolegomena on the phylogeny of the higher limnic Basommatophora (*Gastropoda Pulmonata*). Malacologia, v. 1, № 3: 355—385.
- Harry H. W. a. B. Hubendick. 1964. The freshwater pulmonate Mollusca of Puerto Rico. G teb. kungl. Vetensk.-och vitterhets-samh. Handl. F. 6, ser. B, B. 9, № 5. Medd. G teb. Mus. Zool. Avdel., 136: 1—177.
- Hoff C. C. 1940. Anatomy of the ancylid snail *Ferrisia tarda* (Say). Trans. Amer. Microscop. Soc., 59: 224—242.
- Hubendick B. 1955a. Phylogeny in the *Planorbidae*. Trans. Zool. Soc. London, 28, 6: 453—542.
- Hubendick B. 1955b. The anatomy of *Gastropoda* Percy Sladen Trust Expedition to Lake Titicaca. Rep. № 18 Trans. Linn. Soc. London, ser. 3, v. 1, № 3: 309—327.
- Hubendick B. 1960. The *Ancylidae* of Lake Ochrid and their bearing an intralacustrine speciation. Proc. Zool. Soc. London, 133, 3—4: 497—529.
- Hubendick B. 1962. Studies on *Aeroloxus*. G teb. Kungl. Vetensk.-och vitterhets-samh. Handl. F. 6, ser. B, B. 9, № 2. Medd. G teb. Mus. Zool. Avdel., 133: 1—68.
- Hubendick B. 1964. Studies on *Ancylidae*. The subgroups. G teb. kungl. vetensk.-och vitterhets-samh. Handl., F. 6, ser. B, B. 9, № 6, Medd. G teb. Mus. Zool. Avdel., 137: 1—72.
- Lacaze-Duthiers H. 1899. Des organes de la reproduction de l'*Ancylus fluviatilis*. Arch. Zool. Exp. et G n., 7: 33—120.
- Mandahl-Barth G. 1957. Intermediate hosts of *Schistosoma*. African *Biomphalaria* and *Bulinus*. I. Bull. Org. mond. Sante, 16: 1103—1163.
- Marcus E. a. Marcus E. 1962. On *Uncancylus ticagus*. Bol. fac. fil. cien. letr. univ. S. Paulo, Zoologia, 24: 217—254.
- Mirilli M. 1960. Morfologia, biologia e posizione sistemtica di *Watsonula wau-tieri* n. g. n. s. (*Basommatophora Ancylidae*). Mem. Ist. Ital. Idrobiol., 12: 121—162.

- Paraense W. L. 1958. The genera *Australorbis*, *Tropicorbis*, *Biomphalaria*, *Platy-taphius* and *Taphius* (*Pulmonata Planorbidae*). Rev. Brasil. Biol., 18, 1 : 65—80.
- Paraense W. L. a. N. Deslandes. 1956a. Observations on *Australorbis janeirensis* (Clessin, 1884). Rev. Brasil. Biol., 16, 1 : 81—102.
- Paraense W. L. a. N. Deslandes. 1956b. *Australorbis inflexus* sp. n. from Brazil (*Pulmonata Planorbidae*). Rev. Brasil. Biol., 16, 2 : 149—158.
- Paraense W. L. a. N. Deslandes. 1956c. Diagnostic characters of the Brazilian species of *Australorbis* (*Pulmonata Planorbidae*). Rev. Brasil. Biol., 16, 3 : 281—286.
- Paraense W. L. a. N. Deslandes. 1957a. A redescription of *Taphius andecolus* (Orbigny, 1835) (*Pulmonata Planorbidae*). Rev. Brasil. Biol., 17, 2 : 235—243.
- Paraense W. L. a. N. Deslandes. 1957b. *Biomphalaria boissyi* synonyme probable de *Taphius nigricans*. Ann. de parasitol. humaine et comparée, 32, 5—6 : 482—490.
- Paraense W. L. a. N. Deslandes. 1957c. The type species of the genus *Tropicorbis* (*Pulmonata Planorbidae*). Rev. Brasil. Biol., 17, 4 : 427—434.
- Paraense W. L. a. N. Deslandes. 1958a. Observations on *Taphius havanensis* (*Pulmonata Planorbidae*). Rev. Brasil. Biol., 18, 1 : 87—91.
- Paraense W. L. a. N. Deslandes. 1958b. Another Brazilian species of *Taphius* (*Pulmonata Planorbidae*). Rev. Brasil. Biol., 18, 2 : 209—217.
- Paraense W. L. a. N. Deslandes. 1958c. *Taphius pronus* (Martens, 1873) (*Pulmonata Planorbidae*). Rev. Brasil. Biol., 18, 4 : 367—373.
- Paraense W. L. a. N. Deslandes. 1962a. *Australorbis albicans* (*Planorbidae*). Nautilus, 75, 4 : 156—161.
- Paraense W. L. a. N. Deslandes. 1962b. *Australorbis intermedius* sp. n. from Brazil. (*Pulmonata Planorbidae*). Rev. Brasil. Biol., 22, 4 : 343—350.
- Paraense W. L. a. H. N. Ibañez. 1964. *Australorbis helophilus* (*Pulmonata Planorbidae*). Rev. Brasil. Biol., 24, 3 : 249—258.
- Ranson G. et G. Cherbonnier. 1951. Note sur *Physa waterloti* Germain (*Moll. Gaster.*). Bull. Mus. nat. Hist. nat., 2-e ser., t. 23, № 4 : 390—395.
- Sharp B. 1883. On the anatomy of *Ancylus fluviatilis* O. F. Müller and *Ancylus lacustris* Geoffroy. Proc. Acad. Nat. Sci. Philad., 35 : 214—240.
- Taylor D. W. a. N. F. Sohl 1962. An outline of gastropod classification. Malacologia, 1, 1 : 7—32.
- Thiele J. 1931. Handbuch der Systematische Weichtierkunde. Jena : 1—778.
- Wenz W. u. A. Zilch 1959. *Euthyneura*. In: Handbuch der Paläozoologie, herausg. v. O.-H. Schindewolf, B. 6, *Gastropoda*, t. 2, Berlin : 1—1434.
- Wright C. A. 1963. The freshwater gastropod Mollusca of Angola. Bull. British Mus. (nat. hist.), Zoology, 10, 8 : 449—528.
- Yu Wen. 1965. New materials of fresh-water *Gastropoda* from the upper part of the Yuanchu-chun, Yuanchu, Shansi. Acta Paleont. Sinica, 13, 1 : 29—56.
-