

УДК 594.381.5

© 1990 г.

Я.И. СТАРОБОГАТОВ, Л.А. ПРОЗОРОВА

ВИДОВОЙ СОСТАВ СЕМЕЙСТВА BULINIDAE (GASTROPODA, PULMONATA) В ВОДОЕМАХ СССР (С ЗАМЕЧАНИЯМИ ПО СИСТЕМЕ ПОДСЕМЕЙСТВА CAMPTOCERATINAE)

Даны краткий обзор семейства Bulnidae и аргументация в пользу его самостоятельности. Высшее подсемейство этого семейства — Camptoceratinae предлагается делить на четыре трибы: Camptoceratini Dall, Bayardellini Star. et Proz. tr.n., Planorbini Star. tr.n. и Helisomatini Baker. Осуждаются родовой состав триб и видовой состав двух современных родов трибы Camptoceratini. Дан краткий обзор находок 10 видов семейства (принадлежащих к четырем родам), обнаруженных в водоемах СССР. Как новые для науки описаны *Culmenella lindholmi* Star. et Proz. sp.n., *C. buldowskii* Star. et Proz. sp.n. (с юга советского Дальнего Востока) и подрод *Deserticoretus* Star. subgen. n. в роде *Planorbarius*.

Семейство Bulnidae Herrmannsen, 1846 — одно из наиболее крупных и разнообразных семейств пресноводных легочных моллюсков. Тем не менее по вопросу о его самостоятельности и объеме мнения исследователей резко расходятся. Одни авторы (например, Hubendick, 1955) вообще не признают его самостоятельности и включают его представителей частью в семейство Planorbidae (формы с левозавитой физиодной и плоскоспиральной раковиной), частью в семейство Alpcyidae (формы с колпачковидной раковиной). Такого мнения, поскольку оно основано на традиционной системе пресноводных пульмонат, придерживается большинство исследователей. Другие авторы (например, Baker, 1945) выделяют в семейство Bulnidae лишь формы с физиодной и плоскоспиральной раковиной и притом только те из них, которые обладают весьма своеобразно устроенным копулятивным аппаратом, позднее (Hubendick, 1955a) названным "ультрапенисом". Наконец, Старобогатов (1958, 1967, 1970) объединяет в семейство Bulnidae моллюсков, у которых гонада состоит из веерообразно расположенных дивертикулов (тогда как у настоящих планорбид они расположены двурядно), простата кистевидная из дивертикулов, открывающихся в семяпровод на коротком участке или общим отверстием или же коротким общим протоком (у настоящих планорбид простата лентовидная, и каждый дивертикул впадает отдельно в семяпровод или в простатический проток, вытянувшийся вдоль него) и, как правило, развитая пликативная жабра (традиционно называемая тут "адаптивной жаброй" или "псевдобранхом", хотя, судя по иннервации, это — настоящий ктенидий). Это — основные особенности семейства, но есть и менее существенные (Старобогатов, 1967, стр. 289). Раковина при этом может быть левозавитой — физиодной или даже башневидной с несомкнутыми оборотами (скалярной), плоскоспиральной или колпачковидной (как результат укорочения раковин двух предыдущих типов). Bulnidae в этом объеме — обширная, преимущественно тропическо-субтропическая группа моллюсков, представленная в водоемах всех континентов. Старобогатов (1967, 1970) делит семейство на пять подсемейств: Mirastestinae (четыре трибы и 14 родов), Bulnidae (три рода), Laevapicinae (один род), Gund-

lachiinae (четыре рода) и Camptoceratinae (13 родов). Некоторое расхождение в числе родов по сравнению с таковым в указанных работах связано с появлением новых данных по анатомии австралийских представителей семейства (Walker, 1984, 1988), что заставляет нас включить в подсемейство Miratestinae в качестве самостоятельных родов *Amerianna* Strand, 1928, *Ameriella* Cotton, 1943, *Isidorella* Tate, 1896, *Leichhardtia* J. Walker, 1988, тогда как род *Physastra* Tapparone Canefri, 1883 считать всего лишь подродом рода *Glyptophysa* Crosse, 1872 наряду с подродами *Glyptophysa* s. str. и *Oppletora* Iredale, 1943. Система подсемейства Camptoceratinae будет обсуждаться ниже.

Из 35 родов семейства в водоемах СССР встречаются всего четыре: *Pettancylus* Iredale, 1943 (подсемейство Miratestinae) — род, широко представленный в Австралии, интродуцировался в южные районы СССР из любительских аквариумов (Кафанов, Старобогатов, 1971; Стадниченко, 1988; Иззатуллаев, 1988), *Culmenella* Clench, 1927 — юг Дальнего Востока СССР, восток и юг Азии, *Planorbarius* Dumeril, 1896 — вся Европа и запад Сибири, *Seminolina* Pilsbry, 1934 — род, распространенный на п-ове Флорида (США), а в СССР интродуцировался из любительских аквариумов в арыки г. Душанбе (Иззатуллаев, 1988). Три последних рода принадлежат к подсемейству Camptoceratinae, о котором еще пойдет речь отдельно.

Несколько слов о роде *Pettancylus*. Хубендик (Hubendick, 1964, 1967a) считает эту группу подродом рода *Ferrisia* B. Walker, 1903. Однако, руководствуясь существенными различиями в строении копулятивного аппарата (Hubendick, 1964; Старобогатов, 1967), эти две группы лучше считать самостоятельными родами. Найденные в СССР экземпляры точно соответствуют изображению голотипа *P. australicus* (Tate, 1880) (см. Hubendick, 1967) — именно под этим названием они и числятся в более поздних отечественных работах (Иззатуллаев, 1988; Стадниченко, 1988). В более ранней работе (Кафанов, Старобогатов, 1971) авторы исходили из того, что *P. australicus* — младший синоним *P. petterdi* (Johnston, 1879), разница тут только в том, что первая форма лишена септы, а вторая ее имеет (что в пределах этого рода характерно для разных генераций одной и той же популяции). Однако главная систематико-номенклатурная трудность тут в другом. Оба названных номинальных вида представлены нормальными особями с развитым копулятивным аппаратом, тогда как все изученные экземпляры из СССР лишены копулятивного аппарата (афалличны) и, следовательно, между ними и нормальными особями скрещивание, по меньшей мере, затруднено, а в одну сторону и вовсе невозможно. Это заставляет сомневаться в правомерности включения интродуцированной у нас формы в *P. petterdi* — *P. australicus* и, по-видимому, впредь до подробного анатомического изучения всех австралийских форм, синонимизируемых с *P. petterdi* (Hubendick, 1967a) интродуцированный вид лучше называть *P. wautieri* (Mir.), поскольку это последнее название было дано Миrolли (Mirolli, 1960) специально для афалличной формы, конхологически сходной с *P. australicus*.

В Западной Европе *P. wautieri* распространился довольно широко и отмечен во Франции, Италии, Нидерландах, ФРГ, ГДР, Австрии, Венгрии, Югославии, Румынии, Чехословакии, причем впервые он был обнаружен во Франции в 1945 г. (обзор см. Стадниченко, 1988). В СССР вид известен из Краснодарского края, запада Грузинской ССР, южного берега Крыма и окрестностей Душанбе и Нукуса (Кафанов, Старобогатов, 1971; Стадниченко, 1988; Иззатуллаев, 1988). К этому следует добавить, что в коллекции Зоологического института АН СССР хранятся экземпляры этого вида с этикетками: 1) "Gallia Vermont" [определены К.А. Вестерлюидом как *Acroloxus lacustris* (L.), материал поступил в коллекцию института в 1896 г.]; 2) "Река Юнтоловка у Лахты, VIII—IX 1919" (ныне пригород Ленинграда — собраны и определены В.А. Линдгольмом как *A. lacustris*); 3) Московская обл., водоем-охладитель (по-видимому, г. Электрогорск), 17.IX.1979,

lachiinae (четыре рода) и Camptoceratinae (13 родов). Некоторое расхождение в числе родов по сравнению с таковым в указанных работах связано с появлением новых данных по анатомии австралийских представителей семейства (Walker, 1984, 1988), что заставляет нас включить в подсемейство Miratestinae в качестве самостоятельных родов *Amerianna* Strand, 1928, *Ameriella* Cotton, 1943, *Isidorella* Tate, 1896, *Leichhardtia* J. Walker, 1988, тогда как род *Physastra* Tapparone Canefri, 1883 считать всего лишь подродом рода *Glyptophysa* Crosse, 1872 наряду с подродами *Glyptophysa* s. str. и *Oppletora* Iredale, 1943. Система подсемейства Camptoceratinae будет обсуждаться ниже.

Из 35 родов семейства в водоемах СССР встречаются всего четыре: *Pettancylus* Iredale, 1943 (подсемейство Miratestinae) — род, широко представленный в Австралии, интродуцировался в южные районы СССР из любительских аквариумов (Кафанов, Старобогатов, 1971; Стадниченко, 1988; Иззатуллаев, 1988), *Culmenella* Clench, 1927 — юг Дальнего Востока СССР, восток и юг Азии, *Planorbarius* Dumeril, 1896 — вся Европа и запад Сибири, *Seminolina* Pilsbry, 1934 — род, распространенный на п-ове Флорида (США), а в СССР интродуцировался из любительских аквариумов в арыки г. Душанбе (Иззатуллаев, 1988). Три последних рода принадлежат к подсемейству Camptoceratinae, о котором еще пойдет речь отдельно.

Несколько слов о роде *Pettancylus*. Хубендик (Hubendick, 1964, 1967a) считает эту группу подродом рода *Ferrisia* B. Walker, 1903. Однако, руководствуясь существенными различиями в строении копулятивного аппарата (Hubendick, 1964; Старобогатов, 1967), эти две группы лучше считать самостоятельными родами. Найденные в СССР экземпляры точно соответствуют изображению голотипа *P. australicus* (Tate, 1880) (см. Hubendick, 1967) — именно под этим названием они и числятся в более поздних отечественных работах (Иззатуллаев, 1988; Стадниченко, 1988). В более ранней работе (Кафанов, Старобогатов, 1971) авторы исходили из того, что *P. australicus* — младший синоним *P. petterdi* (Johnston, 1879), разница тут только в том, что первая форма лишена септы, а вторая ее имеет (что в пределах этого рода характерно для разных генераций одной и той же популяции). Однако главная систематико-номенклатурная трудность тут в другом. Оба названных номинальных вида представлены нормальными особями с развитым копулятивным аппаратом, тогда как все изученные экземпляры из СССР лишены копулятивного аппарата (афалличны) и, следовательно, между ними и нормальными особями скрещивание, по меньшей мере, затруднено, а в одну сторону и вовсе невозможно. Это заставляет сомневаться в правомерности включения интродуцированной у нас формы в *P. petterdi* — *P. australicus* и, по-видимому, впредь до подробного анатомического изучения всех австралийских форм, синонимизируемых с *P. petterdi* (Hubendick, 1967a) интродуцированный вид лучше называть *P. wautieri* (Mir.), поскольку это последнее название было дано Миrolли (Mirolli, 1960) специально для афалличной формы, конхологически сходной с *P. australicus*.

В Западной Европе *P. wautieri* распространился довольно широко и отмечен во Франции, Италии, Нидерландах, ФРГ, ГДР, Австрии, Венгрии, Югославии, Румынии, Чехословакии, причем впервые он был обнаружен во Франции в 1945 г. (обзор см. Стадниченко, 1988). В СССР вид известен из Краснодарского края, запада Грузинской ССР, южного берега Крыма и окрестностей Душанбе и Нукуса (Кафанов, Старобогатов, 1971; Стадниченко, 1988; Иззатуллаев, 1988). К этому следует добавить, что в коллекции Зоологического института АН СССР хранятся экземпляры этого вида с этикетками: 1) "Gallia Vermont" [определены К.А. Вестерлюидом как *Acroloxus lacustris* (L.), материал поступил в коллекцию института в 1896 г.]; 2) "Река Юнтоловка у Лахты, VIII—IX 1919" (ныне пригород Ленинграда — собраны и определены В.А. Линдгольмом как *A. lacustris*); 3) Московская обл., водоем-охладитель (по-видимому, г. Электрогорск), 17.IX.1979,

В.М. Садырин. К этому остается добавить, что появление вида в водоеме пригорода Ленинграда было, вероятнее всего, разовым, и в ближайшую зиму моллюски вымерли, напротив, в водоеме-охладителе популяция вида может существовать длительно.

Подсемейство *Camptoceratinae*, бесспорно, занимает высшее положение в семействе: об этом свидетельствуют строение копулятивного аппарата (он усложнен наличием особого препуциального органа) и характер раковины, которая только у низших представителей сохраняет физиондную форму. Большинство родов этого подсемейства обычно объединяют в подсемейство *Helisomatinae* Baker, 1928, исключая из него род *Camptoceras* sensu lato, в состав которого в качестве подрода вводится и *Culmenella*. Такое разделение относительно неплохо обосновывается конхологически — *Helisomatinae* имеют плоскоспиральную или низко-кубаревидную гиперстрофную раковину. Тут, однако, есть и исключения — физиондная раковина некоторых *Helisomatinae* с п-ова Флорида (США). Напротив, *Camptoceras* sensu lato имеет физиондную или даже башневидную скаляридную раковину. Анатомически такое подразделение последовательно провести невозможно, поскольку и те и другие обладают развитым препуциальным органом. Ситуация еще более осложняется открытием австралийского рода *Bayardella*, у которого препуциальный орган (точнее, его мускулистая часть) объединен с саркобеллумом и велюмом (Walker, 1988), а раковина практически такая же, как у *Culmenella* (Burch, 1977; Walker, 1988). Это заставляет нас включать и *Camptoceras* sensu lato и *Bayardella* в состав *Helisomatinae*, что, в свою очередь, неизбежно приводит к изменению названия подсемейства на *Camptoceratinae* Dall, 1870 по приоритету.

По раковине представители подсемейства *Camptoceratinae* делятся на четыре группы: 1) формы с физиондной или башневидной скаляридной левозавитой раковинкой, покрытой спиральной исчерченностью, а часто и спиральными рядами периостракальных щетинок — роды *Camptoceras*, *Culmenella* и *Bayardella*; 2) формы с плоскоспиральной килеватой или многооборотной раковинкой (как исключение — физиондной, но явно вторично, поскольку такая раковина по форме соответствует эмбриональной раковине плоскоспиральных форм) — род *Helisoma* sensu lato; 3) формы с плоскоспиральной малооборотной раковинкой без килей — род *Planorbarius*; 4) формы с низко-кубаревидной правозавитой гиперстрофной раковинкой — роды *Vorticifex* и *Carinifex*. По строению копулятивного аппарата (остальные части половой системы в целом сходны у всех родов подсемейства) это деление частично подтверждается, а частично меняется. *Bayardella*, несмотря на сходство раковины с *Culmenella*, резко отличается строением и положением препуциального органа. Напротив, *Helisoma* sensu lato, *Vorticifex* и *Carinifex* весьма сходны по строению копулятивного аппарата и в особенности препуциального органа, к тому же *Carinifex* в последнее время нередко считается подродом рода *Helisoma* (см., например, Burch, 1982). В целом совокупность конхологических и анатомических признаков заставляет нас делить подсемейство на четыре трибы. Кратко охарактеризуем эти трибы с перечнем входящих в них современных и вымерших родов и с обзором видов, отмеченных в водоемах СССР.

Триба CAMPTOCERATINI DALL, 1870

Раковина левозавитая физиондная или башневидная с несомкнутыми оборотами (скаляридная) с более или менее выраженными по всей поверхности спиральными линиями, а часто и со спиральными рядами периостракальных щетинок. Копулятивный аппарат с обособленным в отдельном кармане препуциальным органом, не имеющим, однако, наружного протока; по оси препуциального органа расположена камера с железистыми стенками, изливающая секрет через небольшую папиллу в центре обращенной в препуций поверхности органа. Судя по видам

Culmenella, обитающим в водоемах СССР, до достижения половозрелости препуциальный орган не обособляется в специальный карман, а находится в препуциуме вблизи соединения его с мешком пениса.

В эту трибу входят роды: *Graptophysa* Yen et Reeside, 1946 — юра США (Вайоминг), *Pseudophysa* Yen, 1938 — плиоцен КНР (Юннань), *Camptoceras* Benson, 1843 — ныне север Индии, Бангладеш, Япония (о-в Хонсю) и *Culmenella* Clench, 1927 — ныне север Пакистана, Бангладеш, Таиланд, Япония (о-в Хонсю), Дальний Восток СССР.

Следует несколько подробнее остановиться на различиях и видовом составе двух современных родов трибы. Род *Camptoceras* характеризуется башневидной скаляридной раковиной, коротким мешком пениса, массивным коническим пенисом с терминально расположенным отверстием семяизвергательного канала и коротким массивным овальным препуциальным органом, в котором толсто-стенная центральная папилла окружена кольцевым валиком (Hubendick, 1955, 1955a). Род включает три вида: *C. terebra* Benson, 1843 (рис. 1,1) (типовой вид) — верхняя часть бассейна Ганга (Индия); *C. austeni* Blanford, 1871 (рис. 1,2) — Бангладеш и *C. hirasei* Walker, 1919 (рис. 1,3; 2,1) — о-в Хонсю (Япония). Род *Culmenella* характеризуется физиоидной раковиной со спиральными рядами перист-ракальных щетинок, длинными цилиндрическими мешком пениса и пенисом и препуциальным органом, заключенным в длинном слепом кармане препуциума; при этом центральная папилла органа тонкостенная и не окружена кольцевым валиком. По форме раковины и положению отверстия семяизвергательного канала род делится на два подрода. Подрод *Culmenella* s.str. имеет раковину с тонким не отвернутым и не спрямленным парietальным краем устья; отверстие семяизвергательного канала помещается латерально, и конец пениса, тем самым, образован мягкой папиллой. Сюда входят: *C. prashadi* Clench, 1931 (= *Bulinus hirasei* Clench, 1927 = *Camptoceras prashadi* Clench, 1931 — типовой вид рода — рис. 1,4; 2,2) и *C. subspinosa* (Annandale et Prashad, 1920) (рис. 1,5) — север Пакистана. Анатомия изучена только у первого вида (Hubendick, 1959). Подрод *Culmenellina* Star. et Proz. subgen. n. имеет раковину с отвернутым и спрямленным парietально-колумеллярным краем; отверстие семяизвергательного канала располагается терминально. Сюда входят: *C. rezvoji* (Lindholm, 1929) (*Glyptophysa rezvoji* Lindholm, 1929 — типовой вид) (рис. 1,6; 2,3), *C. lindholmi* Star. et Proz. sp. n. (рис. 1,7; 2,4), *C. buldowskii* Star. et Proz. sp. n. (рис. 1,8; 2,5) — все три с юга Дальнего Востока СССР, *C. jiraponi* (Hubendick, 1967) (рис. 1,9; 2,6) — Таиланд и *C. lineata* (Blanford, 1871) (рис. 1,10) — Бангладеш. Последние два вида более сходны один с другим по раковине и первый из них к тому же несколько отличается от типового вида подрода строением копулятивного аппарата, так что их подродовая принадлежность требует уточнения. Анатомия известна у всех видов подрода, кроме последнего.

Ареалы обоих современных родов подсемейства сильно разорваны. Это можно объяснить только относительной редкостью видов и слабой изученностью обширных территорий востока Азии.

Поскольку три вида, обитающие в водоемах СССР, до сих пор не различались (так, в типовой серии *Glyptophysa rezvoji* присутствуют два из этих видов), приводим уточненный диагноз *C. rezvoji* и диагнозы двух новых видов.

CULMENELLA REZVOJI LINDHOLM, 1929

Материал. 6 экз. из двух проб из хабаровского Приамурья, 13 экз. из пробы из долины нижней Уссури, 31 экз. из трех проб из верхней части бассейна Уссури, 80 экз. из пяти проб с побережья оз. Ханка и 14 экз. из трех проб из южного Приморья (Владивостокский и Хасанский районы). Типовое местонахождение: долина Арсеньевки у села Яковлевка. Лектотип (обозначаемый здесь) (рис. 1,6)

Размерные характеристики раковин трех обитающих в СССР видов *Culmenella* с побережья оз. Ханка близ с. Астраханка*

Вид	ВР	ШР	ВУ	ШУ	ВПО	ШПОбу	ВЗ	Об
<i>C. rezvoji</i>	4,5	2,9	3,1	1,9	4,2	1,7	1,4	2,7
	4,0	2,5	2,7	1,6	3,6	1,4	1,3	2,6
	4,0	2,2	2,6	1,5	3,7	1,5	1,4	2,5
	3,3	2,1	2,1	1,2	3,0	1,3	1,1	2,4
	4,2	2,3	2,7	1,7	3,7	1,7	1,4	2,6
<i>C. lindholmi</i>	4,2	2,2	2,7	1,4	3,8	1,3	1,4	2,7
	4,2	2,2	2,5	1,3	3,8	1,5	1,5	2,7
	4,5	2,5	2,8	1,6	4,0	1,6	1,6	2,8
	4,1	2,4	2,7	1,5	3,7	1,6	1,5	2,7
	3,6	1,5	2,3	1,3	3,3	1,3	1,2	2,5
<i>C. buldowskii</i>	4,1	2,6	2,8	1,8	3,7	1,5	1,2	2,6
	4,1	2,5	2,7	1,7	8,8	1,6	1,4	2,7
	3,6	2,2	2,5	1,3	3,2	1,4	1,0	2,5
	3,5	2,1	2,6	1,4	3,1	1,2	0,9	2,5
	3,5	2,1	2,4	1,3	3,1	1,3	1,0	2,5

*Сбор Я.И. Старобогатова 10.IX 1956 г. Для *C. lindholmi* sp. n. и *C. buldowskii* sp. n. это паратипы из типового местонахождения.

имеет этикетку: "Пойменное озеро № 1 в долине Даубихе (ныне Арсеньевка) у с. Яковлевка, сбор И.И. Соколова и П.Д. Резвого 25.VI 1927".

Диагноз. Раковина удлинненно-яйцевидная (отношение ширины ее к высоте не превышает 0,56), оборотов до 3,4 умеренно выпуклых, разделенных глубоким умеренно скошенным швом; устье узкоовальное с закругленным тупым парието-палатальным углом и едва заметным закругленным углом на переходе от колу-меллярного к базальному краю; завиток относительно невысокий; высота его всегда меньше ширины устья. Размеры лектотипа¹: высота раковины (ВР) — 7,0; ширина раковины (ШР) — 3,5; высота устья (ШУ) — 2,2; высота последнего оборота (ВПО) — 6,6; ширина последнего оборота без устья (ШПОбу) — 2,3; высота завитка (ВЗ) — 2,0; при 3,4 оборотах (Об). Размеры раковин еще 5 экз. (не относящихся к типовой серии) приведены в таблице. Копулятивный аппарат (рис. 2,3, см. также Старобогатов, 1957, рис. А) со сравнительно коротким мешком пениса, составляющим 0,63–0,68 длины препуциума со слепым карманом препуциального органа; место соединения препуциума с мешком пениса расположено заметно ближе к половому отверстию, чем к вершине слепого кармана, пенис длиннее мешка и несколько утолщен в проксимальной части, препуциальный орган конический.

Распространение. В бассейне Амура (вероятно, ниже Буреинского хребта и, возможно, не ниже Богородского), в бассейнах Уссури и рек юга Приморья; за пределами СССР пока неизвестен.

CULMENELLA LINDHOLMI STAR. ET PROZ. SP. N.

(рис. 1,2; 2,4)

Материал. 5 экз. из пробы из хабаровского Приамурья, 4 экз. из четырех проб из верхней части бассейна Уссури, 13 экз. из четырех проб с побережья оз. Ханка и 18 экз. из двух проб из южного Приморья (Владивостокский и Хасанский районы). Типовое местонахождение: побережье оз. Ханка близ с. Астраханка.

¹ Все размеры даны в миллиметрах.

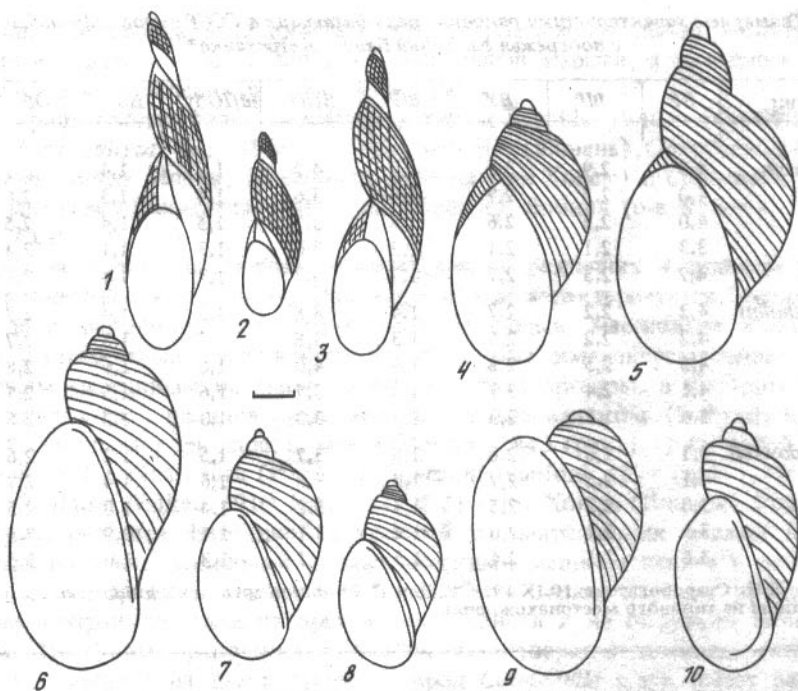


Рис. 1. Раковины видов *Camptoceras* и *Culmenella*: 1 — *Camptoceras terebra* (паратип), 2 — *Camptoceras austeni* (паратип), 3 — *Camptoceras hirasei* (восточный берег оз. Бива, Япония), 4 — *Culmenella prashadi*, 5 — *Culmenella subspinoso* (голотип), 6 — *Culmenella rezvoji* (лекто-тип), 7 — *Culmenella lindholmii* sp. n. (голотип), 8 — *Culmenella buldowskii* sp. n. (голотип), 9 — *Culmenella jiraponi* (голотип), 10 — *Culmenella lineata*. 1, 2, 4, 5, 9, 10 — по Hubendick, 1967a. Масштаб — 1 мм

Голотип (рис. 1, 7) имеет этикетку: "Побережье оз. Ханка близ с. Астраханка, сбор Я.И. Старобогатова 10.IX 1956".

Диагно з. Раковина удлинено-яйцевидная (отношение ширины ее к высоте не превышает 0,56), оборотов до 3,1 слабо выпуклых, разделенных очень глубоким сильно скошенным швом, устье узкоовальное с закругленным острым парието-палатальным углом, завиток узкий заостренный, высота его равна ширине устья или даже превышает эту величину и лишь у молодых особей (до 2,5 оборотов) завиток может быть несколько меньше ширины устья. Размеры голотипа: ВР — 4,9; ШР — 2,7; ВУ — 3,3; ШУ — 1,3; ВПО — 4,5; ШПОбу — 1,7; ВЗ — 1,5 при 2,8 Об. Размеры раковин 5 паратипов из того же местонахождения приведены в таблице. Копулятивный аппарат (рис. 2, 4) со сравнительно коротким мешком пениса, составляющим 0,61–0,66 длины препуциума со слепым карманом препуциального органа; место соединения препуциума с мешком пениса располагается примерно на равном расстоянии от полового отверстия и от вершины слепого кармана, пенис равен по длине мешку, в проксимальной части цилиндрический, препуциальный орган цилиндрический, закругленный на вершине.

З а м е ч а н и я. Описываемый вид отличается от всех остальных видов подрода относительно более высоким завитком, высота которого не меньше, а подчас и больше ширины устья (лишь у молодых неполовозрелых особей она несколько меньше) и сильно скошенным швом. Кроме того, от *C. rezvoji* описываемый вид отличается положением места соединения мешка пениса и препуциума и формой препуциального органа, а от *C. jiraponi* закругленной (а не усеченной) вершиной препуциального органа.

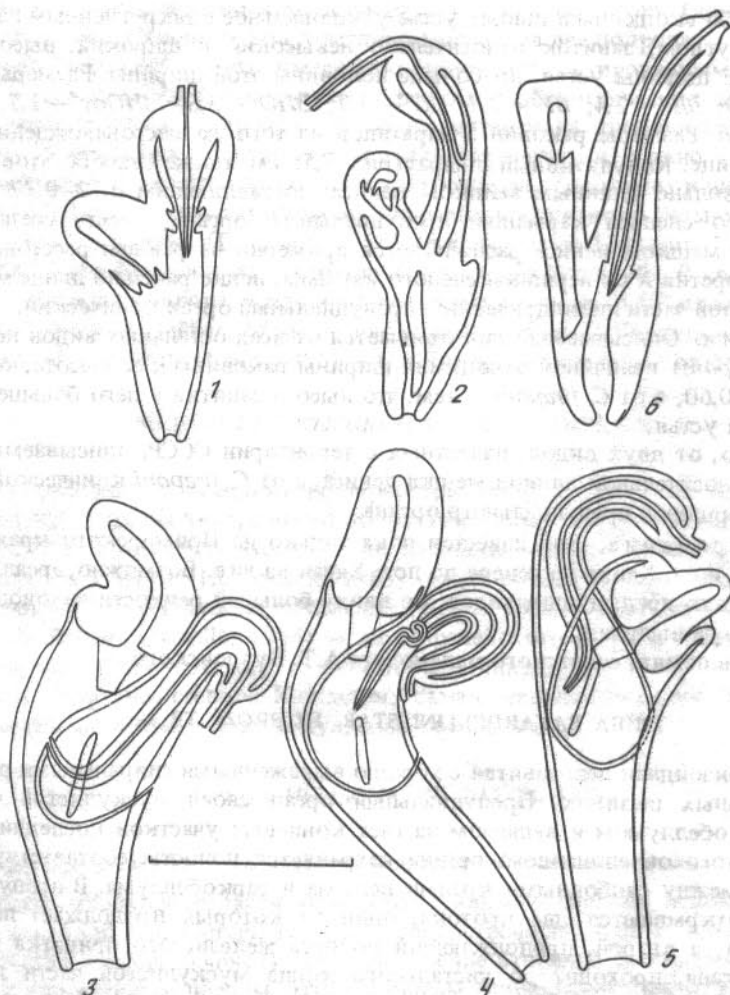


Рис. 2. Копулятивные аппараты видов *Camptoceras* и *Culmenella*: 1 — *Camptoceras hirasei*, 2 — *Culmenella prashadi*, 3 — *Culmenella rezvoji*, 4 — *Culmenella lindholmi* sp. n., 5 — *Culmenella buldowskii* sp. n. (препуциальный орган частично втянут), 6 — *Culmenella jiraponi*. 1 — по Hubendick, 1955a; 2 — по Hubendick, 1959; 4 — по Hubendick, 1967a. Масштаб — 0,5 мм

Распространение. Ареал, вероятно, такой, как и у предыдущего вида: бассейны Амура (вероятно, от Буреинского хребта до Богородского), Уссури и рек юга Приморья; за пределами СССР пока не отмечен.

Вид назван в память отечественного малаколога В.А. Линдгольма.

CULMENELLA BULDOWSKII STAR. ET PROZ., SP. N.

(рис. 1,8; 2,5)

Материал. 1 экз. из пробы в долине р. Арсеньевки, 11 экз. из четырех проб с побережья оз. Ханка, 3 экз. из пробы из Южного Приморья (Хасанский р-н). Типовое местонахождение: побережье оз. Ханка близ с. Астраханка. Голотип (рис. 1,8) имеет этикетку: "Побережье оз. Ханка близ с. Астраханки, сбор Я.И. Старобогатова 10.IX 1956".

Диагноз. Раковина яйцевидная (отношение ширины раковины к ее высоте не меньше 0,60), оборотов до 2,8 сильно и равномерно выпуклых, разделенных

глубоким слабо скошенным швом; устье узко овальное с закругленным парието-палатальным углом, завиток относительно невысокий и широкий, высота его всегда меньше ширины устья, но больше половины этой ширины. Размеры гол - типа: *BP* — 3,9; *ШР* — 2,4; *ВУ* — 2,7; *ШУ* — 1,7; *ВПО* — 3,6; *ШПОбу* — 1,7; *ВЗ* — 1,2 при 2,6 *Об*. Размеры раковин 5 паратипов из того же местонахождения приведены в таблице. Копулятивный аппарат (рис. 2,5; см. также Старобогатов, 1957, рис. Б) с довольно длинным мешком пениса, составляющим 0,72–0,77 длины препуциума со слепым карманом препуциального органа, место соединения препуциума с мешком пениса располагается примерно на равном расстоянии от полового отверстия и от вершины слепого кармана, пенис равен по длине мешку, в проксимальной части цилиндрический, препуциальный орган конический.

З а м е ч а н и я. Описываемый вид отличается от всех остальных видов подрода (кроме *C. jiraponi*) величиной отношения ширины раковины к ее высоте, которая всегда более 0,60, а от *C. jiraponi* — тем, что высота завитка у него больше половины ширины устья.

Кроме того, от двух видов, известных с территории СССР, описываемый вид отличается относительной длиной мешка пениса, а от *C. jiraponi* конической (а не усеченной) вершиной препуциального органа.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Вид известен пока только из Приморского края — от р. Арсеньевки и оз. Ханка на севере до пос. Хасан на юге. Возможно, ареал такой же, как и у двух предыдущих видов, но ввиду большей редкости находок пока еще полностью не выявлен.

Вид назван в память советского малаколога А.Т. Булдовского.

ТРИБА BAYARDELLINI STAR. ET PROZ., TR. N.

Раковина физиодная левозавитая с хорошо выраженными спиральными рядами периостракальных щетинок. Препуциальный орган своей мускулистой частью сросся с саркобеллумом и велюмом за счет концевых участков последних, так что внутри этого объединенного органа сохраняется полость, соответствующая промежутку между свободными краями велюма и саркобеллума. В препуциальном органе открываются два протока, один из которых продолжает полость мешка пениса, а второй, продолжающий полость железистого придатка препуциального органа, проходит до дистального конца мускулистой части и, возвращаясь, сливается с протоком мешка и открывается латерально. Пенис с коротким стилетом на конце (Walker, 1984, 1988).

В эту трибу входит только род *Bayardella* Burch, 1977, Австралия. Род включает два вида: *B. johnei* (Burch, 1977) (= *Plesiophysa johnei* Burch, 1977 — типовой вид) и *B. cosmeta* (Iredale, 1943).

ТРИБА PLANORBARIINI STAR., TR. N.

Син. *Coretina* Gray, 1847 — основано на непригодном родовом названии.

Раковина плоскоспиральная с явными следами левой завитости (поэтому в дальнейшем мы и будем рассматривать ее как левозавитую, что определяет положение вершины и базальной стороны), гладкая или с маллеатной скульптурой и спиральной исчерченностью на эмбриональных оборотах. Копулятивный аппарат с очень крупным препуциумом и маленьким мешком пениса; внутри препуциума помещается крупный препуциальный орган, лишенный наружного протока; этот орган состоит из цилиндрической части с продольным желобом и воротника (иногда недоразвитого); в основании желоба между цилиндрической частью и воротником открывается мешок пениса; пенис узкий, короткий, конический с терминальным отверстием семяизвергательного канала.

В эту трибу входит единственный род *Planorbarius* Dumeril, 1806, известный

с эоцена и распространенный по всей Европе, на западе Азии (до Прибайкалья) и на северо-западе Африки. Род отчетливо делится на два подрода.

Подрод *Planorbarius* s. str. имеет раковину с пигментированным перистракумом (лишена пигмента она только у редких альбиностических экземпляров с ярко-красным телом), причем наиболее интенсивна пигментация периферии оборота, образующая коричневую спиральную ленту, и с явно погруженными и с апикальной и с базальной стороны внутренними оборотами; и цилиндрическая часть и воротник в препуциальном органе развиты одинаково сильно. Сюда входят четыре вида: *P. corneus* (Linnaeus, 1758) (= *Helix cornea* Linnaeus, 1758 — типовой вид рода) — вся Европа и запад Сибири на восток до русла Оби, *P. grandis* (Dunker, 1856) — Западная Европа, запад и юг европейской части СССР на восток до Прикаспия, *P. purpura* (Müller, 1774) — вся Европа и запад Сибири на восток до Прибайкалья и *P. banaticus* (Lang, 1856) — вся Европа. Обзор см. Старобогатов (1977).

ПОДРОД *DESERTICORETUS* STAR., SUBGEN. N.

Имеет раковину с бесцветным перистракумом и почти не погруженными с апикальной стороны внутренними оборотами; воротник препуциального органа развит слабо, и большую часть органа составляет сильно увеличенная головка цилиндрической части (Hubendick, 1963). Сюда входят четыре вида: *P. metidjensis* (Forbes, 1839) (= *Planorbis metidjensis* Forbes, 1839 — типовой вид подрода) — Алжир, *P. dufouri* (Graells, 1846) — юг Пиренейского полуострова и Алжир, *P. alcorus* (Bourguignat, 1864) — Алжир, *P. stenostoma* (Bourguignat, 1881) — юг Восточной Европы и, вероятно, степной Казахстан; самая северная находка — окрестности Киева, самая восточная — Иссык-кульская котловина.

ТРИБА *HELISOMATINI* BAKER, 1928

См. *Pompholyginae* Dell, 1870 — основано на непригодном родовом названии.

Раковина плоскоспиральная (при этом с явными следами левой зависимости или же с правой завитостью, т.е. слабо гиперстрофная) или же низкоконическая правозавитая (гиперстрофная), как исключение вторично физиодная, но при этом всегда с уплощенным плечом, отграниченным спиральным килем. Копулятивный аппарат с присосковидным препуциальным органом, который соединен наружным протоком с полостью мешка пениса. В ходе функционирования основание препуциального органа может обособляться в слепой карман препуциума.

Бекер (Baker, 1945) объединял все современные роды этой трибы, кроме *Carinifex* и *Vorticifex* (точнее, подрода *Parapholux*, который он считал самостоятельным родом), в обширный род *Helisoma* с под родами *Helisoma* s. str., *Seminolina*, *Pierosoma* и *Planorbella*. Позже (см. например, Burch, 1982) стали делить этот род на два самостоятельных: *Helisoma* (куда включали в качестве подрода и *Carinifex*) и *Planorbella* (с под родами *Planorbella*, *Seminolina* и *Pierosoma*). Отделение *Helisoma* в более узком смысле в самостоятельный род вполне правомерно (короткий и толстый мешок пениса, наличие вельюма, наряду с саркобеллумом, и сужающийся к мешку пениса проток препуциального органа), но вот объединение этого рода с *Carinifex* вряд ли оправдано — препуциальный орган тут иного строения, да и его проток очень короткий, равномерной толщины. С другой стороны, вымершая группа *Paradines* гораздо ближе к *Helisoma*, чем к *Carinifex* (прежде всего плоскоспиральной раковиной) и ее действительно следует считать под родом рода *Helisoma*. *Seminolina* резко отличается от *Planorbella* и *Pierosoma* формой препуциального органа — в нем две "чашки", причем только к дистальной из них подходит проток органа.

Таким образом, в составе трибы мы насчитываем семь родов (пять нынеживущих и два вымерших). Вопрос о числе видов даже в современных родах нуждается в уточнении. Эти семь родов следующие: *Planorbella* Haldeman, 1842 с под родами *Planorbella* s.str. (син. *Hypsogyra* Lindholm, 1927) — 2–8 видов в США и Канаде и *Pierosoma* Dall, 1905 — 25–40 видов с плиоцена по всей Северной Америке; *Seminolina* Pilsbry, 1934 — 2–6 видов с плиоцена на п-ове Флорида; *Helisoma* Swainson, 1840 с под родами *Helisoma* s.str. — 2–6 видов с плейстоцена в США и Канаде и *Paradines* Dall, 1926 — верхний мел–миоцен запада США; *Pentagoniostoma* Branson, 1935 — верхняя юра США (Вайоминг); *Perrinilla* Hannibal, 1912 — мел–олигоцен запада США; *Carinifex* Binney, 1865 — 1–4 вида с плиоцена на западе США; *Vorticifex* Meek, 1870 с под родами *Vorticifex* s.str. — миоцен–плиоцен запада США, *Pompholopsis* Call, 1888 — плейстоцен США (Орегон) и *Parapholyx* Hanna, 1922 — 2–8 видов с плейстоцена на западе США.

В водоемах СССР, а именно в арыках Душанбе, представлен из этой трибы только род *Seminolina*. Обычно в этом роде (или под роде) насчитывают всего два вида — *S. scalaris* (Jay) и *S. duryi* Wetherby, а всех остальных весьма различных по раковине представителей рода относят к внутривидовым формам второго вида. Между тем в Душанбе представлен только *S. eudiscus* (Pilsbry)² и никаких других форм комплекса *S. duryi* нет, что в какой-то степени свидетельствует в пользу многовидового состава этого комплекса.

Если рассматривать связи четырех триб подсемейства, то сразу выявляется несомненная связь триб *Campptoceratini* и *Bayardellini*, подтверждаемая и конхологическим и анагомическим сходством. Поскольку вторая триба в своем распространении ограничена Австралийской областью, правомерно предположить, что она там и сформировалась от проникшего туда низшего представителя *Campptoceratini*, близкого к *Culmenella*. Триба *Helisomatini* также, вероятно, происходит от низших *Campptoceratini*, но связь тут менее очевидна. Она подтверждается некоторыми чертами сходства препуциального органа и копулятивного аппарата в целом, а также наличием представителя *Campptoceratini* — *Graptophysa spiralis* Yen et Reeside в юре запада США. Вероятно, родоначальниками *Helisomatini* были формы, близкие к *Graptophysa*, проникшие в Северную Америку в конце триаса — начале юры. Развитие трибы долгое время шло обособленно в изолированных одна от другой западной и восточной частях континента, о чем свидетельствует наличие родов, эндемичных для запада США, и лишь в неогене некоторые роды смогли распространиться по всей Неарктической области и заселить также Центральную-американскую подобласть Неотропической области. Наиболее сложен вопрос о происхождении трибы *Planorbariini*. Достаточно ясно, что выводить ее из *Helisomatini* невозможно, о чем свидетельствуют существенные различия в строении копулятивного аппарата. В то же время и современное и, насколько известно, прошлое распространение трибы ограничено Палеарктической областью, причем встречаются (начиная с эоцена) только представители рода *Planorbarius*. Таким образом, об исходных представителях трибы и об их непосредственных предках ничего не известно. Остается предположить, что триба произошла на востоке Азии от каких-то низших *Campptoceratini* в позднем мелу — начале палеогена и к эоцену распространилась на запад в Европу. Возможно, дальнейшие исследования позднемеловых — палеогеновых пресноводных моллюсков востока Азии (особенно КНР) прольют свет на этот вопрос. Что же касается подсемейства в целом и его исходной и центральной трибы *Campptoceratini*, то она, несомненно, сформировалась на юго-востоке Азии от представителей трибы *Miratestini*, которая в позднем мезозое была распространена и в юго-восточной Азии (Старобогатов, 1970).

² За холодную зиму 1988–1989 гг. популяция полностью вымерла.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Иззатуллаев З.И., 1988. Интродуцированные виды пресноводных и солоноватоводных моллюсков фауны Средней Азии // Моллюски, результаты и перспективы их исследований, 8. Л.: Наука, 187-188.
- Кафанов А.И., Старобогатов Я.И., 1971. *Pettancylus petterdi* в СССР и аутоинтродукция аквариумных моллюсков в природные водоемы // Зоол. ж., 50, 6, 933-935.
- Стадниченко А.П., 1988. К экологии *Pettancylus australicus* (Tate) (Bulinidae Miratestinae) - недавнего вселенца в пресные воды СССР // Фауна и экология животных Кавказа. Орджоникидзе, 31-36.
- Старобогатов Я.И., 1957. О систематическом положении двух пресноводных моллюсков Дальнего Востока // Зоол. ж., 36, 7, 999-1006. - 1958. Система и филогения Planorbidae (Gastropoda Pulmonata) // Бюлл. МОИП, отд. биол., 63, 6, 37-53. - 1967. К построению системы пресноводных легочных моллюсков // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 42, 280-304. - 1970. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов Земного шара. Л.: Наука, 1-327. - 1977. Класс брюхоногие моллюски Gastropoda // Определитель пресноводных беспозвоночных европейской части СССР (планктон и бентос). Л.: Гидрометеониздат, 152-174.
- Baker F.C., 1945. Molluscan family Planorbidae. Urbana: Univ. Illinois press, 1-530.
- Burch J.B., 1977. A new freshwater snail (Basommatophora Planorbidae) from Australia, *Plesiophysa (Bayardella) johni* // Malacol. Rev. 10, 1, 79-80. - 1982. Freshwater snails (Mollusca Gastropoda) of North America // Cincinnati: US environ. protect. agency, 1-294.
- Hubendick B., 1955. On the genus *Camptoceras* // Ark. f. Zool., Ser. 2, 7, 22, 451-457. - 1955a. Phylogeny in the Planorbidae // Trans. Zool. Soc. London, 28, 6, 453-542. - 1959. A note on *Camptoceras prashadi* (Clench) // Venus, 20, 8, 165-173. - 1963. The male copulatory organ in *Planorbarius metidjensis* (Forbes) // Proc. Malac. Soc. London, 35, 2/3, 64-66. - 1964. Studies on Ancyliidae. The subgroups // Göteborg. kungl. Vetensk. - och Vitterhets-samhället Handl., 6, Ser. B., 9, 6, Medd. Göteborg. Mus. Zool. Avdel., 137, 1-72. - 1967. On the genus *Camptoceras* // Ark. f. Zool., 20, 8, 165-173. - 1967a. Studies on Ancyliidae. The Australian, Pacific and Neotropical formgroups // Kungl. Vetensk. och Vitterhets-samhället Göteborg. Zoologica, 1, 1-52.
- Mirolli M., 1960. Morfologia, biologia e posizione sistematica di *Watsonula wautieri* n.g.n.s. (Basommatophora Ancyliidae) // Mem. Ist. Ital. Idrobiol., 12, 121-162.
- Walker J.C., 1984. Geographical relationships of the buliniform planorbids of Australia // World-wide snails, Leiden, 189-197. - 1988. Classification of Australian buliniform planorbids (Mollusca Pulmonata) // Rec. Austral. Mus., 40, 61-89.

ЗИН АН СССР (Ленинград);
Дальневосточный государственный
ун-т (Владивосток)

Поступила в редакцию
15 октября 1988 г.

SPECIFIC COMPOSITION OF THE FAMILY BULINIDAE (GASTROPODA, PULMONATA) IN THE WATERBODIES OF THE USSR (WITH NOTES ON THE SYSTEM OF SUBFAMILY CAMPTOCERATINAE)

Ya.I. STAROBOGATOV, L.A. PROZOROVA

Zoological Institute, USSR Academy of Sciences (Leningrad);
Far East State University (Vladivostok)

Summary

A short review of the family Bulinidae and reasons in favour of its independence are presented. It is proposed to divide the highest subfamily of this family, Camptoceratini, into 4 tribes: Camptoceratini Dall, Bayardellini Star. et Proz., tr.n., Planorbariini Star., tr.n., and Helisomatini Baker. The generic composition of the tribes and the specific composition of 2 recent genera of Camptoceratini are discussed. A short review of the findings of 10 bulinid species (from 4 genera) found in the waterbodies of the USSR is presented. The species *Culmenella lindholmi* Star. et Proz., sp.n., *C. buldowskii* Star. et Proz., sp.n. (from the south of the USSR Far East) and the subgenus *Deserticoretus* Star., subgen. n. (within the genus *Planorbarius*) are described as new to science.