

УДК 594.3; 574.58

## ЧУЖЕРОДНЫЕ БРЮХОНОГИЕ МОЛЛЮСКИ (GASTROPODA) СРЕДИ ЭНДЕМИКОВ В ОТКРЫТЫХ РАЙОНАХ ОЗ. БАЙКАЛ

© 2024 г. Т. Я. Ситникова<sup>а</sup>, И. В. Ханаев<sup>а</sup>, М. В. Коваленкова<sup>а</sup>, Т. Е. Перетолчина<sup>а</sup>,  
Н. В. Максимова<sup>а, \*</sup>

<sup>а</sup>Лимнологический институт СО РАН, Иркутск, 664033 Россия

\*e-mail: max@lin.irk.ru

Поступила в редакцию 27.11.2023 г.

После доработки 09.02.2024 г.

Принята к публикации 09.02.2024 г.

До середины прошлого столетия палеарктическо-сибирская фауна гастропод населяла бухты крупных заливов и соры оз. Байкал, сходные по условиям среды с сибирскими водоемами. Эндемичные виды занимали открытые участки озера с холодной водой, сильными штормами и другими специфическими условиями среды. На основании анализа морфо-анатомических признаков и генетических дистанций по фрагменту гена COI мтДНК в открытом Байкале констатированы пять чужеродных видов. Кроме найденного ранее *Radix auricularia* (Linnaeus 1758), идентифицированы *Radix cf. zazurniensis* (Mozley 1934) (Lymnaeidae), *Cincinnatia sorenensis* (Dybowski 1886) и *C. cf. korotnevi* Lindholm 1909 (Valvatidae), а также *Gyraulus cf. acronicus* (Férussac 1807) (Planorbidae). По материалам экспедиций 1993–2023 гг. представлена карта-схема о нахождении чужеродных видов в открытой литорали оз. Байкал, приведены фотографии раковин вселенцев и органов половой системы для некоторых из них, а также информация о сосуществующих эндемичных видах гастропод. Обнаружены альбиносы среди *R. auricularia* и несколько улиток с рудиментарным копулятивным органом среди *R. cf. zazurniensis*. Обсуждаются возможные причины проникновения чужеродных видов в открытый Байкал.

**Ключевые слова:** вселенцы, альбиносы, афаллия, эндемики, сосуществование, COI мтДНК, распространение

**DOI:** 10.31857/S0044513424030049, **EDN:** VCIANG

Расселение организмов, в том числе брюхоногих моллюсков, за пределы их естественного обитания и успешная интродукция в новых биотопах влекут за собой изменение нативных таксоценозов (Kolar, Lodge, 2000). Инвазивные виды могут угрожать нормальному функционированию экосистемы (Alonso et al., 2023), а также способны изменять эволюционный путь аборигенных видов путем конкурентного исключения, смещения экологических ниш и гибридизации (Mooney, Cleland, 2001) и в итоге приводить к вытеснению местных видов и их вымиранию (Prušek et al., 2017).

Из водных брюхоногих моллюсков одним из наиболее успешных вселенцев является новозеландский вид *Potamopyrgus antipodarum* (Gray 1843) (Tateidae), который распространился в 39 странах на 5 континентах и которому посвящено свыше 240 публикаций (Geist et al., 2022). Для одной небольшой страны Израиль упоминаются 19 инвазивных видов пресноводных гастропод (Roll et al., 2009), одним из которых является *Planorbella* (= *Helisoma*) *duryi* (Wetherby 1879) (Planorbidae). Сходные с ним

североамериканские представители рода *Planorbella* (= *Helisoma*) расселились по европейскому континенту (Glöer, 2019) и обнаружены в Западной и Восточной Сибири (Sitnikova et al., 2010; Babushkin et al., 2023). Практически по всему миру распространились улитки *Physella acuta* (Draparnaud 1805) (Physidae) североамериканского происхождения (Dillon et al., 2002; Vinarski, Kantor, 2016). В водоемах Северной Америки констатированы европейские по происхождению виды *Radix auricularia* (Linnaeus 1758) (например, Mills et al., 1993) и *Am-pullaceana* (= *Radix*) *balthica* (Linnaeus 1758) (Lymnaeidae) (Vinarski et al., 2022). Выяснено, что распространение видов рода *Radix* ограничено климатом, в частности температурой (Saito et al., 2021). Значительное повышение температуры поверхностных вод повлекло за собой широкий спектр последствий, связанных с эвтрофикацией, и послужило основной причиной внедрения чужеродных видов гастропод в Древние озера мира (Hampton et al., 2018). В настоящее время разные виды “вселенцев” констатированы в озерах Малави,

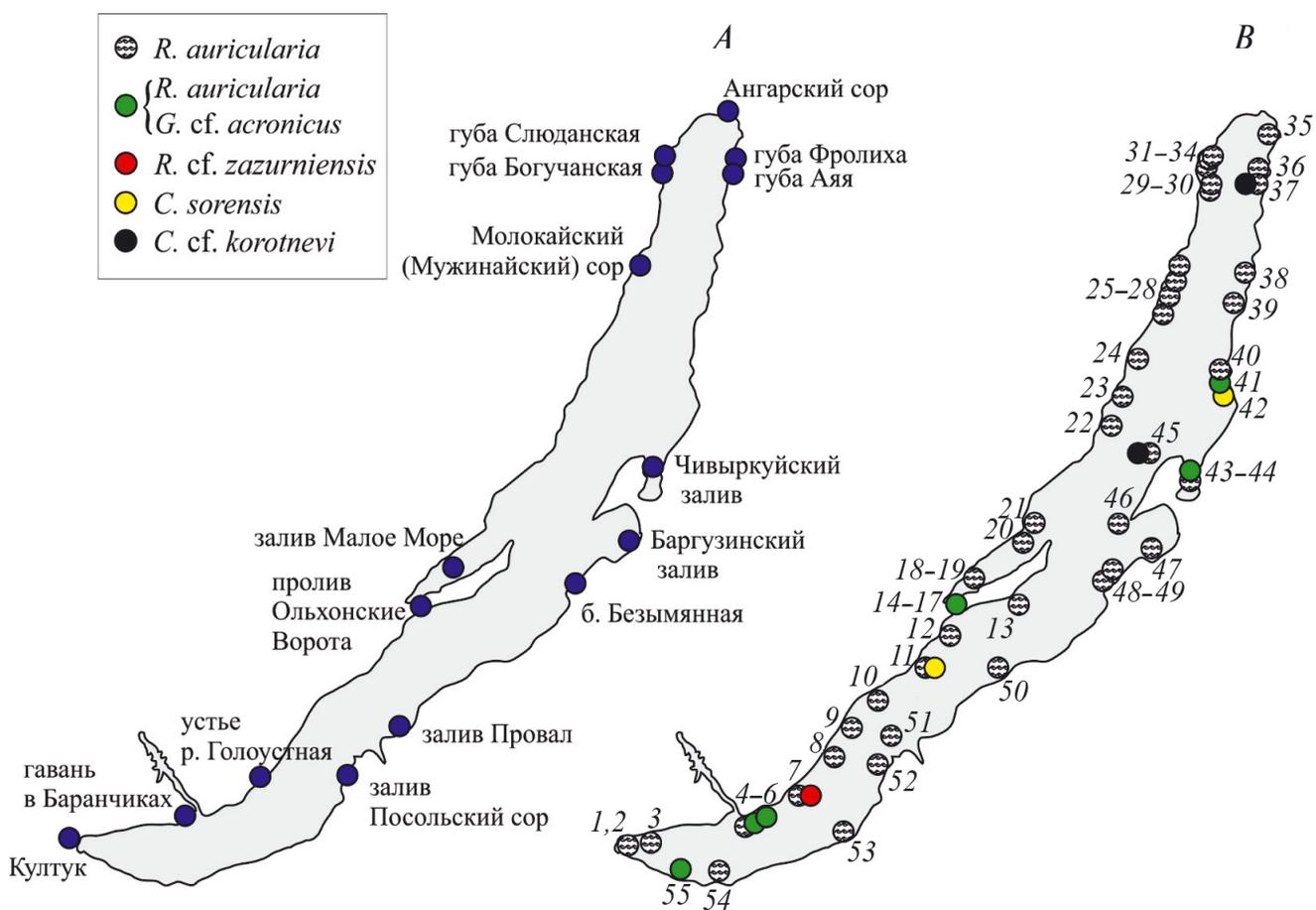
Танганьика, Охрид, Титикака и Кинерет (Genner et al., 2008; Albrecht et al., 2009, 2014; Heller et al., 2014; Van Bocxlaer et al., 2015), а также в оз. Байкал (Stift et al., 2004; Schniebs et al., 2022). Широкое распространение *R. auricularia* в открытых районах Байкала объяснено эвтрофикацией (Schniebs et al., 2022), связанной с повышением поверхностной температуры воды озера на ~2 °С (Kravtsova et al., 2021) и массовым развитием нитчатой водоросли рода *Spirogyra* (Timoshkin et al., 2016, 2018).

Установлено, что особи *R. auricularia* из различных районов Байкала имеют широкий спектр морфологической изменчивости, между тем все они генетически принадлежат одному виду (Schniebs et al., 2022), но характеризуются высокой степенью полиморфизма двух микросателлитных локусов (De Boer et al., 2004). Выяснено, что вселение *R. auricularia* в открытую литораль Байкала произошло из разных участков прибрежно-соровой зоны озера, которую было предложено назвать “зоной ожидания” (“waiting zone”) для палеарктических и

сибирских видов, способных к заселению открытой литорали (Schniebs et al., 2022).

Прибрежно-соровая зона Байкала включает в себя мелководные бухты и заливы Малого моря, Богучанского, Чивыркуйского и Баргузинского заливов, озера-соры Провал, Посольский и Ангарский, отделенные от открытого Байкала узкими островами или полуостровами, а также прибрежные лагунные и дельтовые озера, сходные по гидро-физико-химическим характеристикам с обычными мелководными водоемами Сибири (Кожов, 1962).

До середины прошлого столетия знания о распределении палеарктическо-сибирских видов в Байкале базировались на сборах экспедиций Коротнева (1901–1902) и Байкальских экспедиций Академии наук СССР (БЭАН, 1916 и 1925), охватывающих по периметру все озеро. Брюхоногие моллюски из экспедиций Коротнева определены Линдгольмом (Lindholm, 1909), БЭАН – Кожовым (1936), дополнившим сведения собственными



**Рис. 1.** Карты-схемы находок представителей родов *Radix* (Lymnaeidae), *Gyraulus* (Planorbidae) и *Cincinna* (Valvatidae): А – прибрежно-соровая зона до 1962 г., В – открытая литораль в 1993–2023 гг. (информация о местах сборов приведена в табл. 1).

сборами в последующие годы (Кожов, 1962). Кроме того, существует подробная информация о видовом составе и распределении гастропод, в том числе сибирских и палеарктических видов, для Чивыркуйского залива, литорали Ушканьих о-вов и залива Малое Море (Starostin, 1926), а также Посольского сора (Dybowski, 1912).

Именно эти сведения (рис. 1А) послужили основой для выявления изменений, произошедших в современных таксоценозах байкальских гастропод, приуроченных к открытому Байкалу.

В связи с этим основные задачи данной работы были следующие: 1) представить сведения о находках палеарктическо-сибирских видов в открытых участках озера с составлением карты-схемы, в том числе дополнить информацию (Schniebs et al., 2022) о распространении *R. auricularia*; 2) привести фотографии раковины чужеродных видов, включая представителей рода *Radix* и их половых органов; 3) рассчитать генетические дистанции по фрагменту гена COI мтДНК между родственными видами представителей родов *Radix* (Lymnaeidae) и *Cincinna* (Valvatidae); 4) высказать предположения о причинах вселения в открытый Байкал видов, населяющих его прибрежно-соровую зону.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Гастроподы собраны в период с 1993 по 2023 г. авторами статьи, сотрудниками лабораторий биологии водных беспозвоночных, ихтиологии и геносистематики ЛИН СО РАН. Использованы записи полевых дневников и сборы М.Ю. Бекман (1972 и 1975 гг.), хранящиеся в коллекции лаборатории биологии водных беспозвоночных. Названия географических мест, координаты, глубины, тип грунта и годы сборов приведены в табл. 1. Материал с глубин 0.1–0.7 м отобран вручную и гидробиологическими сачками, с зоны глубин 1–40 м – водолазами, с помощью драг, дночерпателя Петерсена и телеуправляемого необитаемого подводного аппарата (ТНПА) “Ровбилдер” РБ-300.

В некоторых районах проведен подсчет доли (%) особей чужеродных и эндемичных видов гастропод в количественных (1–3 пробы на станцию) и качественных сборах. В 2019–2022 гг. особи обработаны кипятком по методу Niku-nuki (Fukuda et al., 2008) и зафиксированы формидроном (для анатомирования) и этиловым спиртом (для молекулярно-генетических исследований). Нуклеотидные последовательности фрагмента гена COI мтДНК получены у 6 особей *Cincinna* spp. из Посольского сора, бухт Усть-Анга и Сосновка, р. Голоустная, а также у 5 особей *Radix* spp. из района пос. Голоустное. Для амплификации и секвенирования использованы универсальные праймеры (Folmer et al., 1994). Ближайшие родственные последовательности из GenBank подобраны с использованием BLAST,

стандартные генетические расстояния (*p*-дистанции) между нуклеотидными последовательностями рассчитаны с помощью программы Mega 11 (Tamura et al., 2021).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В открытой литорали оз. Байкал обнаружены представители трех родов: *Radix* (Lymnaeidae), *Gyraulax* (Planorbidae) и *Cincinna* (Valvatidae) (рис. 1В).

### *Radix* (Lymnaeidae)

В настоящее время особи *R. auricularia* обнаружены практически по всей литорали оз. Байкал (рис. 1В), в 11 из 55 исследованных районов радикусы найдены неоднократно в разные годы (табл. 1, станции 4, 6, 7, 10, 12, 26, 34, 35, 37, 39, 40). Обитают они в широком диапазоне глубин от 0.1 до 40 м на каменистых, песчано-илистых и смешанных типах грунтов с водной растительностью и детритом (табл. 1). В урезовой зоне открытого Байкала, в отличие от прибрежно-соровых участков, в летнее время половозрелые радикусы и их яйцевые кладки не обнаружены. Адаптация к условиям открытого Байкала привела к тому, что радикусы не были замечены на поверхностной пленке воды, и у исследованных особей пневмостом был сомкнут, и он не открылся после обработки кипятком (рис. 2В). Произошло ли срастание краев пневмостома, еще предстоит выяснить на гистологических срезах.

В прибрежно-соровой зоне Байкала зарегистрирована следующая численность *R. auricularia*: в Посольском соре на песчаных и песчано-илистых грунтах в июле–августе 1938 г. – 2 экз. м<sup>-2</sup>

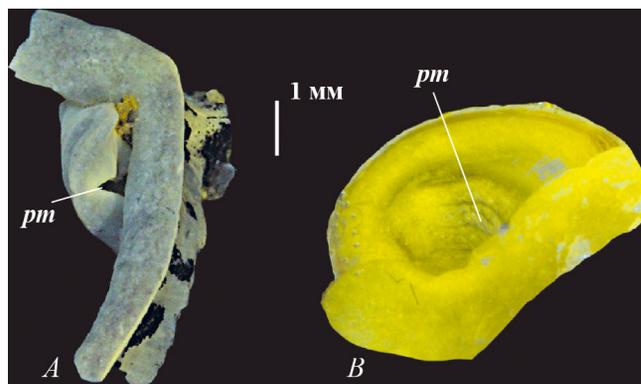


Рис. 2. Пневмостом *R. auricularia* из оз. Байкал: А – мантийный край особи с открытым пневмостомом с уреза залива Загли в Малом Море, В – мантийный край особи с сомкнутыми краями пневмостома из литорали у пос. Листвянка (глубина ~10 м, рис. 1В, станция 4); pt – пневмостом.

**Таблица 1.** Районы находок вселенцев в открытой литорали Байкала в 1972, 1975 (коллекция М.Ю. Бекман) и 1993–2023 гг. (номера станций соответствуют рис. 1В)

№ станции	Район	Координаты	Год отбора	Глубина, грунт
<b>Южный Байкал, западное побережье</b>				
1	мыс Шаманский	51°41'31" с.ш., 103°42'07" в.д.	2013	3–9 м, песок
2	пос. Култук	51°43'37" с.ш., 103°43'19" в.д.	2000	10–15 м, песок
3	мыс Хабартуй	51°43'56" с.ш., 103°52'56" в.д.	2016	3–10 м, камни, песок, макрофиты
4	Лиственничный залив	51°51'50" с.ш., 104°50'41" в.д.	2011, 2014, 2016, 2019	1–17 м, камни, песок, ил, <i>Spirogyra</i> sp.
5	мыс Березовый	51°50'48" с.ш., 104°54'23" в.д.	2003, 2020	3.3 м, 21 м, валуны, галька
6	бухта Большие Коты	51°53'57" с.ш., 105°03'51" в.д. 51°54'08" с.ш., 105°04'10" в.д. 51°54'08" с.ш., 105°04'20" в.д. 51°53'48" с.ш., 105°07'48" в.д.	2017, 2019, 2021	2.5–25 м, камни, песок, макрофиты, детрит
7	залив Голоустный	52°01'35" с.ш., 105°24'18" в.д.	2020, 2022	2.5–3.9 м, камни, песок
8	бухта Песчаная	52°15'42" с.ш., 105°42'26" в.д.	2020	5.5–6.5 м, песок
9	бухта Бабушка	52°15'55" с.ш., 105°42'47" в.д.	2017	5 м, гравий
<b>Средний Байкал, западное побережье</b>				
10	севернее пос. Бугульдейка	52°32'30" с.ш., 106°05'55" в.д.	1996, 2019	2–3 м, песок
11	бухта Усть-Анга	52°46'32" с.ш., 106°35'23" в.д.	2000	1.5 м, камни, ил, макрофиты
12	бухта Ая	52°47'10" с.ш., 106°36'28" в.д.	1993, 2020	0.1–1 м, камни; 21–22 м, песок, ил
13	мыс Ухан	55°05'07" с.ш., 107°25'15" в.д.	2019	10–12 м, песок
<b>залив Малое Море</b>				
14	мыс Крест	52°59'28" с.ш., 106°55'25" в.д.	2000	5 м, камни
15	мыс Кобыльья голова	53°04'04" с.ш., 106°54'34" в.д.	1995	8 м, песок
16	мыс Улан	53°03'23" с.ш., 106°51'37" в.д.	2002	1–3 м, камни
17	о-в Хубын	53°05'40" с.ш., 106°56'26" в.д.	2000	3.5 м, камни
18	о-в Огой (Угунгой)	53°07'34" с.ш., 106°59'45" в.д.	2000	10 м, песок
19	бухта Шибетейская	53°08'26" с.ш., 107°06'49" в.д.	2016	24–25 м, песок, ил, макрофиты
<b>Северный Байкал, западное побережье</b>				
20	мыс Арал (Арул)	53°28'11" с.ш., 107°32'59" в.д.	2016	15–20 м, песок, <i>Spirogyra</i> sp.
21	мыс Онгурен	53°37'35" с.ш., 107°37'15" в.д.	2019	1.5 м, камни, Chlorophyta
22	мыс Саган-Морян	54°04'51" с.ш., 108°17'25" в.д.	2022	8–11 м, камни, <i>Spirogyra</i> sp.
23	бухта Солонцовая	54°07'20" с.ш., 108°17'23" в.д.	1999	14 м, песок
24	мыс Елохин	54°33'06" с.ш., 108°39'55" в.д.	2019, 2020	3–10 м, камни, песок
25	бухта Большая Коса	54°46'05" с.ш., 108°50'55" в.д.	2016	30 м, камни, галька, песок
26	мыс Мужинай	54°50'58" с.ш., 108°54'11" в.д.	2003, 2006, 2023	8–16.4 м, камни, песок
27	мыс Коврижка	54°53'26" с.ш., 108°53'30" в.д.	2007	9–13 м, песок, ил
28	мыс Болсодей	54°55'06" с.ш., 108°56'56" в.д.	2003	2–4 м, песок

29	у устья р. Гуилга	55°12'20" с.ш., 109°10'07" в.д.	2023	8–24 м, камни, ил
30	бухта Богучанская	55°25'58" с.ш., 109°12'18" в.д.	2016	11–12.5 м, песок, губки, детрит
31	бухта Слюдянская	55°28'36" с.ш., 109°10'04" в.д.	2019	2.8–3.2 м, камни, песок
32	бухта Онокочанская	55°32'27" с.ш., 109°11'30" в.д.	2013	10–15 м, песок, ил, детрит
33	бухта Сеногда	55°34'08" с.ш., 109°12'26" в.д.	2019	1.5 м, камни
34	пос. Заречное	55°35'14" с.ш., 109°16'49" в.д.	2014, 2019, 2023	0.5–6 м, камни, песок, Chlorophyta

**Северный Байкал, восточное побережье**

35	бухта Дагарская	55°40'42" с.ш., 109°56'26" в.д.	1997, 2022	4–10 м, песок, ил, Chlorophyta
36	бухта Фролиха	55°31'10" с.ш., 109°52'09" в.д.	2019	7–12 м, песок
37	бухта Ая	55°28'12" с.ш., 109°50'35" в.д.	2003, 2016, 2019, 2021, 2023	0.5–27 м, камни, песок, ил, макрофиты, детрит
38	бухта Амундакан	55°01'41" с.ш., 109°45'51" в.д.	2023	8–10 м, камни, песок
39	мыс Биракан	54°43'43" с.ш., 109°37'44" в.д.	2003, 2023	9–15 м, камни, песок
40	бухта Давша (Давше)	54°20'33" с.ш., 109°29'48" в.д.	2017, 2023	6–8.5 м, камни, песок
41	мыс Валукан	54°18'07" с.ш., 109°27'03" в.д.	2016	0.1–0.15 м, камни, <i>Ulothrix sp.</i>
42	рядом с устьем р. Со- сновка	54°10'49" с.ш., 109°31'15" в.д.	2021	10–15 м, камни, песок, ил
43	Чивыркуйский залив, у о-ва Большой Кыл- тыгей	53°48'53" с.ш., 109°05'12" в.д.	1997, 2000	1–2 м, камни
44	Чивыркуйский залив, у о-ва Малый Кыл- тыгей	53°46'53" с.ш., 109°05'29" в.д.	2000	1–2 м, камни
45	у о-ва Большой Уш- каний, бухта Пещерка	53°50'47" с.ш., 108°39'30" в.д.	1972, 2020	3 м, камни, песок

**Средний Байкал, восточное побережье**

46	п-в Святой Нос, мыс Нижнее Изголовье	53°29'59" с.ш., 108°31'17" в.д.	2001	2.5–2.6 м, камни
47	Баргузинский залив, бухта Максимиха	53°16'55" с.ш., 108°43'46" в.д.	2002	8.5–10 м, песок
48	бухта Безымянная	53°02'44" с.ш., 108°19'07" в.д.	1999	2.6–4 м, камни, песок
49	банка Туркинская	52°55'43" с.ш., 108°11'26" в.д.	2015	3–8 м, выходы материнских пород
50	мыс Бакланий	52°42'44" с.ш., 107°32'40" в.д.	2001	1–2.2 м, камни, песок, макрофиты

**Селенгинское мелководье**

51	район выхода газа “Исток”	52°10'58" с.ш., 106°07'04" в.д.	2022	40 м, коряги, песок, ил
----	------------------------------	---------------------------------	------	-------------------------

**Южный Байкал, восточное побережье**

52	пос. Посольское	52°01'04" с.ш., 106°10'26" в.д.	1996	2–5 м, песок, ил, макрофиты
53	пос. Мишиха	51°39'00" с.ш., 105°33'25" в.д.	2001	4.2 м, песок, ил
54	мыс Тонкий	51°39'00" с.ш., 105°33'25" в.д.	2011	3.5 м, камни, песок
55	г. Байкальск	51°30'04" с.ш., 104°14'31" в.д.	1975, 1995	0.2–0.5 м, 25–30 м, камни, песок

**Таблица 2.** Таксономический состав и доля (%) особей чужеродных и эндемичных видов на станциях в открытой литорали оз. Байкал

Вид	№ станции					
	4a	4б	5	6	37	51
Чужеродные виды						
<i>Radix auricularia</i>	1.9	29.7	—	49.5	25.6	4.0
<i>Gyraulus</i> cf. <i>acronicus</i>	—	—	0.3	1.2	—	—
<i>C.</i> cf. <i>korotnevi</i>	—	—	—	—	45.3	—
Эндемики						
<i>Benedictia baicalensis</i> (Gerstfeldt 1859)	—	—	—	8.6	—	—
<i>B. michnoi</i> (Lindholm 1929)	—	—	—	—	—	4.0
<i>Maackia herderiana</i> (Lindholm 1909)	12.4	—	28.4	1.2	—	—
<i>M. herderiana parvula</i> (Kozhov 1936)	—	—	—	—	—	22.7
<i>M. bythiniopsis</i> (Lindholm 1909)	0.9	—	1.0	—	—	—
<i>Teratobaikalia ciliata</i> (W. Dybowski 1875)	—	—	—	1.2	—	45.3
<i>Godlewskia godlewskii</i> (W. Dybowski 1875)	—	—	—	—	2.2	—
<i>Korotnewia semenkewitschi</i> (Lindholm 1909)	—	—	—	3.7	—	—
<i>Baicalia carinata</i> (W. Dybowski 1875)	—	—	—	—	0.7	2.7
<i>Parabaikalia milashevitschi</i> (Lindholm 1909)	—	—	—	—	13.8	—
<i>P. elata</i> (W. Dybowski 1875)	—	—	—	—	3.2	—
<i>P. dubiosa</i> (Kozhov 1936)	—	—	—	—	1.4	—
<i>Pseudobaikalia pulla tenuicosta</i> (Lindholm 1909)	—	—	—	—	5.4	—
<i>Ps. zachvatkini</i> (Kozhov 1936)	—	—	—	—	1.1	—
<i>Megalovalvata baicalensis</i> (Gerstfeldt 1859)	—	—	1.0	—	—	—
<i>M. demersa</i> (Lindholm 1909)	—	—	0.3	1.2	0.4	—
<i>M. piligera</i> (Lindholm 1909)	—	—	—	—	—	—
<i>Choanomphalus</i> sp. (не определены)	84.8	70.3	—	—	—	21.3
<i>Choanomphalus maacki</i> Gerstfeldt 1859	—	—	66.5	—	—	—
<i>Ch. amaaronius</i> Bourguignat 1862	—	—	1.9	33.4	—	—
<i>Ch. gerstfeldtianus</i> Lindholm 1909	—	—	0.3	—	—	—
<i>Ch. microtrochus</i> Lindholm 1909	—	—	—	—	2.2	—
<i>Ch.</i> cf. <i>westerlundianus</i> Lindholm 1909	—	—	—	—	0.7	—
<i>Gerstfeldtiancylus benedictiae</i> Starobogatov 1989	—	—	0.3	—	—	—
Всего экземпляров в пробе	768	209	376	81	276	75

Примечания. Номера станций указаны в соответствии с рис. 1B и табл. 1: 4a – Лиственничный залив, 2–5 м, 2014; 4б – Лиственничный залив, 2–5 м, 2016; 5 – мыс Березовый, 3.3 м, 2003; 6 – бухта Большие Коты, 11 м, 2017; 37 – бухта Аяя, 22–27 м, 2021; 51 – район выхода газа “Исток”, 40 м, 2022. Прочерк – представитель данного таксона не встречен.

(Кожов, 1962), в губе Култушная Посольского сора на растительности приурезовой зоны в июле 2021 г. она незначительно превышала 25 экз. м<sup>-2</sup> (собственные данные). Кожов (1936) показал варьирование численности этих улиток в разных районах Чивыркуйского залива: 20 экз. м<sup>-2</sup> (8.3% от общей численности пяти видов гастропод) на коричневых илах в зоне глубин 1.5–3 м в бухтах Крохалиная и Крутогубская; 140 экз. м<sup>-2</sup> (14% от общей численности 16 видов) на мелкозернистых заиленных песках в зоне глубин от 1 до 14 м у о-ва Бакланий. Доля радиксов в сообществах гастропод в заливе Мухор (Малое Море) составила 59.4% (Кожов, 1936) и около 20% в 2001 г. (собственные данные).

В открытом Байкале численность и доля *R. auricularia* в сообществах гастропод варьировала в более широком диапазоне. Например, в южной котловине озера в бухте Большие Коты (рис. 1В, станция 6) в 2003 г. улитки этого вида не были найдены (Ситникова и др., 2010), а в 2017 г. их количество в этом районе на глубине 11 м составило 40 экз. м<sup>-2</sup> (~1/2 от общей численности 8 видов гастропод) (табл. 2). В заливе Лиственничный (рис. 1В, станция 4) в июне 2016 г. на глубинах 2–5 м зарегистрирована максимальная численность радиксов (более 1100 экз. м<sup>-2</sup>) на камнях с преобладанием нитчатых водорослей рода *Spirogyra*, их доля в пробах гастропод увеличилась в 15 раз по сравнению с 2014 г. (табл. 2), в то время как в 2003 г. они здесь отсутствовали. В Северном Байкале в бухтах Давша (2017 г., рис. 1В, станция 40), Амнундакан (2023 г., рис. 1В, станция 38), возле пос. Заречное (2023 г., рис. 1В, станция 34) и у устья р. Гуилга (2023 г., рис. 1В, станция 29) на глубинах 4–24 м радиксы почти сплошным “ковром” покрывали песчаное дно с одиночными камнями, достигая плотности поселения ~850 экз. м<sup>-2</sup> (рис. 3).

На мягких грунтах в бухте Ая (2021 г., рис. 1В, станция 37) доля *R. auricularia* на глубинах 22–27 м превышала 25 % (табл. 2). Обнаружены они и на глубине 40 м рядом с эпицентром струйного излияния газа “Исток” (рис. 1В, станция 51; табл. 2).

В дражной пробе, собранной в июне 2022 г. с песчаного грунта на глубине 4 м в бухте Дагарская (рис. 1В, станция 35), из более чем нескольких сотен экземпляров *R. auricularia* обнаружены четыре альбиноса (рис. 4), культивирование которых в аквариумах с байкальской водой успеха не имело. Отметим, что один радикс-альбинос найден нами (июнь 2022 г.) в ручье термального источника Хакусы (северо-восточное побережье Байкала). В мелких ручьях источника обитают маленькие особи радиксов (пигмеи), описанные в качестве двух самостоятельных видов *R. hakusyensis* (Kruglov et Starobogatov 1989) и *R. thermobaicalica* (Kruglov et

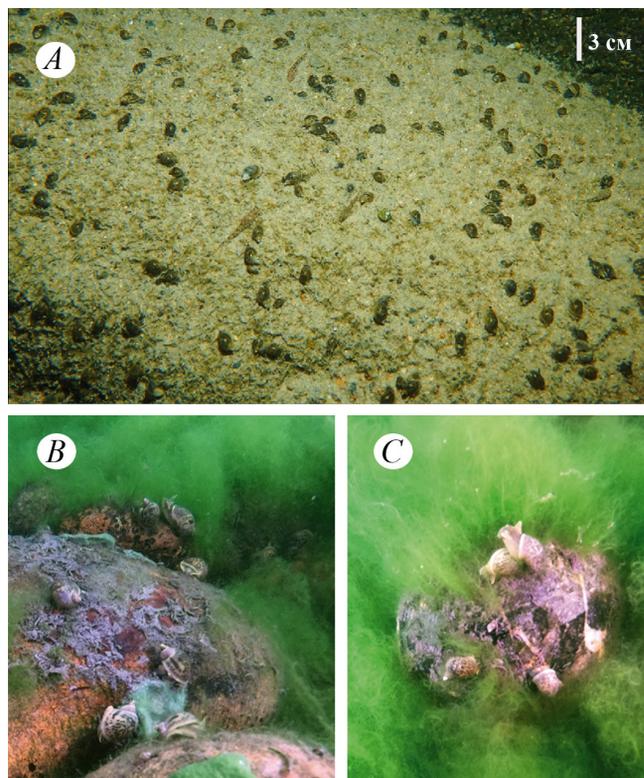


Рис. 3. Поселения *R. auricularia* на песчаном дне и одиночных камнях в открытой литорали на глубинах 4–6 м: А – бухта Давша (октябрь 2017 г., рис. 1В, станция 40, фото И.В. Ханаева), В–С – у пос. Заречное (сентябрь 2023 г., рис. 1В, станция 34, фото А.П. Федотова).

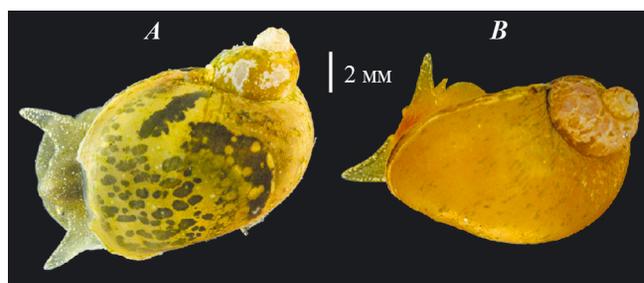


Рис. 4. Представители *R. auricularia* из бухты Дагарская (рис. 1В, станция 35): А – типичный экземпляр, В – альбинос.

Starobogatov 1989). Позднее эти два вида сведены в синоним *R. auricularia* на основании идентичности нуклеотидных последовательностей фрагмента гена COI мтДНК (Aksenova et al., 2017).

Причины появления альбиносов среди моллюсков неизвестны, хотя их находки зарегистрированы как среди наземных, так и водных гастропод. Доля альбиносов в популяциях различна.

Например, частота встречаемости альбиносов среди наземных улиток *Helicopsis striata* (O.F. Müller 1774), населяющих юг Среднерусской возвышенности, варьировала в 2011–2012 гг. от 0 до 0.78 (78% из 54 особей) (Сычев, 2017). Наибольшее количество альбиносов среди *H. striata* обнаружено на участках с обнажениями мела (Сычев, Снегин, 2016). Изучение же распределения альбиносов пресноводных гастропод *Biomphalaria pfeifferi* (Krauss 1848) из 14 станций района Дофар (юго-западный Оман) не выявило их приуроченности к специфическим условиям среды (Mouahid et al., 2010). Эти авторы показали, что альбиносы обитали на двух станциях, расположенных на значительном расстоянии один от другого, причем частота их встречаемости на одном из участков возростала от 0.079 до 0.494 в период с 2000 до 2007 г. и была неодинаковой весной и осенью. Наоборот, частота встречаемости альбиносов *Pomacea canaliculata* (Lamarck 1819) была постоянной (0.014) на протяжении 6 лет наблюдений водоемов с лотосами и прилегающих каналов в префектуре Кумамото (Япония) (Yusa, 2004). Альбиносы среди “диких” популяций пресноводных гастропод — достаточно частое явление, но точные сведения о частоте их встречаемости крайне редки (Mouahid et al., 2010). Так, два альбиноса *Physa heterostropha* (Say 1817) обнаружены среди “тысяч особей”, собранных в Южной Каролине (США) (Dillon, Wethington, 1992). Альбиносы способны к размножению. Выявлено, что в экспериментальных условиях альбиносы *Planorbella trivolvis* (Say 1817) предпочитали пигментированных партнеров в качестве доноров спермы, при этом среди потомства альбиносы отсутствовали (Norton et al., 2018; Norton, Wright, 2019).

Альбиносы встречаются и среди морских двустворок, например, только один “полный” альбинос зарегистрирован среди 10 млн особей *Callista chione* (Linnaeus 1758) у берегов Италии Средиземного моря (Kellner, 2006).

Среди литоральных байкальских эндемичных гастропод “полные” альбиносы не отмечены.

Я.И. Старобогатов и И.В. Шибанова (Ситникова и др., 2004) в заливах Малого моря идентифицировали несколько видов лимнеид, в том числе *Lymnaea (Peregriana) ovata* Draparnaud 1805, *L. (P.) balthica* (Linnaeus 1758), *L. (P.) ampullacea* (Rossmässler 1835) и *L. (P.) fontinalis* Studer 1820. Особи, сходные с этими видами по форме устья раковины, высоте завитка и форме оборотов, не были нами обнаружены ни в Малом море, ни в большинстве районов Байкала. Лишь у пос. Голоустное (рис. 1B, станция 7) найдены радикасы двух видов как в искусственном заливе (ковше для стоянки судов) (сборы 2022 г.), соединенном с открытой литоралью озера, так и в открытой литорали (табл. 1). Особи одного вида по морфологии раковины и половых органов (рис. 5A, 5B), а также нуклеотидным

последовательностям фрагмента гена COI мтДНК соответствовали *R. auricularia*.

Нуклеотидные последовательности трех особей второго вида оказались на 100% гомологичны последовательности одного экземпляра (GenBank JN794510) из оз. Телецкое на Алтае, идентифицированного как *R. zazurniensis* (Mozley 1934) (Oheimb et al., 2011, Tab. S1) или как *R. lagotis* (Schrank 1803) (Aksenova et al., 2016). Строение половых органов пяти особей из искусственного залива и двух особей из открытой литорали Байкала у пос. Голоустное вполне соответствовали *R. zazurniensis sensu* Kruglov 2005 (рис. 5Db–5Dd, 5Ea, 5Eb).

Топотипы *R. zazurniensis* из типового местонахождения оз. Снежное (= Тыклинское?), находящегося рядом с пос. Выдрино (юго-восток), не исследованы. Поэтому данные об идентичности (родстве) особей из различных районов Сибири и Дальнего Востока, идентифицированных как *R. zazurniensis* или *Lymnaea (Peregriana) zazurniensis* (Круглов, 2005), а также о неоднозначности определения особи из оз. Телецкое не позволяют утверждать, что улитки, найденные у пос. Голоустное, принадлежат *R. zazurniensis*, поэтому при обсуждении мы используем название *R. cf. zazurniensis*.

Отметим факт обнаружения в открытой литорали Байкала у пос. Голоустное в 2022 г. особей, которые по раковине не отличались от *R. cf. zazurniensis* из искусственного залива, но имели рудиментарный копулятивный аппарат при полном развитии других половых органов (рис. 5F–5H). Проток бурсы у этих особей был удлиннен и сходен с таковым у *R. auricularia* (рис. 5Ha, 5Hb). У двух улиток копулятивный орган вовсе не был обнаружен.

Наличие рудиментарного копулятивного органа отмечено у *Aplexa* (или *Amuraplexa*) *aphallica* (Starobogatov et Zatravkin 1989) (Physidae), описанного сначала в качестве подвида *A. moskvicevae*, а затем сведенного в синоним *A. amurensis* Starobogatov et Prozorova 1989 (Taylor, 2003). При описании этого таксона авторы упоминают о наличии 500 экз. из Приморского края, принадлежащих двум популяциям, однако не указывают долю особей с рудиментарным копулятивным органом (Старобогатов и др., 1989). О повторных находках особей с афаллическим копулятивным органом ничего не известно.

Недоразвитие половых органов (афаллия, импресекс и синдром Дамптона) описано у морских гастропод (например, El Ayari et al., 2017). Импресекс (imposex, развитие мужских половых органов у самок) — наиболее частое явление среди морских гастропод — вызвано воздействием оловосодержащих органических соединений, использующихся (ныне запрещенных) для покрытия днища судов от обрастаний (например, Garaventa et al., 2006). В Байкальском регионе оловосодержащие



**Рис. 5.** Раковина, окраска тела и половые органы двух видов *Radix* у пос. Голоустное. *A, B* – *R. auricularia* в заливе; *C–E* – *R. cf. zazurniensis* в заливе; *F–H* – *R. cf. zazurniensis* из открытой литорали. *Ba, Da* – окраска тела и мантии; *Bb, Db, Ha* – паллиальные половые органы дорсально; *Bc, Dc, Ea, Hb* – копулятивные органы; *Dd* – ренальный и паллиальный отделы половой системы с вентральной стороны; *Eb* – бурса, *ag* – белковая железа, *b* – бурса, *pr* – простата, *pvd* – провагина, *u* – матка. Длинные линии для раковин и тела соответствуют 5 мм, короткие линии для половых органов – 1 мм.

органические соединения не были в использовании, так же как и другие вещества, которые могли бы вызывать недоразвитие половых органов у гастропод.

Попытки получения нуклеотидных последовательностей двух генетических маркеров от аномальных особей *R. cf. zazurniensis* оказались безуспешными. Тем не менее мы предполагаем, что появление особей, у которых раковина сходна с раковиной *R. cf. zazurniensis*, женские половые органы по морфологии соответствуют таковым *R. auricularia*, а копулятивный аппарат – рудиментарный или вовсе отсутствует, связано со случайной гибридизацией особей этих двух видов. Возможно, гибридизация произошла благодаря мутациям в родительских геномах, вызванных протонным туннелированием в результате выбросов газов во время землетрясений. Акватория у пос. Голоустное характеризуется высокой сейсмичностью, здесь соединяются два крупных тектонических разлома Обручевский и Байкало-Бугульдейский, и простирается близко к берегу короткий разлом (Лунина и др., 2010). Например, в декабре 2021 г. в акватории Голоустного зарегистрированы три землетрясения, а в течение 2022 г. – более десяти (БФ ФИЦ ЕГС РАН, 2024). Выяснено, что землетрясения вызывают повышение электрического напряжения и выброс водородсодержащих газов в озере (Bezrukov et al., 2019). Эти газы могли вызвать протонное туннелирование в ДНК, приводящее к ее нестабильности (Fisher, Stix, 2022) и спонтанным мутациям (Slocombe et al., 2022).

Если предположить, что мутации привели к сбою в распознавании партнера у особей обоих видов в период размножения, то при отсутствии различий в копулятивных органах (рис. 5Bc, 5Ea) это могло способствовать межвидовому скрещиванию. В ряде работ (Круглов, 2005; Vinarski, 2011; Aksenova et al., 2018; Vinarski et al., 2020) показано значительное перекрытие индекса копулятивных аппаратов (соотношения длин пениса и мешка препуциума) у различных представителей *Radix*, *Peregriana*, *Kamtschaticana* и *Ampullaceana*.

Отдаленная гибридизация между представителями различных таксонов (отрядов, семейств и родов) – нередкое явление среди животных (например, обзор Zhang et al., 2014). Показано (Adavoudi, Pilot, 2022), что межвидовая гибридизация одним видам угрожает вымиранием из-за генетического “затопления” (или “заболачивания”) и аутбридинговой депрессии, а у других видов возникают новые адаптивные вариации и повышается приспособленность.

В литорали у пос. Голоустное улитки *R. auricularia* доминировали, их доля в дражной пробе (июнь 2020 г.) составила около 80% от общего количества (36) взрослых особей. Сосуществуя на одном биотопе, *R. auricularia* и *R. cf. zazurniensis* имели

сходную пигментацию тела (рис. 5Ba, 5Da). Пять из семи вскрытых особей *R. cf. zazurniensis* были аномальными. Так как известно, что недоразвитие половых органов приводит к репродуктивной недостаточности и сокращению численности популяции (Axiak et al., 2003), мы предполагаем, что по истечении времени *R. cf. zazurniensis* исчезнет из открытой литорали у пос. Голоустное.

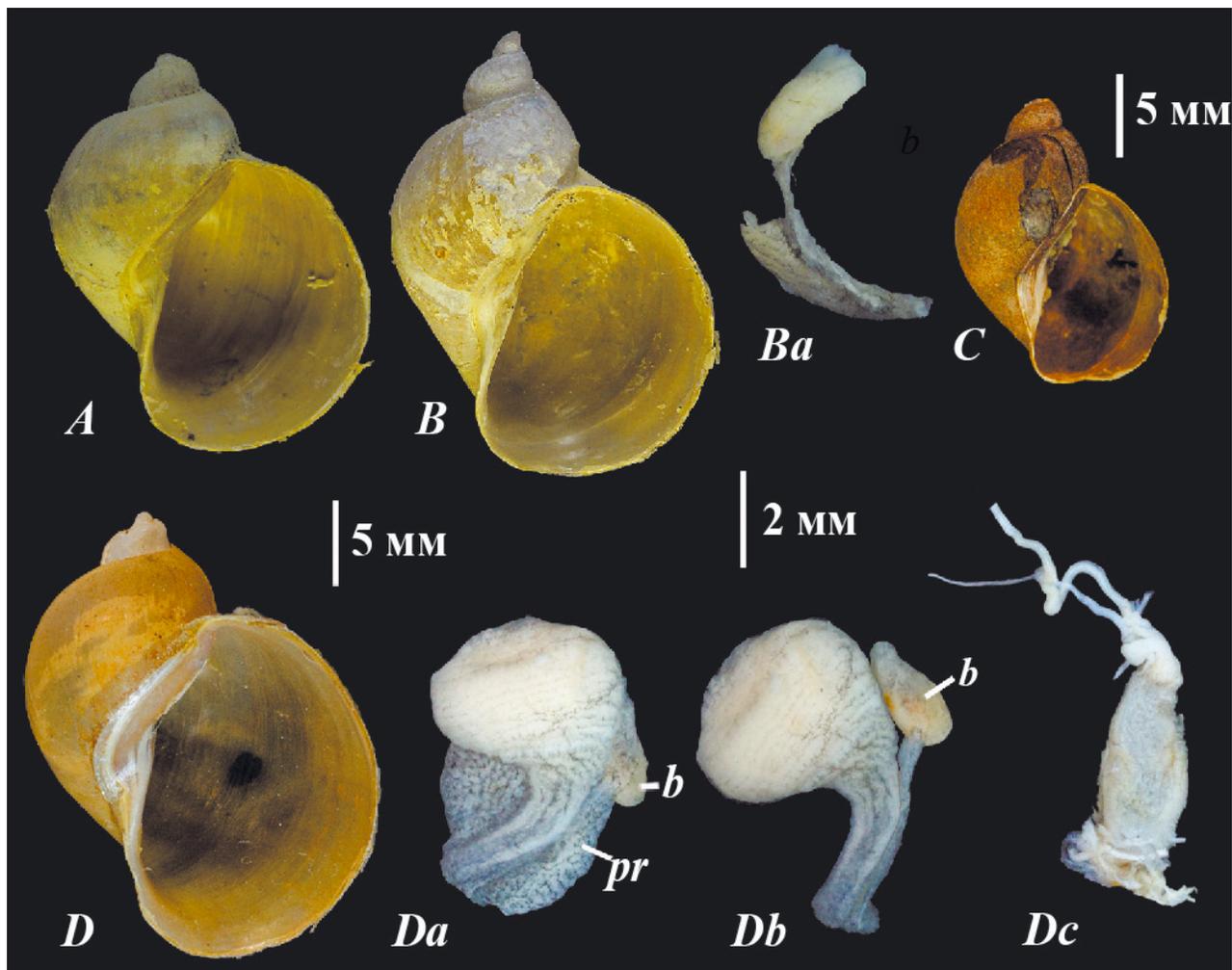
В настоящее время, из-за отсутствия специальных исследований, трудно сказать, произошло ли замещение *R. auricularia* других представителей *Radix* (*Peregriana*) и/или *Ampullaceana* sensu Vinarski et al. 2020, попытавшихся адаптироваться к условиям открытого Байкала. Между тем приведем пример смены морфологии раковины в Молокайском (= Мужинайском) соре (рис. 1A), образованном озерами на мысе Мужиний и соединенном протокой с Байкалом. Линдгольм (1909) описал из этого сора *Limnaea ovata petricola* (= *R. balthica* (Linnaeus 1758) sensu Vinarski et Kantor 2016), фотография типового экземпляра опубликована ранее (Sitnikova, 2019). Раковина, собранная в соре в 2019 г., имела отдаленное сходство с раковиной *L. ovata petricola* (рис. 6C), особи 2021 г. сбора соответствовали по раковине *R. balthica* (рис. 6D), а их половая система была сходна с одной из вариаций *R. auricularia* (рис. 6Da–6Dc). Раковина и половая система особей из открытой литорали Байкала не отличались от *R. auricularia* (рис. 6A, 6B, 6Ba).

В 2018 г. началось поднятие уровня воды Байкала (Гармаев, Цыдыпов, 2019; Синюкович, 2022), в результате которого сор превратился в залив озера. При отсутствии в нашем распоряжении особей, обитавших в Молокайском соре до поднятия уровня воды, трудно делать предположения о том, какие изменения морфо-анатомических признаков могли произойти у улиток.

### Planorbidae

Все исследованные особи рода *Gyraulus* (рис. 7A) с выпуклыми оборотами с умбиликарной стороны и гладкой раковиной, т.е. без периферического киля и сетчатой микроскульптуры, мы отнесли к группе *G. acronicus* (и обозначаем как *G. cf. acronicus*). Причина неточной идентификации кроется в присутствии в пробах главным образом молодых раковин (менее 4.0 оборотов).

Особь *G. cf. acronicus* (1–3 экз. в пробе) обнаружены на каменистых грунтах в открытой литорали озера у мыса Березовый (рис. 1B, станция 5), в бухте Большие Коты (рис. 1B, станция 6), у г. Байкальск (рис. 1B, станция 55), у мыса Улан (рис. 1B, станция 16), у о-ва Большой Кылтыгей (рис. 1B, станция 43) и у мыса Валукиан (рис. 1B, станция 41). Почти во всех районах *G. cf. acronicus* встречен совместно с *R. auricularia* (рис. 1B) и совместно с тремя – восемью видами байкальских



**Рис. 6.** Раковины и половые органы *Radix* spp. из литорали открытого Байкала у Молокайского (Мужинайского) сора (A, B) и непосредственно из сора (C, D). A – *R. auricularia* (июль 2006 г.), B – *R. auricularia* (июль 2003 г.), C – *R. ovata petricola?* (= *R. balthica?*) (июль 2019 г.), D – *R. cf. auricularia* (июнь 2021 г.). Ba – бурса, Da – паллиальные половые органы дорсально, Db – то же самое без простаты, Dc – копулятивный орган; b – бурса, pr – простата.

эндемиков, доля этого вида в пробах составляла не более 1.2% (табл. 2). В различных бухтах Чивыркуйского залива доля вида *Planorbis (Gyraulus) gredleri borealis* (Lovén 1875) = *G. cf. acronicus* в численности гастропод варьировала от 2 до 16% (Кожов, 1936). Линдгольм (Lindholm, 1909) по сборам экспедиции Коротнева (1901–1902) указывал нахождение *G. borealis* (= *G. cf. acronicus*), кроме бухт Чивыркуйского залива и Малого моря, на прибрежных камнях бухт Аяя и Безымянная (рис. 1А). Но в наших сборах в этих районах особи этого вида отсутствовали. *G. cf. acronicus* широко распространен в прибрежно-соровой зоне озера и водоемах Прибайкалья. По определениям Я.И. Старобогатова (Коряков и др., 1977), *G. acronicus* встречен во всех 16 исследованных прибрежных водоемах Байкала.

Единожды (июль 2006 г.) в открытой литорали Чивыркуйского залива у р. Большой Чивыркуй на

крупном песке собраны пустые раковины молодых особей рода *Helicorbis* sp. Они присутствовали в пробе вместе с шестью эндемичными видами. Вероятно, раковины *Helicorbis* sp. были снесены речным стоком из заболоченных стариц реки, малакофауна которых не исследована. Представители этого рода, а также рода *Polypylis* обнаружены в заболоченных участках у устья р. Анга, южной оконечности Байкала (район г. Слюдянка), у Посольского сора, а также у Гусиного озера, являющимся типовым местонахождением *Helicorbis kozhovi* Starobogatov et Streletzkaia 1967. Особи *Polypylis* найдены в заливе Загли (Малое море) в зоне глубин 2–4 м (июнь 2020 г.) на элодее совместно с *R. auricularia*, *G. cf. acronicus* и байкальским эндемиком *M. variesculpta*.

Потенциальным претендентом на вселение в открытый Байкал из планорбид является

*G. cf. stroemi* Westerlund 1881. Особи этого вида встречаются в бухтах Чивыркуйского залива и Малого Моря (Кожов, 1936), в Молокайском (Lindholm, 1909) и Посольском (Dybowski, 1912) сорах, в приустьевых участках р. Селенга (например, Винарский и др., 2015), а также рек Голоустная и Анга (собственные данные). Из Молокайского сора Линдгольм (Lindholm, 1909) описал в качестве самостоятельного вида *Planorbis rugulosus* (фото типового экземпляра см. Sitnikova, 2019, Fig. 5K), здесь мы приводим фотографию топотипа (рис. 7B), свидетельствующую о морфологическом сходстве с *G. stroemi*, в синоним которого и был сведен *Planorbis rugulosus* (Vinarski, Kantor, 2016). В Байкальском регионе *G. cf. stroemi* характеризуется высокой степенью изменчивости раковины (Винарский и др., 2015) и генетической неоднородностью (Матафонов и др., 2019); по плодовитости и длительности эмбриогенеза *G. cf. stroemi* сходен с *G. acronicus* (Шишмарева, Матафонов, 2012). Особи *G. cf. stroemi* населяют различные биотопы каменистых и смешанных типов грунтов, без существенного обрастания или с зарослями водной растительности, в том числе элодеи, а также биотопы прибрежных камней с микробальными матами в зоне влияния теплого источника в бухте Змеиная в Чивыркуйском заливе (Шишмарева, Матафонов, 2012, собственные данные). Отсутствие строгой приуроченности к специфическим условиям среды вполне может способствовать

проникновению *G. cf. stroemi* в открытую литораль Байкала при повышении температуры воды.

С меньшей вероятностью, по нашему мнению, может произойти вселение в открытый Байкал *G. albus* (Mueller 1774) и/или близкого к нему по морфологии вида *G. stelmachotius* (Bourguignat 1860). Особи обоих видов обнаружены в единичных количествах на водной растительности в некоторых бухтах Чивыркуйского залива и Малого Моря. Линдгольм (Lindholm, 1909) отмечал нахождение *G. stelmachotius* var. *notatus* (Westerlund 1885) в Ангарском соре (северная оконечность Байкала).

К списку претендентов на внедрение в открытую литораль Байкала добавим еще два вида. Это *Bathymophalus* sp., особи которого обнаружены в Чивыркуйском заливе (Кожов, 1936), оз. Большое Курминское (Старобогатов цит. по: Коряков и др., 1977), в озерах у пос. Зама и Онгурены на западном побережье севернее Малого Моря и в заливе-старице р. Баргузин (собственные сборы). А также – *Armiger crista* (Linnaeus 1758), собранный в Таготских озерах у залива Мухор в Малом Море (Старобогатов цит. по: Коряков и др., 1977) и приустьевых участках р. Похабиха в г. Слюдянка, южная оконечность Байкала (собственные данные).

### Valvatidae

В водоемах Прибайкалья, в том числе озерах на побережье Байкала, Кожов (1936), Прозорова и др. (2009), Ситникова и др. (Sitnikova et al., 2015) упоминают о нахождении четырех видов вальват *Cincinna* (*Sibirovalvata*) *aliena* (Westerlund 1877), *C. confusa* (Westerlund 1897), *C. korotnevi* (Lindholm 1909) и *C. sorensis* (Westerlund 1912) с овально-округлой раковиной, а также одного вида *C. sibirica* (Middendorff 1851) (или *Tropidina sibirica* sensu Clewing et al., 2014) с дисковидной раковиной. Отметим, что высокая степень изменчивости раковины номинальных видов *C. korotnevi*, *C. aliena* и *C. sorensis*, а также отсутствие четких видовых признаков часто приводят к ошибочной идентификации (Sitnikova et al., 2015).

Проведенный нами анализ генетических дистанций фрагмента гена COI мтДНК свидетельствует, что в Байкале присутствуют по меньшей мере два вида сибирских вальват. Особи из открытой литорали у р. Сосновка (рис. 8A; 1B, станция 42) и у приустьевого участка р. Анга в бухте Усть-Анга (рис. 8B; 1B, станция 11) имеют идентичные гаплотипы. Эти особи генетически близки ( $p$ -дистанция = 0.32 %) экземпляру, собранному в Посольском соре (рис. 8C; 1A). Точно такое же генетическое расстояние отделяет группу Сосновка/Анга от монгольских (оз. Хубсугул) представителей *C. 'confusa'* (GenBank LC3777795 и LC3777796 (Saito et al., 2018)). Гаплотип последних мало отличается от гаплотипа особей из Посольского сора ( $p$ -дистанция = 0.38%). Таким образом,

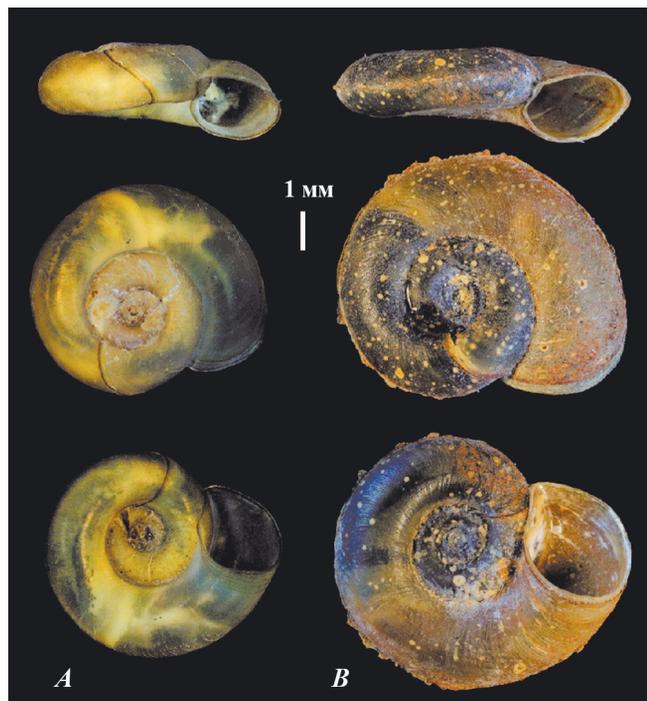
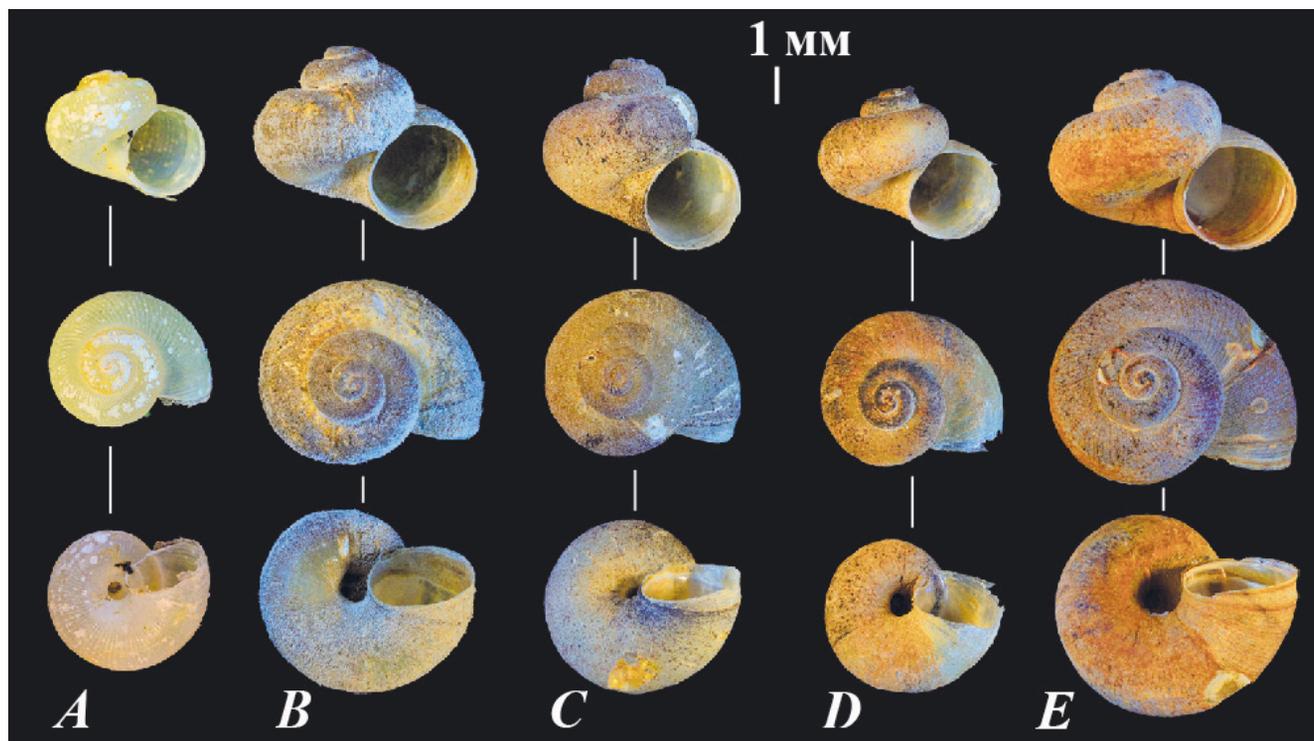


Рис. 7. Представители рода *Gyraulus*: A – *G. cf. acronicus* с каменистого грунта на урете у мыса Валу-кан (рис. 1B, станция 41), B – *G. cf. stroemi* из Молокайского (Мужиняйского) сора.



**Рис. 8.** Раковины вальват из различных районов Байкала: *A* – *C. sorensis* из бухты Сосновка (рис. 1*B*, станция 42), *B* – *C. sorensis* из приустьевое участка р. Анга (рис. 1*B*, станция 11); *C* – *C. sorensis* из Посольского сора (рис. 1*A*); *D* – *Cincinna* sp. из приустьевое участка р. Голоустная (рис. 1*B*, станция 7); *E* – *C. cf. korotnevi* из б. Ая (рис. 1*B*, станция 37).

экземпляры, собранные из Посольского сора, в литорали у рек Анга и Сосновка, а также из оз. Хубсугул, следует признать за один вид *C. sorensis* (W. Dübowski 1912), поскольку Посольский сор является его типовым местонахождением.

Отметим, в литорали бухты Сосновка *C. sorensis* обнаружен только в июле 2021 г. на смешанном грунте (крупный песок, камни, ил) в зоне глубин 10–15 м. В июльских пробах 2002 г. в зоне глубин от 5–6 м найдены только эндемичные виды гастропод. Кожов (1936) отмечал, что этот вид в заливе Мухор (Малое Море) с долей около 22% от обилия в дражной пробе шести видов гастропод и в Чирыйском заливе с долей 14% от численности 391 экз. м<sup>-2</sup> 16 видов брюхоногих моллюсков.

Подчеркнем, что гаплотипы особей, идентифицированные как *Valvata* (= *Cincinna*) *confusa* из Юганского заповедника (Clewing et al., 2014), генетически далеки от гаплотипов *C. cf. confusa* из оз. Хубсугул (*p*-дистанция = до 9%), поэтому они вряд ли могут принадлежать одному виду. Гаплотип особи из приустьевое участка р. Голоустная (рис. 8*D*; 1*B*, станция 7) существенно отличается (*p*-дистанция от 4.3 до 4.9%) от гаплотипов, упомянутых выше байкальских и монгольских вальват (Анга/Посольский сор/Сосновка/Хубсугул).

Значительные генетические различия выявлены между гаплотипами “Голоустное” и *C. japonica* Martens 1877, а также *C. cf. confusa* из Юганского заповедника (*p*-дистанции = 4.5 и 9.0% соответственно). На данном этапе мы можем только констатировать, что в приустьевом участке р. Голоустная обитает другой вид вальват, отличный от *C. sorensis* и *C. cf. confusa* из Монголии и Юганского заповедника.

Нуклеотидные последовательности особей, собранных в открытой части бухты Ая (рис. 8*E*; 1*B*, станция 37), еще предстоит проанализировать. Мы приводим фотографию раковины наиболее крупного экземпляра и предположительно относим его к *C. cf. korotnevi* на основании сходства с лектотипом этого вида, описанного из Ангарского сора северной оконечности Байкала (см. фото типов Sitnikova et al., 2015).

Особи *C. cf. korotnevi* впервые обнаружены в бухте Ая в сентябре 2021 г. (рис. 1*B*, станция 37), их доля в обилии гастропод (12 видов в пробе) составила более 45% (табл. 2). До этого времени они не были найдены здесь ни Линдгольмом (Lindholm, 1909), ни Кожовым (1936), ни нами в 1993, 1997, 2003 и 2006 гг., где среди 12 видов эндемиков присутствовали главным образом затворки *Megalovalvata*

*demersa* (Lindholm 1909). В 2021 г. этот вид был представлен всего одним экземпляром.

Появление *S. cf. korotnevi* в бухте Аяя, возможно, связано с их миграцией из Ангарского сора или из оз. Фролиха. Это озеро находится в 8–10 км к востоку от кутовых бухт Фролиха и Аяя, имеющих сток в Байкал. В оз. Фролиха обнаружены 2 вида вальват, идентифицированных по раковине как *S. sibirica* и *S. aliena* (Матвеев и др., 2019).

В бухтах Чивыркуйского залива (например, Фертик и Змеиная), а также в литорали у р. Черемшана (севернее от Чивыркуйского залива) на песке в зоне глубин 7–11 м (сентябрь 1985 и 1986 гг.) были найдены особи, отнесенные к *S. cf. korotnevi* (Sitnikova et al., 2015). В сборах М.Ю. Бекман (1972 г.) из литорали бухты Пещерка у Большого Ушканьего о-ва (рис. 1В, станция 45) присутствовали раковины *S. cf. korotnevi*, но в наших сборах из этого района (например, октябрь 1993 г. и сентябрь 2002 г.) этот вид обнаружен не был. Отметим, в последние годы подробные исследования гастропод в литорали Ушканьих о-в проведены не были.

#### Другие потенциальные вселенцы в открытую литораль Байкала

Видовой состав малакофауны прибрежно-соровой зоны оз. Байкал за последние 50 лет подробно не был изучен, между тем следует упомянуть два вида-лимнофила *Bithynia contortrix* Lindholm 1909 (Bithyniidae) и *Physa* sp. из группы *fontinalis* (Linnaeus 1758) (Physidae), обитающие в заливах Малого Моря, бухтах Чивыркуйского залива и некоторых прибрежных водоемах. Виды, населяющие заболоченные участки и предпочитающие находиться на урзе воды мелких водоемов, мы не рассматриваем.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в открытой литорали оз. Байкал зарегистрированы пять видов-вселенцев из прибрежно-соровой зоны озера: соскребатели *R. auricularia*, *R. cf. zazurniensis* (Lymnaeidae), пасущиеся на смешанных мягких и твердых грунтах, и соскребатели *G. cf. acronicus* (Planorbidae), обитающие главным образом на каменистых грунтах, а также фильтраторы (собственные данные) *S. sorensis* и *S. cf. korotnevi* (Valvatitae), населяющие песчаные и песчано-илистые грунты. Только один из них — *R. auricularia* — обитает вдоль всей литорали озера, и его присутствие подтверждено многократными сборами на протяжении последних лет.

Мы предполагаем, что попытки вселения в открытую литораль озера лимнофильными видами происходили за последние сто лет неоднократно.

Один из этапов вселения, вероятно, произошел в конце 60-х–70-е гг. прошлого столетия после

поднятия уровня воды в озере на 0.8–2 м выше осеннего максимума, вследствие зарегулирования Иркутской ГЭС (Коряков и др., 1977) и расселения водорослей *Elodea canadensis* Michx 1803 (Hydrocharitaceae) (Кравцова и др., 2010). Элодея является излюбленным местом обитания многих палеарктических и сибирских видов гастропод, в том числе *R. auricularia*, особи которых питаются на этом водном растении и откладывают на него яйцевые массы.

Следующий (современный) этап вызван, возможно, тремя факторами: эвтрофикацией за счет массового развития нитчатых водорослей рода *Spirogyra* (Kravtsova et al., 2014; Timoshkin et al., 2018), повышением температуры поверхностного слоя воды (Шимараев, Троицкая, 2018; Троицкая и др., 2019; Kravtsova et al., 2021) и поднятием уровня воды озера после маловодных лет (Гармаев, Цыдыпов, 2019; Синукович, 2022). Эти факторы могли приводить к “размытию границ” в летнее время между прибрежно-соровой зоной и открытой литоралью озера, расширению промежуточной (смешанной) зоны и появлению зоны “ожидания”.

Проникновение гастропод в открытый Байкал, вероятно, происходило и происходит также за счет пассивного переноса паводковыми водами и селевыми сбросами рек из стариц и заводей, а также размытия и подтопления галечно-песчаных кос между прибрежными озерами и Байкалом. В этом случае вселенцам необходимо адаптироваться к условиям открытого Байкала и найти свободную экологическую нишу. Поэтому не все вселения были успешными.

Необходимы дальнейшие комплексные мониторинговые исследования (включая молекулярно-филогенетические) по отслеживанию таксономического состава и количественных показателей чужеродных видов в открытых участках оз. Байкал, изучению их питания, размножения и биологии развития.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность В.Н. Александрову, В.В. Вотякову, Н.С. Жуйковой, Е.П. Зайцевой, А.Б. Купчинскому, К.М. Кучеру, А.Г. Лухневу, А.В. Натягановой, А.В. Непокрытых, И.Ю. Парфеевцу, А.Е. Побережной, П. Репсторфу, С.И. Селяндину, В.М. Скуденко, З.В. Слугиной, О.А. Тимошкину, Т.И. Трибой, А.П. Федотову, Н.Г. Шевелевой, а также экипажам НИС “Папанин” и НИС “Титов” за помощь в сборе материала. Авторы благодарны рецензентам за ценные замечания и рекомендации.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках тем государственного задания ЛИН СО РАН №№ 0279-2021-0007 (121032300180-7), 0279-2021-0005 (121032300224-8), 0279-2021-0010 (121032300196-8). Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

## СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Соблюдение этических стандартов было оценено Комиссией по биоэтике ЛИН СО РАН (Протокол № 1 от 04.04.2024): исследование выполнено на брюхоногих моллюсках (Gastropoda), на которых не распространяются требования Директивы Европейского парламента и Совета Европейского Союза 2010/63/ЕС от 22.09.2010 о защите животных, используемых для научных целей.

## КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- БФ ФИЦ ЕГС РАН, 2024. Каталог землетрясений [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://seis-bykl.ru/> (дата обновления: 31.01.2024).
- Винарский М.В., Андреев Н.И., Андреева С.И., Казанцев И.Е., Каримов А.В., Лазуткина Е.А., 2015. Чужеродные виды моллюсков в водных экосистемах Западной Сибири: обзор // Российский журнал биологических инвазий. № 2. С. 2–19.
- Гармаев Е.Ж., Цыдыпов Б.З., 2019. Уровенный режим оз. Байкал: состояние и перспективы в новых условиях регламентации // Вестник Бурятского государственного университета. Биология. География. № 1. С. 37–43.
- Кожов М.М., 1936. Моллюски озера Байкал // Труды Байкальской лимнологической станции АН СССР. Т. 8. 320 с.
- Кожов М.М., 1962. Биология озера Байкал. М.: АН СССР. 315 с.
- Коряков Е.А., Глазунов И.В., Вилисова И.К., 1977. Прибрежные озера Байкала до его зарегулирования // Лимнология прибрежно-соровой зоны Байкала. Новосибирск: Наука. С. 4–44.
- Кравцова Л.С., Ижболдина Л.А., Механикова И.В., Помазкина Г.В., Белых О.И., 2010. Натурализация *Elodea canadensis* Mich. в озере Байкал // Российский журнал биологических инвазий. № 2. С. 2–17.
- Круглов Н.Д., 2005. Моллюски семейства прудовиков (Lymnaeidae Gastropoda Pulmonata) Европы и Северной Азии. Смоленск: Изд-во СГПУ. 507 с.
- Лунина О.В., Гладков А.С., Шерстянkin П.П., 2010. Новая электронная карта активных разломов юга Восточной Сибири // Доклады Академии наук (Науки о Земле). Т. 433. № 5. С. 662–667.
- Матафонов Д.В., Винарский М.В., Катохин А.В., Малых И.М., 2019. Новые сведения о морфологическом и генетическом разнообразии моллюсков рода *Gyraulus* в озере Байкал // Тезисы докладов Всероссийской научной конференции с международным участием “Моллюски: биология, экология, эволюция и формирование малакофаун”. Ярославль: Филигрань. С. 53.
- Матвеев А.Н., Самусенко В.П., Юрьев А.Л., Вокин А.И., Бондаренко Н.А. и др., 2019. Биоразнообразие и структура биоты озера Фролиха (Северный Байкал, Восточная Сибирь) // Известия Иркутского Государственного Университета. Серия “Биология. Экология”. Т. 30. С. 58–92.
- Прозорова Л.А., Ситникова Т.Я., Засыпкина М.О., Матафонов П.В., Дулмаа А., 2009. Пресноводные брюхоногие моллюски (Gastropoda) бассейна оз. Байкал и прилегающих территорий // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Новосибирск: Наука. Т. 2. Кн. 2. С. 170–188.
- Синюкович В.Н., 2022. Сезонные характеристики уровня озера Байкал в естественных и зарегулированных условиях // География и природные ресурсы. Т. 43. № 5. С. 45–53.
- 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. Новосибирск: Наука. Т. 1. Кн. 2. 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., Затравкин М.Н., 1989. Состав семейства Physidae (Gastropoda, Pulmonata, Lymnaeiformes) Сибири и Дальнего Востока СССР (с замечаниями о европейских физидях) // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел Биологический. Т. 94. № 1. С. 62–76.
- Сычев А.А., 2017. Наземные моллюски кальцефильных сообществ юга Среднерусской возвышенности (биология, экология и генетика популяций). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Нижний Новгород: Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского. 27 с.
- Сычев А.А., Снегин Э.А., 2016. Микропространственная изменчивость демографических и конхологических параметров в популяциях *Helicopsis striata* (Mollusca; Pulmonata; Hygromiidae) в условиях

- юга Среднерусской возвышенности // Вестник Томского государственного университета. Биология. № 4 (36). С. 127–146.
- Троицкая Е.С., Медвежонкова О.В., Шимараев М.Н., Тимошкин О.А., 2019. Сезонная и межгодовая динамика температуры воды в литорали Южного Байкала (пос. Листвянка – м. Берёзовый – губа Большие Коты) в 2000–2018 гг. // Материалы II Всероссийской научно-практической конференции “Современные тенденции и перспективы развития гидрометеорологии в России”. С. 63–70.
- Шимараев М.Н., Троицкая Е.С., 2018. Тенденции изменения температуры верхнего слоя воды на прибрежных участках Байкала в современный период // География и природные ресурсы. № 4. С. 95–104.
- Шишмарева И.И., Матафонов Д.В., 2012. Плодовитость и эмбриональное развитие *Anisus (Gyraulus) stroemi* (Westerlund, 1881) (Gastropoda, Planorbidae) // Известия Иркутского государственного университета. Серия “Биология. Экология”. Т. 5. № 1. С. 111–115.
- Adavoudi R., Pilot M., 2022. Consequences of hybridization in Mammals: a systematic review // Genes (Basel). V. 13. № 1. P. 50.
- Aksenova O., Vinarski M., Bolotov I., Kondakov A., Bepalaya Yu. et al., 2017. Two *Radix* spp. (Gastropoda: Lymnaeidae) endemic to thermal springs around Lake Baikal represent ecotypes of the widespread *Radix auricularia* // Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. V. 55. № 4. P. 298–309.
- Aksenova O.V., Bolotov I.N., Gofarov M.Y., Kondakov A.V., Vinarski M.V. et al., 2018. Species richness, molecular taxonomy and biogeography of the Radicine Pond Snails (Gastropoda: Lymnaeidae) in the Old World // Scientific Reports. V. 8. № 11199. P. 1–17.
- Aksenova O.V., Vinarski M.V., Bolotov I.N., Bepalaya Yu.V., Kondakov A.V., Paltser I.S. 2016. An overview of *Radix* species of the Kamchatka Peninsula (Gastropoda: Lymnaeidae) // The Bulletin of the Russian Far East Malacological Society. V. 20. № 2. P. 5–27.
- Albrecht C., Föllner K., Clewing C., Hauffe T., Wilke T., 2014. Invaders versus endemics: alien gastropod species in ancient Lake Ohrid // Hydrobiologia. № 739. P. 163–174.
- Albrecht C., Kroll O., Terrazas E.M., Wilke T., 2009. Invasion of ancient Lake Titicaca by the globally invasive *Physa acuta* (Gastropoda: Pulmonata: Hygrophila) // Biological Invasions. № 11. P. 1821–1826.
- Alonso Á., Collado G.A., Gérard C., Levri E.P., Salvador R.B., Castro-Díez P., 2023. Effects of the invasive aquatic snail *Potamopyrgus antipodarum* (Gray, 1853) on ecosystem properties and services // Hydrobiologia. Invasive Freshwater Molluscs. P. 1–9.
- Axiak V., Micallef D., Muscat J., Vella A., Mintoff B., 2003. Imposex as a biomonitoring tool for marine pollution by tributyltin: some further observations // Environment International. V. 28. № 8. P. 743–749.
- Babushkin E.S., Nekhaev I.O., Vinarski M.V., Yanygina L.V., 2023. Aliens and Returnees: review of Neobiotic species of Freshwater Mollusks in Siberia from the Kazakhstan Steppe to the Arctic Tundra // Diversity. V. 15. № 3. P. 465.
- Bezrukov L.B., Zavarzina V.P., Karpikov I.S., Kurlovich A.C., Lubsandorjiev B.K. et al., 2019. Interpretation of measurement results of the potential difference in Lake Baikal // Geomagnetism and Aeronomy. V. 59. № 5. P. 623–627.
- Clewing C., von Oheimb P.V., Vinarski M., Wilke T., Albrecht C., 2014. Freshwater mollusc diversity at the roof of the world: phylogenetic and biogeographical affinities of Tibetan Plateau *Valvata* // Journal of Molluscan Studies. V. 80. № 4. P. 452–455.
- De Boer M.G., Stift M., Michel E., 2004. Two new highly polymorphic microsatellite loci and inadvertent mini-satellite loci for *Lymnaea auricularia* // Journal of Molluscan Studies. № 70. P. 115–116.
- Dillon Jr. R.T., Wethington A.R., Rhett J.M., Smith T.P., 2002. Populations of the European freshwater pulmonate *Physa acuta* are not reproductively isolated from American *Physa heterostropha* or *Physa integra* // Invertebrate Biology. V. 121. № 3. P. 226–234.
- Dillon R.T.Jr., Wethington A.R., 1992. The inheritance of albinism in a freshwater snail, *Physa heterostropha* // Journal of Heredity. V. 83. № 3. P. 208–209.
- Dybowski W., 1912. Mollusken aus der Uferregion des Baikalsees // Ежегодник Зоологического Музея Импер. АН. Т. 17. № 2. С. 123–143.
- El Ayari T., Mleiki A., El Menif N.T., 2017. Genitalia Malformations in *Stramonita haemastoma* (Gastropoda: Muricidae) from Atlantic and Mediterranean Coast // Journal of Aquaculture Research & Development. V. 8. № 6. P. 1000493.
- Fisher L., Stix G., 2022. Quantum mutants // Scientific American. V. 327. № 3. P. 14–15.
- Folmer O., Black M., Hoeh W., Lutz R. Vrijenhoek A.R., 1994. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates // Molecular Marine Biology and Biotechnology. V. 3. № 5. P. 294–299.
- Fukuda H., Haga T., Tatara Y., 2008. Niku-nuki: a useful method for anatomical and DNA studies on shell-bearing molluscs // Zoosymposia. V. 1. № 1. P. 15–38.
- Garaventa F., Faimali M., Terlizzi A., 2006. Imposex in pre-pollution times. Is TBT to blame? // Marine pollution bulletin. V. 52. P. 701–702.
- Geist J.A., Mancuso J.L., Morin M.M., Bommarito K.P., Bovee E.N. et al., 2022. The New Zealand mud snail (*Potamopyrgus antipodarum*): autecology and management of a global invader // Biological Invasions. V. 24. P. 905–938.

- Genner M.J., Michel E., Todd J.A., 2008. Resistance of an invasive gastropod to an indigenous trematode parasite in Lake Malawi // *Biological Invasions*. V. 10. P. 41–49.
- Glöer P., 2019. The Freshwater Gastropods of the West Palaearctic // Fresh- and brackish waters except spring and subterranean snails. Identification key, anatomy, ecology, distribution. Holstein, Germany: S. Muchow, Neustadt. V. 1. 399 p.
- Hampton S.E., McGowan S., Ozerky T., Viridis S.G.P., Vu T.Th. et al., 2018. Recent ecological change in Ancient lakes // *Limnology and Oceanography*. № 63. P. 2277–2304.
- Heller J., Dovel A., Zohary T., Gal G., 2014. Invasion dynamics of the snail *Pseudopotia scabra* in Lake Kinneret // *Biological Invasions*. № 16. P. 7–12.
- Kellner L., 2006. Albinism in *Callista chione* (Linnaeus, 1758) (Bivalvia: Veneridae) from Grado, Italy, Mediterranean Sea // *Notiziario S.I.M.* V. 24. № 9–16. P. 17–19.
- Kolar C.S., Lodge D.M., 2000. Freshwater nonindigenous species: interactions with other global changes // *Invasive Species in a Changing World*. Washington DC: Island Press. P. 3–30.
- Kravtsova L., Vorobyeva S., Naumova E., Izhboldina L., Mincheva E. et al., 2021. Response of aquatic organisms communities to global climate changes and anthropogenic impact: evidence from Listvennichny Bay of Lake Baikal // *Biology*. V. 10. № 9. P. 904.
- Kravtsova L.S., Izhboldina L.A., Khanaev I.V., Pomazkina G.V., Rodionova E.V. et al., 2014. Nearshore benthic blooms of filamentous green algae in Lake Baikal // *Great Lakes Research*. V. 40. P. 441–448.
- Lindholm W.A., 1909. Die Mollusken des Baikal-Sees (Gastropoda et Pelecopoda), systematisch und zoogeographisch bearbeitet. Wissenschaftliche Ergebnisse einer Zoologischen Expedition nach dem Baikal-See unter Leitung des Professors A. Korotneff in dem Jahren 1900–1902 // *Зоологические исследования оз. Байкал*. № 4. P. 1–106.
- Mills E.L., Leach J.H., Carlton J.T., Secor C.L., 1993. Exotic species in the Great Lakes: a history of biotic crises and anthropogenic introductions // *Journal of Great Lakes Research*. V. 19. № 1. P. 1–54.
- Mooney H.A., Cleland E.E., 2001. The evolutionary impact of invasive species // *PNAS*. V. 98. № 10. P. 5446–5451.
- Mouahid G., Nguema R.M., Idris M.A., Shaban M.A., Yafee S.A., Langan J., Verdoit-Jarraya M., Richard Galinier R., Moné H., 2010. High phenotypic frequencies of complete albinism in wild populations of *Biomphalaria pfeifferi* (Gastropoda: Pulmonata) // *Malacologia*. V. 53. № 1. P. 161–166.
- Norton C.G., Johnson A.F., Nelson B.M., 2018. The genetic basis of albinism in the hermaphroditic freshwater snail *Planorbella trivolvis* // *American Malacological Bulletin*. V. 36. № 1. P.153–157.
- Norton C.G., Wright M.K., 2019. Strong first sperm precedence in the freshwater hermaphroditic snail *Planorbella trivolvis* // *Invertebrate Reproduction & Development*. V. 63. № 4. P. 248–254.
- Oheimb P.V., Albrecht C., Riedel F., Du L., Yang J. et al., 2011. Freshwater biogeography and limnological evolution of the Tibetan Plateau-insights from a plateau-wide distributed gastropod taxon (*Radix* spp.) // *PLoS One*. V. 6. № 10. P. e26307.
- Pyšek P., Blackburn T.M., García-Berthou E., Perglová I., Rabitsch W., 2017. Displacement and local extinction of native and endemic species // *Impact of biological invasions on ecosystem services*. Invading Nature – Springer Series in Invasion Ecology. Vilà M., Hulme P. (Eds). Springer, Berlin. V. 12. P. 157–176.
- Roll U., Dayan T., Simberloff D., Miens H.K., 2009. Non-indigenous land and freshwater gastropods in Israel // *Biological Invasions*. V. 11. P. 1963–1972.
- Saito T., Hirano T., Prozorova L., Do T.V., Sulikowska-Drozd A. et al., 2018. Phylogeography of freshwater planorbid snails reveals diversification patterns in Eurasian continental islands // *BMC evolutionary biology*. № 18. P. 1–13.
- Saito T., Hirano T.Ye.B., Prozorova L., Shovon M.S., Do T.V., Kimura K. et al., 2021. A comprehensive phylogeography of the widespread pond snail genus *Radix* revealed restricted colonization due to niche conservatism // *Ecology and Evolution*. № 11. P. 18446–18459.
- Schniebs K., Sitnikova T.Y., Vinarski M.V., Müller A., Khanaev, I.V., Hundsdoerfer A.K., 2022. Morphological and genetic variability in *Radix auricularia* (Mollusca: Gastropoda: Lymnaeidae) of Lake Baikal, Siberia: The story of an unfinished invasion into the ancient deepest lake // *Diversity*. V. 14. № 7. P. 527.
- Sitnikova T., Soldatenko E., Kamaltynov R., Riedel F., 2010. The finding of North American freshwater gastropods of the genus *Planorbella* Haldeman, 1842 (Pulmonata: Planorbidae) in East Siberia // *Aquatic Invasions*. V. 5. № 2. P. 201–205.
- Sitnikova T.Y., 2019. Baikal gastropods described by W.A. Lindholm // *Proceedings of the Zoological Institute RAS*. V. 323. № 3. P. 214–252.
- Sitnikova T.Y., Prozorova L.A., Sharyi-ool M., Kyashko P., Kupchinsky A., 2015. The *Cincinna aliena* (Westerlund 1877) species group in Russian water bodies // *Archiv für Molluskenkunde*. V. 144. № 1. P. 1–22.
- Slocombe L., Sacchi M., Al-Khalili J., 2022. An open quantum systems approach to proton tunnelling in DNA // *Communications Physics*. V. 5. Art. № 109.
- Starostin A., 1926. Zur Kenntnis der Molluskenfauna des Baikalsees // *Archiv für Naturgeschichte*. V. 92. № 6. P. 1–95.
- Stift M., Michel E., Sitnikova T.Ya., Mamonova E.Yu., Sherbakov D.Yu., 2004. Palaearctic gastropod gains a foothold in the dominion of endemics: range expansion and morphological change of *Lymnaea* (*Radix*)

- auricularia* in Lake Baikal // *Hydrobiologia*. № 513. P. 101–108.
- Tamura K., Stecher G., Kumar S., 2021. MEGA11: molecular evolutionary genetics analysis version 11 // *Molecular biology and evolution*. V. 38. № 7. P. 3022–3027.
- Taylor D.W., 2003. Introduction to Physidae (Gastropoda: Hygrophila); biogeography, classification, morphology // *Revista de Biología Tropical*. V. 51 (Suppl. 1). P. 1–287.
- Timoshkin O.A., Moore M.V., Kulikova N.N., Tomberg I.V., Malnik V.V. et al., 2018. Groundwater contamination by sewage causes benthic algal outbreaks in the littoral zone of Lake Baikal (East Siberia) // *Journal of Great Lakes Research*. V. 44. № 2. P. 230–244.
- Timoshkin O.A., Samsonov D.P., Yamamuro M., Moore M.V., Belykh O.I. et al., 2016. Rapid ecological change in the coastal zone of Lake Baikal (East Siberia): is the site of the world's greatest freshwater biodiversity in danger? // *Journal of Great Lakes Research*. V. 42. № 3. P. 487–497.
- Van Bocxlaer B., Clewing C., Mongindo Etimosundja J.P., Kankonda A., Wembo Ndeo O., Albrecht C., 2015. Recurrent camouflaged invasions and dispersal of an Asian freshwater gastropod in tropical Africa // *BMC Evolutionary Biology*. V. 15. № 1. P. 1–18.
- Vinarski M.V., 2011. The “index of the copulatory apparatus” and its application to the systematics of freshwater pulmonates (Mollusca: Gastropoda: Pulmonata) // *Zoosystematica Rossica*. № 20. P. 11–27.
- Vinarski M.V., Aksenova O.V., Bolotov I.N., 2020. Taxonomic assessment of genetically-delineated species of radicine snails (Mollusca, Gastropoda, Lymnaeidae) // *Zoosystematics and Evolution*. № 96. P. 577–608.
- Vinarski M.V., Aksenova O.V., Bolotov I.N., Kondakov A.V., Khrebtova I.S. et al., 2022. A new alien snail *Ampullaceana baltica* for the Canadian fauna, with an overview of Transatlantic malacofaunal exchange in the Anthropocene // *Aquatic Invasions*. V. 17. № 1. P. 21–35.
- Vinarski M.V., Kantor Y.I., 2016. Analytical catalogue of fresh and brackish water molluscs of Russia and adjacent countries. Moscow: AN Severtsov Institute of Ecology and Evolution of Russian Academy of Science. 544 p.
- Yusa Y., 2004. Inheritance of colour polymorphism and the pattern of sperm competition in the apple snail *Pomacea canaliculata* (Gastropoda: ampullariidae) // *Journal of Molluscan Studies*. V. 70. № 1. P. 43–48.
- Zhang Z., Chen J., Li L., Tao M., Zhang C. et al., 2014. Research advances in animal distant hybridization // *Science China Life Sciences*. V. 57. P. 889–902.

## ALIEN GASTROPODS AMONG ENDEMICS IN THE OPEN WATERS OF LAKE BAIKAL

T. Y. Sitnikova<sup>1</sup>, I. V. Khanaev<sup>1</sup>, M. V. Kovalenkova<sup>1</sup>, T. E. Peretolchina<sup>1</sup>, N. V. Maximova<sup>1, \*</sup>

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

\*e-mail: max@lin.irk.ru

Until the middle of the last century, the Palearctic-Siberian gastropod fauna that inhabited the ‘sors’ and small coves of the larger bays of Lake Baikal was similar in environmental factors to Siberian water-bodies. Endemic species occupied open areas of the lake, with cold water, strong storms, and other specific environmental conditions. Based on morpho-anatomical characters and genetic distances of the COI mtDNA gene fragment between related species, five alien species were identified from open Baikal waters. In addition to the previously found *Radix auricularia* (Linnaeus, 1758), there were *Radix* cf. *zazurniensis* (Mozley 1934) (Lymnaeidae), *Cincinna sorensis* (Dybowski 1886) and *C.* cf. *korotnevi* Lindholm 1909 (Valvatidae), as well as *Gyraulus* cf. *acronicus* (Férussac 1807) (Planorbidae). A schematic map of the records of the alien species in the open littoral of the lake is presented, based on material taken by expeditions carried out in 1993–2023, as well as photographs of the shells and reproductive organs for some of the alien species, and information on coexisting endemic species of gastropods are given. We found albino individuals among *R. auricularia* and a few snails of *R.* cf. *zazurniensis* with a fallid copulatory organs. Possible reasons for the invasion of the alien species and possible invaders into the open waters of Baikal are discussed.

**Keywords:** invaders, albinos, aphyllia, endemics, coexistence, COI mtDNA, distribution