

Обзор видов рода *Aenigmomphiscola* Kruglov et Starobogatov, 1981 (Gastropoda: Pulmonata: Lymnaeidae)

М.В. ВИНАРСКИЙ¹, М.Е. ГРЕБЕННИКОВ²

¹Музей водных моллюсков Сибири, Омский государственный педагогический университет, наб. Тухачевского, 14, г. Омск. 644099, e-mail: radix.vinarski@gmail.com

²Институт экологии растений и животных УрО РАН, ул. 8 Марта, 202, г. Екатеринбург, 644020, e-mail gme@ipae.uran.ru

A review of the species of the genus *Aenigmomphiscola* Kruglov et Starobogatov, 1981 (Gastropoda: Pulmonata: Lymnaeidae)

M. V. VINARSKI¹, M. E. GREBENNIKOV²

¹Museum of Siberian Aquatic Molluscs, Omsk State Pedagogical University, Naberezhnaya Tukhachevskogo 14, 644099 Omsk, RUSSIA, e-mail radix.vinarski@gmail.com;

²Institute of Plant & Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, 8 Marta str., 202, Yekaterinburg, 620144, RUSSIA, e-mail gme@ipae.uran.ru

ABSTRACT. The present-day data on geographical distribution and variability of three recent species of *Aenigmomphiscola* Kruglov et Starobogatov, 1981 (Lymnaeidae) are reviewed. More specific information concerning type series of two *Aenigmomphiscola* species is provided. It is demonstrated that *Ae. uvalievae* and *Ae. kazakhstanica* cannot be distinguished in syntopy by their conchological traits, and, possible, these are conspecific. Judging from reliable records, the range of the genus *Aenigmomphiscola* covers a part of the East-European (Russian) plain, Southern Urals, the southern part of Western Siberia (including Altay), and Central Kazakhstan. Perhaps, representatives of the genus will be found in the future in another parts of Siberia and adjacent territories.

Род *Aenigmomphiscola* Kruglov et Starobogatov, 1981 был установлен Н.Д. Кругловым и Я.И. Старобогатовым [1981] в ходе ревизии видов прудовиков, традиционно включавшихся в состав рода (или подрода) *Omphiscola* Rafinesque, 1819 рода *Lymnaea* Lamarck, 1799 [Germain, 1931; Ehrmann, 1933; Жадин, 1952]. Авторами было показано, что по анатомическим признакам *Omphiscola* s. lato распадается на две обособленные группы: *Omphiscola* s.str., с типичным для представителей семейства Lymnaeidae строением копулятивного аппарата, и неизвестную ранее

группу видов, характеризующуюся наличием в копулятивном аппарате особого образования, названного авторами «препуциальным органом». Учитывая высокую таксономическую значимость признаков строения копулятивного аппарата лимнейд, Н.Д. Круглов и Я.И. Старобогатов [1981] выделили виды, обладающие препуциальным органом, в особый род *Aenigmomphiscola* с типовым видом *Ae. europaea* Kruglov et Starobogatov, 1981. Конхиологический диагноз рода отсутствует [Круглов, 2008]. По данным молекулярной систематики [Vinarski et al., 2011], *Aenigmomphiscola* является сестринской группой по отношению к *Omphiscola*.

В состав подрода *Omphiscola* были включены следующие виды (далее не обсуждаются): *Lymnaea* (*O.*) *glabra* (O.F. Müller, 1774) – типовый вид по обозначению Beck [1837], *L.* (*O.*) *clavata* (Westerlund, 1885) и *L.* (*O.*) *gingivata* Goupil, 1835, распространенные в Западной и Центральной Европе к востоку до водоемов Ленинградской области и Западной Украины [Стадниченко, 2004; Круглов, 2005], а также в Марокко [Hubendick, 1951].

В состав рода *Aenigmomphiscola* входят три вида, обитающие в Европейской России, Западной Сибири и Центральном Казахстане [Круглов, Старобогатов, 1981]. Таким образом, род является эндемичным для территории бывшего СССР.

Начиная с 1981 года, когда были описаны виды рода *Aenigmomphiscola*, и по 2009 год в печати не появилось новых данных об их распространении, экологии и изменчивости. Коллекция Зоологического института РАН (здесь и далее – ЗИН, Санкт-Петербург), с материалами которой работали Н.Д. Круглов и Я.И. Старобогатов, также не пополнилась за это время новыми экземплярами этих видов [П.В. Кияшко, личное сообщение]. В 2009 году новые данные о находках видов *Aenigmomphiscola* были включены в определитель прудовиков Урала [Хохуткин и др., 2009],

где приведены сведения об их распространении в регионе. В 2011 году опубликована информация о находке *Ae. kazakhstanica* в Алтайском крае (временный водоем у пос. Зимари) [Кузменкин и др., 2011].

Обработка коллекций ЗИН РАН и Зоологического музея Института экологии растений и животных УрО РАН (здесь и далее – ЗМ ИЭРиЖ, Екатеринбург) выявила наличие в них ранее неизвестных материалов по роду *Aenigmomphiscola*, представленных пустыми раковинами, а полевые сборы, проведенные в водоемах Горного Алтая, позволили обнаружить и живых представителей этого рода. Вновь полученные в ходе обработки этих материалов сведения позволяют уточнить сложившиеся представления о географическом распространении, изменчивости и, отчасти, экологии видов этого рода.

Материал и методы

Нами были использованы сборы моллюсков всех видов рода *Aenigmomphiscola* (включая типовые серии), хранящиеся в ЗИН, ЗМ ИЭРиЖ, а также в Музее водных моллюсков Сибири при Омском государственном педагогическом университете (здесь и далее – МВМС). Фиксированные моллюски из водоемов Подмосковья, предварительно определенные как *Aenigmomphiscola* sp., были переданы нам для изучения Д.М. Палатовым (Москва). Общий объем использованного материала составил 381 экз. В сравнительных целях были исследованы 8 экз. (один вскрыт) *Lymnaea (Omphiscola) glabra* из Германии, хранящиеся в коллекции МВМС. Определение таксономической принадлежности моллюсков проведено с использованием определительных ключей, опубликованных в оригинальном описании видов рода *Aenigmomphiscola* [Круглов, Старобогатов, 1981] и в более позднем руководстве [Старобогатов и др., 2004].

Необходимо отметить, что по строению раковины виды рода *Aenigmomphiscola* и виды подрода *Lymnaea (Omphiscola)* чрезвычайно сходны, поэтому конхиологические признаки неприменимы для определения родовой принадлежности моллюсков [Круглов, 2005]. Н.Д. Круглов и Я.И. Старобогатов [1981: 976] рекомендуют использовать для этой цели географический критерий: все прудовики с *Omphiscola*-подобной формой раковины, обитающие вне бассейна Балтийского моря и ряда сопредельных регионов, расположенных восточнее (верховья Волги, бассейн Угры), должны быть отнесены к роду *Aenigmomphiscola*. Так, исходя из анализа ареалов, Круглов и Старобогатов [1981] однозначно трактуют более ранние указания вида *Lymnaea glabra* из различных районов Сибири, расположенных на

восток до бассейна Енисея включительно [Mozley, 1936; Иогансен, 1937, Жадин, 1933, 1952], как относящиеся к видам рода *Aenigmomphiscola*. Данный критерий не бесспорен, но, в отсутствие фиксированного материала, остается единственным способом родовой идентификации моллюсков данной группы.

Таксономическая принадлежность моллюсков с *Omphiscola*-подобной формой раковины из водоемов Горного Алтая и Подмосковья определялась с привлечением признаков строения половой системы. Всего вскрыто 13 экземпляров. При этом рассчитывался индекс копулятивного аппарата (ИКА), определяемый как соотношение длин препуциума и мешка пениса [Круглов, 2005].

Для изучения конхиологической изменчивости 118 раковин всех трех видов рода были промерены по стандартной схеме [Круглов, 2005] одним и тем же лицом с помощью окуляр-микрометра микроскопа МБС-10. При статистическом анализе морфометрических данных использован коэффициент корреляции Спирмена (r_s).

Использованы следующие сокращения для обозначения частей раковины: ВР – высота раковины, ШР – ширина раковины; ВЗ – высота завитка; ВПО – высота последнего оборота; ВУ – высота устья; ШУ_{СКО} – ширина устья с колумеллярным оборотом; ШУ_{БКО} – ширина устья с колумеллярным оборотом.

Систематический обзор видов рода *Aenigmomphiscola*

Aenigmomphiscola

Kruglov et Starobogatov, 1981

Типовой вид *Aenigmomphiscola europaea* Kruglov et Starobogatov, 1981 (по первоначальному обозначению).

Aenigmomphiscola europaea

Kruglov et Starobogatov, 1981

Рис. 1, А-С; 2, А, В

Круглов, Старобогатов, 1981: 969, рис. 1, 1, 7, 12; 3а; 4а; Kruglov, Starobogatov, 1993b: 175, fig. 5 D; Круглов, 2005: 398, рис. 285-286; 292, 1; Хохуткин и др., 106, рис. 47.

Типовая серия (голотип и 100 паратипов) хранится в ЗИН (коллекционный номер 1). Размеры голотипа при семи оборотах, в мм [из: Круглов, Старобогатов, 1981]: ВР – 12,7; ШР – 4,7; ВЗ – 8,5; ВПО – 7,2; ВУ – 4,4; ШУ_{СКО} – 3,0; ШУ_{БКО} – 2,2.

Типовое местонахождение. В первоописании вида указано как «окрестности г. Уфа, болото у дер. Ургун, 18.VII.1974». Фамилия коллектора не приведена. Однако, в каталоге ЗИНа при-

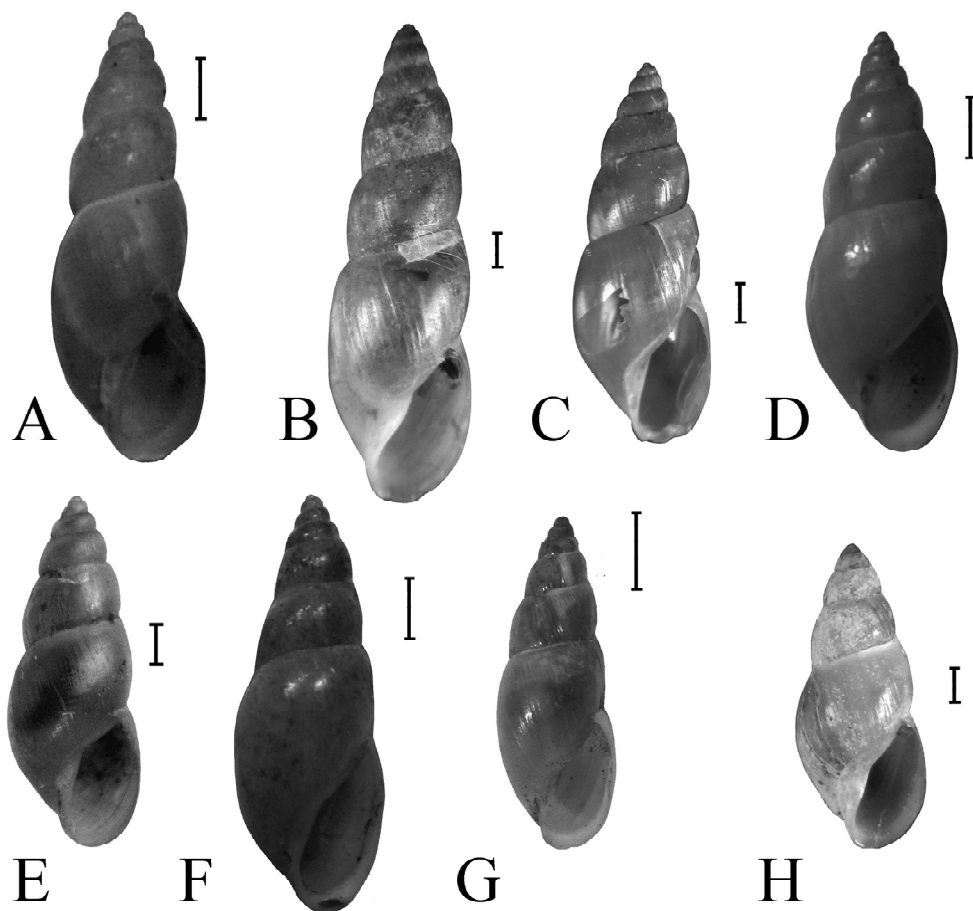


РИС. 1. Раковины видов рода *Aenigmomphiscola*. А. *Ae. europaea*, голотип (ЗИН № 1). В-С. *Ae. europaea* (Московская область, лужи в пойме р. Москвы у станции Конобеево, МВМС). D-E. *Ae. uvalievae*, голотип (D, ЗИН № 1) и топотип (E, ЗМ ИЭРиЖ). F-G. *Ae. kazakhstanica*, голотип (F, ЗИН № 1) и экземпляр из безымянного водоема в Челябинской области (G, ЗМ ИЭРиЖ). H. *Aenigmomphiscola* sp. (Республика Алтай, р. Бия у истока из оз. Телецкое, МВМС). Масштабная линейка 1 мм.

FIG. 1. Shells of *Aenigmomphiscola*. A. *Ae. europaea*, holotype (ZIN № 1). B-C. *Ae. europaea* (Moscow Region, puddles in the floodplain of the Moskva River near Konobeevo station). D-E. *Ae. uvalievae*, holotype (D, ZIN № 1) and topotype (E, ZM IPAE). F-G. *Ae. kazakhstanica*, holotype (F, ZIN № 1), specimen from an unknown waterbody in Chelyabinsk Region (G, ZM IPAE). H. *Aenigmomphiscola* sp. (Altay Republic, upper course of the Biya River near Teletzkoye Lake). Scale bar 1 mm.

ведены несколько иные данные о местонахождении голотипа: «Башкирия, Уфа, окрестности д. Ургун, болото». Этикетка голотипа, вероятно написанная при оформлении голотипа в ЗИНе, полностью повторяет каталог, оригинальная этикетка коллектора отсутствует.

На самом деле, деревня Ургун (= Мулдашево) [Республика Башкортостан..., 1999] расположена на востоке Республики Башкортостан в Учалинском районе (54°24' N; 59°23' E), примерно в 230 км восточнее г. Уфы, на берегу озера Ургун.

Длительное время малакофауну Башкирии изучал гидробиолог В.Г. Боев*; в одной из его работ [Боев, Баянов, 1984: 65] для видов *Ae. europaea* и *Ae. uvalievae* приведена следующая информа-

ция: «Распространение по водоемам республики этих видов требует дальнейшего изучения. Для Башкирии отмечаются впервые... Н.Д. Круглов и Я.И. Старобогатов [1981] среди экземпляров моллюсков, собранных нами на Ургунском болоте в Учалинском районе в 1975 году и определенных как *L. glabra* определили два новых вида нового рода *Aenigmomphiscola*. Наши экземпляры моллюсков служили голотипом для вида *A. europaea*, паратипом – для *A. uvalievae*». Скорее всего, упоминание города Уфы в этикетке возникло в связи с передачей материала от коллектора.

Таким образом, типовое местонахождение *Ae. europaea* должно быть обозначено так: «Башкирия, Учалинский район, болото у д. Ургун (= д. Мулдашево), 18.07.1974. Сбор В.Г. Боева» [см. Хохуткин и др., 2009].

* Виталий Геннадьевич Боев (1939-1998), к.б.н., доцент Башкирского государственного университета.

Табл. 1. Морфологическая характеристика раковин *Aenigmomphiscola europaea*Table 1. Morphometry of the *Aenigmomphiscola europaea* shells

Показатель	Типовая серия (голотип и 11 паратипов)*	Лужи в пойме р. Москвы у Конобеево (n = 22)
Число оборотов	6,00 – 7,00 (6,33 ± 0,28)	5,25 – 7,50 (6,20 ± 0,55)
Высота раковины (ВР), мм	8,0 – 12,7 (9,7 ± 1,1)	7,6 – 16,3 (10,4 ± 2,0)
Ширина раковины (ШР), мм	3,0 – 4,7 (3,5 ± 0,4)	3,3 – 4,9 (4,0 ± 0,5)
Высота завитка (ВЗ), мм	4,6 – 8,5 (6,0 ± 0,9)	4,4 – 11,2 (6,6 ± 1,6)
Высота последнего оборота (ВПО), мм	5,3 – 7,2 (6,1 ± 0,6)	5,0 – 9,2 (6,4 ± 0,9)
Ширина последнего оборота без устья (ШПО _{Бу}), мм	3,2 – 3,8 (3,4 ± 0,2)	3,2 – 4,8 (3,8 ± 0,4)
Высота устья (ВУ), мм	3,7 – 4,4 (3,8 ± 0,3)	3,0 – 5,0 (3,9 ± 0,5)
Ширина устья с колумеллярным отверстием (ШУ _{СКО}), мм	1,7 – 3,0 (2,2 ± 0,4)	1,9 – 3,3 (2,4 ± 0,4)
Основной индекс раковины (ВР/ШР)	2,42 – 3,47 (2,74 ± 0,26)	2,19 – 3,32 (2,56 ± 0,25)
ВЗ/ВР	0,58 – 0,67 (0,62 ± 0,03)	0,58 – 0,70 (0,63 ± 0,03)
ВПО/ВР	0,53 – 0,78 (0,64 ± 0,07)	0,54 – 0,71 (0,62 ± 0,04)
ВУ/ВР	0,28 – 0,50 (0,39 ± 0,06)	0,30 – 0,45 (0,38 ± 0,04)
ШУ _{СКО} / ВУ	0,41 – 0,71 (0,58 ± 0,10)	0,49 – 0,74 (0,62 ± 0,07)

*Рассчитано по данным Н.Д. Круглова и Я.И. Старобогатова [1981]. В скобках приведены среднее значение и среднеквадратичное отклонение (σ).

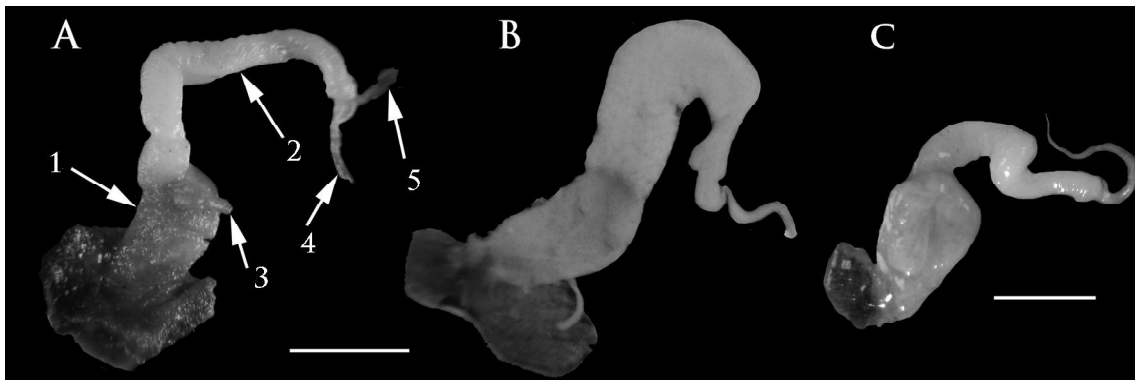


РИС. 2. Копулятивный аппарат видов рода *Aenigmomphiscola*. А-В – *Aenigmomphiscola europaea* (Московская область, лужи в пойме р. Москвы у станции Конобеево); С – *Aenigmomphiscola* sp. (Горный Алтай, р. Бия). Масштабная линейка 1 мм. Обозначения на рис. 2, А: 1. Преупциум. 2. Мешок пениса. 3. Ретрактор преупциума. 4. Дистальный участок семяпровода. 5. Ретрактор мешка пениса.

FIG. 2. Copulatory organs of *Aenigmomphiscola* species. А-В – *Aenigmomphiscola europaea* (Moscow Region, puddles in the floodplain of the Moskva River near Konobeevo station). С – *Aenigmomphiscola* sp. (Mountain Altay, Biya River). Scale bars 1 mm. Indications on 2, А: 1. Praeputium. 2. Penis sheath. 3. Retractor of praeputium. 4. Distal part of the spermoduct. 5. Retractor of penis sheath.

Использованный материал: Типовая серия, а также выборка, включающая 26 особей из лужи в пойме р. Москва у станции Конобеево [09.05.2009. coll. Д.М. Палатов]. Вскрыты 12 экземпляров из последнего местообитания.

Детальное описание конхиологических признаков вида неоднократно приводилось в литературе [Круглов, Старобогатов, 1981; Круглов, 2005]. Размеры и пропорции раковин *Ae. europaea*

из Подмосквья близки к таковым раковин из типовой серии вида (табл. 1). По данным Круглова и Старобогатова [1981], от других видов рода *Ae. europaea* отличается по форме устья (линия проведенная через просвет устья параллельно оси раковины делит его на две слегка неравные части; у других видов рода просвет делится на две резко неравные части), а также по соотношению длин железистой и нежелезистой частей мешка

пениса, которые у *Ae. europaea* примерно равны по длине, а у остальных видов рода железистая часть более чем в 3 раза длиннее нежелезистой. Препуциум цилиндрической формы, несколько расширен у проксимального края, равен по ширине мешку пениса или несколько шире его (см. Рис. 2, А-В). Окраска препуциума светло-серая. Мешок пениса значительно превышает в длину препуциум, светлоокрашенный, заметно сужен к переднему краю. ИКА составляет 0,56–0,57 [Круглов, 2005; по 2 вскрытым особям]; по нашим данным: $0,63 \pm 0,07$ [$n = 12$; лимиты изменчивости ИКА: 0,53 – 0,75].

Помимо указанных выше водоемов, *Ae. europaea* достоверно известен на сегодняшний день из четырех местообитаний, три из которых находятся в бассейне реки Алатырь в пределах Нижегородской области (сборы В.И. Жадина, ЗИН РАН), а четвертое – в черте города Ярославль (сборы Б.Ф. Румянцева, ЗИН). Таким образом, вид распространен в водоемах Волжско-Камского бассейна, и возможно – в бассейне Дона (утраченный в коллекции ЗИНа экземпляр *L. glabra* из окрестностей Мичуринска) [Круглов, 2005].

На большинстве этикеток биотоп *Ae. europaea* указан как «канавы» или «болото». В Подмосковье моллюски были собраны в небольших лужах с илистым дном, возможно, представляющих остатки более крупных пойменных водоемов [Д.М. Палатов, личное сообщение]. Н.Д. Круглов [2005: 400] указывает, что вид обитает в «заболоченных постоянных водоемах».

Aenigmomphiscola uvalievae
Kruglov et Starobogatov, 1981
Рис. 1, D-E

Круглов, Старобогатов, 1981: 971, рис. 1, 2, 8, 13; 3, Б; 4, Б; Kruglov, Starobogatov, 1993b: 175, fig. 5 E; Круглов, 2005: 400, рис. 287-289; 292, 2; Хохуткин *и др.*, 2009: 108, рис. 48, прил. III, И, К.

Типовая серия (голотип и 97 паратипов) хранится в ЗИН (коллекционный номер 1). Размеры голотипа, в мм [из: Круглов, Старобогатов, 1981]: ВР – 12,4; ШР – 4,7; ВЗ – 7,8; ВПО – 7,3; ВУ – 4,7; ШУ_{СКО} – 3,0; ШУ_{БКО} – 2,1.

Типовое местонахождение. Республика Казахстан, Кокчетавская область, Щучинский р-н, колхоз им. Фрунзе, зимовка овец (сбор К.К. Увалиевой, июнь 1973 г.). Паратипы происходят из различных местностей Северного и Центрального Казахстана, четвертичных отложений Горного Алтая, а также из «болота» у дер. Ургун (см. выше). Уточнение последнего местонахождения играет большую роль для зоогеографической характеристики *Ae. uvalievae*, т.к. бессточное озеро Ургун расположено в котловине, меж-

ду хребтами, которые являются водораздельными для бассейнов рек Урал и Уй (Иртышский бассейн). Именно по этому водоразделу на Южном Урале проходит граница Иртышской и Средневожской провинций зоогеографического районирования пресноводной малакофауны [Старобогатов, 1970; Kruglov, Starobogatov, 1993a]. Так как данное «пограничное» местонахождение самое западное из известных, то распространение *Ae. uvalievae* в Средневожской провинции, о котором пишут Н.Д. Круглов и Я.И. Старобогатов [1981], пока не подтверждено достоверными находками моллюсков.

Использованный материал: Типовая серия, а также 5 пустых раковин из типового местонахождения, не вошедших в состав типовой серии.

От *Ae. europaea* вид отличается формой устья и строением мешка пениса [см. выше]. По сравнению с *Ae. kazakhstanica*, вид отличается относительной высотой завитка: индекс ВЗ/ВУ у *Ae. uvalievae* составляет не менее 1,67, а у *Ae. kazakhstanica* – не более 1,65 [Старобогатов *и др.*, 2004]. Индекс копулятивного аппарата (соотношение длин препуциума и мешка пениса) у *Ae. uvalievae* составляет 0,40–0,50, а у *Ae. kazakhstanica* – 0,72 [Круглов, 2005]. Отметим, что, различия между двумя последними видами имеют количественный, а не качественный характер, а их статистическая достоверность никогда не оценивалась, вопреки рекомендациям Я.И. Старобогатова [1968, 1996], обсуждавшего критерии видовой самостоятельности близких видов моллюсков (см. ниже).

Судя по информации, содержащейся на этикетках, *Ae. uvalievae* обитает на мокрых лугах, пастбищах и в других подобных непостоянных местообитаниях. Согласно Г.В. Березкиной и Я.И. Старобогатову [1988], вид является типичным обитателем степных пересыхающих водоемов, остающихся без воды на длительную (1-3 месяца) часть года.

Aenigmomphiscola kazakhstanica
Kruglov et Starobogatov, 1981
Рис. 1, F-G.

Круглов, Старобогатов, 1981: 973, рис. 1, 3, 9, 14; 3, В; 4, В; Kruglov, Starobogatov, 1993b: 175, fig. 5 F; Круглов, 2005: 403, рис. 290-291, 292, В; Хохуткин *и др.*, 2009: 109, рис. 49, прил. III, Л-О.

Типовая серия (голотип и 36 паратипов) хранится в ЗИН (коллекционный номер 1). Размеры голотипа, в мм [из: Круглов, Старобогатов, 1981]: ВР – 11,1; ШР – 4,2; ВЗ – 6,9; ВПО – 6,7; ВУ – 4,5; ШУ_{СКО} – 2,7; ШУ_{БКО} – 1,9.

Типовое местонахождение. Казахстан, Кокчетавская область, Щучинский р-н, колхоз им. Фрунзе, пастбище Кызыл-Агач (сбор К.К. Ува-

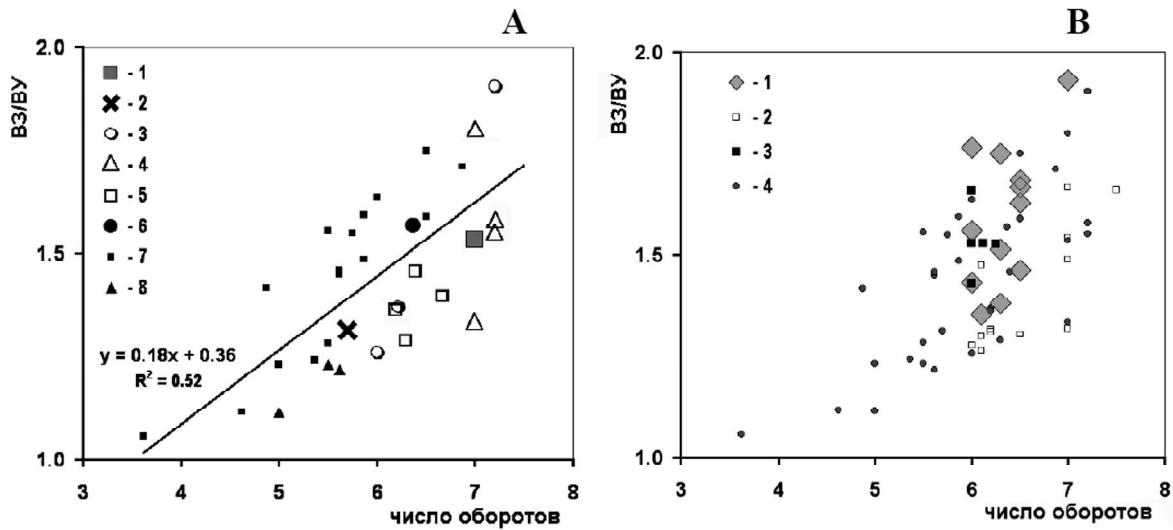


РИС. 3. Зависимость значений индекса «отношение высоты завитка к высоте устья» (ВЗ/ВУ) от числа оборотов раковины. А. Для *Ae. kazakhstanica*. Данные по 12 экз. из работы Круглова и Старобогатова [1981]: 1 – ЗИН № 1 (голотип); 2 – ЗИН № 2 (паратипы); 3 – ЗИН № 3; 4 – ЗИН № 4 (паратипы); 5 – ЗИН № 8 (паратипы). Данные таблицы 2 (20 экз.): 6 – ЗМ ИЭРиЖ № М11171; 7 – ЗМ ИЭРиЖ № М11173; 8 – ЗМ ИЭРиЖ № М11364. Приведено уравнение линейной регрессии для объединенных данных (32 экз.). В. Для всех видов рода *Aenigmomphiscola* (61 экз.). 1 – *Ae. europaea* (12 экз.): ЗИН № 1 (голотип) и ЗИН №№ 1-5 (паратипы) [Круглов, Старобогатов, 1981]; 2 – *Ae. uvalievae* (12 экз.): ЗИН № 1 (голотип) и ЗИН №№ 2, 5, 9 (паратипы) [Круглов, Старобогатов, 1981]; 3 – *Ae. uvalievae* данные таблицы 3 (5 экз.): ЗМ ИЭРиЖ № М8325 и МВМС № 15-173); 4 – *Ae. kazakhstanica* (32 экз.).

FIG. 3. The relationships between number of shell whorls and ratio of spire height to aperture height in *Aenigmomphiscola*. А. *Ae. kazakhstanica*. Data by 12 specimens from Kruglov & Starobogatov [1981]: 1 – ZIN № 1 (holotype); 2 – ZIN № 2 (paratypes); 3 – ZIN № 3 (paratypes); 4 – ZIN № 4 (paratypes); 5 – ZIN № 8 (paratypes). Data from table 2 [20 ex.]. 6 – ZM IPAE № M11171; 7 – ZM IPAE № M11173; 8 – ZM IPAE № M11364. The linear regression equation for united data (32 ex.) is given. В. All species of *Aenigmomphiscola* (61 ex.). 1 – *Ae. europaea* (12 ex.): ZIN № 1 (holotype) and ZIN №№ 1-5 (paratypes) [Kruglov & Starobogatov, 1981]; 2 – *Ae. uvalievae* (12 ex.): ZIM № 1 (holotype) and ZIN №№ 2, 5, 9 (paratypes) [Kruglov & Starobogatov, 1981]; 3 – *Ae. uvalievae*, data from the Table 3 (5 ex.): ZM IPAE № M8325 and MSWM № 15-173); 4 – *Ae. kazakhstanica* (32 ex.).

ливой, 22.06.1973). Паратипы происходят из тех же водоемов, что и паратипы *Ae. uvalievae*. Паратипы *Ae. kazakhstanica* и *Ae. uvalievae* из Горного Алтая имеют раннеголоценовый возраст (13890 ± 200 лет, А.М. Малолетко, личное сообщение).

Использованный материал: Типовая серия.

В экологическом отношении не отличается от *Ae. uvalievae*; большинство местообитаний вида в коллекции ЗИН совпадают с местообитаниями *Ae. uvalievae*.

Отличия *Ae. kazakhstanica* от других видов рода указаны выше.

Результаты и обсуждение

О диагностике двух азиатских видов рода *Aenigmomphiscola*.

Видовая самостоятельность *Ae. europaea* и *Ae. kazakhstanica* была недавно исследована методами молекулярной систематики. Показано, что генетическая дистанция между этими видами по гену цитохром б (сyt-b) составляет 0.09 [Vinarski et al., 2011]. Для сравнения можно привести аналогичные данные для видов подрода *Peregriana*

Servain, 1881, генетическая дистанция между которыми по тому же гену находится в пределах 0.09–0.135 [Schniebs et al., 2011]. Таким образом, уровень генетических различий между видами *Aenigmomphiscola* вполне сопоставим с уровнем различий между «хорошими» видами прудовиков, самостоятельность которых подтверждается по целому ряду критериев [Schniebs et al., 2011].

Больше вопросов вызывает видовая самостоятельность двух азиатских видов рода – *Ae. uvalievae* и *Ae. kazakhstanica*.

Используя приводимые в литературе диагностические признаки, мы столкнулись с невозможностью точного видового определения вновь полученных нами материалов по роду *Aenigmomphiscola* из водоемов Урала, Северного Казахстана и Горного Алтая. По признаку формы устья всех исследованных моллюсков можно с уверенностью определить как не относящихся к виду *Ae. europaea*. Способ идентификации азиатских видов *Ae. uvalievae* и *Ae. kazakhstanica* по признакам раковины, предложенный в работах [Старобогатов и др., 2004; Круглов, 2005], основан на использовании единственного признака – величины индекса ВЗ/ВУ (не более 1,65 – *Ae.*

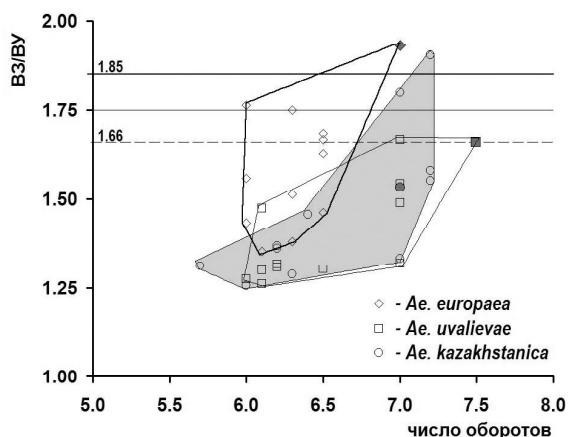


РИС. 4. Зависимость значений индекса «отношение высоты завитка к высоте устья» (ВЗ/ВУ) от числа оборотов раковины в типовых сериях видов *Aenigmomphiscola*. Рассчитано по данным из работы Н.Д. Круглова и Я.И. Старобогатова [1981]. Значки с заливкой соответствуют раковинам голотипов.

FIG. 4. The relationships between number of shell whorls and ratio of spire height to aperture height in shells from the type series of all species of *Aenigmomphiscola*. Calculated after data from Kruglov & Starobogatov [1981]. Closed marks refer to the holotypes' shells.

kazakhstanica, не менее 1,67 – *Ae. uvalievae*). Отметим, что заявленный морфологический хиатус настолько мал, что не превышает возможную погрешность измерения, особенно если сравнивать промеры раковин, выполненные разными лицами. Полученное нами распределение значений индекса ВЗ/ВУ на большой выборке с разным числом оборотов свидетельствует об отсутствии хиатуса по этому признаку и больше напоминает непрерывную изменчивость (Рис. 3, 4). На примере выборки из 60 экземпляров (Челябинская область, сбор Ю.С. Крестьянинова): значения индекса ВЗ/ВУ достоверно коррелируют с числом оборотов раковины, т.е. косвенным показателем возраста ($r_s = 0,89$; $p = 0,00$). Разделив выборку на группы с одинаковым числом оборотов (измеренным с точностью до $1/8$ оборота), мы установили, что в группе раковин с числом оборотов от 5,87 до 6,75 можно идентифицировать оба вида, причем с увеличением числа оборотов будут преобладать «*Ae. uvalievae*», а среди молодых – «*Ae. kazakhstanica*» (Табл. 2). Кроме того, приведенные в первоописании видов [Круглов, Старобогатов, 1981] значения индекса ВЗ/ВУ у некоторых паратипов не соответствуют заявленным значениям этого индекса ВЗ/ВУ [Старобогатов и др., 2004; Круглов, 2005] для данных видов. Учитывая вышеприведенное, считаем, что данный конхиологический признак не пригоден для видовой диагностики видов *Ae. uvalievae* и *Ae. kazakhstanica*. Кроме того, ис-

Таблица 2. Соотношение особей, определенных по признакам раковины как *Ae. kazakhstanica* и *Ae. uvalievae* в отдельных возрастных группах (Челябинская обл., коллекция Ю.С. Крестьянинова, $n = 60$).

Table 2. Amounts of specimens formally determined by their conchological traits as *Ae. kazakhstanica* and *Ae. uvalievae* in different age groups (Chelyabinsk Region, Yu.S. Kreстьяninov coll., $n = 60$).

Число оборотов раковины	Число особей <i>Ae. kazakhstanica</i>	Число особей <i>Ae. uvalievae</i>
3,75+	1	0
4,00+	1	0
4,62+	2	0
4,75+	2	0
4,87+	2	0
5,00+	3	0
5,12+	3	0
5,37+	4	0
5,5+	5	0
5,62+	3	0
5,75+	3	0
5,87+	1	2
6,0+	8	1
6,12+	4	2
6,25+	1	0
6,37+	1	1
6,50+	0	2
6,62+	1	2
6,75+	0	2
7,00+	0	3
7,12+	0	1

следованные выборки рода *Aenigmomphiscola* нам не удалось разделить на дискретные группы и при помощи компараторного метода [описание метода см. Иззатулаев, Старобогатов, 1984].

Как известно [Старобогатов, 1968, 1996; Mallet, 1995], одним из критериев видовой самостоятельности двух сравниваемых форм является обнаружение статистически достоверных различий между ними в условиях совместного обитания, когда внешние преграды для скрещивания отсутствуют. Этот критерий был выдвинут ещё Ч. Дарвином и используется «по умолчанию» многими практикующими таксономистами [Mallet, 1995], включая таксономистов-малакологов. Отсутствие достоверных различий между видами при совместном обитании говорит об их недиаг-

Таблица 3. Морфометрическая характеристика раковин *Ae. uvalievae* из типового местообитания (Республика Башкортостан, окрестности деревни Ургун).

Table 3. Morphometric characteristics of *Ae. uvalievae* shells from the type locality (Bashkortostan Republic, vicinity of Urgan village).

Число оборотов	Линейные размеры, мм						ВЗ/ВУ
	ВР	ШР	ВЗ	ВПО	ВУ	ШУ _{СКО}	
6	9	3,7	5,5	5,9	3,6	2,2	1,53
6	8,8	3,4	5,8	5,5	3,5	2,1	1,66
6	8,4	3,6	5	5,6	3,5	2,2	1,43
6,12	9	3,6	5,5	5,8	3,6	2,4	1,53
6,25	9,5	3,7	5,8	6,1	3,8	4,4	1,53

ностируемости и, как следствие, служит весомым аргументом в пользу гипотезы конспецифичности.

Промеры пяти экземпляров *Ae. uvalievae* из типового местонахождения (табл. 3) позволяют отнести их по формальным признакам к *Ae. kazakhstanica*, так как значения ВЗ/ВУ у всех раковин не превышают 1,67. Таким образом, нельзя исключить возможности того, что вид *Ae. kazakhstanica* конспецифичен с *Ae. uvalievae* и для проверки этой гипотезы нужны репрезентативные выборки фиксированного материала для вскрытия и сиквенирования ДНК. Пока в распоряжении авторов таких выборок нет. Единственный вскрытый нами экземпляр *Aenigmomphiscola* sp. (Рис. 1, Н; 2, С) из водоемов Азиатской России (р. Бия в Горном Алтае) по строению копулятивного органа несомненно относится к данному роду (а не к подроду *Omphiscola*), однако значение индекса копулятивного аппарата (ИКА = 0,59) этой особи является «промежуточным», так как, по данным Н.Д. Круглова [2005], значения ИКА *Ae. uvalievae* не превышают 0,50, а ИКА *Ae. kazakhstanica* равен 0,72. Более того, по своей форме препуциум данного экземпляра близок к изображению препуциума голотипа *Ae. europaea* (!), приведенному в монографии Н.Д. Круглова [2005: 400, рис. 286], хотя по признакам раковины эта особь не может быть отнесена к данному виду. В этом случае даже использование анатомических признаков не позволяет надежно идентифицировать вскрытый экземпляр.

На основании вышеизложенного мы обозначаем здесь всех вновь обнаруженных в водоемах Урала и Сибири представителей рода как *Aenigmomphiscola* sp., соответствующих по мор-

фологии описанию видов *Ae. uvalievae* и *Ae. kazakhstanica*. Новая информация о распространении моллюсков *Aenigmomphiscola* sp. позволяет уточнить ареал рода, но не дает оснований для уточнения ареала отдельных видов.

Новые находки видов рода *Aenigmomphiscola*

Род *Aenigmomphiscola*, безусловно, можно считать одним из наименее исследованных таксонов семейства Lymnaeidae. На сегодняшний день известно не более двух десятков местонахождений видов этого рода, причем большая часть музейного материала представлена сухими раковинами, нередко – из обезличенных проб. Работа с малакологическими коллекциями ЗИН, ЗМ ИЭРиЖ, МВМС выявила несколько новых мест обитания представителей этого рода (табл. 4, Рис. 5). Некоторые из новых находок нуждаются в комментарии.

1. Раковины из сборов В.Г. Боева, отправленные им в конце 1980-х гг. для проверки правильности определения Ю.В. Лешко (Институт биологии Коми НЦ, Сыктывкар). В 2003 г. Ю.В. Лешко передала эти сборы в Зоомузей ИЭРиЖ УрО РАН. У более чем половины номеров этой коллекции отсутствовали этикетки и раковины *Aenigmomphiscola* находились среди этого обезличенного материала. С большой вероятностью можно предположить, что эти раковины собраны в том же местонахождении и в то же время, что и типовая серия. В.Г. Боев не приводит в своих работах другие местонахождения видов рода *Aenigmomphiscola* и для вида *L. glabra*. Скорее всего, часть собранных в водоеме у деревни Ургун экземпляров была передана В.Г. Боевым в Зоологический институт РАН и послужила для описания новых видов (см. выше информацию о типовой серии *Ae. europaea*), а несколько экземпляров сохранились у Ю.В. Лешко. В настоящее время эти экземпляры хранятся в ЗМ ИЭРиЖ и в МВМС и их можно рассматривать как топотипы *Ae. uvalievae* (см. Рис. 1, Е).

2. Пустые раковины *Aenigmomphiscola* sp. из коллекции Ю.С. Крестьянинова¹ собраны в Челябинской области в 1971-1972 гг. Значительная часть коллекционного материала обезличена. Ранее на Южном Урале представители этого рода отмечены не были.

3. Четыре живые особи *Aenigmomphiscola* sp. были обнаружены в августе 2008 года на берегу р. Бия неподалеку от её истока из оз. Телецкое на территории Республики Алтай. Моллюски были

¹ Юрий Степанович Крестьянинов (Челябинск) активно изучал малакофауну Южного Урала в 1970-1974 гг., собрал богатейшую коллекцию моллюсков, которую передал на хранение в ЗМ ИЭРиЖ.

Таблица 4. Новые местонахождения видов рода *Aenigmomphiscola* (в дополнение к местонахождениям, указанным Н.Д. Кругловым и Я.И. Старобогатовым [1981]).Table 4. Newly discovered localities of *Aenigmomphiscola* (in addition to those listed by Kruglov & Starobogatov [1981]).

№*	Место сбора	Место хранения, музейный номер, число экземпляров
1	Башкирия, Учалинский район, болото у д. Ургун (= Мулдашево), coll.: Боев В.Г. 18.07.1974. (54°24' N; 59°23' E).	ЗМ ИЭРиЖ № М8325 – 2 экз. (сух.); МВМС № 15-174 – 3 экз. (сух.). <i>Aenigmomphiscola uvalievae</i> (топотипы).
2	Челябинская обл., территория подчиненная г. Челябинску, окрестности п. Каменный Карьер, правый берег р. Миасс, влажный луг, coll.: Крестьянинов Ю.С. (полевой № 274) 14.05.1972. (55°09' N; 61°21' E)	ЗМ ИЭРиЖ № М11173 – 17 экз. (сух.); МВМС № 15-173 – 5 экз. (сух.). <i>Aenigmomphiscola</i> sp.
В районе точки 2	Челябинская обл., г. Челябинск, правый берег р. Миасс, ниже плотины Шершневого водохранилища, coll.: Крестьянинов Ю.С. (полевой № 122) 19.08.1971. (55°09' N; 61°21' E)	ЗМ ИЭРиЖ № М10048 – 14 экз. (сух.). <i>Aenigmomphiscola</i> sp.
3	Челябинская обл., Ильменский заповедник, около центральной усадьбы, заболоченная низина у подошвы горы [без указания водоема], coll.: Крестьянинов Ю.С. 26.09.1972. (55°01' N; 60°10' E)	ЗМ ИЭРиЖ № М11171 – 1 экз. (сух.). <i>Aenigmomphiscola</i> sp.
4	Курганская обл., Далматовский район, 1,5 км ЗСЗ п. Ошурково, плакорный березняк, влажный опад в углублении, coll.: Ерохин Н.Г. 8.08.2003 (56°28' N; 63°08' E)	ЗМ ИЭРиЖ № М11364 – 4 экз. (сух.). <i>Aenigmomphiscola</i> sp.
5	Челябинская обл., Карталинский р-н, ст. Джабык, бор, coll.: Крестьянинов Ю.С. 01.01.84. (53°10' N; 59°58' E)	ЗМ ИЭРиЖ № М10101 – 1 экз. (сух.). <i>Aenigmomphiscola</i> sp.
б/н	Обезличенный материал из коллекции Ю.С. Крестьянинова. [Челябинская обл.]	ЗМ ИЭРиЖ № М12131 – 64 экз. (сух.). <i>Aenigmomphiscola</i> sp.
б/н	Луки в пойме р. Москва у станции Конобеево. coll.: Д.М. Палатов. 09.05.2009. (55°24' N; 38°38' E)	МВМС № 15-1890 – 26 экз. (сух.) - <i>Aenigmomphiscola europaea</i> .
б/н	Республика Алтай, р. Бия у пос. Артыбаш, coll.: М.В. Винарский, Н.П. Винарская, А.В. Каримов. 05.08.2008. (51°48' N; 87°15' E)	МВМС № 15-1707 – 4 экз. (влаж.). <i>Aenigmomphiscola</i> sp.
б/н	Омская обл., береговые выбросы р. Оша (низовья). coll.: Н.И. Андреев, А.В. Каримов. 08.10.2011	МВМС № 15-2374 – 1 экз. (сух.). <i>Aenigmomphiscola</i> sp.
б/н	Алтайский край, временный водоем у пос. Зимари, coll.: Д.В. Кузменкин. 21.06.2008 (53°11' N; 83°29' E)	См. Кузменкин и др., 2011

собраны с поверхности погруженных в воду камней, где они находились совместно с другими гастроподами: *Lymnaea (Stagnicola) terebra* (Westerlund, 1885), *L. (Peregriana) zazurnensis* Mozley, 1934 и *Anisus (Gyraulus) acronicus* (Férussac, 1807). В природных условиях *Aenigmomphiscola* sp. практически неотличимы по внешнему облику от молодых *L. terebra*, с которыми, как это отмечалось ранее [Круглов, 2005], они схожи цилиндрической формой раковины. Принадлежность собранных моллюсков к роду *Aenigmomphiscola* была определена позднее в лабораторных условиях. До сих пор из алтайского региона представители рода были известны только в ископаемом состоянии (голоцен), однако из водоемов Алтая неоднократно указывался вид *L. glabra* [Mozley, 1936; Иогансен, 1937; Федоров, 1994], что рассматривается Н.Д. Круг-

ловым и Я.И. Старобогатовым [1981] как косвенное свидетельство обитания там рода *Aenigmomphiscola*. По строению раковины моллюски из р. Бия ближе к виду *Ae. kazakhstanica* (и под этим названием упомянуты в книге [Андреева и др., 2010]), но, учитывая сказанное в предыдущем разделе, видовая принадлежность этого материала не может быть определена с полной достоверностью.

Помимо этого, среди неопределенного материала коллекции ЗИНа нами обнаружены экземпляры *Aenigmomphiscola* (см. Рис. 1, E) из двух местонахождений, совпадающих по названию с типовыми местонахождениями *Ae. uvalievae* и *Ae. kazakhstanica*. Вероятно, сборщиком материала является К.К. Увалиева, сборы которой в свое время послужили для описания указанных видов рода.

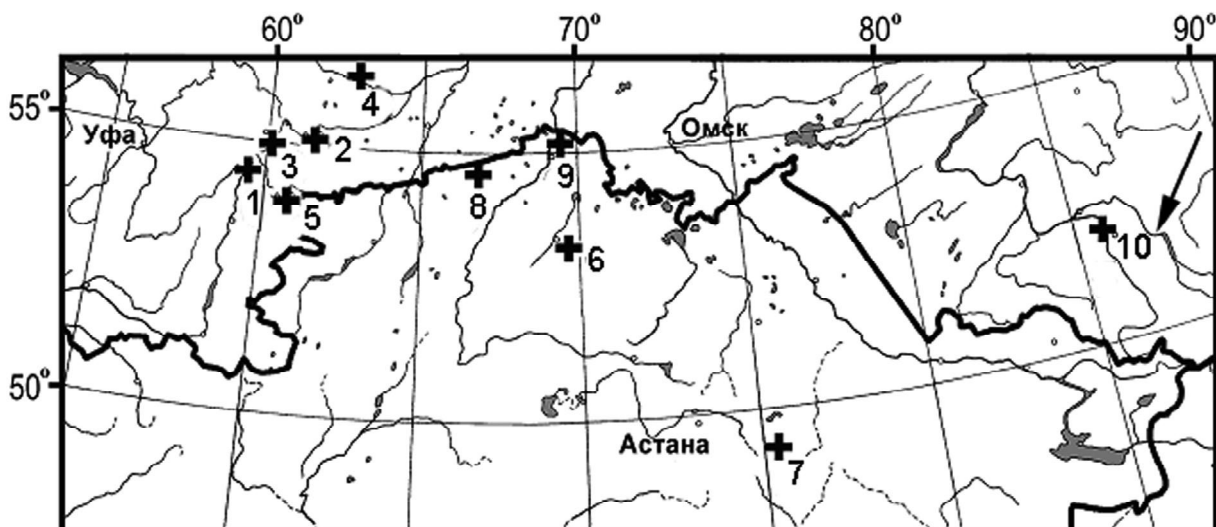


РИС. 5. Известные на сегодняшний день местонахождения видов *Ae. kazakhstanica* и *Ae. uvalievae*. Точки 1-5 соответствуют номерам местообитаний в табл. 2. 6 – типовое местонахождение видов *Ae. kazakhstanica* и *Ae. uvalievae*. 7-10. Местонахождения паратипов *Ae. kazakhstanica* и *Ae. uvalievae* (перечень см. Круглов, Старобогатов [1981]). Стрелкой показано местообитание рецентных *Aenigmomphiscola* sp. в Горном Алтае.

FIG. 5. Geographical distribution of species *Ae. uvalievae* and *Ae. kazakhstanica* known to the date. 1-5. New records of the species (numbers correspond to number in Table 3). 6. The type localities of *Ae. uvalievae* and *Ae. kazakhstanica*. 7-10. Localities of paratypes of *Ae. uvalievae* and *Ae. kazakhstanica* (list of localities see in Kruglov, Starobogatov [1981]). The arrow indicates the habitat of recent *Aenigmomphiscola* in the Mountain Altay (Biya River near Artybassh village).

Следовательно, если учитывать только достоверные находки рецентных моллюсков, то ареал рода охватывает часть Русской равнины, Южный Урал, южную часть Западной Сибири, включая равнинный и горный Алтай, и Центральный Казахстан. Возможно обитание *Aenigmomphiscola* в других районах Урала и Сибири. В частности, А.Л. Дулькин [1959] отмечает *L. glabra* из водоемов Свердловской области, Е.С. Фролова [1969] из бассейна Ишима, а Б.Г. Иоганзен и А.Д. Черемнов [1969] – из верховий Енисея. Л.А. Крылова [1983] обнаружила раковины этого вида в антропогенных отложениях Южного Зауралья. В литературе XIX века имеются упоминания видов *Limnaeus leucostomus* (Poiret, 1801) из окрестностей Иркутска [Middendorff, 1851, по материалам Ю. Симашко] и *Limnaeus elongatus* (Draparnaud, 1805) из Алтая [Gebler, 1829]. В сводках позднейших авторов [Kennard, Woodward, 1926; Hubendick, 1951], эти видовые названия считаются синонимами *Limnaea glabra*. Возможно, указание *L. glabra* из водоемов бассейна Печоры (Республика Коми) [Лешко, 1998] также основано на нахождении представителей рода *Aenigmomphiscola*.

Таким образом, можно предполагать, что истинный ареал рода *Aenigmomphiscola* шире, чем принимается до сих пор, однако в отсутствие коллекционных материалов Геблера и Симашко невозможно проверить правильность определе-

ний. Нельзя исключить, что под названиями “*L. elongatus*” и “*L. leucostomus*” в работах XIX века [Gebler, 1829; Middendorff, 1851] фигурировали особи вида *L. terebra*, весьма широко распространенного в Сибири. Нахождение видов *Aenigmomphiscola* в верховьях Енисея [Иоганзен, Черемнов, 1969] более вероятно, ввиду близости Алтайской и Саянской горных стран, но нынешнее место хранения коллекции А.Д. Черемнова также неизвестно.

Нуждается в уточнении и экологическая характеристика видов рода *Aenigmomphiscola*, утвердившаяся в отечественной литературе. Считается [Березкина, Старобогатов, 1988], что виды *Ae. kazakhstanica* и *Ae. uvalievae* приурочены к периодическим водоемам, питающимся в основном талыми водами и осадками и пересыхающим в летний период на 1-3 месяца. Большинство вновь выявленных местонахождений (см. табл. 3) относятся к таким же или даже более эфемерным водоемам. Однако нахождение живых особей *Aenigmomphiscola* sp. в р. Бия свидетельствует о способности этих моллюсков обитать в постоянных проточных водоемах с достаточно быстрым течением.

Благодарности

Авторы благодарят Ю.С. Крестьянинова (г. Челябинск), передавшего свою коллекцию наземных и пресно-

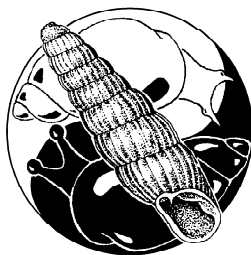
водных моллюсков в Зоологический музей Института экологии растений и животных УрО РАН; к.б.н. Ю.В. Лешко (Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар), передавшую в тот же музей сборы В.Г. Боева; Н.Г. Ерохина (ИЭРиЖ) за ценные сборы моллюсков в Курганской области и Д.М. Палатова (Москва, МГУ) за передачу в фонды МВМС сборов *Aenigmatomphiscola* из Подмосквья. Мы признательны к.б.н. П.В. Кияшко (ЗИН РАН, г. Санкт-Петербург), к.б.н. В.Г. Яковлеву и к.г.-м.н. Г.А. Данукаловой (Институт геологии УНЦ, г. Уфа), д.г.-м.н., проф. А.М. Малолетку (Институт госуниверситет), Д.В. Кузменкиной (Барнаул, Алтайский гос. университет) любезно предоставивших информацию о сборах моллюсков рода *Aenigmatomphiscola*, необходимую для написания данной статьи. Помощь при полевых работах в Горном Алтае оказывали к.б.н. Н.П. Винарская и к.б.н. А.В. Каримов. Работа выполнена при финансовой поддержке грантов РФФИ Урал № 04-04-96009, РФФИ № 12-04-98056_р_Сибирь-а и гранта Президента РФ НШ-5286.2006.4. Фондовая коллекция Зоологического института РАН имеет финансовую поддержку Миннауки и технологий РФ (2002–03–16).

Литература

- Андреева С.И., Андреев Н.И., Винарский М.В., 2010. *Определитель пресноводных брюхоногих моллюсков (Mollusca: Gastropoda) Западной Сибири. Ч. 1. Gastropoda: Pulmonata. Вып. 1. Семейства Acroloxidae и Lymnaeidae*. Омск, 200 с.
- Березкина Г.В., Старобогатов Я.И., 1988. Экология размножения и кладки яиц пресноводных легочных моллюсков. *Труды Зоологического института АН СССР*, 174: 1-306.
- Боев В.Г., Баянов М.Г., 1984. К познанию пресноводной малакофауны Башкирии. *Вопросы экологии животных Южного Урала*. Уфа: Башкирский университет, 2: 58-70. [Депонировано в ВИНТИ № 3842-84].
- Дулькин А.Л., 1959. К вопросу о распространении, биологии и экологии *Galba truncatula* Müll. в Свердловской области. *Ученые записки Уральского государственного университета*, 31: 46-56.
- Жадин В.И., 1933. *Пресноводные моллюски СССР*. Л.: Ленснбтехиздат, 323 с.
- Жадин В.И., 1952. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР. *Определители по фауне СССР*. М.-Л.: Советская наука, 46: 1-376.
- Иззатуллаев З.И., Старобогатов Я.И., 1984. Род *Melanopsis* (Gastropoda Pulmonata) и его представители, обитающие в водоемах СССР. *Зоологический журнал*, 63(10): 1471-1483.
- Иоганзен Б.Г., 1937. Два новых вида пресноводных моллюсков из Центрального Алтая. *Труды биологического научно-исследовательского института при ТГУ*. Томск, 4: 191-200.
- Иоганзен Б.Г., Черемнов А.Д., 1969. К изучению пресноводных моллюсков бассейна Верхнего Енисея. *Вопросы малакологии Сибири*. Томск: Изд-во ТГУ, 60-63.
- Круглов Н.Д. 2005. *Моллюски семейства прудовиков (Lymnaeidae Gastropoda Pulmonata) Европы и Северной Азии (Особенности экологии и паразитологическое значение)*. Смоленск: Изд-во СГПУ. 508 с.
- Круглов Н.Д. 2008. Две системы моллюсков семейства прудовиков (Gastropoda, Pulmonata, Lymnaeidae): европейская и российская. Где истина? Часть 1. Анализ системы на родовом и подродовом уровнях. *Известия Смоленского государственного университета*, 2: 33-51.
- Круглов Н.Д., Старобогатов Я.И., 1981. Новый род лимнеид и система подрода *Omphiscola* рода *Lymnaea* (Gastropoda, Pulmonata). *Зоологический журнал*, 60(7): 965-976.
- Крылова Л.И., 1983. Малакофауна антропогена южного Зауралья. *Моллюски: систематика, экология и закономерности распространения. Всесоюзное совещание по изучению моллюсков. Авторефераты докладов*. Л.: Наука, 7: 143-145.
- Кузменкин Д.В., Винарский М.В., Каримов А.В., 2011. Материалы к фауне пресноводных легочных моллюсков Алтайского края. *Естественные науки и экология: Ежегодник ОмГПУ*. Омск: Изд-во ОмГПУ, 15: 113-122.
- Лешко Ю.В., 1998. Моллюски. *Фауна европейского Северо-Востока России*. СПб.: Наука, 5(1): 1-168.
- Республика Башкортостан. *Общегеографический региональный атлас*, 1999. М., 128 с.
- Стадниченко А.П., 2004. *Прудовиковые и чашечковые (Lymnaeidae, Acroloxidae) Украины*. Киев: Центр учебной литературы, 327 с.
- Старобогатов Я.И., 1968. Практические вопросы систематики и вопрос о критерии вида. *Зоологический журнал*, 47(6): 875-886.
- Старобогатов Я.И., 1970. *Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов земного шара*. Л.: Наука, 372 с.
- Старобогатов Я.И., 1996. Вид в теории и в природе. *Современная систематика: методологические аспекты*. М.: Изд-во МГУ, 165-181.
- Старобогатов Я.И., Прозорова Л.А., Богатов В.В., Саенко Е.М., 2004. Моллюски. *Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий*. СПб.: Наука, 6: 9-492.
- Федоров В.Г., 1994. *Изменчивость морфометрических признаков раковин брюхоногих моллюсков*. Омск, 188 с.
- Фролова Е.С., 1969. Исследование пресноводных моллюсков бассейна реки Ишим. *Вопросы малакологии Сибири*. Томск: Изд-во ТГУ, 51-52.
- Хохуткин И.М., Винарский М.В., Гребенников М.Е., 2009. *Моллюски Урала и прилегающих территорий. Семейство прудовиковые Lymnaeidae (Gastropoda, Pulmonata, Lymnaeiformes)*. Екатеринбург: Гошицкий, 156 с.
- Beck H., 1837. *Index molluscorum praesentis aevi musei principis augustissimi Christiani Frederici*. Hafniae, 100 p.
- Ehrmann P., 1933. Mollusca. (in) Brohmer, Ehrmann & Ulmer, eds. *Die Tierwelt Mitteleuropas*. Leipzig: Quelle & Meyer. 2(1): 264 S.
- Gebler F., 1829. Lettre de Mr. de Cons. de Collège, Dr. de Gebler. *Bulletin de la Société Imperiale des naturalistes de Moscou*, 1(5): 184-186.
- Germain L., 1931. Mollusques terrestres et fluviatiles (deuxieme partie). *Faune de France*. Paris: Librairie de la Faculte des Sciences. 22: 479-897.
- Hubendick B., 1951. Recent Lymnaeidae. Their varia-

- tion, morphology, taxonomy, nomenclature and distribution. *Kunglike Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar*, series 4. 3(1): 1-223.
- Kennard A.S., Woodward B.B., 1926. *Synonymy of the British Non-marine Mollusca (recent and post-tertiary)*. London: British Museum. 447 p.
- Kruglov N.D., Starobogatov Ya.I., 1993a. Guide to molluscs of northern Eurasia. 3. Annotated and illustrated catalog of species of the family Lymnaeidae (Gastropoda Pulmonata Lymnaeidae) of Palaearctic and adjacent river drainage areas. Part 1. *Ruthenica*, 3(1): 65-92.
- Kruglov N.D. Starobogatov Ya.I., 1993b. Annotated and illustrated catalogue of species of the family Lymnaeidae (Gastropoda Pulmonata Lymnaeiformes) of Palaearctic and adjacent river drainage areas. Part 2. *Ruthenica*. 3(2): 161-180.
- Mallet J., 1995. A species definition for the modern synthesis. *Trends in Ecology and Evolution*, 10: 294-299.
- Middendorff A.Th., 1851. Mollusken. (in) Middendorff A. *Reise in der ausserten Norden und Osten Sibiriens*. SPb., 2(1): 163-465.
- Mozley A., 1936. The freshwater and terrestrial Mollusca of Northern Asia. *Transactions of the Royal Society, Edinburgh*, 58: 605-695.
- Schniebs K., Glöer P., Vinarski M., Hundsdoerfer A., 2011. Intraspecific morphological and genetic variability in *Radix balthica* (Linnaeus 1758) (Gastropoda: Basommatophora: Lymnaeidae) with morphological comparison to other European *Radix* species. *Journal of Conchology*, 40(6): 657-678.
- Vinarski M., Schniebs K., Glöer P., Hundsdoerfer A., 2011. The taxonomic status and phylogenetic relationships of the genus *Aenigmomphiscola* Kruglov et Starobogatov, 1981 (Gastropoda: Pulmonata: Lymnaeidae). *Journal of Natural History*, 45(33-34): 2049-2068.

РЕЗЮМЕ. В статье обобщены имеющиеся на сегодняшний день сведения о географическом распространении и изменчивости трех рецентных видов рода *Aenigmomphiscola* Kruglov et Starobogatov, 1981 (Lymnaeidae), а также уточняются сведения о типовых сериях двух видов рода. Показано, что виды *Ae. uvalievae* и *Ae. kazakhstanica* не могут быть достоверно различены при совместном обитании по признакам раковины, что, возможно, указывает на их конспецифичность. Судя по достоверным находениям, общий ареал рода охватывает часть Русской равнины, Южный Урал, южную часть Западной Сибири, включая Алтай, и Центральный Казахстан. Возможно обитание видов рода *Aenigmomphiscola* в других районах Сибири и на сопредельных территориях.



This paper is published on a CD-ROM to comply with the Article 8.6 of the International Code of Zoological Nomenclature. The copies of the CD-ROM were mailed on the date mentioned on the front page to: Department of biological literature of the Library on Natural Sciences of Russian Ac. Sci., Library of Zoological Institution of Russian Ac. Sci., Malacology library of Muséum National d'Histoire Naturelle (Paris, France), Malacology library of the Natural History Museum (London, UK), Library of the National Museum of Natural History, Smithsonian Institution (Washington, DC, USA); Thomson Reuters (publishers of Zoological Record).

Эта статья опубликована на CD-ROM, что соответствует требованиям статьи 8.6 Международного Кодекса Зоологической номенклатуры. Копии CD-ROM разосланы в день, указанный на первой странице в следующие библиотеки: Библиотеку биологической литературы РАН (Москва), которая является отделом Библиотеки по естественным наукам Российской академии наук (БЕН РАН); библиотеку Зоологического института РАН; малакологическую библиотеку Muséum National d'Histoire Naturelle (Париж, Франция); малакологическую библиотеку Natural History Museum (London, UK), библиотеку National Museum of Natural History, Smithsonian Institution (Washington, DC, USA); Thomson Reuters (издатели Zoological Record).