

Система отряда Patellogastropoda (Mollusca: Gastropoda)

А.В. Чернышёв, Т.В. Чернова

*Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН,
Владивосток 690041, Россия*

*Дальневосточный государственный университет,
Владивосток 690600, Россия*

e-mail: tsher@bio.dvgu.ru

Проведен обзор системы отряда Patellogastropoda. Разделение отряда на подотряды Patellina и Nacellina признано недостаточно обоснованным. Поддержана гипотеза Сасаки [Sasaki, 1998] о том, что Patellidae и Nacellidae являются сестринскими группами. Семейство Lepetidae рассматривается в составе Acmaeoidea, а Neolepetopsidae – в составе самостоятельного надсемейства Neolepetopsoidea. Подсемейство Patelloidinae, по-видимому, является парафилетичным или полифилетичным.

Systematics of the order Patellogastropoda (Mollusca: Gastropoda)

A.V. Chernyshev, T.V. Chernova

*A.V. Zhirmunsky Institute of Marine Biology, Far East Branch,
Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690041, Russia*

Far East National University, Vladivostok 690600, Russia

e-mail: tsher@bio.dvgu.ru

A review of the classifications of the order Patellogastropoda is given. The subdivision of the order into suborders Patellina and Nacellina does not have substantial basis. We supported Sasaki's hypothesis [1998] that Patellidae and Nacellidae are sister-groups. The family Lepetidae belongs to superfamily Acmaeoidea, and Neolepetopsidae is separated into superfamily Neolepetopsoidea. The subfamily Patelloidinae is apparently paraphyletic or polyphyletic group.

Таксономия брюхоногих моллюсков отряда (или клады) Patellogastropoda вызывает большие трудности, которые, на наш взгляд, связаны с двумя причинами. Во-первых, внешняя морфология раковины в пределах этой группы однотипна, различия в строении радулы на первый взгляд не столь значительны, как, например, у заднежаберных и неогастропод. Во-вторых, пателлога-

строподы – древнейшая группа, дивергенция внутри которой, по-видимому, произошла раньше, чем, например, у тех же неогастропод и евтиневральных гастропод, поэтому можно предполагать наличие внутри данной клады нескольких групп ранга выше семейства. Однако длительное время таких групп малакологии не выделяли, а число семейств ограничивалось тремя:

Asmaeidae, Patellidae и Lepetidae. В конце XIX – начале XX вв. большинство авторов признавало валидность очень небольшого числа родов, а под

родовыми названиями *Patella* и *Asmaea* приводились моллюски, относимые в настоящее время не только к разным родам, но и разным семействам.

Положение Patellogastropoda

В 70–80-х гг. прошлого столетия утвердилось мнение, что морские блюдечки отряда Docoglossa – наиболее древняя группа Gastropoda рангом не ниже подкласса. На этом основании А.Н. Голиков и Я.И. Старобогатов [Golikov, Starobogatov, 1975] выделили подкласс Cyclobranchia, неудачно выбрав название, предложенное Кювье для блюдечек и хитонов. Позже эти авторы [Голиков, Старобогатов, 1989] предложили типифицированное название Patelliones. За рубежом известность приобрело другое название подкласса – Eogastropoda Ponder et Lindberg, 1996.

Patelliones отличаются от всех других гастропод следующими плезиоморфиями: докоглоссная (или стереоглоссная) радула, латеральные зубы которой содержат оксид железа; непарная двухслойная челюсть, прикрепленная к одонтофору при помощи мускула; латеральное положение ста-тоцистов. Многие малакологи склоняются к мнению, что раковина у этой группы сохранила исходную билатеральную симметрию, поскольку форма и положение протоконха лишены следов асимметрии. Необычно и положение вершины раковины, которая, в противоположность другим гастроподам с блюдцевидной раковиной, направлена вперед. Попытка объяснить этот феномен содержится в работе А.Н. Голикова и Я.И. Старобогатова [1989].

Неожиданными оказались данные молекулярной филогении, получен-

ные М. Харасевичем и А. Макарту-ром [Harasewych, McArthur, 2000] при сравнении фрагментов 18S рДНК. Эти авторы пришли к заключению, что пателлогастроподы, хотя и образуют монофилетический таксон, но не являются сестринской группой по отношению к другим брюхоногим и обособились значительно позже, чем считалось ранее. Однако топология «молекулярных» кладограмм в работе Харасевича и Макартира может сильно измениться при анализе большего числа последовательностей и смене внешних групп (в качестве последних наиболее подходят моноплакофоры, а не головоногие и хитоны). Отчасти это было подтверждено филогенетическим анализом, основанным на большем числе фрагментов генов ядерной и митохондриальной ДНК [Colgan et al., 2003].

Состав Patelliones ограничивается одним современным отрядом – Patellogastropoda. Это название было предложено Д. Линдбергом [Lindberg, 1986a] вместо Docoglossa, которое исходно включало не только пателлид, но и хитонов. А.Н. Голиков и Я.И. Старобогатов [1989] вводят в состав подкласса ископаемые отряды Helcionelliformes и Archinacelliformes, объединяющие преимущественно кембрийских гастропод с колпачковидной и планиспиральной раковиной, однако, обоснования этой точки зрения не слишком убедительны.

Система отряда на уровне подотрядов и семейств

Опуская работы XIX в. и первой половины XX в., остановимся на системах пателлогастропод, предложенных в последние два десятилетия. В системе А.Н. Голикова и Я.И. Старобогатова [1989] отряд *Patelliformes* (= *Patellogastropoda*) разделен на три подотряда: *Bathysciadioidei*, *Patelloidei* и *Lepetoidei*. Первая группа, включающая семейства *Bathysciadiidae* и *Bathypeltidae*, была ошибочно отнесена к пателлогастроподам (в настоящее время оба семейства рассматривают в составе сборного отряда *Cocculinida*). Подотряд *Patelloidei* включает семейства *Patellidae*, *Nacellidae*, *Pectinodontidae* и *Tecturidae*, а подотряд *Lepetoidei* – семейство *Lepetidae*. Примечательно, что в более ранней работе [Golikov, Starobogatov, 1975] было установлено семейство *Propilidiidae*, которое, по мнению авторов, отличалось от *Lepetidae* наличием двух ктенидиев, хотя в действительности *Propilidium* не имеет их вообще. Д. Линдберг [Lindberg, 1988b], базируясь главным образом на микроструктуре раковины, противопоставил подотряд *Patellina* с единственным семейством *Patellidae* всем остальным пателлогастроподам, которых он поместил в подотряд *Nacellina*. В свою очередь подотряд *Nacellina* подразделен им на надсемейства *Nacelloidea* (семейство *Nacellidae*) и *Acmaeidea* (семейства *Lepetidae*, *Acmaeidae* и *Lottiidae*). *Pectinodontidae* он рассматривает в качестве подсемейства *Acmaeidae*. До работ Д. Линдберга практически все авторы считали неоспоримым родство *Patellidae* и *Nacellidae*. Придя к противоположному заключению, Линдберг выдвигал

гипотезу, что общий предок *Patellina* и *Nacellina* имел паллиальные жаберы, но у *Acmaeidea* они исчезли и возникли вновь в нескольких группах *Lottiidae*. Это предположение является наиболее спорным и малообоснованным. Позже Д. Линдберг [Lindberg, 1998] поместил в надсемейство *Acmaeidea* еще одно семейство – *Neolepetopsidae*.

Дж. Маклин [McLean, 1990] предложил новую систему на уровне подотрядов. Поводом для этого послужило открытие им нового семейства *Neolepetopsidae*, представители которого имеют радулу с не минерализованными и сочлененными зубами. Наличие базальных сочленений между зубами – уникальный для гастропод признак, свойственный хитонам. На этом основании Маклин разделил *Patellogastropoda* на подотряды *Lepetopsina* (в его состав, кроме *Neolepetopsidae*, было включено вымершее семейство *Lepetopsidae*) и *Patellina* с теми же надсемействами и семействами, которые выделяет Линдберг.

Т. Сасаки [Sasaki, 1998] принимает систему Маклина в качестве основы, но в пределах *Patellina* состав надсемейств у него выглядит иначе: *Patelloidea* содержит семейства *Patellidae* и *Nacellidae*, семейство *Lepetidae* выделено из состава *Acmaeidea* в самостоятельное надсемейство *Lepetoidea*. В своих филогенетических построениях Сасаки привлекает большое число анатомических признаков, которые не использовались предыдущими авторами. Исключение составляет семейство *Neolepetopsidae*, для которого априорно принимается обособленное положение.

М. Харасевич и А. Макартур [Harasewych, McArthur, 2000], на основе анализа фрагмента 18S рДНК, строят кладограмму, которая не соответствует ни одной из известных филогенетических схем. Наиболее обособленными оказываются Nacellidae, в то время как Patellidae близки к Asmaeoidea или даже попадают с ними в общую кладу. Neolepetopsidae и Lepetidae относятся к Asmaeoidea. Впрочем, выводы Харасевича и Макартира носят скорее предварительный характер и могут претерпеть значительные изменения с привлечением других последовательностей и большего числа видов.

На наш взгляд, в пределах отряда следует выделить три группы в ранге надсемейств: Patelloidea, Neolepetopsoidea и Lottioidea. Монофилия Patelloidea (Patellidae и Nacellidae) подтверждается рядом синапоморфий: наличие паллиальных жабр и длинных паллиальных щупалец, сложно скульптурированная базальная пластинка радулы, внешние латеральные зубы с зубцами (как считают многие авторы – результат слияния нескольких латеральных зубов), медиальный мускул-ретрактор радулярного мешка имеется (отсутствует у других Gastropoda – см. [Sasaki, 1998]), мускулы-ретракторы субрадулярной мембраны вентрально сливаются (у других Conchifera они разделены – см. [Sasaki, 1998]), медиальные мускулы-протракторы субрадулярной мембраны асимметричные (у других Conchifera они симметричные – см. [Sasaki, 1998]), задние одонтофоральные хрящи имеются (у других пателлогастропод, а также у Polyplacophora и Tryblidiida их нет). Однако у Patellidae и Nacellidae резко

различается структура раковины, что, по мнению Д. Линдберга [Lindberg, 1988b, 1998], служит важнейшим доказательством отсутствия близкого родства между пателлидами и нацеллидами. Следует заметить, что значительные различия в структуре раковины в семействах Patellidae и Lottidae (см. ниже) указывают на то, что этому признаку нельзя придавать столь большого значения, как это делает Линдберг. По существу мы ничего не знаем об эволюционных перестройках структуры раковины, поэтому неясно, почему именно у пателлогастропод, а не у каких других брюхоногих, строение слоев раковины может служить основой для обоснования триб, подсемейств, семейств и даже надотрядов. Недавние исследования Т. Фучигами и Т. Сасаки [Fuchigami, Sasaki, 2005] показали, что разнообразие микроstructures раковины у пателлогастропод не всегда удается вписать в таксономические рамки. Так, например, у *Lottia cassis* (типовой вид подрода *Collisella*) раковина снаружи покрыта слоем нерегулярных перекрестно-листовидных структур, которого нет у других лоттиид. В пределах семейства Patellidae различия в структуре раковины у *Patella* и *Scutellastra* столь значительны, что их можно было бы поместить в разные семейства.

Neolepetopsidae, как уже говорилось выше, характеризуется уникальным для гастропод, но известным у хитонов, сочленением зубов радулы. Д. Линдберг [Lindberg, 1998] полагает, что у Polyplacophora подобных сочленений нет, хотя это утверждение не соответствует действительности [Иванов, Сиренко, 1990]. Насколько

сочленение хитонов и неолепетопсид гомологично – это еще предстоит установить. Особый интерес представляет наличие рудиментов (или зачатков) сочленения у *Nacellidae* [Lindberg, 1998]. Если данные по молекулярной филогении пателлогастропод подтвердятся и *Nacellidae* будут наиболее рано обособившейся кладой в отряде, то наличие сочленений может действительно оказаться плезиоморфным состоянием. *Neolepetopsidae* обладают еще некоторыми архаичными особенностями, не позволяющими отнести их к *Lottioidea*. Это наличие в радуле хорошо развитого центрального зуба, двух пар внутренних и одной пары наружных латеральных зубов, которые, судя по наличию нескольких зубцов, образованы путем слияния 3–4 зубов [McLean, 1990]. Радула также характеризуется отсутствием базальных пластинок, имеющейся у остальных пателлогастропод. Хрящей одонтофора – 3 пары, как и у *Patellidae*, в то время как у *Lottioidea* их 2 пары. Структура раковины *Neolepetopsidae* сходна с таковой у *Acmaeidae* [Kiel, 2004], хотя это сходство может быть и конвергентным. Учитывая все вышесказанное, мы полагаем, что *Neolepetopsidae* нельзя определенно отнести ни к одному из надсемейств, однако, и для противопоставления этой группы всем другим пателлогастроподам нет достаточных оснований. Нельзя также отвергнуть и происхождение неолепетопсид от акмеидных предков путем пedomорфоза. По крайней мере, у ювенильных особей видов рода *Erginus* (*Lottiidae*) нами выявлена радула неолепетопсидного типа с центральным

зубом и без явных базальных пластин [Чернышев, Чернова, 2002]. Близкие родственные связи *Neolepetopsidae* с вымершими семействами *Damilinidae* и *Lepetopsidae* не могут быть ни доказаны, ни опровергнуты, исходя только из структуры раковины.

Семейство *Lepetidae* по структуре раковины очень близко к *Acmaeidae*, но имеет необычное строение радулы, в которой две пары латеральных зубов сливаются в единый зуб. Три шва слияния хорошо заметны даже у половозрелых особей, и нет никаких оснований предполагать, что в процессе слияния участвовал центральный зуб. По мнению Т. Сасаки [Sasaki, 1998], у лепетид нет базальных пластинок радулы, однако, на самом деле они имеются, и характер их соприкосновения специфичен для родов [Москалев, 1977]. Базальные пластинки лепетид развиты слабее, чем у представителей *Lottiidae*, и не разделены на правую и левую части, представляя собой монолитное образование. Число хрящей радулы уменьшается до двух пар, как и у *Lottiidae* и *Acmaeidae*, зато число петель кишечника увеличивается [Angerer, Haszprunar, 1996]. В целом, нет достаточных оснований выделять лепетид в отдельное надсемейство. *Lepetidae*, *Acmaeidae* и *Lottiidae* мы, вслед за Д. Линдбергом [Lindberg, 1988b, 1998] и Дж. Маклином [McLean, 1990] рассматриваем в составе одного надсемейства *Acmaeoidea*. Название *Lottioidea* Gray, 1840 не может быть использовано, согласно статьи 35.5 МКЗН, хотя оно и фигурирует в недавнем обзоре классификации гастропод [Bouchet, Rocroi, 2005].

Систематика семейства Lottiidae

Семейство Lottiidae в современном понимании включает пателлогастропод с формулой радулы 0–2.3.0.3.2–0, кроме родов *Acmaea*, *Pectinodonta*, *Bathyaacmaea* и *Serradonta*, которые отнесены в отдельное семейство Acmaeidae. Различия между Lottiidae и Acmaeidae базируются главным образом на структуре раковины: у лоттиид отсутствует кальцитный листовидный слой, а у акмеид он имеется. Впрочем, данное отличие не является абсолютным, поскольку у некоторых лоттиид также имеется аналогичный слой. Т. Сасаки [Sasaki, 1998] указывает, что на анатомическом уровне различия между акмеидами и *Niveotectura pallida* незначительны. Данные молекулярного анализа [Nakano, Ozawa, 2004] указывают на принадлежность рода *Niveotectura* именно к акмеидам, а не к лоттиидам. Однако раковина *N. pallida* не имеет листовидных структур, характерных для акмеид, и близка к таковой у видов рода *Patelloida* [Fuchigami, Sasaki, 2005].

В настоящее время принята лишь одна система деления лоттиид на подсемейства – это система Д. Линдберга [Lindberg, 1981b, 1986a, b, 1988a, b, 1998]. На основе структуры раковины Линдберг выделяет 3 подсемейства: Lottiinae, Patelloidinae и Rhodopetalinae. Ситуация с последним подсемейством остается неясной. Д. Линдберг [Lindberg, 1981b] установил его для единственного вида – *Rhodopetala rosea*, у которого раковина состоит из 5 слоев, включая расположенный под наружным гомогенным слоем листовидный слой. Жабра *Rh. rosea*, по всей видимости, является рудиментарным ктенидием, хотя Линдберг, обращая

внимание на ее неглубокое положение в нухальной полости и отсутствие пластинок, склонен рассматривать эту жабру как вторичное образование. В более поздних работах он не упоминает подсемейство Rhodopetalinae ни как валидное, ни в качестве синонима, а, перечисляя роды Lottiidae и Acmaeidae, нигде не приводит *Rhodopetala*. Структура раковины *Rhodopetala* противоречит главной синапоморфии семейства Lottiidae – утрате листовидного слоя раковины. Казалось бы, это противоречие легко устранить, если переместить род в семейство Acmaeidae, но для акмеид характерно отсутствие осфрадиев, а у родопетали они имеются. Тем не менее, если оставить *Rhodopetala* в составе семейства Lottiidae, то последнее окажется парафилетической группой. Учитывая сходство радулы *Acmaea* и *Rhodopetala*, а также отсутствие у последнего мантийных щупалец (это характерно для акмеид, но не для лоттиид), мы помещаем Rhodopetalinae в состав семейства Acmaeidae.

Подсемейство Lottiinae объединяет представителей с пятислойной раковиной. Длительное время род *Lottia* рассматривался как монотипический, поскольку типовой вид, *Lottia gigantea* обладает не только ктенидием, но и вторичными жабрами. Позже Д. Линдберг и Дж. Маклин [Lindberg, McLean, 1981] описали еще несколько видов *Lottia* с подобными жабрами. В 1986 г. Линдберг высказал мнение, что наличие вторичных жабр не является столь консервативным признаком, как считалось раньше, и свел хорошо известный род *Collisella* в младшие синонимы *Lottia*. Главным аргументом были ссылки на

сравнения анатомии и аллозимов *Lottia gigantea* и видов рода *Collisella* [Lindberg, 1986b]. Уже в 90-е гг. прошлого века *Collisella* крайне редко используется в качестве валидного названия.

Единственной синапоморфией Lottiinae является полная редукция внешней пары маргинальных зубов и частичная редукция внутренней пары [Lindberg, 1998]. Данная синапоморфия является сомнительной, поскольку редукция маргинальных зубов наблюдается и в другом подсемействе – Patelloidinae. Впрочем, Линдберг допускает, что австралийские лоттиины могли произойти независимо от остальных представителей подсемейства. Вероятно, отсюда проистекает достаточно расплывчатое понимание объема подсемейства. С одной стороны, Д. Линдберг [Lindberg, 1988a] пишет, что подсемейство включает две трибы с двумя родами в каждой: Lottiini (роды *Lottia* и *Tectura*) и Scurriini (роды *Scurria* и *Discurria*). С другой стороны, он указывает в составе Lottiinae роды *Notoacmea* и *Asteracmea* [Lindberg, 1998], структура раковины которых отличается наличием дополнительного перекрестно-пластинчатого слоя. Более того, в одной из последних работ [Simison, Lindberg, 2003] в состав Lottiini включен вид *Macclintockia scabra*, имеющий столь необычную структуру раковины, что ранее его выводили за пределы Lottiidae [Lindberg, 1986b]. Пока, следуя системе Т. Сасаки [Sasaki, 1998], мы рассматриваем *Notoacmea*, *Asteracmea* и *Atalacmea* в качестве группы («*Notoacmea-group*») с неопределенным положением в подсемействе Lottiinae. Что касается *Macclintockia*, то это родовое название, неоднократно упоминающееся в

работах американских зоологов, до сих пор является *nomen nudum* [Simison, Lindberg, 2003]. Тем не менее, «*Macclintockia*» *scabra* действительно занимает неопределенное положение внутри подсемейства, но мы все же относим ее именно к лоттиинам, поскольку у *Lottia langfordi* слой M+2 имеет волокнистую листовидную структуру, сходную с таковой у «*Macclintockia*» *scabra* [Fuchigami, Sasaki, 2005].

Назревший кризис в системе Lottiinae является следствием чрезмерно широкого использования микроструктуры раковины в таксономии пателлогастропод. Причины новаций, предпринятых Линдбергом, вполне ясны: ему, как палеонтологу, структура раковины представляется единственной возможностью определить систематическое положение большого числа ископаемых Patellostropoda. Строению мягких тканей, напротив, Линдберг придает меньшее значение, что приводит к уменьшению числа родов. Однако недавно В. Симисон и Д. Линдберг [Simison, Lindberg, 2003], базируясь на данных молекулярного анализа видов Lottiini тихоокеанского побережья Северной Америки, пришли к выводу, что существующая родовая система трибы не ограничивается двумя родами и требует пересмотра.

Подсемейство Patelloidinae объединяет лоттии с 4-х-слойной раковиной, кроме *Yayoiacmea oyamai*, у которого раковина пятислойная [Fuchigami, Sasaki, 2005]. Структуру раковины пателлоидин долгое время представляли следующим образом: призматический слой, наружный перекрестно-пластинчатый, миоостракум и внутренний перекрестно-пластинчатый

[Lindberg, Vermeij, 1985; Sasaki, 1998]. Однако в свете новой типологии раковинных слоев, было установлено, что у Patelloidinae структура раковины отличается от таковой у Lottiinae утратой наружного гомогенного слоя – уникальная синапоморфия среди пателлогастропод [Lindberg, 1998]. Остается неясным, является ли отсутствие этого слоя характерной чертой всех Patelloidinae. Для некоторых из них (без конкретизации) все же отмечается наличие гомогенного «налета» [Lindberg, 1998]. Как отмечает Т. Сасаки [Sasaki, 1998], роды *Patelloida* и *Potamacmaea*, с одной стороны, *Niveotectura* и *Erginus*, с другой, в анатомическом плане настолько различны, что включение их в одно подсемейство достаточно проблематично. Роды *Erginus* и *Niveotectura* объединяет не только отсутствие маргинальных и положение третьих латеральных зубов, но также отсутствие осфрадиев. Кроме того, нами установлено, что базальные пластинки у представителей обоих родов утолщены и кальцифицированы, имеют характерный продольный валик на вентральной стороне [Чернова, Чернышев, 2002]. Вероятно, подобная структура базальной пластинки способствует ее укреплению. *Niveotectura* и, вероятно, *Erginus* следует выделить в отдельную группу рангом трибы или подсемейства, однако, пока это преждевременно, так как монофилия Patelloidinae вызывает большие сомнения. Редукция наружного слоя могла проис-

ходить независимо, поэтому не может быть надежной синапоморфией. Кроме того, есть основания для перевода рода *Niveotectura* в семейство Acmaeidae. Для решения всех этих проблем необходим поиск других синапоморфий, а также широкое привлечение молекулярных данных.

Подводя итоги всему вышесказанному, система отряда Patellogastropoda видится нам следующей:

- Надсемейство **PATELLOIDEA**
Rafinesque, 1815
 - Семейство **PATELLIDAE** Rafinesque, 1815
 - Семейство **NACELLIDAE** Thiele, 1891
- Надсемейство **NEOLEPETOPSOIDEA**
McLean, 1990
 - Семейство **NEOLEPETOPSIDAE**
McLean, 1990
 - ?Семейство **LEPETOPSIDAE** McLean, 1990
- Надсемейство **ACMAEOIDEA**
Fordes, 1850
 - Семейство **ACMAEIDAE** Forbes, 1850
 - Подсемейство **Acmaeinae** Forbes, 1850
 - Подсемейство **Pectinodontinae** Pilsbry, 1891
 - Подсемейство **Rhodopetalinae** Lindberg, 1981
 - Insertae subfamilia – роды
 - Bathyacmaea*** и ***Serradonta***
 - Семейство **LEPETIDAE** Gray, 1850
 - Подсемейство **Lepetinae** Gray, 1850
 - Подсемейство **Propilidiinae** Thiele, 1891
 - Семейство **LOTTIDAE** Gray, 1840
 - Подсемейство **Lottiinae** Gray, 1840
 - Подсемейство **Patelloidinae**
Chapman et Gabriel, 1923
 - Insertae subfamilia – роды
 - Niveotectura*** и ***Yayoiacmea***

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке фонда Министерства образования РФ и US CRDF (грант № VL-003), грантов «Научные школы» №1219.2003.4

и ДВО РАН № 05-3-Г-06-056. Выражаем благодарность Т. Сасаки (Dr. T. Sasaki, Museum of University of Tokyo) за предоставление копий некоторых работ.

Литература

- Голиков А.Н., Старобогатов Я.И. 1989. Вопросы филогении и системы переднежаберных брюхоногих моллюсков // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 187. С. 4–77.
- Иванов Д.Л., Сиренко Б.И. 1990. Радула в классе панцирных моллюсков (Polyplacophora) // Сборник трудов Зоологического музея МГУ. Т. 28. С. 149–158.
- Москалев Л.И. 1977. К ревизии моллюсков Lepetidae (Gastropoda, Prosobranchia) мирового океана // Труды Института океанологии им. П.П. Ширшова. Т. 108. С. 52–58.
- Чернова Т.В., Чернышев А.В. 2002. Морские блюдечки (Mollusca, Gastropoda) рода *Erginus* морей России // Фундаментальные исследования морской биоты: биология, химия и биотехнология. Материалы конференции студентов, аспирантов и молодых ученых НОЦ ДВГУ «Морская биота». 1–2 октября 2002 г., Владивосток. С. 50.
- Чернышев А.В., Чернова Т.В. 2002. *Erginus galkini* sp. nov. (Gastropoda, Lottiidae), новый вид морских блюдечек из северной части Тихого океана // Ruthenica (Русский малакологический журнал). Т. 12, № 2. С. 107–112.
- Bouchet P., Rocroi J.-P. 2005. Classification and nomenclator of gastropod family // Malacologia. V. 47, N 1–2. P. 1–397.
- Colgan D.J., Ponder W.F., Beacham E., Macaranas J.M. 2003. Gastropod phylogeny based on six segments from four genes representing coding or non-coding and mitochondrial or nuclear DNA // Molluscan Research. V. 23, N 2. P. 123–148.
- Fuchigami T., Sasaki T. 2005. The shell structure of the recent Patellogastropoda (Mollusca: Gastropoda) // Paleontological Research. V. 9, N 2. P. 143–168.
- Harasewych M.G., McArthur A.G. 2000. A molecular phylogeny of the Patellogastropoda (Mollusca: Gastropoda) // Marine Biology. V. 137. P. 183–194.
- Golikov A.N., Starobogatov Ya.I. 1975. Systematics of prosobranch gastropods // Malacologia. V. 15, N 1. P. 185–232.
- Kiel S. 2004. Shell structures of selected gastropods from hydrothermal vents and seeps // Malacologia. V. 46, N 1. P. 169–183.
- Lindberg D.R. 1981. Rhodopetalinae, a new subfamily of Acmaeidae from the boreal Pacific: anatomy and systematics // Malacologia. V. 20, N 2. P. 291–305.
- Lindberg D.R. 1986a. Radular evolution in the Patellogastropoda // Bulletin of the American Malacological Union. V. 4. P. 115.
- Lindberg D.R. 1986b. Name changes in the «Acmaeidae» // Veliger. V. 29, N 2. P. 142–148.
- Lindberg D.R. 1988a. Systematics of the Scurriini (new tribe) of the northeastern Pacific Ocean (Patellogastropoda: Lottiidae) // Veliger. V. 30, N 4. P. 387–394.
- Lindberg D.R. 1988b. The Patellogastropoda // Malacological Review. Suppl. 4. P. 35–63.
- Lindberg D.R. 1998. Order Patellogastropoda // Mollusca: The southern synthesis. Fauna of Australia. Part B. CSIRO Publ.: Melbourne. V. 5. P. 639–652.
- Lindberg D.R., McLean J.H. 1981. Tropical eastern pacific limpets of the family Acmaeidae (Mollusca, Archaeogastropoda): generic criteria and descriptions of six new species from the mainland and the Galapagos // Proceedings of the California Academy of Sciences. V. 42, N 12. P. 323–339.
- Lindberg D.R., Vermeij G. 1985. *Patelloida chamorroorum* spec. nov.: a new member of the Tethyan *Patelloida profunda* group (Gastropoda, Acmaeidae) // Veliger. V. 27. P. 411–417.
- McLean H. 1990. Neolepetopsidae, a new docoglossate limpet family from hydrothermal vents and its relevance to patellogastropod evolution // Journal of Zoology, London. V. 222. P. 485–528.
- Nakano T., Ozawa T. 2004. Phylogeny and historical biography of limpets of the order Patellogastropoda based on mitochondrial DNA sequences // Journal of Molluscan Studies. V. 70. P. 31–41.
- Sasaki T. 1998. Comparative anatomy and phylogeny of the recent Archaeogastropoda (Mollusca: Gastropoda). University Museum, University of Tokyo. Bulletin N 38. 224 p.
- Simison W.B., Lindberg D.R. 2003. On the Identity of *Lottia strigatella* (Carpenter, 1864) (Patellogastropoda: Lottiidae) // Veliger. V. 46, N 1. P. 1–19.