

<https://doi.org/10.24866/1560-8425/2025-28-2/246-278>

Георгий Филиппович Герстфельд (1827–1862), исследователь фауны Сибири и Дальнего Востока России

Т.Я. Ситникова¹, Л.А. Прозорова²

¹*Лимнологический институт СО РАН, Иркутск 664033, Россия*

e-mail: sit@lin.irk.ru

<https://orcid.org/0000-0002-3278-6111>

²*Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии*

ДВО РАН, Владивосток 600022, Россия

e-mail: lprozorova@mail.ru

<https://orcid.org/0000-0003-2174-815X>

Приведены биографические сведения о российском зоологе, исследователе и путешественнике Г. Герстфельде, описавшем новые таксоны брюхоногих моллюсков из бассейнов оз. Байкал и р. Амур. Основная синонимия, диагнозы, иллюстрации раковин, дополненные сведения о распространении, а также данные о кариотипах и нуклеотидных последовательностях приведены для описанных Герстфельдом рода *Choanomphalus* Gerstfeldt, 1850 (Planorbidae) и 9 видов 8 семейств (Baicaliidae, Benedictiidae, Bithyniidae, Viviparidae, Semisulcospiridae, Valvatidae, Planorbidae, Acroloxidae). Перечислены таксоны, названные в честь Г.Ф. Герстфельда.

Ключевые слова: биография, история малакологии, Г.Ф. Герстфельд, гастроподы, типовые экземпляры, изменчивость раковины.

George Philippovich Gerstfeldt (1827–1862), researcher of the fauna of Siberia and the Russian Far East

Tatiana Ya. Sitnikova¹, Larisa A. Prozorova²

Limnological Institute, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences,

Irkutsk 664033, Russia

e-mail: sit@lin.irk.ru

<https://orcid.org/0000-0002-3278-6111>

*Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity,
Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok 600022, Russia*

e-mail: lprozorova@mail.ru

<https://orcid.org/0000-0003-2174-815X>

We present the biographic details for G. von Gerstfeldt, a Russian zoologist, researcher, and traveler who revealed and described the new gastropod taxa of the Lake Baikal and the Amur River basins. We provide the main synonymy, diagnoses, shell images, updated information on distribution, karyotypes, and nucleotide sequences data for the genus *Choanomphalus* Gerstfeldt, 1850 (Planorbidae) described by Gerstfeldt and 9 species of 8 families (Baicaliidae, Benedictiidae, Bithyniidae, Viviparidae, Semisulcospiridae, Valvatidae, Planorbidae, Acroloxidae). The taxa named in Gerstfeldt's honor are listed.

Key words: biography, history of malacology, G. von Gerstfeldt, gastropods, type specimens, shell variability.

Георгий Филиппович Герстфельд (Georg Nicolai Philipp von Gerstfeldt) (рис. 1) родился 6 ноября 1827 г. в г. Пярну (Pernau (Pärnu), Pärnumaa) в Эстонии, относимой в те годы к Лифляндии. Его родителями были Иоганн Филипп Герстфельд (Johann Philipp Gerstfeldt, 1792–1872) и Августа Маргарэт Альбертина Нозе (Auguste Margarethe Albertina Nose, 1802–1871), оба происходили из обычных недворянских семей, не наделенных землей с крестьянами [BBLD, 2025]. Однако дядя Георгия Филипповича, младший брат отца – Эдуард Иванович Герстфельд (Eduard Heinrich von Gerstfeldt, 1798–1878) построил в Российской империи блестящую карьеру, стал крупным государственным деятелем – инженер-генералом, сенатором, членом Государственного Совета и помимо прочих наград заслужил потомственное дворянство с фамильным гербом (<https://gerbovnik.ru/arms/4434.html>). Его племянник Георгий Филиппович также получил дворянский титул. С тех времен возник русифицированный вариант фамилии без буквы «т» на конце, который иногда не соблюдался при написании фамилии Георгия Филипповича.

Сведений о биографии Георгия Филипповича Герстфельда немного. Известно, что он с успехом окончил университет в г. Тарту (Dorpat). В обзоре, посвященном деятельности университета за 1802–1865 гг., о Г. Герстфельде написано наряду с известным зоологом, малакологом, этнографом, действительным членом Императорской Петербургской академии наук Леопольдом Ивановичем Шренком [von Mattiesen, 1866]. Отметим, что фамилия Г.Ф. Герстфельда упомянута в списке сборщиков коллекции моллюсков Л.И. Шренка, хранящейся в фондах Зоологического института РАН [Лутаенко, 2016].

После окончания Дерптского университета Г.Ф. Герстфельд продолжил образование в Вене, Париже и Берлине [BBLD, 2025], и в 1853 г. он получил степень



Рис. 1. Г.Ф. Герстфельд (1827–1862) (источник: <https://ajapak.ee/photo>).

Fig. 1. Georg von Gerstfeldt (1827–1862) (source: <https://ajapak.ee/photo>).

магистра по специальности «зоология». Его магистерская работа была посвящена ротовому аппарату сосущих насекомых и опубликована в отдельном издании [Gerstfeldt, 1853].

Остепенённый Г.Ф. Герстфельд прибывает в Сибирь, где служит чиновником по особым поручениям при генерал-губернаторе и командующем войсками Восточной Сибири Н.Н. Муравьеве-Амурском (1808–1881), и участвует в двух Амурских экспедициях («Муравьевских сплавах») по учреждению Амурского края в составе Российской империи. Во время этих путешествий молодого естествоиспытателя особенно привлекали этнический состав, наречия, обычаи и верования местного населения. Г.Ф. Герстфельд [1857, с. 292] писал: «...*реку Амур ... от соединения Шилки и Аргуни до ... устья в Татарском заливе ... я в два последовательных года (1854 и 1855) объездил во всю длину, и о прибрежных жителях которой я хочу сообщить*». Г. Герстфельд планировал опубликовать несколько заметок, поэтому в конце цитируемой статьи [1857, с. 322] написано: «*Продолжения в следующих книжках*». И заметки о бурятском народе увидели свет в знаменитом «Путешествии на Амур» [Маак, 1859, с. 8–18], о чем Р.К. Маак упомянул: «*Г. Герстфельд, успевший уже в 1854 г., во время первого своего путешествия по Забайкальской области, ближе ознакомиться с бурятами, передал мне свои заметки об этом народе, которые здесь и привожу*» [Маак, 1859, с. 8]. Р.К. Маак (Richard Otto Maack, 1825–1886), служил старшим учителем в Иркутской мужской гимназии, и руководил экспедицией на Амур в 1855 г., финансируемой Сибирским отделом Императорского Русского географического общества (ИРГО).

Обладающий всесторонними знаниями и умениями, Г.Ф. Герстфельд стал незаменимым спутником Р.К. Маака в его экспедиции. Он занимался сбором ракообразных, моллюсков и червей, о чём Р.К. Маак с благодарностью написал в предисловии к Амурской монографии [Маак, 1859, с. VIII]. Помимо научных обязанностей, Г.Ф. Герстфельд выполнял очень важную функцию по жизнеобеспечению экспедиционного отряда. В интервью Дмитрию Макухину, журналисту из Благовещенска, приехавшему в С.-Петербург в 1886 г., Р.К. Маак рассказывал:

«Участник нашей экспедиции магистр Герстфельд был поваром от Бога и приготавливал для нас всякие кулинарные изыски. Казалось бы, ну что особенного можно сварить из простого пшена и овощей? А он готовил нам «царскую» похлебку. Отварит тушку дикого гуся, вынет ее из котла, потом добавит туда пшенную крупу и, поочередно, мелконарезанные морковь и картошку. Разольет по мискам, приправит зеленым лучком, добавит нарубленной гусятины и – пожалуйста кушать, господа! Ей-же-ей, в ресторане «Славянский базар», что в Москве на Никольской, я такого не едал! На завтра магистр готовит нам похлебку по-суворовски, послезавтра – похлебку по-спартански, а потом – похлебку старомосковскую... Говорим ему: «Надоели твои похлебки, ухи желаем. Наловим рыбы, и он начинает священнодействовать у костра. Сначала у него в котел с подсоленной

водой идет рыба мелочь – чебаки, пескари и гольяны, а также головы, плавники и кости крупной рыбы. Полчаса покипит бульон, он всю рыбу из него выбрасывает и закладывает головки лука и среднюю рыбу. Как только толстолобик с верхоглядом сварятся, он их выбрасывает. Добавляет крупно нарезанный картофель, а еще через четверть часа – куски тайменя или калуги. Все это сдабривает лавровым листом, перцем-горошком и корневой петрушкой. Снимает котел с огня, дает ухе немного остыть и бросает в нее измельченный укроп, зелень петрушки и лука. В конце варки вливает в уху стакан водки. А в конце концов берет из костра горячую головешку и тушит ее в ухе. Едим и добавочной порции просим – Маак от удовольствия даже зажмурил глаза.»

Гончаров [2018, с. 61]

Весь материал, собранный во время совместных путешествиях с Р.К. Мааком по Сибири и Амурскому краю, Г.Ф. Герстфельд обработал в Зоологическом музее Императорской Академии наук (С.-Петербург), где работал консерватором без жалования непродолжительное время [Штраух, 1856]. Г.Ф. Герстфельд подготовил и опубликовал статьи о планариях, пиявках, волосатиках, олигохетах, многоножках и ракообразных [Gerstfeldt, 1858] и моллюсках [Gerstfeldt, 1859a], выделив и описав целый ряд новых таксонов. Кроме того, он исследовал музейный материал по речным ракам Европы и опубликовал заметки об известных видах [Gerstfeldt, 1859b].

Что касается моллюсков, то Г.Ф. Герстфельд [Gerstfeldt, 1859a] (рис. 2) приводит подробные сведения о 79 видах гастропод и бивальвий Сибири и Амура и описания новых для науки одного рода и девяти видов пресноводных брюхоногих моллюсков, иллюстрированные сведения о которых приведены ниже (рис. 3–16).

Р.К. Маак [1859] пишет, «что статья магистра Герстфельда, в которой сведены важнейшие данные о распространении северо-азиатских моллюсков, весьма важна по отношению к географии всей северо-восточной Азии». В свою монографию Р.К. Маак включает краткие выдержки из работы Г.Ф. Герстфельда [Gerstfeldt, 1859a], находящейся еще в печати, и вышедшей в сентябре 1859 г. Точную дату опубликования монографии Р.К. Маака мы не нашли, однако известно, что она была подписана к печати 30 января 1859 г., это на полгода позднее представления статьи Г.Ф. Герстфельда (25 июня 1858 г.). Р.К. Маак приводит заметки о найденных видах на латинском и русском языках и зоогеографический анализ: «Итак, в числе видов, водящихся в собственно так называемой Сибири, нет и четверти таких, которые бы не были в то же время и европейскими; из числа же неевропейских видов большая часть исключительно свойственна так называемой Сибири» [Маак, 1859, приложения, с. 209–210].

После завершения исследований животных в Зоомузее Г.Ф. Герстфельд вернулся в Прибалтику, преподавал в г. Митау, работал старшим преподавателем и

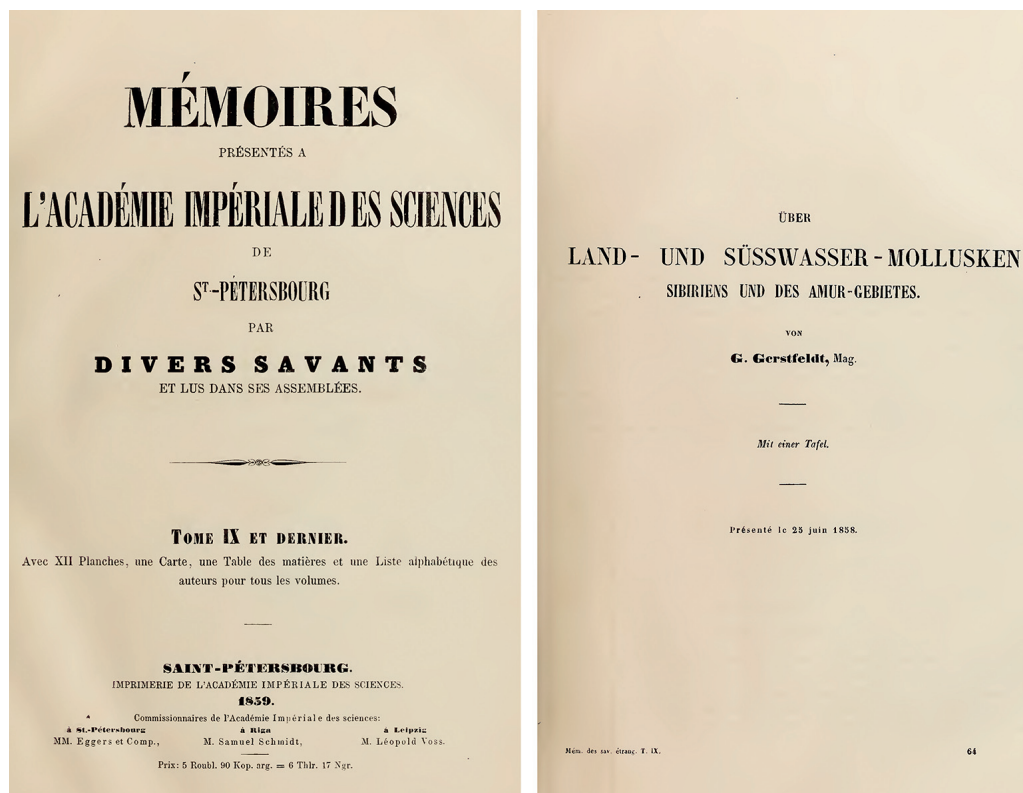


Рис. 2. Титульный лист статьи Г.Ф. Герстфельда [Gerstfeldt, 1859a] о наземных и пресноводных моллюсках Сибири и Амурского края.

Fig. 2. Title page of the article by G.F. Gerstfeldt [1859a] on the land and freshwater mollusks of Siberia and the Amur region.

затем директором Рижской гимназии. С 1861 по 1862 гг. выполнял обязанности секретаря Рижского общества естествоиспытателей. Умер Г.Ф. Герстфельд молодым, в возрасте 35 лет, и похоронен в г. Рига [BBLD, 2025]. Последняя статья Г.Ф. Герстфельда [Gerstfeldt, 1860] посвящена развитию торговли в Амурском крае («Амурляндии»).

Несмотря на короткий жизненный путь, Георгий Филиппович Герстфельд успел внести огромный вклад в изучение фаунистического состава и распространения беспозвоночных Сибири и Амурском крае. Кроме новых таксонов брюхоногих водных и наземных моллюсков [Gerstfeldt, 1859a], он описал два вида плоских червей, пять видов амфипод, по одному виду изопод и малощетинковых червей, а также привел подробный обзор найденных видов беспозвоночных [Gerstfeldt, 1858]. Неудивительно, что в честь Г.Ф. Герстфельда были названы видовые и родовые таксоны в некоторых из перечисленных групп животных.

Список таксонов, названных в честь Г.Ф. Герстфельда

Брюхоногие моллюски (Gastropoda)

Acroloxidae: *Gerstfeldtiancylus* Starobogatov, 1989; *Gerstfeldtiancylus gerstfeldti* Starobogatov, 1989

Baicaliidae: *Gerstfeldtia* Clessin, 1880

Planorbidae: *Choanomphalus gerstfeldti* Lindholm, 1909

Carychiidae: *Carychium gerstfeldti* Schlessch, 1938[syn. of *C. sibiricum* (Westerlund, 1897)]

Helicodontidae: *Chilanodon gerstfeldti* (W. Dybowski, 1901)

Турбеллярии (Turbellaria: Platyhelminthes)

Dendrocoelidae: *Gerstfeldtia* Sabussow, 1911 (suppressed, syn.: *Baikalobia* Kenk, 1930)

Ракообразные (Crustacea: Amphipoda)

Pallaseidae: *Pallasea cancellus gerstfeldti* (Dybowski, 1874)

Ниже приведены сведения о девяти видах пресноводных гастропод, описанных Г.Ф. Герстфельдом. Система надвидовых таксонов приведена в соответствии с данными сайта MolluscaBase, за исключением надсемейства Viviparoidea, система которых приведена по результатам недавних молекулярно-филогенетических исследований восточноазиатских живородок [Hirano et al., 2019].

Подкласс **CAENOGASTROPODA** Cox, 1960

Отряд **LITTORINIMORPHA** Golikov et Starobogatov, 1975

Надсемейство **TRUNCATELLOIDEA** J. E. Gray, 1840

Семейство **Baicaliidae** Fisher, 1885

Род *Eubaicalia* Lindholm, 1924

Типовой вид. *Hydrobia angarensis* Gerstfeldt, 1859, по первоначальному обозначению.

Eubaicalia angarensis (Gerstfeldt, 1859)

Рис. 3

Fig. 3

Hydrobia angarensis Gerstfeldt, 1859a, s. 511, figs. 12, 13.

Bithynia angarensis (Gerstfeldt, 1859): Bourguignat, 1861b (1860b), p. 536, pl. 24, figs. 18, 19; Bourguignat, 1862b, p. 14, pl. 7, figs. 18, 19.

Leucosia angarensis (Gerstfeldt, 1859) (part.): Dybowski, 1875, p. 42, tab. 4, figs. 5–8, 11–17; tab. 6, fig. 4; Westerlund, 1877, p. 97.

Baicalia angarensis (Gerstfeldt, 1859): Crosse, Fischer, 1879, p. 153, pl. 4, fig. 2.

Baikalia (*Liobaicalia*) *angarensis* (Gerstfeldt, 1859): Westerlund, 1886, p. 24.

Baicalia (*Baikalia*) *angarensis* (Gerstfeldt, 1859): Lindholm, 1909, p. 46; Kobelt, 1910, p. 47, fig. 2371; Thiele, 1931, p. 157.

Baicalia (Eubaicalia) angarensis (Gerstfeldt, 1859): Lindholm, 1924, p. 223; Кожов, 1931, с. 70; Кожов, 1936, с. 57, табл. 3, рис. 16, 17, 57; Жадин, 1952, с. 264.

Maakia (Eubaicalia) angarensis (Gerstfeldt, 1859): Ситникова, 1991, с. 288; Starobogatov, Sitnikova, 1998, p. 408; Ситникова и др., 2004, с. 951; Старобогатов и др., 2004, с. 291, табл. 113, 1; Vinarski, Kantor, 2016, p. 190.

Maakia angarensis (Gerstfeldt, 1859): Кантор, Сысоев, 2005, p. 68; Kantor et al., 2010: 26.

Maakia (Eubaicalia) herderiana (Lindholm, 1909): Sitnikova, Maximova, 2016, p. 268 (smooth-morphotype, part.).

Типовой материал. Из 2 синтипов, хранящихся в коллекции ЗИН РАН (г. С.-Петербург) под № 10 с оригинальной этикеткой: «*Hydrobia angarensis* Gerstfeldt, Infl. Angara & lac. Baikal, Мааск», один обозначен лектотипом и другой – паралектотипом (рис. 3) [Ситникова Т.Я., данное сообщение].

Типовое местонахождение. Р. Ангара в окрестностях г. Иркутска, оз. Байкал, у Шаманского камня, зал. Култук [Мааск, 1859; Gerstfeldt, 1859a].

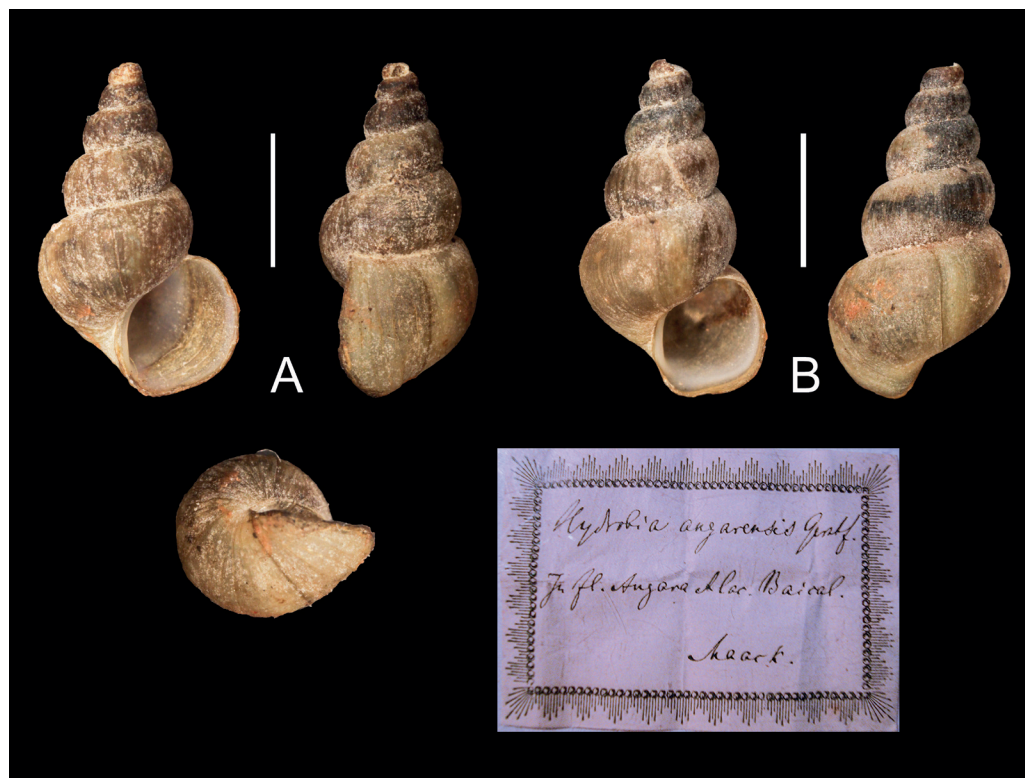


Рис. 3. Типовые экземпляры *Eubaicalia angarensis* с оригинальной этикеткой. А – лектотип; В – паралектотип. Масштаб 3 мм.

Fig. 3. Type specimens of *Eubaicalia angarensis* with original label. А – the lectotype; В – the paralectotype. Scale 3 mm.

Д и а г н о з. Раковина стройно-коническая, зеленого, зелено-коричневого или коричневого цвета, при 5.0–6.0 оборотах высота раковины составляет 7–9 мм, чаще меньше из-за разрушенной вершины; обороты выпуклые, гладкие, иногда верхние обороты со слабо выраженными поперечными складками, шов глубокий. Устье широко-яйцевидное, с ясным углом на базальном крае, колумеллярный край прямой, слегка утолщен, с базальной стороны внешний край плавно расширен книзу. Крышечка немного меньше размеров устья, глубоко втягивается ногой.

Р а з м е р ы. Лектотип: SH (высота раковины) = 7.6 мм; SW (ширина раковины) = 4.5 мм; AH (высота устья) = 3.2 мм, AW (ширина устья) = 2.8 мм; WN = 5.5. Раковины с литорали у м. Березовый, глубина 3 м, каменистый грунт: SH = 6.2–7.2 мм, SW = 3.4–4.2 мм, AH = 2.3–3.1 мм, AW = 1.7–2.3 мм, NW = 3.5–6.0 [Maximova, Sitnikova, 2006].

З а м е ч а н и я. В южном Байкале и в истоке р. Ангара встречается совместно с особями *E. herderiana* (Lindholm, 1909), раковина которых отличается наличием скульптуры [Sitnikova, 2019, fig. 10A, B] и иногда принимается в качестве ребристого эко-морфотипа *E. angarensis* [Sitnikova, Maximova, 2016]. Для *E. herderiana* известны: диплоидное число хромосом ($2n=28$) [Побережный, 1986], нуклеотидные последовательности гена COI мт ДНК [Fazalova et al., 2010] и полный митохондриальный геном [Peretolchina et al, 2019].

Р а с п р о с т р а н е н и е. Река Ангара (исток), оз. Байкал – южная и средняя котловины (вдоль западного побережья до б. Ая), обитает на скальных, валунных и каменистых грунтах на глубинах от 1.5 до 8 м [Кожов, 1936; Sitnikova, Maximova, 2016].

Семейство **Benedictiidae** Clessin, 1880

Род *Benedictia* W. Dybowski, 1875

Т и п о в о й в и д. *Paludina baicalensis* Gerstfeldt, 1859, по первоначальному обозначению.

Подрод *Benedictia* W. Dybowski, 1875

Benedictia (Benedictia) baicalensis (Gerstfeldt, 1859)

Рис. 4

Fig. 4

Paludina baicalensis Gerstfeldt, 1859a, s. 6, fig. 8.

Vivipara baicalensis (Gerstfeldt, 1859): Bourguignat, 1861b (1860b), p. 534, pl. 24, fig. 10; Bourguignat, 1862b, p. 11, pl. 1, fig. 10.

Benedictia baicalensis (Gerstfeldt, 1859): W. Dybowski, 1875, p. 23, tab. 1, figs. 9–17; tab. 8, figs. 5, 6; Westerlund, 1877, p. 94; Crosse, Fischer, 1879: 148, pl. 4, fig. 1; Westerlund, 1886, p. 59; Lindholm, 1909, p. 35; Kobelt, 1910, p. 42, fig. 2464.65; Starostin, 1926, p. 17; Дзубан, Матеекин, 1986, с. 1263 (part.).

Benedictia (Baicalocochlea) baicalensis (Gerstfeldt, 1859): Lindholm, 1927, p. 178; Кожов, 1928, с. 81; Thiele, 1931, p. 144, fig. 116; Бекман, Старобогатов, 1975, с. 99; Ситникова, 1987, с. 1469, рис. 4, 5, 6; Sitnikova, 1995, p. 87, fig. 10E, F; Ситникова и др., 2004, с. 944; Кантор, Сысоев, 2005, с. 96; Kantor et al., 2010, с. 61; Vinarski, Kantor, 2016, с. 257.

Benedictia lindholmi Kozhov, 1929: Кожов, 1929, с. 300; Кожов, 1931, с. 66; Жадин, 1933, с. 154, рис. 133.

Benedictia (Benedictia) baicalensis (Gerstfeldt, 1859): Кожов, 1931, с. 70; Кожов, 1936, с. 39, табл. 1, рис. 1–7; табл. 11, рис. 3–6; Жадин, 1952, с. 241–242, рис. 177.

Типовой материал. Неотип (рис. 4) под № 167 хранится в коллекции ЗИН РАН (г. С.-Петербург) [Ситникова, 1987].

Типовое местонахождение. Южная оконечность оз. Байкал, Култук, у Шаманского камня [Маак, 1859]. Местонахождение неотипа – зал. Култук [Ситникова, 1987].

Диагноз. Раковина прижато-коническая, средних размеров, до 20 мм в высоту при 3.5–4.0 оборотах (редко крупнее), гладкая, зеленая или зеленовато-серая, иногда коричневая. Обороты ступенчатые, увеличиваются медленно, неравномерно, разделены глубоким швом. Устье овально-округлое с удлинненной париетальной стенкой, прямым колумеллярным краем и прямым или острым парието-палатальным углом. Пупок отсутствует. Крышечка непрозрачная, средней толщины, немного меньше размеров устья.

Размеры раковины. Г.Ф. Герстфельд [Gerstfeldt, 1859a] и Р.К. Маак [1859] приводят размеры одного крупного экземпляра: SH = 16 мм и SW = 12 мм. Размер неотипа: SH = 16.0 мм, SW = 12.4 мм, AH = 9.9 мм, AW = 7.2 мм, WN = (3.5)



Рис. 4. Неотип *Benedictia baicalensis*. Масштаб 5 мм.

Fig. 4. The neotype of *Benedictia baicalensis*. Scale 5 mm.

[Ситникова, 1987]. Размеры раковины улиток из южной котловины озера (сред. знач. \pm ст. откл. (мин. – макс.)) ($n=25$): SH = 19.2 ± 2.0 (12.0–24.0) мм; SW = 16.1 ± 2.0 (12.5–20.0) мм; AH = 11.2 ± 2.2 (7.0–13.73) мм; AW = 9.05 ± 1.6 (7.75–11.0) мм; WN = 4.25 ± 0.5 (3.5–4.25) (из-за корродированной верхушки, число оборотов не точное) [Кожов, 1936; Lindholm, 1909; собств. данные]. Размеры крышечки ($n=14$): длина (OL) = 8.0–9.5 мм; ширина (OW) = 5.5–6.7 мм [Lindholm, 1909; собств. данные].

З а м е ч а н и я. Г.Ф. Герстфельд [Gerstfeldt, 1859a] и Р.К. Маак [1859] сообщают, что единственный крупный экземпляр, послуживший для описания вида, утерян. Для вида свойственна высокая степень изменчивости раковины, и это послужило причиной для обозначения неотипа, наиболее сходного с оригинальным рисунком [Gerstfeldt, 1859a, fig. 8], и для переопределения коллекционного материала ЗИН РАН с использованием компараторного метода Я.И. Старобогатова [Старобогатов, Толстикова, 1986]. В результате часть особей изначально идентифицированные разными исследователями как *B. baicalensis*, были переопределены (Т.Я. Ситниковой) как *Benedictia littoralis* (Kozhov, 1936) или *Benedictia limnaeoides* (Schrenck, 1867). Вполне возможно, большинству особей придется вернуть первоначальное определение.

Р а с п р о с т р а н е н и е и б и о л о г и я. Встречается широко по всему озеру. Обитает на песчаных и каменистых грунтах на глубинах от 1.5–3 до 100 м (наиболее обычен до 30 м) [Кожов, 1936; Ситникова и др., 2004, 2010; Максимова и др., 2012]. Яйцевые капсулы, прозрачные, светло-коричневого цвета, диаметром 4.5–5.0 мм, высотой 2.0–2.5 мм. Улитки откладывают яйца на каменистые и скальные грунты, массовое размножение начинается ранней весной и продолжается до осени [Кожов, 1928, 1950; Ситникова, 1991]. Массовый нерест происходит в июне – начале июля, молодь выходит в августе, из кладок, отложенных в августе–сентябре, эмбрионы развиваются к концу апреля [Побережный и др., 1987]. Всеядные, рацион питания имеет сезонный характер. Улитки способны пропускать через кишечник грунт с животным и растительным детритом, поедать макрофиты (например, улотрикс), планктонные и бентосные диатомовые и трупы рыб [Ситникова, Репсторф, 2004; Штыкова и др., 2018; Roepstorf et al., 2003].

С в е д е н и я о х р о м о с о м а х и н у к л е о т и д н ы х п о с л е д о в а т е л ь н о с т я х. Диплоидный набор хромосом равен $2n=34$ [Побережный, Ситникова, 1978], встречаются полиплоидные особи с $3n=51$, $4n=68$ [Островская и др., 1983; Побережный и др., 1988; Ситникова и др., 1991]. Для одного экземпляра опубликованы нуклеотидной последовательности первой субъединицы гена CO мтДНК в GenBank [Зубаков, 1999]. Исследованы возрастные и половые изменения относительной длины теломер и показаны отличия от двух видов семейства Benedictiidae: *Benedictia fragilis* (W. Dybowski, 1875) и *Kobeltocochlea martensiana* (W. Dybowski, 1875) [Maximova et al., 2017].

Семейство **Bithyniidae** Gray, 1857

Подсемейство **Parafossarulinae** Starobogatov, 1983

Род *Parafossarulus* Annandale in Annandale et Prashad, 1924

Типовой вид. *Paludina striatula* W.H. Benson, 1842, по первоначальному обозначению.

Parafossarulus manchouricus (Gerstfeldt in Bourguignat, 1861)

Рис. 5–7

Figs. 5–7

Bythinia manchourica Gerstfeldt in Bourguignat, 1861a (1860a), p. 535, pl. 24, figs. 11–13; Bourguignat, 1862a (1860a), p. 12, pl. 7, figs. 11–13.

Parafossarulus manchouricus (Gerstfeldt in Bourguignat, 1861): Затравкин и др., 1989, с. 75, рис. 1; Богатов, Затравкин, 1990, с. 55, рис. 15а; Старобогатов и др., 2004, с. 290, табл. 111, рис. 5, 6; Кантор, Сысоев, 2005, с. 76; Kantor et al., 2010, p. 36; Прозорова и др., 2014а, с. 555, рис. 2; Vinarski, Kantor, 2016, p. 210; Andreeva et al., 2017, p. 105, fig. 1; Прозорова, 2022, с. 10.

Parafossarulus spiridonovi Zatravkin et Starobogatov in Zatravkin, Dovgalev et Starobogatov, 1989: Затравкин и др., 1989, с. 75, рис. 3; Богатов, Затравкин, 1990, с. 57, рис. 15в; Старобогатов и др., 2004, с. 290, табл. 111, рис. 1, 2; Кантор, Сысоев, 2005, с. 76; Kantor et al., 2010, p. 36; Vinarski, Kantor, 2016, p. 210; Прозорова, 2022, с. 10.

Типовой материал. Типы не обозначены, хотя в коллекции ЗИН РАН хранятся 4 лота (пробы) с раковинами, собранными Р. Мааком в 1855 г. Лот № 1 (55 раковин) с этикеткой «В среднем течении Амура»; лот № 2 (1 раковина) «Уссури, близ Дамгу»; лот № 3 (1 раковина) «Уссури, близ Аюа» и лот № 4 (2 раковины) «Амур, у м. Ходар, недалеко от р. Пяхса». Мы надеемся, что в будущем будут найдены и проанализированы типовые экземпляры данного вида в ЗИН РАН или в Музее естественной истории в г. Женева (Швейцария), где находится коллекция Ж.-Р. Бургинья, и будет обозначен лектотип.

Экземпляры из Китая, хранящиеся в зарубежных музеях и обозначенные как синтипы *P. manchouricus* (<https://www.gbif.org/ru/species/9700025>), происходят вне бассейна р. Амур, не имеют оригинальной этикетки о сборе Р. Мааком и определении Г. Герстфельдом, и их нельзя считать синтипами обсуждаемого вида.

Типовое местонахождение. Басс. р. Амур [Bourguignat, 1861a, p. 533].

Диагноз. Раковина средних размеров, от яйцевидно-конической до конической, жёлтого или светло-коричневого цвета, оборотов 4–5, верхние обороты умеренно нарастающие, слабо выпуклые, высота завитка равна или немного больше высоты устья. Скульптура раковины в виде тонких, нечастых, доходящих до базальной поверхности раковины спиральных ребрышек, на последнем обороте их до 15, на предпоследнем до 7. Пупок закрытый или едва заметный щелевидный. Устье овально-яйцевидное с уголком при переходе от палатального края устья к париетальному, его коллумелярный и париетальный края несколько утолщены. Крышечка концентрическая, обызвествленная (рис. 5).

Размеры. Бургинья [Bourguignat, 1861a] приводит размеры одной раковины: SH = 10 мм, SW = 6 мм, WN 5.5; Затравкин с соавт. [1989] также одной раковины с нижнего Амура – SH = 10.0 мм; SW = 5.7 мм; AH = 4.6 мм; AW = 3.6 мм; WN = 4.5; Прозорова (собств. данные): SH = 10.0–12.6 мм; SW = 5.7–6.9 мм; AH = 4.6–5.2 мм; AW = 3.6–4.5 мм; WN = 4.5–5.5 мм. Для сравнения приводим размеры голотипа *P. spiridonovi*: SH = 12.6 мм; SW = 6.9 мм; AH = 5.2 мм; AW = 4.5 мм; WN = 4.3, который, по мнению Л.А. Прозоровой, является младшим синонимом *P. manchourica*.

Мы приводим фотографии (рис. 6, 7) нескольких раковин из разных районов бассейна

р. Амур, для иллюстрации изменчивости их формы и скульптуры, а также отсутствия полового диморфизма. Отметим, что отмечавшиеся ранее различия в форме верхних оборотов самок и самцов [Затравкин и др., 1989; Богатов, Затравкин, 1990; Старобогатов и др., 2004] не выявлены при использовании статистического анализа основных пластических признаков [Andreeva et al., 2017].

З а м е ч а н и я. Для обсуждения принадлежности к какому-либо виду раковины, идентифицированной и изображенной Герстфельдом [Gerstfeldt, 1859a, t. IX, fig. 11] под названием *Bythinia striata* Benson, 1842, необходимы исследования всех коллекционных лотов Bithyniidae из сборов Маака, хранящихся в ЗИН РАН под разными видовыми названиями. Например, раковины, собранные Р. Мааком в 1855 г. в р. Амур у устья Онона, были идентифицированы Вестерлюндом и Шренком как *Bythinia tentaculata* (L., 1758) (var. *michaudi* № 5), а затем переопределены И.М. Москвичевой как *Bythinia contortrix ussuriensis* Ehrmann in Buettner et Ehrman, 1927 (ныне в составе рода *Boreoelona* Starobogatov et Streletzkaia, 1967) под № 62 по систематическому каталогу ЗИН РАН).

Представители рода *Parafossarulus* распространены в водоемах и водотоках Восточной Азии от Амура до п-ова Индостан, включая Японию (кроме Хоккайдо) и Тайвань [Abbot, 1948; Mas-Coma, Bargues, 1997]. Из разных частей этого ареала описано не менее 8 видов, слабо различимых морфологически, особенно если

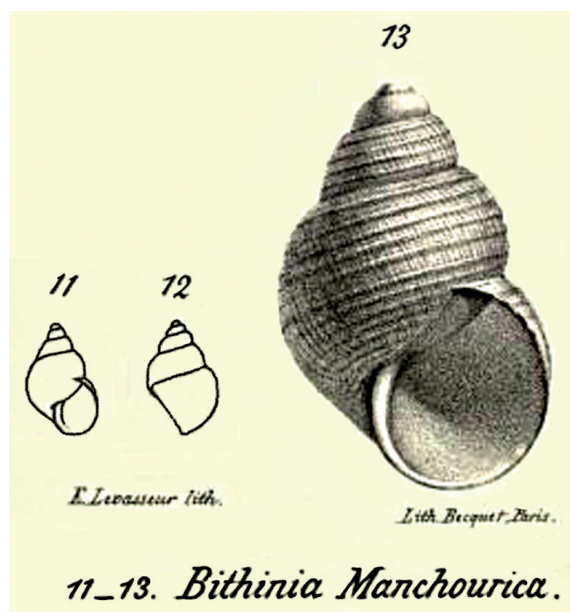


Рис. 5. Копия оригинального рисунка *Parafossarulus manchourica* из Bourguignat [1861a, pl. 24, figs. 11–13].

Fig. 5. Copy original image of *Parafossarulus manchourica* from Bourguignat [1861a, pl. 24, figs. 11–13].



Рис. 6. Раковины *Parafossarulus manchouricus* из коллекции ЗИН РАН. **А** – экземпляр с этикеткой «Амурская обл., р. Зея, бассейн р. Амур, сбор В.А. Кириллова, июль 1969, опр. И.М. Москвичевой» (№ 30); **В** – голотип *Parafossarulus spiridonovi* (синоним *P. manchouricus*), с этикеткой «Старица р. Биджан у с. Кирова, Еврейская Автономная Область, сбор А. С. Довгалёва, 1981 г., определение М.Н. Затравкина и Я.И. Старобогатова». Масштаб 5 мм.

Fig. 6. Shells of *Parafossarulus manchouricus* from the ZIN RAS gastropod collection. **A** – specimen with the label «Zeya River, Amur River basin, leg. V.A. Kirillov, July 1969, det. I.M. Moskvicheva» (No. 30); **B** – holotype of *Parafossarulus spiridonovi* (synonym of *P. manchouricus*), with the label «Overflow of the Bidzhan River near the village of Kirovo, Jewish Autonomous Region, leg. A.S. Dovgalev, 1981, det. M.N. Zatravkin, Ya.I. Starobogatov». Scale 5 mm.

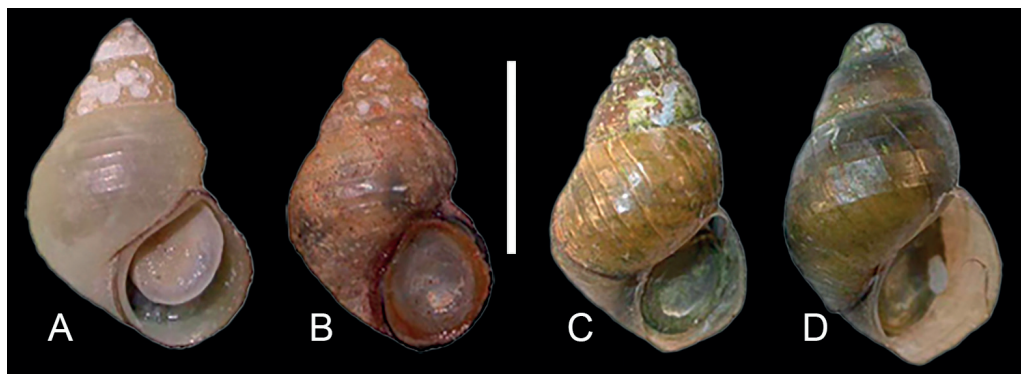


Рис. 7. Раковины *Parafossarulus manchouricus* из ресурсной коллекции моллюсков ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН. **А, В** – из р. Бира (приток р. Амур); **С, D** – из р. Илистая (впадает в оз. Ханка); **А, С** – самки; **В, D** – самцы. Масштаб 5 мм.

Fig. 7. Shells of *Parafossarulus manchouricus* from the Resource Collection of Mollusks of the Federal Scientific Center of Biodiversity FEB RAS. **A, B** – from the Bira River (a tributary of the Amur River); **C, D** – from the Ilistaya River (flows into Lake Khanka); **A, C** – females; **B, D** – males. Scale 5 mm.

верхние обороты корродированы, и имеются аномалии роста раковин, вызванные антропогенными загрязнениями. Некоторые исследователи [Nguyen, 2021; и др.] считают, что для *P. manchouricus* свойственен широкий ареал от Амура до

Вьетнама, по-нашему же мнению [Прозорова и др., 2014а; Prozorova et al., 2016; Prozorova, Rashchepkina, 2017], данное видовое название применимо только к улиткам из бассейна Амура и прилегающих рек тихоокеанского бассейна.

Распространение. Бассейн среднего и нижнего Амура с притоками вниз до лимана, включая р. Уссури и впадающие в оз. Ханка реки Спасовка и Илистая. С конца прошлого века регулярно заносится на юг Приморского края человеком, часто вместе с лотосом. Например, вид натурализовался в оз. Солдатское у г. Уссурийск (бассейн р. Раздольная) и в безымянном озере в пос. Соловей-Ключ Надеждинского сельского поселения (бассейн р. Кневичанка, система р. Артемовка).

Сведения о кариотипе. Диплоидный набор у представителей рода равен $2n=34$ [Chung, 1985; Park, 1994].

Сведения о структуре нуклеиновых кислот. Среди зарегистрированных в ГенБанке нуклеотидных последовательностей, обозначенных под названием *P. manchouricus*, по нашему мнению, (Л.А. Прозорова), фигурируют экземпляры других видов, характерных для севера Вьетнама [Nguyen et al., 2021], Китая и Японии [Wilke et al., 2023].

Надсемейство **CERITHIOIDEA** J. Fleming, 1822

Семейство **Semisulcospiridae** Morrison, 1952

Род *Koreoleptoxis* Burch et Jung, 1988

Типовой вид. *Melania globus* E. von Martens, 1886, по первоначальному обозначению.

Koreoleptoxis amurensis (Gerstfeldt, 1859)

Рис. 8

Fig. 8

Melania amurensis Gerstfeldt, 1859a, p. 512, figs. 14–21, 23, 24; Schrenck, 1867, S. 627.

Semisulcospira cancellata (Benson, 1842): Жадин, 1952, с. 28.

Juga (Hua) amurensis (Gerstfeldt, 1859): Затравкин, 1986, с. 31–32, рис. 1.1, 2.1; Богатов, Затравкин, 1990, с. 63–65, рис. 17а.

Parajuga amurensis (Gerstfeldt, 1859): Старобогатов и др., 2004, с. 281, табл. 106, рис. 3; Прозорова, 2013, с. 38, 48, рис. 8, 6, 7, 16; Прозорова, 2022, с. 9.

«*Parajuga*» *amurensis* (Gerstfeldt, 1859): Кантор, Сысоев, 2005, с. 47; Strong, Köhler, 2009, с. 494; Kantor et al., 2010, p. 17.

Juga amurensis (Gerstfeldt, 1859): Vinarski, Kantor, 2016, p. 174.

Koreoleptoxis amurensis (Gerstfeldt, 1859): Köhler, 2016, p. 273; Köhler, 2017, p. 265; Du et al., 2019, p. 544; Xu et al., 2025, p. 22.

Типовой материал. Лектотип (рис. 8А) с этикеткой «*Juga amurensis*, р. Амур, среднее течение, сбор Р. Маака, 1855 г.» и 22 паралектотипа с такой же этикеткой хранятся под № 1 и № 2 в коллекции ЗИН РАН, соответственно; типы обозначены И.М. Москвичевой [Затравкин, 1986]. Изначально типовой материал включал более 500 экземпляров, который, судя по каталожным карточкам, был

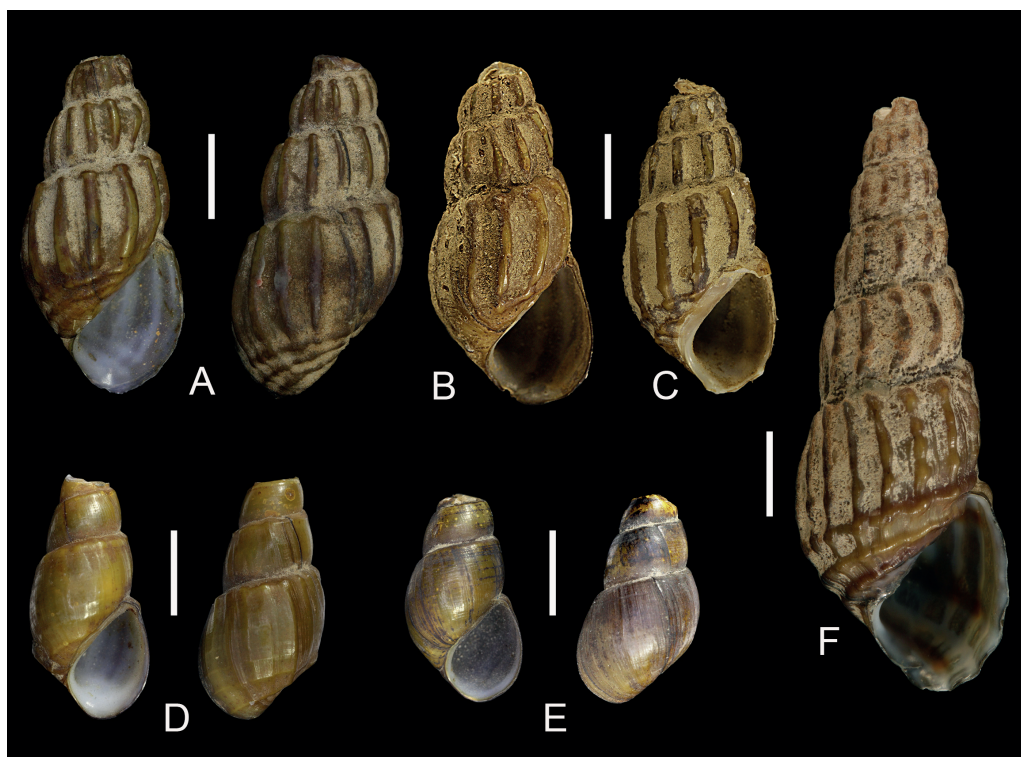


Рис. 8. Раковины из типовой серии *Melania amurensis*. **A** – лектотип «*Parajuga*» *amurensis*; **B, C, F** – *Melania amurensis* var. *costata* (№ 1 ЗИН РАН); **D, E** – *M. amurensis* var. *laevigata* (№ 1 ЗИН РАН). Масштаб 5 мм.

Fig. 8. Type shells of *Melania amurensis*. **A** – the lectotype «*Parajuga*» *amurensis*; **B, C, F** – *Melania amurensis* var. *costata* (No. 1 ZIN RAS); **D, E** – *M. a.* var. *laevigata* (No. 1 ZIN RAS). Scale 5 mm.

подразделен Л.И. Шренком на 2 группы, согласно первому описанию Герстфельда (см ниже), с названиями: *Melania amurensis* var. *costata* (около 300 экз.) и *M. amurensis* var. *laevigata* (252 экз.) с этикеткой «Среднее течение Амура, сбор Р. Маака, 1855». Л.И. Шренк [Schrenck, 1867, S. 627–632] подробно обсуждает изменчивость раковины *M. amurensis* и сравнивает ребристые раковины, в том числе собранные в различных районах Приморья (см. каталожные карточки), с *Melania heukelomiana* Reeve, 1859, *Melania calculus* Reeve, 1859 и *Melania fortunei* Reeve, 1859. Шренк предлагает считать эти перечисленные таксоны локальными формами *M. amurensis*, несмотря на то, что, по данным самого автора видов, *M. fortunei* собран в р-не Шанхая (дельта р. Янцзы), *M. calculus* – в северном Китае без указания бассейна, а происхождение *M. heukelomiana* вовсе неизвестно [Reeve, 1859–1861].

Высокая степень изменчивости раковины типовых экземпляров *M. amurensis* способствовала неоднократному их пересмотру и переопределению. Ряд типов хранятся под другими видовыми названиями и, соответственно, под разными

каталожными номерами. Например, несколько раковин перенесены в *Juga chan-kensis* (Moskvicheva in Zatravkin, 1986), лот № 18 (опр. И.М. Москвичева) и *Parajuga heukelomiana* (Reeve, 1859), лот № 2 (опр. И.М. Москвичева).

Типовое местонахождение. Река Амур, в среднем течении и части нижнего течения этой реки [Gerstfeldt, 1859a, s. 512].

Диагноз. Перевод диагноза Г.Ф. Герстфельда [Gerstfeldt, 1859a, s. 512]: «Раковина коническая, тонкая, но прочная, густо поперечно складчатая; у взрослых особей 5–6 оборотов (при высоте 13 мм и ширине 6 мм) слабовыпуклые, довольно быстро нарастающие по высоте; радиальные ребра высокие, прочные и узловатые от последнего до третьего снизу оборота, ребра по направлению к завитку сходят на нет, имея вид узелков или тонких угнетенных зубчиков; устье овальное; var. α legitima (настоящая): (costata) ребристая или бугорчато-ребристая (рис. 8B, C, F); var. β laevigata (гладкая): ребра более или менее слабые» (рис. 8D, E).

Размеры. Герстфельд [Gerstfeldt, 1859a] приводит следующие размеры раковин: var. *legitima* (costata) – SH = 45 мм, SW = 16 мм; var. *laevigata* – SH = 20 мм, SW = 8 мм. Шпенк [Schrenck, 1867, S. 629] для var. *costata* (n=7, мин. – макс.): SH = 7–38 мм, SW = 4–12 мм, AH = 4–11 мм, AW = 2.5–7.5 мм (без упоминания о числе оборотов); для var. *laevigata* (n = 5, мин. – макс.): SH = 6–14 мм, SW = 3.5–6 мм, AH = 3.5–6 мм, AW = 2.0–3.5 мм (без упоминания о числе оборотов). Размеры лектотипа *P. amurensis*: SH = 20.0 мм; SW = 9.8 мм; AH = 9.1 мм; AW = 6.2 мм; WN = 5.

Замечания. По нашему мнению, лектотип обозначен не совсем корректно, поскольку его размеры не соответствуют размерам var. α *legitima* (costata) [Gerstfeldt, 1859a]. Необходимо провести ревизию как типовых экземпляров для составления дополненного диагноза вида, так и ревизию всей группы видов, включаемых отечественными малакологами в состав рода с названием *Parajuga* Prozorova et Starobogatov, 2004 [Старобогатов и др., 2004], которое признано невалидным в связи с отсутствием корректно выделенных типов [Strong, Köhler, 2009].

Распространение. Бассейн р. Амур, в Приморском крае – также впадающие в Японское море реки Раздольная и Зеркальная, в XXI в. занесён в систему р. Артёмовка; в Хабаровском крае, кроме Амурского бассейна обитает в р. Тугур, имеющей сток в Охотское море. Встречается в реках (в русле, заводях и затонах), а также в проточных и крупных озерах на глубине до 3 м [Прозорова, собст. данные].

Замечание. В первых статьях [Strong, Köhler, 2009; Strong et al., 2011], посвященных молекулярной филогении надсемейства Cerithioidea и семейства Semisulcospiridae в частности, амурские представители на деревьях, построенных по разным маркерным генам, сближались либо с *Semisulcospira* Boettger, 1886, либо с *Koreoleptoxis* Burch et Jung, 1988. В связи с этой неопределенностью они вновь были отнесены к «*Parajuga* Prozorova et Starobogatov, 2004». В работах последних лет [Köhler, 2016, 2017; Du et al., 2019; Xu et al., 2025) «*P.*» *amurensis*

на основании молекулярных данных помещен в кладу рода *Koreoleptoxis*, «включивающуюся» в кладу *Semisulcospira* s.l. Отметим, что генетические расстояния по гену CO1 между одним амурским видом и корейскими представителями *Koreoleptoxis* составили более 10%, тогда как между корейскими представителями *Semisulcospira* выявлен высокий уровень варьирования генетических расстояний ~от 1 до 15% [Köhler, 2017]. Эти данные свидетельствуют о необходимости продолжения исследований семейства Semisulcospiridae, в частности дальневосточных представителей, в разнообразие которых в разных публикациях насчитывается от 15 [Старобогатов и др., 2004] до 5 [Прозорова, 2022] видов, в целях уточнения родового и видового состава семейства.

Отряд **ARCHITAENIOGLOSSA** Haller, 1890

Надсемейство **VIVIPAROIDEA** Gray, 1847

Семейство **Viviparidae** Gray, 1847

Подсемейство **Viviparinae** Gray, 1847

Род *Amuropaludina* Moskvicheva, 1979

Типовой вид. *Paludina praerosa* Gerstfeldt, 1859, по первоначальному обозначению.

Amuropaludina praerosa (Gerstfeldt, 1859)

Рис. 9–11

Figs. 9–11

Paludina praerosa Gerstfeldt, 1859a, s. 509, t. IX, fig. 11.

Vivipara praerosa (Gerstfeldt, 1859): Bourguignat, 1861a (1860a), p. 532, pl. 24, figs. 3–4; Bourguignat, 1862a (1860a), p. 9, pl. 7, figs. 3–4.

Viviparus praerosus (Gerstfeldt, 1859): Жадин, 1952, с. 220.

Amuropaludina praerosa (Gerstfeldt, 1859): Москвичёва, 1979, с. 90–91, рис. 4, 7; Богатов, Затравкин, 1987, с. 197; Богатов, Затравкин, 1990, с. 26–27, рис. 5а, б; Старобогатов и др., 2004, с. 269, табл. 97, рис. 24; Кантор, Сысоев, 2005, с. 42; Kantor et al., 2010, p. 10; Прозорова, 2013, с. 38, 42, рис. 8:1; 13; Прозорова и др., 2014б, с. 546, 548–549, рис. 1В, 2Б, 3Б; Vinarski, Kantor, 2016, p. 164; Прозорова, 2022, с. 9.

Viviparus chui Yen, 1937: Wang et al., 2017: p. 1, 3, 5, 7, 8, 9, 11, fig. 1; Hirano et al., 2019, figs. 4, 5.

Типовой материал. Лектотип *A. praerosa* (рис. 9) и 6 паралектотипов с этикеткой «Р. Амур, среднее течение, сбор Р. Маака, 1855 г.» хранятся под № 204 и № 205, соответственно, в коллекции ЗИН РАН. Изначально типовая серия включала 32 экземпляра под двумя каталожными номерами № 4 и № 10, именно из последнего лота обозначены лектотип и паралектотипы И.М. Москвичевой [1979]. Пять раковин были переопределены ею и Я.И. Старобогатовым как *Amuropaludina chloanta* (Bourguignat, 1861) (№ 111 ЗИН РАН) и 10 раковин как *Amuropaludina pachya* (Bourguignat, 1861) (№ 44 ЗИН РАН). Возможно, в типовой серии отсутствует раковина, по форме соответствующая рисунку, представленному Герстфельдом [Gerstfeldt, 1859a] (рис. 10).

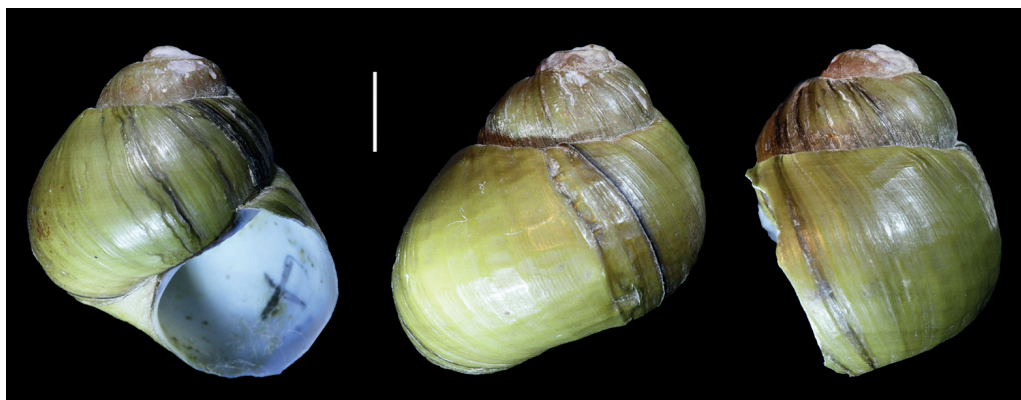


Рис. 9. Раковина лектотипа *Amuropaludina praerosa*. Масштаб 5 мм.

Fig. 9. The lectotype of *Amuropaludina praerosa*. Scale 5 mm.

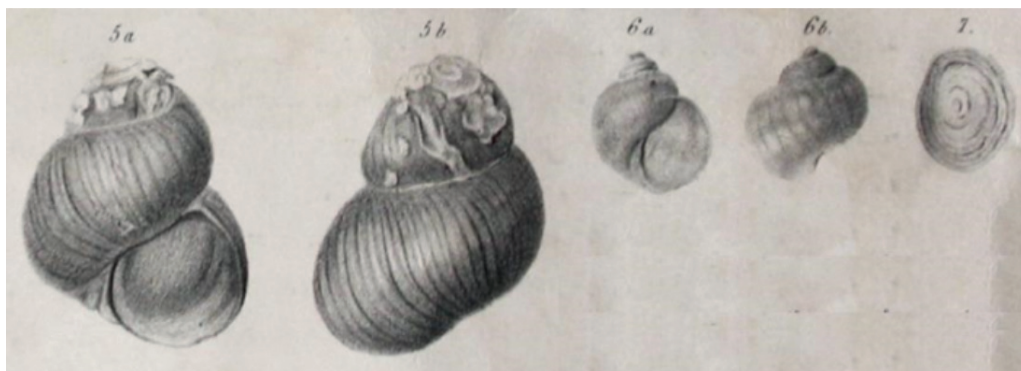


Рис. 10. Копия оригинального рисунка *Paludina praerosa*, взрослая и молодая особи [Gerstfeldt, 1859a].

Fig. 10. Copy of the original shell image of *Paludina praerosa*, mature and juvenile specimens [Gerstfeldt, 1859a].

Типовое местонахождение. Бассейн среднего течения р. Амур без уточнения местоположения. Типы, вероятно, собраны в одной из проток Амура несколько выше устья р. Уссури.

Д и а г н о з. Раковина широко- или высоко-коническая с уплощенными или выпуклыми оборотами, прочная, толстостенная, цвет от тёмно-коричневого до оливкового с более темными линиями остановки роста, внутри светлая, гладкая. Поверхность дефинитивной раковины с четкими линиями нарастания, на последнем обороте заметны слабые спиральные линии и иногда маллеатная скульптура. Крышечка мягкая, конхиолиновая, темно-коричневая, полупрозрачная, со сглаженным уголком и концентрическими линиями сезонных остановок роста (до 5) (рис. 9, 11); пупок от щелевидного до закрытого. Половой диморфизм в форме

раковины не выражен (рис. 11). Эмбрионы округлой формы, с очень низким завитком, щелевидным пупком, роговые полупрозрачные, с одной слабой и размытой коричневой линией, появляющейся на уровне трёх оборотов; последний оборот в поперечном сечении округлый; поверхность раковины гладкая с блеском, имеются тонкие линии нарастания и слабая, но частая спиральная исчерченность, в результате чего создается видимость слегка волнистой, струйчатой микрорельефности.

Размеры. В первоописании даны следующие размеры раковин: SH = 23–35 мм, SW = 19–26 мм [Gerstfeldt, 1859a, p. 509]. Размеры лектотипа *A. praerosa*: SH = 21.5 мм; SW = 18.6 мм; AH = 13.8 мм; AW = 11.5 мм; WN = 4 [Богатов, Затравкин, 1990]. Диаметр зрелых эмбрионов 4.7–5.5 мм, их численность у одной самки 35–110 [Hirano et al., 2019].



Рис. 11. Изменчивость раковины *Amuropaludina praerosa* из оз. Синдинское (Хабаровский край), сверху самки, снизу самцы. Масштаб 10 мм.

Fig. 11. Shell variability of *Amuropaludina praerosa* from the Lake Sindinskoye (Khabarovsk Krai), females above, males below. Scale 10 mm.

Распространение. Соответствует ареалу рода: бассейн среднего и нижнего течения р. Амур (включая его уссури-ханкайскую часть) от Зеи (без верховий) до лимана Встречается в русле рек и в крупных озерах.

З а м е ч а н и я. Кроме фотографии лектотипа, обозначенного И.М. Москвичевой (рис. 9), мы приводим фотографии (рис. 11) для иллюстрации «возрастной» изменчивости раковин. Род *Amuropaludina* (с тремя близкими по морфологии номинальными видами) был выделен для речных живородок из бассейна р. Амур и вначале отнесён к семейству Bellamyidae Röhrbach, 1937 [Москвичёва, 1979; Богатов, Затравкин, 1990], а затем к эндемичному семейству Amuropaludinidae Kruglov et Pavluchenkova, 1995 [Старобогатов и др., 2004; Прозорова и др., 2014б; и др.]. На основании молекулярно-генетических исследований выявлено, что для амуропалудин сестринским таксоном является род *Rivularia* Heude, 1890 из р. Сян (Xiang) – крупнейшего притока среднего течения Янцзы. Оба этих таксона наиболее близки европейским озёрно-речным родам *Viviparus* Montfort, 1810 и *Consectiana* Bourguignat, 1880 [Hirano et al., 2019], что определяет положение амуропалудин в подсемействе Viviparinae.

Сведения о структуре нуклеиновых кислот. Регистрационные номера нуклеотидных последовательностей генов COI мтДНК, 16S р РНК, 18S р РНК, 28S р РНК *A. praerosa* из Приморского края опубликованы в ГенБанке [Hirano et al., 2019]. Сведения о полном митохондриальном геноме китайских вивипарид из р. Сунгари, ошибочно идентифицированных как *Viviparus chui* Yen, 1937, также находятся в Генбанке и опубликованы [Wang et al., 2017].

Подсемейство **Bellamyinae** Röhrbach, 1937
Род *Ussuripaludina* Zatravkin et Bogatov, 1987

Типовой вид. *Paludina ussuriensis* Gerstfeldt, 1859, по первоначальному обозначению.

Ussuripaludina ussuriensis (Gerstfeldt, 1859)

Рис. 12

Fig. 12

Paludina ussuriensis Gerstfeldt, 1859a, s. 507, t. IX, figs. 1–4.

Vivipara ussuriensis (Gerstfeldt, 1859): Bourguignat, 1861a (1860a), p. 532, pl. 24, figs. 1–4; Bourguignat, 1862a (1860a), p. 8, pl. 8, figs. 1–4.

Viviparus ussuriensis (Gerstfeldt, 1859): Жадин, 1952, с. 221.

Cipangopaludina ussuriensis (Gerstfeldt, 1859): Москвичёва, 1979, с. 87, рис. 1; Богатов, Затравкин, 1987, с. 197; Богатов, Затравкин, 1990, с. 24, рис. 4:2; Старобогатов и др., 2004, с. 270, табл. 97, рис. 6, 7; Кантор, Сысоев, 2005, с. 42; Прозорова, 2013, с. 38, рис. 8:2; Прозорова и др., 2014б, с. 548; Kantor et al., 2010, p. 11; Vinarski, Kantor, 2016? P. 165.

Ussuripaludina ussuriensis (Gerstfeldt, 1859): Hirano et al., 2019: figs. 4, 5; Прозорова, 2022, с. 9.

Типовой материал. Лектотип *U. ussuriensis* (рис. 12) и паралектотип с этикеткой «Озёра у впадения р. Уссури в р. Амур, сбор Р. Маака, 1855 г.» хранятся



Рис. 12. Раковина и крышечка с внутренней стороны лектотипа *Ussuripaludina ussuriensis*. Масштаб 5 мм.

Fig. 12. Shell of the lectotype of *Ussuripaludina ussuriensis* and its operculum (inner side). Scale 5 mm.

под № 135 и № 136, соответственно, в коллекции ЗИН РАН. Лектотип и паралектотипы обозначены И.М. Москвичевой (1979) как *Cipangopaludina ussuriensis*.

Типовое местонахождение. Пойма низовий р. Уссури при впадении в р. Амур.

Д и а г н о з. Раковина широко-коническая, прочная, коричневого, оливкового или светло-желтого цвета с 1–3 более темными спиральными полосами. Скульптура дефинитивной раковины представлена 4–5 сглаженными спиральными рёбрами и косыми линиями нарастания. Обороты ступенчатые с подшовным килем. На последнем обороте часто имеется маллеатная скульптура. Крышечка мягкая, конхиолиновая, темно-коричневая, с выраженным углом и концентрическими линиями сезонных остановок роста (до 6) (рис. 12).

Половой диморфизм в форме раковины явно не выражен, но у половозрелых особей (возраст 2–5 лет) раковины самцов часто имеют более стройную форму, чем у самок, содержащих в выводковой камере яйцевые капсулы с эмбрионами, из-за чего последний оборот раковины расширен. Эмбрионы роговые полупрозрачные, округлой формы со ступенчатыми оборотами, заострённым завитком и щелевидным пупком; последний оборот в поперечном сечении с выраженным углом, над которым, также как и на поверхности предпоследнего оборота имеются две спиральные линии с короткими щетинками. Размеры зрелых эмбрионов 4.5–7.5 мм, их численность у одной самки 5–75.

Р а з м е р ы. Г.Ф. Герстфельд [Gerstfeldt, 1859a] приводит следующие размеры раковин: SH = 45–60 мм, SW = 32–40 мм, WN = 5–6; две раковины по Бургинья

[Bourguignat, 1860a] имели размеры: SH = 58–60 мм, SW = 44–45 мм и SH = 48 мм, SW = 38 мм. Размеры лектотипа *U. ussuriensis*: SH = 40.0 мм; SW = 32.0 мм; AH = 23.0 мм; AW = 20.3 мм; WN = 5 [Москвичева, 1979].

Распространение. Бассейн среднего и нижнего течения р. Амур (включая его уссури-ханкайскую часть) от Зеи (без верховий) до лимана, а также нижней части верхнего течения Амура и рек южного Приморья (Раздольная, Артёмовка и некоторые другие). Занесён на восточные склоны Сихотэ-Алиня в бассейн р. Рудная. В пойменных озерах, речных затонах и заводях на илистом грунте.

Замечания. Название *Ussuripaludina Zatravkin et Bogatov*, 1987 было предложено как подродовое на основании наличия микроскульптуры на раковине взрослых особей амуро-приморских озёрных живородок [Богатов, Затравкин, 1987]. На основании результатов молекулярно-генетических исследований статус данного таксона повышен до родового, и установлено его близкое родство с японским родом *Heterogen Annandale*, 1921 [Прозорова, 2022; Hirano et al., 2019].

Сведения о структуре нуклеиновых кислот. Регистрационные номера нуклеотидных последовательностей генов COI мтДНК, 16S р РНК, 18S р РНК, 28S р РНК *U. ussuriensis* опубликованы в ГенБанке под видовым названием *Cipangopaludina ussuriensis* [Hirano et al., 2019]. Сведения о полном митохондриальном геноме также доступны в Генбанке под тем же названием [Wang et al., 2017].

Подкласс **HETEROBRANCHIA** Gray, 1840

Надсемейство **VALVATOIDEA** Gray, 1840

Семейство **Valvatidae** Gray, 1840

Род *Megalovalvata* Lindholm, 1909

Типовой вид. *Valvata baicalensis* Gerstfeldt, 1859, по первоначальному обозначению.

Megalovalvata baicalensis (Gerstfeldt, 1859)

Рис. 13

Fig. 13

Синонимия, размеры, иллюстрации и перечень публикаций о виде см.: Sitnikova [2018, p. 187, figs. 6A, B7, 12A, B].

Типовой материал. Лектотип под № 104 и 119 паралектотипов (раковины ювенильных особей) под № 1 хранятся в коллекции ЗИН РАН с этикеткой «озеро Байкал, сбор Р. Маака, 1855, определение Г.Ф. Герстфельда» [Ситникова, 1983].

Распространение. В каменистой литорали и на скальных грунтах трех котловин оз. Байкал, иногда на смешанных каменисто-песчаных типах грунтов; редкие находки на глубине 120 м. Населяет здоровые и больные ветвистые губки *Lubomirskia baicalensis* (Pallas, 1773) с частотой встречаемости до 100% и обилием до 9 экз./100 г губки [Механикова и др., 2023].

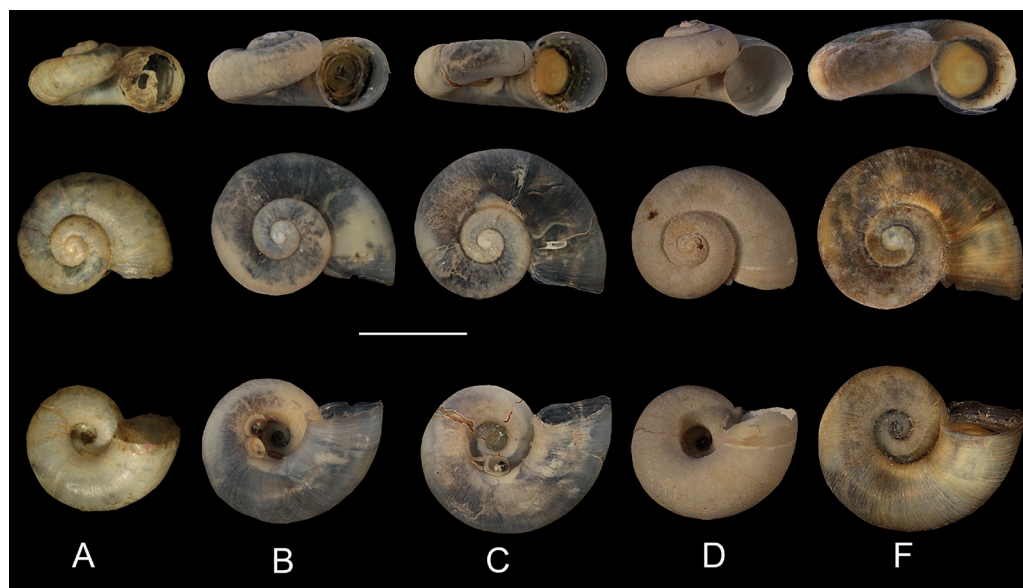


Рис. 13. Раковины *Megalovalvata baicalensis*. **A** – лектотип; **B** – б. Большие Коты, Варначка, глубина 20–40 м; **C** – из этой же пробы; **D** – б. Большие Коты, Варначка, глубина 2–3 м; **E** – около устья р. Малая Черемшанка, глубина 15–35 м; **F** – зал. Култук, глубина 17–38 м. Масштаб 5 мм.

Fig. 13. Shells of *Megalovalvata baicalensis*. **A** – the lectotype; **B** – Bolshie Koty Bay, Varnachka, depth 20–40 m; **C** – the same sample; **D** – the same region, depth 2–3 m; **E** – near Malaya Cheremshanka River mouth, depth 15–35 m; **F** – Kultuk Bay, depth 17–38 m. Scale 5 mm.

Замечания. Для вида известны диплоидное число хромосом $2n=20$ [Побережный, 1989] и нуклеотидные последовательности фрагмента гена COI мДНК [Saito et al., 2018a].

Надсемейство **LYMNAEOIDEA** Rafinesque, 1815

Семейство **Planorbidae** Rafinesque, 1815

Род *Choanomphalus* Gerstfeldt, 1859

Типовой вид. *Choanomphalus maacki* Gerstfeldt, 1859, по монотипии.

Подрод *Choanomphalus* Gerstfeldt, 1859

Таксономическая история рода. Lindholm [1909] (подразделение на 3 подрода: *Choanomphalus* s.str., *Achoanomphalus* Lindholm, 1909, *Sulcifer* Lindholm, 1909); В. Dybowski, Grochmalicki [1925] (выделяют несколько групп: *Choanomphalus* s.str и новые: *Valvatomphalus* Dybowski, Grochmalicki, 1925, *Biangulatus* Dybowski, Grochmalicki, 1925, *Cryptomphalus* Dybowski, Grochmalicki, 1925, *Anomphalus* Dybowski, Grochmalicki, 1925, *Platibasalis* Dybowski, Grochmalicki, 1925 в рамках самостоятельного семейства Choanomphaliidae); Кожов [1936] (признавал два подрода *Choanomphalus* и *Sulcifer*); Старобогатов [1967] (по строению стилета

включил в состав рода европейский подрод *Lamorbis* Starobogotov, 1967); Бекман, Старобогатов [1975] (кроме трех подродов Линдгольма перечисляют дополнительно: *Omphalocrypta* Tomlin, 1929 и выделяют новые: *Baicalarmiger* Beckman, Starobogotov, 1975, *Kozhovisulcifer* Starobogotov, 1975, *Baicaloplanorbis* Starobogotov, 1975; Старобогатов и др. [2004] (для внебайкальских представителей перечисляют подроды: *Vitreoplanorbis* Moskvicheva in Zatravkin, 1985 и *Pseudogyraulus* Prozorova et Starobogotov, 1997); Ситникова и др. [2004] (для оз. Байкал не упоминают подроды); Vinarski, Kantor [2016] (для подрода *Lamorbis* повышен таксономический статус); Прозорова [2022] (для подродов *Vitreoplanorbis* и *Pseudogyraulus* повышен таксономический статус на основании результатов молекулярно-филогенетического анализа [Saito et al., 2018b]).

Д и а г н о з. Раковина почти белая, прозрачная или от светло-желтого до темно-коричневого цвета с вишневым отливом; различной формы – от плоскоспиральной до широко-конической; диаметр при 4–5,5 оборотах варьирует от 3–4 мм до 12 мм; завиток погруженный или возвышающийся; стилет имеет форму конусовидной воронки с одним отверстием в расширенной части.

Choanomphalus (Choanomphalus) maacki maacki (Gerstfeldt, 1859)

Рис. 14, 15

Figs. 14, 15

Choanomphalus maacki Gerstfeldt, 1859a, s. 528, fig. 31; Bourguignat, 1861b (1860b), p. 529, pl. 23, figs. 1–5; Bourguignat, 1862b (1860b), p. 3, pl. 23, figs. 1–5; Dybowski, 1875, p. 53, tab. 2, figs. 11, 14; tab. 7, figs. 1–5; Westerlund, 1877, p. 63; Crosse, Fisher, 1879, p. 161, pl. 4, fig. 9; Clessin, 1886, p. 233; Westerlund, 1885, p. 63; Thiele, 1931, p. 482.

Choanomphalus bicarinatus W. Dybowski, 1901, p. 120; W. Dybowski, 1910, p. 257, 262, tab. 3, fig. 1a; Кожов, 1931, с. 61; Жадин, 1933, с. 124.

Choanomphalus maacki maacki Gerstfeldt, 1859: Lindholm, 1909, p. 11; W. Dybowski, 1910, p. 261; Кожов, 1931, с. 60; Жадин, 1933, с. 122, рис. 90; Кожов, 1936, с. 157, табл. 4, фиг. 1–3, 7–8; табл. 9, фиг. 11, 12; табл. 10, фиг. 16; Жадин, 1952, с. 197, рис. 109; Papusheva et al., 2003, p. 77; Ситникова и др., 2004, с. 277; Старобогатов и др., 2004, с. 341; Кантор, Сысоев, 2005, с. 218; Kantor et al., 2010, p. 117; Vinarski et al., 2016, p. 218 [= *Choanomphalus elatospiralis* Dybowski et Grochmalicki, 1925; *Choanomphalus andrussowianus* Lindholm, 1909]; Saito et al., 2018b, p. 6.

Choanomphalus mesospiralis B. Dybowski et Grochmalicki, 1925, p. 878, figs. 4–5, 11, 14.

Типовой материал. Типовая серия *Ch. maacki* из 38 экземпляров под № 4 коллекции ЗИН РАН с этикеткой «оз. Байкал и р. Ангара, сбор Р. Маака». Лектотип (рис. 14) обозначен Я.И. Старобогатовым, но не опубликован, хранится под № 67, о чем существует запись в каталоге. Двенадцать экземпляров типовой серии Я.И. Старобогатов идентифицировал как «*Megalovalvata baicalensis*». Другие экземпляры, согласно этикеточным записям, отнесены к следующим видам: 5 раковин – к паралектотипам *Ch. maacki* (рис. 15А), и по одному к *Choanomphalus aourus* Bourguignat, 1860 (рис. 15Е) и *Choanomphalus gerstfeldtianus* Lindholm, 1909 (рис. 15F) (определения В.А. Линдгольма и Я.И. Старобогатова одинаковые).



Рис. 14. Раковина лектотипа *Choanomphalus maacki* с оригинальной этикеткой. Масштаб 3 мм.

Fig. 14. Shell of the lectotype *Choanomphalus maacki* with original label. Scale 3 mm.

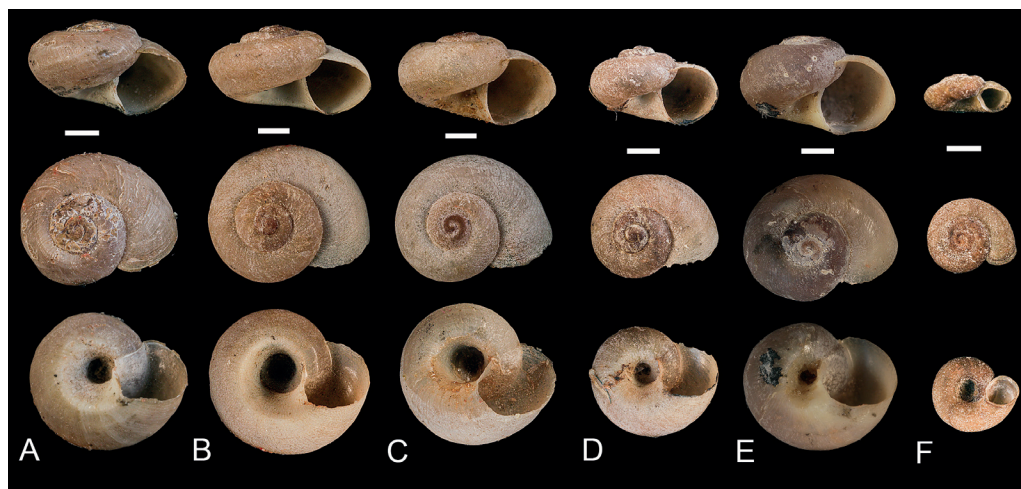


Рис. 15. Раковины синтипов *Choanomphalus maacki*. А – паралектотип *Ch. maacki*; В – *Choanomphalus incertus* (Lindholm, 1909); С – *Choanomphalus eurytomus* Lindholm, 1909; D – *Choanomphalus amauronius* Bourguignat, 1860; E – *Choanomphalus aorus* Bourguignat 1860; F – *Choanomphalus gerstfeldtianus* Lindholm, 1909. Масштаб 1 мм.

Fig. 15. Shells of syntypes *Choanomphalus maacki*. А – паралектотип *Ch. maacki*; В – *Choanomphalus incertus* (Lindholm, 1909); С – *Choanomphalus eurytomus* Lindholm, 1909; D – *Choanomphalus amauronius* Bourguignat, 1860; E – *Choanomphalus aorus* Bourguignat 1860; F – *Choanomphalus gerstfeldtianus* Lindholm, 1909. Scale 1 mm.

Мнения по другим экземплярам разошлись, например, 10 раковин идентифицированы В.А. Линдгольмом как *Choanomphalus amauronius* Bourguignat, 1860 (рис. 15D), а Я.И. Старобогатовым – как *Choanomphalus angulatus* B. Dybowski et Grochmalicki, 1925. Один экземпляр идентифицирован как *Choanomphalus incertus* Lindholm, 1909 (Я.И. Старобогатов) и *Ch. amauronius* (В.А. Линдгольм) (рис. 15B); 2 экземпляра – как *Choanomphalus euryostomus* Lindholm, 1909 (Я.И. Старобогатов) и *Ch. aorus* (В.А. Линдгольм) (рис. 15C). Остальные мелкие экземпляры также не однозначно идентифицированы разными исследователями – *Choanomphalus valvatooides* W. Dybowski, 1875 (В.А. Линдгольм), *Ch. euryostomus* (Я.И. Старобогатов) или *Ch. amauronius* (Т.Я. Ситникова).

Д и а г н о з. Раковина низко-коническая, коричневая с медленно и равномерно нарастающими оборотами, при 4.5–5.5 оборотах большой диаметр раковины до 12 мм, периферия последнего оборота с утолщением или килем, образующим угол на внешнем крае устья. Поверхность оборотов часто со скульптурой в виде «ударов молотка» и неровными косыми валиками. Пупок воронковидный, окружен базальным килем, сквозь пупок виден один уплощенный оборот (редко больше). Устье округло-ромбовидное, края тонкие, внешний край вытянут, базальный угловатый, колумеллярный слабо скошен.

Р а з м е р ы. Лектотип: SH = 4.2 мм; SW = 5.9 мм; AH = 2.8 мм; AW = 2.7 мм; NW ~ 4.5; размеры раковины по Г.Ф. Герстфельду [Gerstfeldt, 1859a]: максимальный диаметр (MD) = 8 мм, малый диаметр (SD) = 6 мм, SH = 4.0–4.5 мм при 3.5–4.0 оборотах; по Кожову [1936], для раковин из юго-западной части озера: MD = 7.5–10.5 мм; SD = 6.5–8.0; SH = 4.75–7.0; WN = 4.5–5.0.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Населяет каменистые типы грунтов литорали южной котловины оз. Байкал и верхнего течения р. Ангара.

З а м е ч а н и я. Описаны несколько близких по морфологии видов и подвидов: *Ch. bicarinatus* W. Dybowski, 1901, *Ch. andrussowianus* Lindholm, 1909, *Ch. korotnevi* Lindholm, 1909, *Ch. korotnevi elatior* Lindholm, 1909, *Ch. incertus* Lindholm, 1909, таксономический статус которых нуждается в выяснении.

Семейство **Acroloxiidae** Thiele, 1931

Род *Pseudancylastrum* Lindholm, 1909

Т и п о в о й в и д. *Acroloxis sibiricus* Gerstfeldt, 1859, по первоначальному обозначению.

Pseudancylastrum sibiricus (Gerstfeldt, 1859)

Рис. 16

Fig. 16

Подробная синонимия и информация о виде, включая иллюстрации, приведены в статье А. Широкой с соавт. [Shirokaya et al., 2017, p. 21, figs. 5B, 12G], поэтому здесь мы их не повторяем, и только упоминаем о неоднородности типовой серии.



Рис. 16. Раковины из типовой серии *Pseudancylastrum sibiricus* (в трех позициях). **А** – лектотип, длина раковины 4,55 мм и **В** – паралектотип (= голотип *Pseudancylastrum aculiferum*), длина раковины 6,5 мм.

Fig. 16. Shells of the *Pseudancylastrum sibiricus* types (three views). **A** – the lectotype of *P. sibiricus*, shell length 4,55 mm; **B** – the paralectotype of *P. sibiricus* (= the holotype of *Pseudancylastrum aculiferum*), shell length 6.5 mm.

Типовой материал. Типовая серия включала 8 экземпляров, один из них обозначен Я.И. Старобоговым [1989] в качестве лектотипа (рис. 16А) (№ 1, коллекция ЗИН РАН), остальные были переопределены как: *Pseudancylastrum aculiferum* Starobogotov, 1989 (обозначен голотипом) (рис. 16В) и *Gerstfeldtiancyclus benedictiae* Starobogotov, 1989 (паратипы), а также *Pseudancylastrum weretschagini* Starobogotov, 1989 (паратип) с ошибочной этикеткой «около Томска» [Shirokaya et al., 2017].

Распространение. Каменисто-валунная литораль р. Ангара и трех котловин оз. Байкал [Shirokaya et al., 2017].

Заключение

Все вышерассмотренные девять видов и род *Choanomphalus*, описанные Герстфельдом, признаны валидными таксонами, для большинства из них обозначены типовые экземпляры хорошей сохранности, что позволяет проводить морфологические сравнения. В отличие от многих исследователей того времени Г.Ф. Герстфельд, понимая значимость типовых серий, сохранил их вместе с оригинальными этикетками и оставил после изучения в Зоологическом музее Императорской Академии наук, г. С.-Петербург, где они находятся по настоящее время.

Из типовых серий большинства видов Г.Ф. Герстфельда впоследствии выделены раковины нескольких новых видов, описанных другими исследователями. Различия в раковинах Г.Ф. Герстфельда часто принимал за внутривидовую изменчивость, между тем, изучая поражающее разнообразие форм и размеров раковин, сумел их систематизировать по семействам и охарактеризовать все собранные виды гастропод. Возможно, именно благодаря Г.Ф. Герстфельду стало опровергаться бытовавшее в середине XIX столетия мнение о бедности байкальской и амурской фаун. Начиная с середины XX в., по мере использования более современных методов исследований были получены сведения, подтверждающие высокое разнообразие и эндемизм фауны Байкала и Амура, и позволяющие говорить об этих бассейнах как крупных центрах биоразнообразия пресноводной биоты.

Благодарности

Авторы признательны за помощь в работе с коллекцией Зоологического института РАН к.б.н. П.В. Кияшко, а также недавно ушедшей из жизни Л.Л. Ярохнович. Авторы благодарны д.б.н. М.В. Винарскому за ценные замечания и исправления, а также редактору журнала к.б.н. К.А. Лутаенко за редактирование рукописи. Работа выполнена в рамках тем государственных заданий ЛИН СО РАН № 0279-2021-0007 (121032300180-7) и ФНЦ Биоразнообразие ДВО РАН № 124012400285-7.

Литература

- Бекман М.Ю., Старобогатов Я.И. 1975. Байкальские глубоководные моллюски и родственные им формы // Труды Лимнологического института СО АН СССР. Т. 18(38), ч. 1. С. 92–111.
- Богатов В.В., Затравкин М.Н. 1987. Gastropoda пресных и солоноватых вод Дальнего Востока СССР // Моллюски. Результаты и перспективы их исследований. Сборник 8. Л.: Наука. С. 196–200.
- Богатов В.В., Затравкин М.Н. 1990. Брюхоногие моллюски пресных и солоноватых вод Дальнего Востока СССР. Владивосток: ДВО АН СССР. 172 с.
- Герстфельд Г.Ф. 1857. О прибрежных жителях Амура // Вестник Императорского Русского географического общества. Т. 20. С. 288–322.
- Гончаров Е. 2018. Парусник Маака. Тетрадь в коленкоровом переплете // Приамурье-2018: альманах (Благовещенск). Т. 14(32). С. 48–66.
- Дзубан Т.А., Матекин П.В. 1986. Таксономическое положение некоторых форм в роде *Benedictia* озера Байкал // Зоологический журнал. Т. 65, вып. 8. С. 1262–1267.
- Жадин В.И. 1933. Пресноводные моллюски СССР. Л.: Ленснбтехиздат. 232 с.
- Жадин В.И. 1952. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР. М., Л.: Изд. АН СССР. 376 с.
- Затравкин М.Н. 1986. Моллюски семейства Pachychilidae (Pectinibranchia, Gastropoda) Дальнего Востока СССР // Донные организмы пресных вод Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 30–38.
- Затравкин М.Н., Довгалева А.С., Старобогатов Я.И. 1989. Моллюски рода *Parafossarulus* (Bithyniidae, Gastropoda) фауны СССР и их значение как промежуточных хозяев трематоды *Clonorchis sinensis* (Gobbold, 1875) // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. Т. 94, вып. 5. С. 74–78.

- Зубаков Д.Ю., Щербаков Д.Ю., Ситникова Т.Я. 1997. Анализ филогенетических взаимоотношений байкальских эндемичных моллюсков семейства Baicaliidae Clessin, 1880 (Gastropoda, Pectinibranchia) на основе нуклеотидных последовательностей фрагмента митохондриального гена CO 1 // Молекулярная биология. Т. 31, № 6. С. 1092–1097.
- Кантор Ю.И., Сысоев А.В. 2005. Каталог моллюсков России и сопредельных стран. Москва: КМК. 627 с.
- Кожов М.М. 1928. Наблюдения над *Benedictia baicalensis* Gerstf. и другими представителями сем. Benedictiidae // Известия Биолого-географического научно-исследовательского института при Иркутском госуниверситете. Т. 4, вып. 1. С. 81–98.
- Кожов М.М. 1929. Новый вид Gastropoda из оз. Байкал // Русский гидробиологический журнал. Т. 8, № 10/11. С. 300–304.
- Кожов М.М. 1931. К познанию фауны Байкала, ее распределения и условия обитания: по материалам Байкальской биологической станции Иркутского Биолого-Географического научно-исследовательского института // Известия Иркутского Биолого-Географического научно-исследовательского института при Государственном Иркутском университете. Т. 5, № 1. С. 3–170.
- Кожов М.М. 1936. Моллюски озера Байкал. Систематика, распределение, экология некоторые данные по генезису и истории // Труды Байкальской лимнологической станции СО АН СССР. Т. 8. С. 1–350.
- Лутаенко К.А. 2016. Леопольд фон Шренк и его вклад в малакологию: к 190-летию со дня рождения // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. Вып. 20, № 2. С. 101–135.
- Маак Р.К. 1859. Путешествие на Амур, совершенное по распоряжению Сибирского отдела Русского географического общества, в 1855 году. С.-Петербург: Типография К. Вульфа. 577 с.
- Максимова Н.В., Мельникова Е.Н., Широкая А.А., Ситникова Т.Я., Тимошкин О.А. 2012. Сезонное и межгодовое распределение брюхоногих моллюсков в трех гидродинамических зонах каменистой литорали озера Байкал // Ruthenica (Русский малакологический журнал). Т. 22, № 1. С. 1–14.
- Москвичёва И.М. 1979. К системе моллюсков семейства Viviparidae Дальнего Востока СССР // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 80. С. 87–92.
- Островская Р.М., Ситникова Т.Я., Яковлева Ю.Я., Финогенко Ю.А. 1996. Полиплоидия и мископлоидия у байкальских эндемичных моллюсков // Кариосистематика беспозвоночных животных. Часть 3. М.: Наука. С. 54–56.
- Побережный Е.С. 1986. Байкальские эндемичные моллюски как объект гидробиологического мониторинга. Автореферат диссертации ... канд. биол. наук. Иркутск. 17 с.
- Побережный Е.С., Островская Р.М., Петренко Н.К. 1988. Полиплоидия у байкальских моллюсков рода *Benedictia* (Gastropoda, Prosobranchia) // Новое в изучении флоры и фауны Байкала и его бассейна. Иркутск: ИГУ. С. 114–120.
- Побережный Е.С., Ситникова Т.Я. 1978. Хромосомы байкальского моллюска *Benedictia baicalensis* (Gastropoda, Prosobranchia) // Зоологический журнал. Т. 57, вып. 8. С. 1270–1273.
- Прозорова Л.А. 2013. Пресноводные моллюски бассейна нижнего Амура и Приморья. Видовое разнообразие, ключи родов и семейств, редкие виды. Saarbrücken: Palmarium Academic Publishing. 59 с.
- Прозорова Л.А. 2022. Оценка разнообразия амуро-приморской пресноводной малакофауны (юг Дальнего Востока России) // Биота и среда природных территорий. Т. 10, № 2. С. 5–19.
- Прозорова Л.А., Макаренко В.П., Ситникова Т.Я. 2014а. Моллюски рода *Parafossarulus* (Caenogastropoda, Rissooidea, Bithyniidae) в бассейне реки Амур // Чтения памяти профессора Владимира Яковлевича Леванидова (Владивосток). Вып. 6. Владивосток: Дальнаука. С. 552–560.
- Прозорова Л.А., Макаренко В.П., Балан И.В. 2014б. Распространение моллюсков-живородок Viviparoidea (Caenogastropoda, Architaenioglossa) в бассейне Амура // Чтения памяти профессора Владимира Яковлевича Леванидова (Владивосток). Вып. 6. Владивосток: Дальнаука. С. 543–551.

- Ситникова Т.Я. 1983. Система байкальских эндемичных видов рода *Megalovalata* и некоторые вопросы систематики семейства Valvatidae (Gastropoda, Pectinibranchia) // Зоологический журнал. Т. 62, вып. 1. С. 32–44.
- Ситникова Т.Я. 1987. К систематике байкальских эндемичных моллюсков семейства Benedictiidae (Gastropoda, Pectinibranchia) // Зоологический журнал. Т. 66, вып. 10. С. 1463–1476.
- Ситникова Т.Я. 1991. Результаты исследования кладок эндемичных байкальских моллюсков // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 228. С. 61–73.
- Ситникова Т.Я., Островская Р.М., Побережный Е.С., Козлова С.А. 1991. Новые результаты исследования полиплоидии у байкальских эндемичных моллюсков рода *Benedictia* (Gastropoda, Pectinibranchia, Benedictiidae) // Морфология и эволюция беспозвоночных. Новосибирск: Наука. С. 266–281.
- Ситникова Т.Я., Старобогатов Я.И., Широкая А.А., Шибанова И.В., Коробкова Н.В., Адов Ф.В. 2004. Брюхоногие моллюски (Gastropoda) // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Том 1, книга 1. Новосибирск: Наука. С. 937–1002.
- Ситникова Т.Я., Широкая А.А., Максимова Н.В., Ханаев И.В., Слугина З.В., Тимошкин О.А. 2010. Распределение брюхоногих моллюсков в каменистой литорали озера Байкал // Гидробиологический журнал. Т. 46, № 1. С. 3–20.
- Старобогатов Я.И., Прозорова Л.А., Богатов В.В., Саенко Е.М. 2004. Моллюски // Определитель пресноводных беспозвоночных и сопредельных территорий. Том 6. Моллюски, Полихеты, Немертины. С.-Петербург: Наука. С. 9–491.
- Старобогатов Я. И., Толстикова Н.В. 1986. Моллюски // История озер СССР. Общие закономерности возникновения и развития озер. Методы изучения истории озер. Л.: Наука. С. 156–164.
- Штраух А. 1889. Зоологический музей Императорской Академии наук. Пятидесятилетие его существования. С.-Петербург: Типография Императорской Академии наук. 372 с.
- Штыкова Ю.Р., Ситникова Т.Я., Кулакова Н.В., Суханова Е.В., Ханаев И.В., Парфенова В.В. 2018. Первые сведения о бактериальном сообществе пищеварительного тракта эндемичных байкальских брюхоногих моллюсков вида *Benedictia baicalensis* // Микробиология. Т. 87, № 6. С. 727–736.
- Abbott R.T. 1948. Handbook of medically important mollusks of the Orient and the Western Pacific // Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, Harvard College. V. 100. P. 246–328.
- Andreeva S.I., Andreev N.I., Lazutkina E.A., Kryazheva E.S. 2017. On the sexual dimorphism in *Parafossarulus manchouricus* (Gerstfeldt in Bourguignat, 1860) (Bithyniidae, Gastropoda, Mollusca) // Ruthenica (Russian Malacological Journal). V. 17, N 3. P. 105–108.
- BBLD (Baltisches Biografisches Lexikon Digital). 2025. <https://bbld.de/0000000455006469>.
- Bourguignat J.R. 1861a (1860a). Catalogue des Mollusques de la famille des Paludinéés, recueillis jusqu'à ce jour en Sibérie et sur le territoire de l'Amour, daselbst // Revue et Magasin de Zoologie Pure et Appliquée. V. 12. P. 532–537. [reproduced in: Bourguignat J.R. 1862. Les Spicilées Malacologiques. Paris: Baillière et fils. P. 7–15].
- Bourguignat J.R. 1861b (1860b). Monographie du genre *Choanomphalus* // Revue et magasin de zoologie pure et appliqué. V. 12. P. 527–531. [reproduced in: Bourguignat J.R. 1862. Les Spicilées Malacologiques. Paris: Baillière et fils. P. 1–6].
- Chung P.-R. 1985. Malacological studied on *Parafossarulus manchouricus* (Gastropoda: Prosobranchia) in Korea // Korean Journal of Malacology. V. 1, N 1. P. 24–50.
- Clessin S. 1886. Die Familie der Limnaeiden enthaltend die Genera *Planorbis*, *Limnaeus*, *Physa* und *Amphipeplea* // Abbildungen nach der Natur mit Beschreiben. Bd. 1, Abt. 17. S. 232–235.
- Crosse J.C.H., Fischer P.H. 1879. Faune malacologique du Lac Baïkal // Journal de Conchyliologie. V. 27. P. 1–145.
- Dybowski W. 1875. Die Gastropoden-Fauna des Baikal-Sees, anatomisch und systematisch bearbeitet // Memories de L'Academie Imperiale des Sciences de St. Petersburg. T. 22, N 8. P. 1–73.

- Dybowski B., Grochmalicki J. 1925. Przyczynki do znajomości mleszakow jeziora Bajkalskiego (contributions a la connaissance des Mollusques du lac Baikal), Wladislawiidae nov. fam. // Kozmos. N 5. P. 819–881.
- Dybowski W. 1901. Diagnosen neuer *Choanomphalus*-Arten // Nachrichtenblatt der Deutschen Malakozoologischen Gesellschaft. Bd. 33, N 7/8. S. 119–125.
- Dybowski W. 1910. Zur Synonymik der *Choanomphalus*-Arten // Ежегодник Зоологического музея Императорской Академии наук (Annuaire du Musée Zoologique de l'Académie Impériale des Sciences de St.-Petersbourg). V. 15. P. 254–266.
- Du L.-N., Chen J., Yu G.-H., Yang J.-X. 2019. Systematic relationships of Chinese freshwater semisulcospirids (Gastropoda, Cerithioidea) revealed by mitochondrial sequences // Zoological Research. V. 40, N 6. P. 541–551.
- Fazalova V., Nevado B., Peretolchina T., Petunina J., Sherbakov D. 2010. When environmental changes do not cause geographic separation of fauna: differential responses of Baikalian invertebrates // BMC Evolutionary Biology. V. 10, N 320. P. 1471–2148.
- Gerstfeldt G. 1853. Ueber die Mundtheile der saugenden Insecten. Ein beitrage zur ergleichenden Anatomie, welchen zur Erlangung der magister-Wuerde. Mitau und Leipzig: GA Reyher's Verlagsbuchhandlung. 130 S.
- Gerstfeldt G. 1857 [1858]. Ueber einige zum Theil neue Arten Platoden, Anneliden, Myriapoden und Crustaceen Sibiriens's Namentlich seines Oestlichen Thieles und des Amur-Gebietes // Mémoires présentés à l'Académie impériale des Sciences de St. Petersburg par divers Savans et dans ses assemblées. Bd. 8. S. 259–297.
- Gerstfeldt G. 1859a. Über Land- und Süßwasser-Mollusken Sibiriens und des Amur-Gebietes // Mémoires présentés à l'Académie impériale des Sciences de St. Petersburg par divers Savans et dans ses assemblées. Bd. 9. S. 507–548.
- Gerstfeldt G. 1859b. Ueber die Flusskrebse Europa's. Gebietes // Mémoires présentés à l'Académie impériale des Sciences de St. Petersburg par divers Savans et dans ses assemblées. Bd. 9. S. 549–589.
- Gerstfeldt G. 1860. Ueber die Entwicklungsfähigkeit des Amurlandes, insbesondere in mercantiler Beziehung // Baltische Monatsschrift (Riga). Bd. 1, Hft. 1. [2]. S. 291–355.
- Hirano T., Saito T., Tsunamoto Y., Koseki Y., Prozorova L., Tu D.V., Matsuoka K., Nakai K., Suyama Y., Chiba S. 2019. Role of ancient lake for genetic and phenotypic diversification of freshwater snails // Molecular Ecology. V. 28, N 23. P. 5032–5051.
- Kantor Y.I., Vinarski M.V., Schilevko A.A., Sysoev A.V. 2010. Catalogue of the continental Mollusks of Russia and Adjacent Territories [Electronic Resource]: Version 2.3.1. (http://www.ruthenica.com/documents/Continental_Russian_molluscs_ver2-3-1.pdf).
- Kobelt W. 1910. E.A. Rossmäessler's Iconographie der Land- und Süßwasser-Mollusken. Neue Folge. Bd. 15. Wiesbaden: C.W. Kreidel's Verlag. S. 1–84.
- Köhler F. 2016. Rampant taxonomic incongruence in a mitochondrial phylogeny of *Semisulcospira* freshwater snails from Japan (Cerithioidea: Semisulcospiridae) // Journal of Molluscan Studies. V. 82. P. 268–281.
- Köhler F. 2017. Corrigendum to: Against the odds of unusual mtDNA inheritance, introgressive hybridisation and phenotypic plasticity: systematic revision of Korean freshwater gastropods (Semisulcospiridae, Cerithioidea) // Invertebrate Systematics. V. 31, N 3. P. 249–268.
- Lindholm W.A. 1909. Die Mollusken des Baikal-Sees (Gastropoda et Pelecypoda), systematisch und zoogeographisch bearbeitet. Wissenschaftliche Ergebnisse einer Zoologischen Expedition nach dem Baikal-See unter Leitung des Professors A. Korotneff indem Jahren 1900–1902 // Зоологические исследования озера Байкал. № 4. С. 1–106.
- Lindholm W.A. 1927. Kritische Studien zur Molluskenfauna des Baikalsees // Труды Комиссии по изучению озера Байкал. № 2. М.: АН СССР. С. 139–186.
- Mas-Coma S., Bargues M.D. 1997. Human liver flukes: a review // Research and Reviews in Parasitology. V. 57, N 3–4. P. 145–218.

- Mattiesen D., von. 1866. Rückblick auf die Wirksamkeit der Universität Dorpat: zur Erinnerung an die Jahre von 1802–1865: nach den vom Curator des Dörptschen Lehrbezirks eingezogenen Berichten und Mittheilungen. Dorpat. 114 s.
- Maximova N., Koroleva A., Sitnikova T., Khanaev I., Bukin Y., Kirilchik S. 2017. Age dynamics of telomere length of Baikal gastropods is sex specific and multidirectional // *Folia Biologica*. V. 65, N 4. P. 187–197.
- Maximova N.V., Sitnikova T.Ya. 2006. Size, age and sex ratio in *Maackia herderiana* (Gerstfeldt, 1859) (Gastropoda: Caenogastropoda: Baicaliidae) from south Baikal Lake // *Ruthenica* (Russian Malacological Journal). V. 16, N 1–2. P. 97–104.
- Nguyen H.M., Van H.H., Ho L.T., Tatonova Y.V., Madsen H. 2021. Are *Melanoides tuberculata* and *Tarebia granifera* (Gastropoda, Thiaridae), suitable first intermediate hosts of *Clonorchis sinensis* in Vietnam? // *PLoS Neglected Tropical Diseases*. V. 15, N 1. Art. e0009093 (<https://doi.org/10.1371/journal.pntd.0009093>).
- Papusheva E.P., Sherbakov D.Yu., Sitnikova T.Ya., Zubakov D.Yu., Blinov A.G., Starobogatov Ya.I. 2003. Molecular phylogeny of the genus *Choanomphalus* (Pulmonata: Planorbidae) // *Ruthenica* (Russian Malacological Journal). V. 13, N 1. P. 75–80.
- Park G. M. 1994. Cytotaxonomic studies of freshwater gastropods in Korea // *Malacological Review*. V. 27. P. 23–41.
- Peretolchina T.E., Sitnikova T.Ya., Sherbakov D.Yu. 2020. The complete mitochondrial genomes of four Baikal molluscs from the endemic family Baicaliidae (Caenogastropoda: Truncatelloida) // *Journal of Molluscan Studies*. V. 86, N 3. P. 201–209.
- Prozorova L.A., Ngo X.Q., Do V.T. 2016. Taxonomy and distribution of medically important snails of the genus *Parafoasarulus* (Caenogastropoda, Rissoidae, Bithyniidae) in Vietnam // *Proceedings of Anniversary Scientific Workshop «Progress and Trends of Science and Technology» to Commemorate 10 years of Partnership of Vietnam Academy of Sciences and the Russian Foundation for Basic Research, Hanoi, February 29, 2016. Hanoi*. P. 380–385.
- Prozorova L.A., Rasshepkina A.V. 2017. Species diversity and reproductive anatomy of the genus *Parafoasarulus* Annandale (Caenogastropoda, Rissoidae, Bithyniidae) // *Bulletin of the Russian Far East Malacological Society*. V. 21, N 1/2. P. 178–187.
- Reeve L.A. 1859–1861. Monograph of the genus *Melania* // *Conchologia Iconica, or, Illustrations of the Shells of Molluscous Animals*. Vol. 12. Pls. 1–59 + unpaginated text.
- Roepstorff P., Sitnikova T.Ya., Timoshkin O.A., Pomazkina G.V. 2003. Observation on stomach contents, food uptake and feeding strategies of endemic Baikalian gastropods // *Berliner Palaobiologische Abhandlungen*. Bd. 4. S. 151–156.
- Saito T., Hirano T., Prozorova L., Tu Do V., Sulikowska-Drozdz A., Sitnikova T., Surenkhorloo P., Yamazaki D., Morii Y., Kameda Y., Fukuda H., Chiba S. 2018b. Phylogeography of freshwater planorbid snails reveals diversification patterns in Eurasian continental islands // *BMC Evolutionary Biology*. V. 18, N 1. P. 1–13.
- Saito T., Prozorova L., Sitnikova T., Surenkhorloo P., Hirano T., Morii Y., Chiba S. 2018a. Molecular phylogeny of glacial relict species: a case of freshwater Valvatidae molluscs (Mollusca: Gastropoda) in North and East Asia // *Hydrobiologia*. V. 818, N 1. P. 105–118.
- Schrenck L. 1867. Mollusken des Amur-Landes und des Nordjapanischen Meers // *Reisen und Forschungen im Amur-Lande in der Jahren 1854–1856*. Bd. 2. St. Petersburg: Akademie der Wissenschaften zu St. Petersburg. S. 256–976.
- Shirokaya A.A., Sitnikova T.Ya., Kijashko P.V., Shydlovskyy I.V., Prozorova L.A., Yamamuro M. 2017. A review of the Lake Baikal limpets, family Acroloxidae Thiele, 1931 (Mollusca: Pulmonata: Hygrophila), based on type specimens, with keys to the genera // *Archiv für Molluskenkunde*. Bd. 146, N 1. S. 9–64.
- Sitnikova T.Ya. 1995. Gastropods of the family Benedictiidae from Lake Baikal // *Ruthenica* (Russian Malacological Journal). V. 5, N 1. P. 77–90.

- Sitnikova T.Ya.* 2018. Review of Valvatidae (Gastropoda: Heterobranchia) endemic to Lake Baikal, with taxonomic and morphological notes // Archiv für Molluskenkunde. Bd. 147, N 2. S. 181–201.
- Sitnikova T.Ya.* 2019. Baikal gastropods described by W.A. Lindholm // Proceedings of the Zoological Institute RAS. V. 323, N 3. P. 214–252.
- Sitnikova T., Maximova N.* 2016. On morphological and ecological evidence of adaptive differentiation among stony cliff littoral Baikal gastropods // Journal of Natural History. V. 50, N 5–6. P. 263–280.
- Starobogatov Ya.I., Sitnikova T.Ya.* 1998. List of Mollusca species // Lake Baikal. Evolution and Biodiversity. O.M. Kozhova, L.R. Izmet'eva (Eds). Leiden: Backhuys Publishers. P. 404–414.
- Starostin A.* 1926. Zur Kenntnis der Mollusken-Fauna des Baikalsees // Archiv für Naturgeschichte. Abteilung A: Original-Arbeiten. Bd. 92, N 6. S. 1–95.
- Strong E.E., Colgan D.J., Healy J.M., Lydeard C., Ponder W.F., Glaubrecht M.* 2011. Phylogeny of the gastropod superfamily Cerithioidea using morphology and molecules // Zoological Journal of the Linnean Society. V. 162. P. 43–89.
- Strong E.E., Köhler F.* 2009. A morphological and molecular analysis of «*Melania*» *jacqueti* Dautzenberg & Fischer, 1906: from anonymous orphan to critical basal offshoot of the Semisulcospiridae (Gastropoda: Cerithioidea) // Zoologica Scripta. V. 38. P. 483–502.
- Thiele J.* 1931 (1929–1931). Handbuch der Systematischen Weichtierkunde. Bd. 1. Jena: Gustav Fischer. 778 S.
- Vinarski M.V., Kantor Yu.I.* 2016. Analytical Catalogue of Fresh and Brackish Water Molluscs of Russia and Adjacent Countries. Moscow: A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution RAS. 544 p.
- Wang J.G., Zhang D., Jakovlić I., Wang W. M.* 2017. Sequencing of the complete mitochondrial genomes of eight freshwater snail species exposes pervasive paraphyly within the Viviparidae family (Caenogastropoda) // PLoS ONE. V. 12. Art. e0181699 (<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0181699>).
- Westerlund C.A.* 1877. Sibiriens Land- och Sötvatten-Mollusker. I // Kongliga Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar. V. 14, N 2. P. 1–101.
- Westerlund C.A.* 1885. Fauna der in der Paläarktischen Region (Europa, Kaukasien, Sibirien, Turan, Persien, Kurdistan, Armenien, Mesopotamien, Kleinasien, Syrien, Arabien, Egypten, Tripolis, Tunisien, Algerien und Marocco) lebenden Binnenconchylien. V. Fam. Succineidae, Auriculidae, Limnaeidae, Cyclostomidae und Hydrocenidae. Lund: H. Ohlsson. 135+14 S.
- Wilke T., Kehlmaier C., Stelbrink, B., Albrecht C., Bouchet P.* 2023. Historical DNA solves century-old mystery on sessility in freshwater gastropods // Molecular Phylogenetics and Evolution. V. 185. Art. e07813 (<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2023.107813>).
- Xu Y.-B., Meng Y.-Z., Zeng S., Wang H.-J., Zhong S., Yang D.-Y., Zhou X.-P., Glasby C.J.* 2025. A new species of *Semisulcospira* O. Boettger, 1886 (Gastropoda, Cerithioidea, Semisulcospiridae) from Fujian, China with mitochondrial genome and its phylogenetic implications // Zoosystematics and Evolution, V. 101, N. 1. P. 17–34.

Published online July 18, 2025