

УДК 594.32

## МОЛЛЮСКИ РОДА *THEODOXUS* (GASTROPODA, PECTINIBRANCHIA, NERITIDAE) АЗОВО-ЧЕРНОМОРСКОГО БАССЕЙНА

О. Ю. Анистратенко<sup>1</sup>, Я. И. Старобогатов<sup>2</sup>, В. В. Анистратенко<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Институт геологических наук НАН Украины, ул. О. Гончара, 55-Б, Киев, 252601 Украина

<sup>2</sup> Зоологический институт РАН, Университетская наб., 1, С.-Петербург, 199034 Россия

<sup>3</sup> Институт зоологии НАН Украины, ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, 252601 Украина

Получено 10 ноября 1998

Моллюски рода *Theodoxus* (Gastropoda, Pectinibranchia, Neritidae) Азово-Черноморского бассейна. Анистратенко О. Ю., Старобогатов Я. И., Анистратенко В. В. — Установлено, что в водоемах Азово-Черноморского бассейна ныне обитают 7 видов *Theodoxus* Montfort, 1810. Описан *Theodoxus velox* V. Anistratenko, sp. n. По фотоизображению 6 синтипов *Nerita fluviatilis* Linnaeus, 1758 (типового вида рода *Theodoxus*) выделен лектотип этого вида. Анализируется проблема таксономического значения окраски и рисунка на раковинах *Theodoxus*. Приведены иллюстрированные описания всех рецентных видов *Theodoxus* региона, даны определительная таблица, краткие сведения по их распространению и зоогеографической принадлежности.

Ключевые слова: Gastropoda, *Theodoxus*, фауна, зоогеография, Азовское море, Черное море.

Mollusks of the Genus *Theodoxus* (Gastropoda, Pectinibranchia, Neritidae) from the Black and the Azov Seas Basin. Anistratenko O. Yu., Starobogatov Ya. I., Anistratenko V. V. — The genus *Theodoxus* Montfort, 1810 is shown to be represented by 7 recent species in the basin of the Black and Azov Seas. *Theodoxus velox* V. Anistratenko, sp. n. is described. To clarify the concept of species, the lectotype of *Nerita fluviatilis* Linnaeus, 1758 is designated herein basing of a photograph of the 6 syntypes. Taxomic significance of the shell coloration and pattern in *Theodoxus* is discussed. Illustrated descriptions, brief data on distribution and zoogeography and the key to all the recent species of *Theodoxus* inhabiting the region of the Black and Azov Seas basin, are given.

Key words: Gastropoda, *Theodoxus*, fauna, zoogeography, Azov Sea basin, Black Sea basin.

### Введение

Мировая фауна пресноводных и отчасти солоноватоводных представителей рода *Theodoxus* Montfort, 1810 (лунок) насчитывает значительное количество видов, которое трудно оценить точно, но это цифра порядка нескольких десятков (30–40) видов. По данным разных авторов в водоемах Азово-Черноморского бассейна обитают от 3 (Голиков, Старобогатов, 1972) до 5 (Путь, 1972) и более видов и внутривидовых форм (Жадин, 1952). При этом в ряде случаев под одним названием числятся явно разные виды и наоборот — один и тот же вид упоминается в литературе под разными названиями (Recluz, 1841; Dhora, Welter-Shultes, 1996 и др.). Вполне очевидно, что экологические исследования должны опираться на точные определения изучаемых видов; в противном случае они (исследования) становятся "безадресными" и во многом обесцениваются. Таким образом, получение точных сведений о составе рода *Theodoxus* в Европе (в том числе — в Украине), достаточно актуально. Важно, что эти сведения отсутствуют не из-за малого числа попыток изучения этой группы. Основная причина в том, что до сих пор исследователи опирались на очень ограниченный набор конхологических признаков, поэтому, учитывая сильную изменчивость раковин лунок, можно считать традиционные методы изучения фауны *Theodoxus* исчерпавшими свои возможности при дифференциации видов обсуждаемого рода. Мы предприняли изучение лунок на основе принципиально иного подхода — сравнения геометрических характеристик кривых нарастания раковинной трубки этих моллюсков, а также некоторых особенностей устройства их крышечки.

Основная цель настоящей работы — установление числа видов *Theodoxus*, обитающих в Азово-Черноморском бассейне, в первую очередь в Украине и, отчасти, сопредельных регионах. Также

мы предприняли попытку решить вопрос о таксономическом значении окраски и рисунка на раковине этих моллюсков. Важными задачами были уточнение распространения лунок, их зоогеографической принадлежности и обсуждение ряда номенклатурных проблем.

### Материал и методы

Основная масса материала собрана авторами в период 1983–1997 гг. в различных водоемах Украины: Джарылгачском, Каркинитском, Тендровском, Ягорлыцком заливах, Молочном лимане, Среднем и Нижнем Днепре, Южном Буге, Днестре, Дунае, оз. Ялпуг и некоторых других. Примерно 1/4 часть изученного материала нам передали сотрудники Лаборатории биогеографии Института зоологии НАН Украины, коллеги-исследователи (О. В. Левина, Т. Л. Алексенко, В. М. Градовский) и частные лица (М. А. Товстоган, Д. П. Литвиненко). Всем названным лицам мы выражаем искреннюю признательность. Особую признательность мы выражаем кандидатам биологических наук В. В. Манило и Э. Н. Овандер за помощь в ознакомлении с коллекцией *Theodoxus* (более 500 экз.), хранящейся в Зоомузее ННПМ НАН Украины. Данные материалы имеют особую сравнительную ценность, поскольку собраны преимущественно в водоемах, откуда наши собственные сборы представлены слабо или вовсе отсутствуют (Азовское, Каспийское моря и др.). Общее число изученных раковин составляет более 5 тыс. экземпляров.

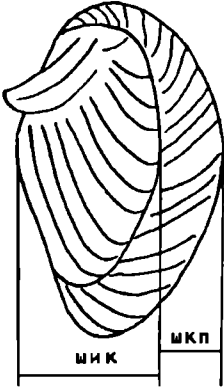


Рис. 1. Крышечка *Theodoxus velox* с внутренней стороны; показан способ измерения ширины конхиолинового пояса и известковой части крышечки.

Fig. 1. Operculum of *Theodoxus velox* (internal side); the method of wide measurement of corneous belt and calcareous part of the operculum is shown.

Основным методическим приемом, использованным при видовой дифференциации лунок являлось сравнение геометрии роста их раковин (Raup, 1966; Рауп, Стэнли, 1974; Старобогатов, Толстикова, 1986). Разумеется, при этом учитывались также и традиционные конхологические признаки. Кроме того, специально для различения близких видов *Theodoxus* нами разработана оригинальная методика использования некоторых пластических признаков их крышечки. Речь идет о сопоставлении ширины конхиолиновой части крышечки, выступающей за край ее известковой части ("конхиолинового пояса"), и ширины собственно известковой части в месте наибольшей ширины крышечки (рис. 1). Эмпирически установлено, что разные виды *Theodoxus* достаточно четко различаются по показателю отношения ШКП : ШИК (ширина конхиолинового пояса крышечки : ширина известковой части крышечки). В практической работе удобно пользоваться не абсолютным значением отношения ШКП : ШИК, а отношением 1 (за единицу принимается ширина конхиолинового пояса) к числу, показывающему во сколько раз ширина известковой части крышечки больше ширины ее конхиолинового пояса. Следует отметить, что предлагаемый показатель у моллюсков одного вида обычно несколько варьирует, но в определенных пределах, и таковые у разных видов, как показывает наш начальный опыт, не перекрываются. Апробация предлагаемой методики в применении к видам других родов неритид (возможно, и других семейств) покажет насколько обсуждаемые признаки крышечки пригодны для видовой (родовой) дифференциации.

### Результаты и обсуждение

Таксономическая структура рода *Theodoxus* невероятно запутана, и состав рода требует тщательного изучения; серьезного внимания требует также номенклатура теодоксусов.

В пределах *Theodoxus* s. l. насчитывают более 10 подродов и множество секций (Wenz, 1938–1944; Коробков, 1955; Treatise..., 1960; Старобогатов, 1970 и др.), в которые разные исследователи группируют подчас весьма различные виды (подвиды). Одной из главных особенностей лунок (равно как и других неритид), оказывающихся предметом серьезных разногласий систематиков, является наличие на их раковинах очень разнообразного, зачастую весьма причудливого рисунка из петлистых, ровных или зигзагообразных (продольных или поперечных) полос, цветных пятен и т. п. Вопрос о таксономическом значении окраски и рисунка на раковинах неритид до сих пор остается предметом дискуссий. Многие исследователи придают указанным особенностям значение хороших ди-

агностических признаков, что приводит к описанию на этой основе множества видов, подвидов, морф и т. п. (Recluz, 1841; Жадин, 1952; Путь, 1972 и др.). Между тем имеются данные о том, что формирование того или иного типа окраски и характер рисунка на поверхности раковин у *Theodoxus* (вероятно, и у близких групп неритид) определяются простым изменением внешних физических условий обитания — температуры, pH, содержания солей в воде (Neumann, 1959 a, 1959 b; Уоддингтон, 1964). Типы рисунка и окраска при этом как бы не альтернативны друг другу, т. е. не абсолютно исключают друг друга, и рисунки из цветных пятен или полос могут проявляться одновременно и накладываться друг на друга (Уоддингтон, 1964). Иными словами, в этом случае мы сталкиваемся (по мнению цитированных авторов) не с существованием в популяции одного вида двух или трех резко различных генотипов, а с разными проявлениями одного генотипа. Такой тип полиморфизма именуют (Шварц, 1980) *фенотипическим полиморфизмом* ("environmental polymorphism" П. Шеппарда — Sheppard, 1959).

К. Уоддингтон (1964) указывает, что полный генетический анализ случаев формирования различных типов окраски у данных моллюсков проведен не был, но известно, что "...у некоторых рас никогда не встречается поперечная окраска, тогда как для других характерна лишь пятнистая окраска." (Уоддингтон, 1964, с. 207). Таким образом, на сегодня, к сожалению, отсутствуют неоспоримые аргументы в пользу одного из обсуждаемых подходов.

Тем не менее, наши наблюдения в природе свидетельствуют о постоянстве основного типа рисунка, но при этом о значительной изменчивости окраски. Например, *Th. fluviatilis* может быть с красным рисунком, а у *Th. pallasii* смену окраски можно наблюдать на одной и той же раковине. Поэтому, основываясь на анализе литературных и наших данных, мы придаем вполне определенный таксономический вес только *характеру* рисунка (осевое или спиральное расположение полос, некоторые другие признаки), тогда как *окраска* (цвет фона, положение краев раковины и т. п.), по нашему мнению, диагностического значения не имеет и может варьировать от популяции к популяции или даже в пределах одной популяции.

В результате наших исследований установлено, что в Украине ныне обитают 5 видов рода *Theodoxus*, из которых один описывается здесь как новый. В восточных районах страны вполне возможны находки еще 2 видов, обитающих в смежных районах России. Таким образом, всего в Азово-Черноморском бассейне на сегодня зарегистрировано 7 видов лунок.

Различение их по раковине достаточно сложно и для практической работы удобнее всего пользоваться компараторным методом (Старобогатов, Толстикова, 1986) и разработанной нами методикой дифференциации на основе сопоставления крышечек. Последнее, правда, невозможно в случаях, когда имеются только пустые раковины. Ниже приведены иллюстрированные описания всех 7 видов и ключ для их определения.

### *Th. fluviatilis* (Linnaeus, 1758) (рис. 4, 1)

Сын.: — *fluviatilis* Linnaeus, 1758: 777 (*Nerita*); Westerlund, 1886: 149 (*Neritina*); — *brauneri* Lindholm, 1908: 217–218 (*Neritina*); — *lacrymans* Lindholm, 1908: 217 (*Neritina brauneri* f.); — *albuguttata* Lindholm, 1908: 217 (*Neritina brauneri* f.); — *pulcherrima* Lindholm, 1908: 217–218 (*Neritina brauneri* f.); Жадин, 1952: 206–207 (*Theodoxus*)

Раковина полуяйцевидная, толстостенная, с 2–3 быстро нарастающими оборотами, разделенными мелким швом. Поверхность раковины гладкая, иногда с неясной спиральной исчерченностью. Окраска от черной до оливковой или бурой. Обычно темные тона преобладают, так что поверхность оказывается покрытой рисунком из крупных светлых пятен по темному фону. Устье полукруг-

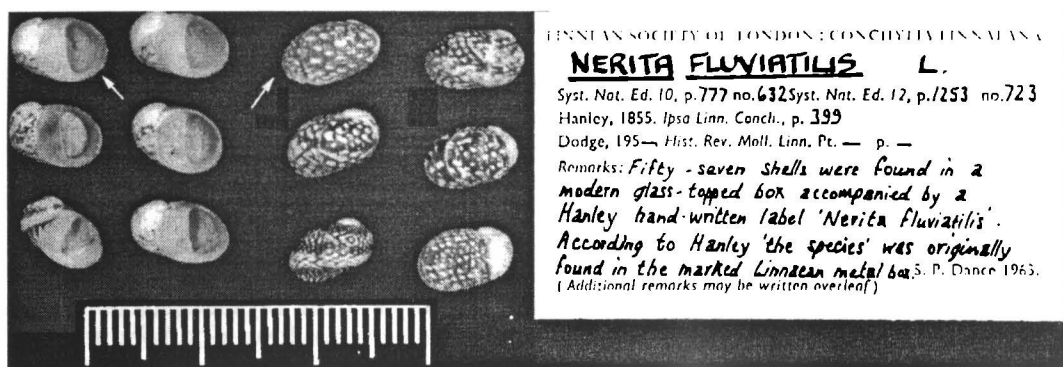


Рис. 2. Раковины синтипов *Nerita fluviatilis* из коллекции К. Линнея.

Fig. 2. Shells of syntypes of *Nerita fluviatilis* from Linnean collection.

лое с выступающим и приподнятым верхним краем. Внутренняя поверхность наружной губы с синеватым оттенком. Ширина конхиолинового пояса крышечки относится к ширине известковой части (в месте наибольшей ширины крышечки) как 1 : 4,5 — 1 : 5.

Высота раковины — до 7 мм, ширина — до 12.

Замечания. В нашем распоряжении имеются фотографии нескольких типовых экземпляров (синтипов) обсуждаемого вида из коллекции К. Линнея, хранящейся в Linnean Society of London (Великобритания) (рис. 2). Их удалось получить благодаря любезному содействию Ms. Kathie M. Way (Collections Manager Division of Invertebrates I, Linnean Society of London).

В Европе, в том числе в Украине, обитают несколько сходных, но несомненно отдельных видов рода *Theodoxus*. Исходя из необходимости точной идентификации Линнеевского вида и, принимая во внимание интересы стабильности номенклатуры, мы выделили среди 6 изображенных на фото синтипов экземпляр, который обозначаем в настоящей работе как лектотип *Nerita fluviatilis*. На фото (рис. 2) данный экземпляр отмечен стрелкой, а на рисунке 3 он изображен отдельно в 3 ракурсах. Все остальные 5 раковин, изображенные на фото, в соответствии со статьей 73 b (II) Международного кодекса зоологической номенклатуры получают статус паралектотипов (МКЗН, 1988). О размерах раковин легко судить по масштабной (миллиметровой) линейке.

Обозначение лектотипа позволяет уверенно идентифицировать один из европейских видов *Theodoxus* как настоящий "*fluviatilis*" в смысле К. Линнея. Это важно поскольку первописание этого вида подходит почти к любому из евро-

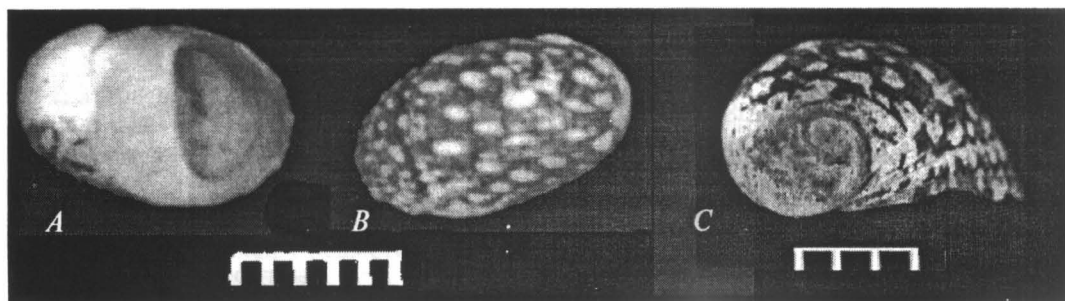


Рис. 3. Раковина лектотипа *Nerita fluviatilis*: А — вид с устья, В — вид с затылка, С — вид сверху.

Fig. 3. Shell of the lectotype of *Nerita fluviatilis*: A — apertural view, B — abapertural view, C — top view.

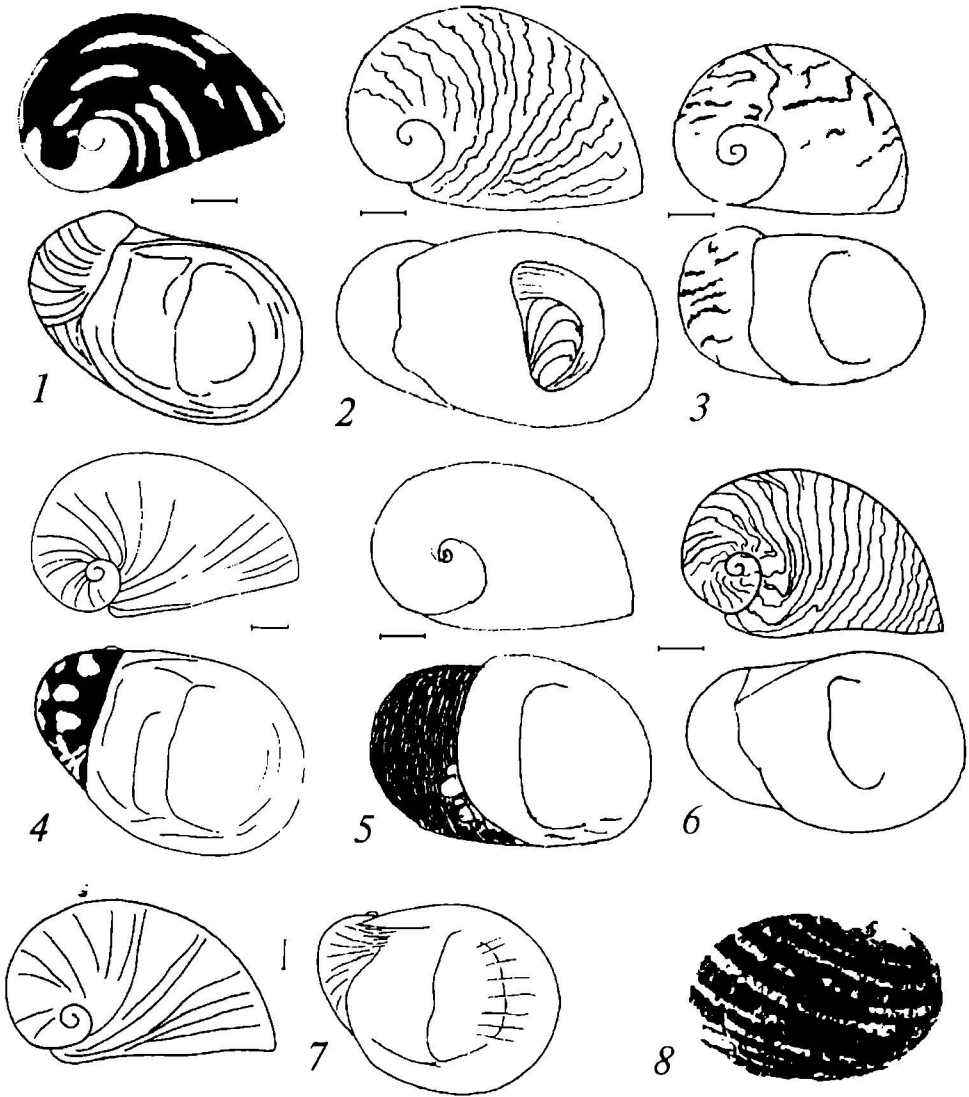


Рис. 4. Моллюски рода *Theodoxus*. 1 — *Th. fluviatilis*, 2 — *Th. danasteri*, 3 — *Th. euxinus*, 4 — *Th. sarmaticus*, 5 — *Th. subthermalis*, 6 — *Th. astrachanicus*, 7 — *Th. velox*, 8 — *Th. dniestrovienensis* (по Путию, 1972).

Fig. 4. Molluscs of the genus *Theodoxus*. 1 — *Th. fluviatilis*, 2 — *Th. danasteri*, 3 — *Th. euxinus*, 4 — *Th. sarmaticus*, 5 — *Th. subthermalis*, 6 — *Th. astrachanicus*, 7 — *Th. velox*, 8 — *Th. dniestrovienensis* (after Put', 1972).

пейских видов лунок: "*Nerita fluviatilis*, n. 632: testa rugosa, labiis edentilis. Habitat in Europa cataractis" (Linnaeus, 1758: 777).

Распространение. Вид, свойственный водоемам Западной Европы и бассейнам рек Балтийского и Черного морей. Ареал вида находится в пределах Европейско-Сибирской подобласти Палеарктики. Широко распространен в реках Днепр, Днестр, Южный Буг, Дунай и их притоках. Довольно часто встречается в лиманах, особенно Днепровско-Бугском, где образует иногда крупные скопления; легко переносит значительное повышение солености воды до 5–7 ‰. Пустые раковины часто попадают в прибрежной части Тендровского, Каркинитского заливов, других участках Причерноморья.

***Th. danasteri*** (Lindholm, 1908) (рис. 4, 2)

Syn.: — *danasteri* Lindholm, 1908: 215–217 (*Neritina danubialis* var.); — *danasteri* auctum (incorrect subsequent spelling).

Раковина почти полушаровидная (иногда полуяйцевидная), слегка вытянутая по ширине, крепкая, светло-желтоватого цвета с темными (обычно коричневыми) поперечными зигзагообразными линиями, которые часто сливаются. Завиток слабо или совсем не возвышающийся, с притупленной верхушкой. Верхний и нижний края устья заметно спрямленные, наружный — широко закругленный. Колумеллярная площадка гладкая, беловатая, занимает около 0,25 ширины раковины. Крышечка желтовато-рогового цвета с красноватой окантовкой. Ширина конхиолинового пояска крышечки относится к ширине известковой части как 1 : 2.

Высота раковины — до 8–9 мм, ширина — до 12.

Замечания. Для дифференциации *Th. danasteri* и *Th. subthermalis*, которые практически неотличимы по геометрии роста, можно использовать следующие признаки. Раковины первого вида имеют на поверхности темные поперечные волнистые линии на желтом фоне, а раковины второго — сплошь черные. Кроме того, обсуждаемые виды резко отличаются по соотношению известковой и конхиолиновой пластинок, образующих крышечку.

Распространение. Бассейны рек северного Причерноморья — Дуная, Днестра, Южного Буга, Днепра. Вид распространен в Северопричерноморской провинции Понто-Каспийской солоноватоводной области.

***Th. euxinus*** (Clessin, 1885) (рис. 4, 3)

Syn.: — *euxina* Clessin, 1885 (*Neritina*); — *fluviatilis* (L.) Grossu, 1956 (*Theodoxus*) (part.)

Раковина полушаровидной формы, с 2–3 сравнительно быстро нарастающими оборотами. Завиток относительно высокий, со ступенчатыми оборотами. Поверхность раковины покрыта отчетливыми линиями нарастания; рисунок из сети коричневых ломаных линий на светлом (сером или желтом) фоне. Устье полукруглое, со слабо выступающим наружным краем. Колумеллярная площадка гладкая, белая, занимает около 0,2 ширины раковины.

Высота раковины — до 6 мм, ширина — до 8.

Распространение. Характерен для пресных и солоноватых вод Западного Причерноморья. Вид распространен в Западночерноморской лиманной провинции Понто-Каспийской солоноватоводной области. Распространение нуждается в уточнении. Нами определен в пробах из Тендровского залива и Днепровско-Бугского лимана.

***Th. sarmaticus*** (Lindholm, 1901) (рис. 4, 4)

Syn.: — *sarmaticus* Lindholm, 1901: 181–182 (*Neritina fluviatilis* var.)

Раковина полушаровидной формы, сравнительно тонкостенная, слегка просвечивающая. Оборотов 2,5–3, разделенных отчетливым швом. Завиток слегка выступающий, ступенчатый, колумеллярная площадка занимает около 0,35 ширины раковины. Поверхность раковины покрыта яркими линиями нарастания; рисунок из светлых пятен на темном (обычно — коричневом) фоне. Устье полукруглое с равномерно закругленным наружным краем.

Высота раковины — до 8 мм, ширина — до 10.

Распространение. Вид обитает в пределах Северопричерноморской провинции Понто-Каспийской солоноватоводной области. Встречается в реках Северного побережья Черного и Азовского морей. В Украине обнаружен пока только в Южном Буге и Днепровско-Бугском лимане.

***Th. subthermalis*** Issel, 1865 (рис. 4, 5)

Сyn.: — *subthermalis* Issel, 1865: 22 (*Theodoxus fluviatilis* var.)

Раковина полуяйцевидная, с 2–2,5 очень быстро нарастающими оборотами. Завиток слабо возвышается, с заостренной верхушкой. Поверхность раковины сплошь черного цвета. Устье овальное, широкое, с широко закругленным наружным краем. Колумеллярная площадка занимает около 0,25 ширины раковины. Ширина конхиолинового пояска крышечки относится к ширине известковой части как 1 : 15.

Высота раковины — 4–5,5 мм, ширина — 7–8.

Распространение. Вид строго приурочен к Таганрогской зоогеографической провинции Понто-Каспийской солоноватоводной области (Старобогатов, 1970). Обитает в реках, ручьях, родниках и проточных озерах восточного побережья Азовского и Черного морей. Возможно обнаружение этого вида в восточной части Украины — в водоемах северного побережья Азовского моря.

***Th. astrachanicus*** Starobogatov in Starobogatov, Filchakov, Antonova et Pirogov, 1994 (рис. 4, б)

Раковина полуяйцевидная, с 2–2,5 оборотами, разделенными довольно глубоким швом. Поверхность оборотов покрыта только тонкими линиями нарастания и зигзагообразным рисунком из черных полос. Первый оборот без рисунка. Последний оборот возле шва приподнят, и линии нарастания здесь выражены резче. Колумеллярная площадка широкая, плавно сходящая на нет в верхней (париетальной) половине и резко оконтуренная в нижней (собственно колумеллярной) части. Ширина устья по наружному контуру почти в 2,5 раза превышает ширину последнего оборота без устья.

Высота раковины — до 7 мм, ширина — до 7,5.

Замечания. По геометрическим характеристикам роста раковинной трубки данный вид почти неотличим от *Th. sarmaticus* и дифференциация их компараторным методом сильно затруднена. Однако по характеру рисунка на раковинах эти виды различаются достаточно четко: у *Th. astrachanicus* — темные поперечные зигзагообразные линии на светлом фоне, тогда как раковины *Th. sarmaticus* покрыты белыми каплевидными пятнами на темном фоне.

Распространение. Бассейн Азовского моря и дельта Волги. Широко распространен в дельте Волги (откуда описан) и в пресноводном взморье. Вид обнаружен пока только в пределах Таганрогской провинции Понто-Каспийской солоноватоводной области. Обитает на плотных грунтах в хорошо аэрированной воде. Расселяется вверх по водохранилищам, в частности, отмечен в Волгоградском водохранилище. Возможно его проникновение в водоемы восточной части Украины.

В наших материалах из низовьев Днепра обнаружена своеобразная конхологическая форма *Theodoxus*, четко обособленная от близких видов комплексом признаков и, что очень важно, при совместном с ними нахождении не образующая переходов (Анистратенко, 1996). По нашему мнению, ее следует считать новым видом.

***Th. velox*** V. Anistratenko sp. n. (рис. 4, 7)

Материал. Голотип и 5 паратипов (раковины с телами и крышечками, проба сухая) из дельты Днепра — Збурьевский лиман, 6.10.1982 (фамилии сборщика нет). Типовая серия хранится в Отделе фауны и систематики беспозвоночных Института зоологии НАН Украины.

Раковина округло-полушаровидной формы, прочная, с 2,0–2,5 стремительно нарастающими оборотами. Ширина 2-го оборота превосходит ширину 1-го (измерять сверху !) в 6–6,5 раза. Шов мелкий, слегка вдавленный. Поверхность раковины покрыта резкими линиями нарастания; рисунок из немногочисленных крупных светлых пятен, удлиненных по направлению роста раковины, иногда поверхность сплошь черная, блестящая. Верхний край устья образует резкое ребрышко, нависающее над колумеллярной площадкой, которая под этим ребрышком плавно переходит в поверхность последнего оборота, тогда как в нижней (собственно колумеллярной) части она резко оконтурена. Ширина конхиолинового пояска крышечки относится к ширине известковой части как 1 : 2,5–1 : 3,0.

Высота раковины (голотип, в миллиметрах) — 6,5; ширина 8,5; ширина устья с колумеллярной площадкой — 7,3; ширина колумеллярной площадки — 2,7.

Название от лат. *velox* — быстрый.

Замечания. Некоторые представители описываемого вида имеют раковину сплошь черного цвета, как у *Th. subthermalis*. Однако есть все основания считать, что раковины *Th. velox* sp. n. бывают сплошь черными, вследствие воздействия локальных условий обитания, тогда как для *Th. subthermalis* — это видовой признак, свойственный всем животным из всего ареала этого вида. Так в пробе, откуда происходит типовый материал *Th. velox* sp. n., имеются более 10 экз. *Th. sarmaticus* с коричнево-черной окраской, сквозь которую с трудом различаются редкие светлые пятна, характерные для этого вида. Кроме того, считать *Th. velox* sp. n. идентичным *Th. subthermalis* не позволяет разобщенность их ареалов, достаточно четкие отличия в геометрии роста раковины и крышечки.

Распространение. Вид известен пока только из типового местонахождения — дельта Днепра, Збурьевский лиман.

**Таблица для определения рецентных видов рода *Theodoxus* Азово-Черноморского бассейна**

**Key to determination of recent species of the genus *Theodoxus* from Azov Sea basin and Black Sea basin**

- 1(4). Наружная поверхность раковины с рисунком из зигзагообразных или волнистых не соединяющихся темных линий на светлом фоне.
- 2(3). Ширина устья с колумеллярной площадкой составляет не менее 0,76 ширины раковины. .... *Th. astrachanicus*
- 3(2). Ширина устья с колумеллярной площадкой составляет не более 0,74 ширины раковины. .... *Th. danasteri*
- 4(1). Наружная поверхность раковины с рисунком в виде сети из линий, иногда сливающихся в спиральные полосы или же раковина одноцветно черная или черная с белыми пятнами (как бы каплями), располагающимися в несколько спиральных рядов.
- 5(6). Рисунок в виде сетки из линий, сгущающихся в спиральные полосы ..... *Th. euxinus*
- 6(5). Рисунок из спиральных рядов белых пятен на черном фоне, или поверхность раковины черная.
- 7(8). Ширина устья с колумеллярной площадкой составляет не более 0,70 ширины раковины. .... *Th. fluviatilis*
- 8(7). Ширина устья с колумеллярной площадкой составляет не менее 0,72 ширины раковины.
- 9(10). Ширина устья с колумеллярной площадкой составляет не менее 0,76 ширины раковины. .... *Th. sarmaticus*
- 10(9). Ширина устья с колумеллярной площадкой составляет не более 0,75 ширины раковины.
- 11(12). Обороты раковины нарастают очень стремительно, так что ширина 2-го оборота превышает ширину 1-го не менее, чем в 7,5 раза ..... *Th. subthermalis*
- 12(11). Обороты раковины нарастают не так быстро — ширина 2-го оборота превышает ширину 1-го не более, чем в 6,5 раза ..... *Th. velox* sp. n.

Кроме отмеченных нами теодоксусов, для устья Дуная различными авторами (Поліщук, 1974 и др.) указывается *Th. danubialis* (C. Pfeiffer, 1828). В наших обширных материалах данный вид ни разу не был обнаружен. Следует отметить,



что настоящий *Th. danubialis* — это вид особой группы, распространение которой ограничено Средним Дунаем. У представителей этой группы имеется тенденция к образованию плеча и уплощению периферии последнего оборота, достигающая крайнего выражения у *Th. stragulatus* (Muhlfeld in C. Pfeiffer, 1828) — он вообще как бы с широким плоским желобком на периферии (отсюда и название). Поэтому многочисленные данные о находках *Th. danubialis* в восточной части Европы и ниже Железных Ворот на Дунае, вероятнее всего, относятся к *Th. danasteri*.

Еще один вид довольно часто отмечается в литературе (Жадин, 1952; Путь, 1972; Поліщук, 1974 и др.) как обитающий в пределах Украины — *Th. transversalis* (C. Pfeiffer, 1828). Очевидно, его ареал также ограничивается бассейном Среднего Дуная, поскольку достоверных находок этого вида в водоемах бывшего СССР пока нет.

Что касается *Th. dniestroviansis* Put', 1972 то принятие строгого решения о статусе этого биномена, к сожалению, пока невозможно. Это связано с тем, что ни один из типовых экземпляров (которые, как указывается в первоописании, хранятся в "...коллекціях Відділу палеозоології Інституту зоології АН УРСР" — (Путь, 1972, с. 82) обнаружить не удалось. Основываясь только на первоописании и изображении данного вида (рис. 4, 8), можно предполагать, что *Th. dniestroviansis* на самом деле является *Th. fluviatilis* с необычным для этого вида рисунком на раковине.

- Анистратенко В. В. Брюхоногие моллюски Черноморского биосферного заповедника // Вестн. зоологии. — 1996. — № 1/2. — С. 9–15.
- Голиков А. Н., Старобогатов Я. И. Класс брюхоногие моллюски *Gastropoda* Cuvier, 1797 // Определитель фауны Черного и Азовского морей. — Киев : Наук. думка, 1972. — Т. 3. — С. 65–166.
- Жадин В. И. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР // Определители по фауне СССР, издаваемые Зоол. ин-том АН СССР. — М.; Л. : Изд-во АН СССР, 1952. — Т. 46. — 376 с.
- Коробков И. А. Справочник и методическое руководство по третичным моллюскам. Брюхоногие. — Л. : Гостоптехиздат, 1955. — 795 с.
- Международный кодекс зоологической номенклатуры. Изд. 3-е. Принят XX Генерал. Ассамб. Международ. союза биол. наук. — Л. : Наука, 1988. — 205 с.
- Поліщук В. В. Гідрофауна пониззя Дунаю в межах України. — К. : Наук. думка, 1974. — 420 с.
- Путь А. Л. До вивчення лункових (*Neritidae*) України // Доп. АН УРСР, 1972. — 1. — С. 78–83.
- Рауп Д., Стэнли С. Основы палеонтологии. — М. : Мир, 1974. — 390 С.
- Старобогатов Я. И. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов Земного шара. — Л. : Наука, 1970. — 372 с.
- Старобогатов Я. И., Толстикова Н. В. Моллюски // Общие закономерности возникновения и развития озер: Методы изучения истории озер (Сер.: История озер СССР) / Под ред. Квасова Д. Д., Давыдовой Н. Н., Румянцева В. А.. — Л. : Наука, 1986. — С. 156–165.
- Уоддингтон К. Морфогенез и генетика. — М. : Мир, 1964. — 259 с.
- Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции. — М. : Наука, 1980. — 278 с.
- Dhora Dh., Welter-Shultes F. W. List of species and atlas of the non-marine molluscs of Albania // Schr. Malakozool. — Cismar, Ostholstein, 1996. — H. 9. — P. 90–197.
- Linnaeus C. Systema Naturae per Regna tria Naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. — Holmia: Laurentii Salvii, 1758. — T. 1. Ed. 10, reformata. — 4 + 824 p.
- Neumann D. Morphologische und experimentelle Untersuchungen über die Variabilität der Farbmuster auf der Schale von *Theodoxus fluviatilis* L. // Z. Morph. Okol. — 1959 a. — 48. — P. 349–411.
- Neumann D. Experimentelle Untersuchungen des Farbmusters der Schale von *Theodoxus fluviatilis* L. // Ver. Dtsch. Zool. Ges. Munster — 1959 b. — P. 152–156.
- Raup D. M. Geometric analysis of shell coiling: general problems // Journ. Paleontol. — 1966. — 40, № 5. — P. 1178–1190.
- Reclus C. A. Description de quelques nouvelles especes de Nerites vivantes [part 3] // Rev. Zool. Soc. Cuvierienne. — 1841. — 4 (11). — P. 337–343.
- Sheppard P. M. Natural selection and heredity. — London : Hutch. Univ. Libr., 1959. — 212 p.
- Treatise on Invertebrate Paleontology P. 1. Mollusca. /Edit. Moore R. C. — Kansas : Univ. press, 1960. — 1351 p.
- Wenz W. Allgemeiner Teil und Prosobranchia // Berlin : Handbuch der Palaozoologie, 1938–1944. — Bd. 6: Gastropoda; T. 1–7. — 1639 S.