

ФАУНА УКРАИНЫ

НАЦИОНАЛЬНАЯ АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНЫ

ИНСТИТУТ ЗООЛОГИИ ИМ. И.И.ШМАЛЬГАУЗЕНА

ФАУНА УКРАИНЫ

В Сорока томах

Редакционная коллегия

В.А.ТОПАЧЕВСКИЙ (председатель), ***А.П.МАРКЕВИЧ***, ***М.А.ВОИНСТВЕНСКИЙ***,
В.Г.ДОЛИН, ***В.Г.ПУЧКОВ***, ***И.Т.СОКУР***, ***Н.Н.ЩЕРБАК***,
В.И.МОНЧЕНКО (секретарь)

КИЕВ НАУКОВА ДУМКА 1994

НАЦИОНАЛЬНАЯ АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНЫ

ИНСТИТУТ ЗООЛОГИИ им. И.И.ШМАЛЬГАУЗЕНА

ФАУНА УКРАИНЫ

Том 29

МОЛЛЮСКИ

Выпуск 1

Книга 2

В.В.АНИСТРАТЕНКО, А.П.СТАДНИЧЕНКО

ЛИТТОРИНООБРАЗНЫЕ, РИССОНОБРАЗНЫЕ

КИЕВ НАУКОВА ДУМКА 1994

УДК 594.32 (262.5 + 262.54)

В монографии рассмотрены таксономия, систематика, филогения более 90 видов и подвидов отрядов Littoriniformes и Rissoiformes. Приведены данные об их экологии и распространении в акватории Черного и Азовского морей. Отмечен ряд видов, новых для фауны Украины, Черного моря; два вида описаны как новые для науки. Приведены таблицы для определения.

Для зоологов, гидробиологов, преподавателей и студентов вузов.

В монографії розглянуто таксономію, систематику, філогенію понад 90 видів та підвидів рядів Littoriniformes та Rissoiformes. Наведено дані щодо їх екології та розповсюдження в акваторії Чорного і Азовського морів. Відмічено ряд видів, нових для фауни України, Чорного моря; два види описано як нові для науки. Подано таблиці для визначення.

Для зоологів, гідробіологів, викладачів та студентів вузів.

*Утверждено к печати ученым советом
Института зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины*

Редакция химико-биологической и геологической литературы.

Редактор В.И. Зубаток

Φ $\frac{1907000000-117}{221-92}$ 279-94

ISBN 5-12-003605-8
ISBN 5-12-00269-2

© В.В. Анистратенко, А.П. Стадниченко, 1994

ПРЕДИСЛОВИЕ

"... большего удивления достойны морские
черепоконные..."

(М.В.Ломоносов "О слоях земных", § 163)

В книге 2-й выпуска 1-го 29-го тома "Фауны Украины" продолжается систематическое описание брюхоногих моллюсков, обитающих в водах Украины. Первая книга данного выпуска (готовится к печати) посвящена низшим представителям брюхоногих моллюсков — отрядам *Patelliformes* (подкласс *Cyclobranchia*), *Pleurotomariiformes* (подкласс *Scutibranchia*) и четырем отрядам подкласса *Pectinibranchia* — *Trochiformes*, *Neritopsiformes*, *Vivipariformes* и *Ceritiiformes*¹

Вторая книга выпуска содержит систематическое описание представителей двух отрядов подкласса гребнежаберных моллюсков *Littoriniformes* и *Rissoiformes*, обитающих в пределах Украины и особенно широко распространенных в морской части акватории и осолоненных приустьевых участках крупных рек бассейна Черного и Азовского морей.

Поскольку плотность поселения популяций этих моллюсков часто весьма значительна, они играют важную (подчас одну из ведущих, как в Азовском море) роль в круговороте вещества и энергии в естественных гидробиоценозах, а также в хозяйственной деятельности человека. Почти все виды, относящиеся к отрядам *Littoriniformes* и *Rissoiformes*, — важная составная часть пищевого рациона ряда видов бентосоядных рыб, птиц и водных млекопитающих. Эти моллюски — хорошие индикаторы степени сапробности водоемов, загрязнения их ядохимикатами, и, кроме того, некоторые виды (*Hydrobiidae*, *Bithyniidae*) участвуют в качестве промежуточных хозяев в жизненных циклах ряда трематод, вызывающих опасные заболевания животных и человека.

Сведения о фауне, экологии, различных сторонах биологии моллюсков названных отрядов накапливаются уже более 150 лет. Имеется даже несколько обобщающих работ по фауне этих гастропод (Милашевич, 1916; Жадин, 1952; Ильина, 1966; Grossu, 1956; Голиков, Старобогатов, 1972). Однако в свете новейших представлений о систематике гастропод, в частности отрядов *Littoriniformes* и *Rissoiformes* (Голиков, Старобогатов, 1989; Анистратенко, 1990, 1991; Anistratenko, Starobogatov, 1992, и др.), возникла необходимость нового, критического пересмотра имеющихся данных прежде всего о видовом составе гастропод, обитающих в Украине, ввиду того, что именно недостаточная разработанность системы, а как следствие — фаунистики, тормозит или резко обедняет многочисленные исследования экологии, биологии и других аспектов жизни моллюсков.

В основу монографии положены результаты многолетних исследований авторов, базирующихся на собственных сборах из всех регионов Украины, в том числе акватории Черного и Азовского морей. Обработаны также сборы коллекции Зоологического института РАН (Санкт-Петербург), содержащие материалы со смежных территорий и акваторий. Учтены также литературные данные по 1991 г. включительно.

В общей части работы рассмотрены (по возможности кратко) особенности морфологии раковины и мягкого тела описываемых моллюсков, некоторые вопросы их распространения, изменчивости, экологии. Описана методика сбора и обработки материала.

В специальной части охарактеризованы все таксоны, входящие в отряды *Littoriniformes* и *Rissoiformes*, представители которых обитают в исследованном регионе. Приведены таблицы для определения всех таксонов рангом ниже отряда. Описания всех видов,

¹ Там же приведены общая характеристика типа моллюсков, класса брюхоногих моллюсков (*Gastropoda*), его подклассов из числа обитающих в пределах Украины, таблицы для их определения, в том числе и отрядов *Littoriniformes* и *Rissoiformes*.

за несколькими специально оговоренными исключениями, сделаны по материалам украинских популяций. В описания включены конхологическая характеристика видов, замечания по их изменчивости, распространению, экологии и биологии. В последнем разделе книги приведен краткий перечень ископаемых видов изученных отрядов.

Монография иллюстрирована оригинальными и заимствованными рисунками (последнее во всех случаях оговорено в подписях к ним).

Книга написана двумя авторами: разделы систематической части, содержащие описания представителей семейств Lithoglyphidae, Bithyniidae и Amnicolidae — А.П.Стадниченко (описания нескольких новых таксонов составлены Г.В.Березкиной и Я.И.Старобогатовым), остальная часть работы — В.В.Анистратенко.

Авторы искренне благодарны Я.И.Старобогатову за ценные советы и консультации, а также признательны коллегам из отдела фауны и систематики беспозвоночных Института зоологии АН Украины за дружеское участие в процессе выполнения работы. Значительную помощь авторам в работе с коллекцией оказала лаборант лаборатории морских исследований ЗИН РАН Л.Л.Ярохнович, при подготовке иллюстраций — студентка Киевского университета О.Ю.Грибенюк, за что авторы приносят им искреннюю благодарность.

СПИСОК ПРИНЯТЫХ СОКРАЩЕНИЙ

Обозначения элементов раковины:

БК — базальный край

В — вершина раковины; ВЗ — высота завитка; ВПО — высота последнего оборота; ВР — высота раковины; ВУ — высота устья

КК — колумеллярный край

ОС — осевая скульптура

ПК — парietальный край

ПЛК — палатальный край; ППО — предпоследний оборот

СС — спиральная скульптура

У — устье

Ш — шов; ШР — ширина раковины; ШУ — ширина устья; ШУбко — ширина устья без колумеллярного отворота; ШУско — ширина устья с колумеллярным отворотом

Другие обозначения:

а — анальное отверстие; ао — аорта

бс — буккальный синус; бт — большой тифлозоль; бкм — буккальная масса

ва — висцеральная артерия; вв — висцеральная вена; вис — висцеральный синус; вкя — вагинальный канал яйцевода; внж — выносящий сосуд нефридиальной железы; вс — выносящий жаберный сосуд; всф — выводной сифон; вцг — висцеральный ганглий

гж — гипобранхальная железа; гз — глаза; гл — глотка; гла — головная артерия; гп — гоноперикардиальный проток; гу — губы; гщ — головное щупальце

дб — дистальная бурса; дж — дистальная (капсульная) железа

жд — желудок; жп — железа Лейбейна; жо — женское половое отверстие; жп — желудочная перегородка; жс — желудочек сердца

за — задняя аорта; зк — задняя кишка; зпд — задняя педальная комиссура

из — инициальный зуб

к — кишечник; кб — кишечная борозда; клм — колумеллярный мускул; км — край мантии; кр — крышечка; крж — краевая железа; кт — ктенидий; кщ — каудальное щупальце

лз — латеральный зуб; лп — левая почка

мап — мантийная полость; мд — морда; мз — маргинальный зуб; мкс — мантийный кровяной синус; мо — мужское половое отверстие; мп — мешок протостиля; мт — малый тифлозоль

нг — нога; нфж — нефридиальная железа

од — одонтофор; ож — оболочная железа; ожа — отверстие железистой части яйцевода; озж — отверстие задней педальной железы; омп — отверстие в мантийную полость; опп — отверстия протоков печени; опч — отверстие почки; опщ — отверстие пищевода; оф — офрадий

п — пенис; п1 — п11 — педальные нервы; па — почечная артерия; пда — педальная артерия; пдг — педальный ганглий; пдк — педальная комиссура; пер — перикардий; пж — проксимальная (белковая) железа; пжз — подошвенная железа; пжн — поперечный желоб ноги; пжн — продольный желоб ноги; плг — плевральный ганглий; плщ — паллиальное щупальце; пнж — пениальная железа; ппк — плевропедальная коннектива; пр — простата; пра — передняя аорта; пс — предсердие; псл — проток слюнной железы; псс — приносящие жаберные сосуды; пч — почка; пщ — пищевод; пщж — пищеварительная железа (печень); пя — паллиальный яйцевод

р — радула; рв — радулярное влагалище; рз — рахидальный зуб; ро — ротовое отверстие; рп — реноперикардиальный проток; рс — радулярный синус; ря — ренальный участок яйцевода

с — семенник; сб — семенная борозда; сбг — субинтестинальный ганглий; сж — слюнная железа; скм — складка мантии; слн — слизистая нить; сма — семенная ампула; смп — стенка мантийной полости; сос — совокупительная сумка (бурса); сп — семяпровод; спг — супраинтестинальный ганглий; слп — сортирующая площадка; спн — сердечный и почечный нерв; спр — семяприемник; спч — сосуды почки; спя — спираль ренального яйцевода; срк — средняя кишка; стц — статист; сц — спиральный цекум (карман)

ф — фекальные шарики

цг — церебральный ганглий; цпв — цефалопедальная вена; цпк — церебропедальная коннектива; цпс — цефалопедальный синус

ч — челюсти

э — эмбрионы в выводковой сумке

я — яичник; як — яйцеклад

При указаниях местонахождений моллюсков "Южный берег Крыма" сокращается — ЮБК.

В описаниях видов раковины высотой до 3 мм условно именуются "мелкие", до 5 мм — "средних размеров", более 6 мм — "довольно крупные".

СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ УКАЗАТЕЛЬ ВИДОВ¹

КЛАСС TROCHIODES GOLIKOV ET STAROBOGATOV, 1989 (=GASTROPODA CUVIER, 1797)

ПОДКЛАСС TROCHIONES GOLIKOV ET STAROBOGATOV, 1989 (=PECTINIBRANCHIA BLAINVILLE, 1814)

НАДОТРЯД CALYPTRAEIFORMII A.FERUSSAC, 1822

ОТРЯД LITTORINIFORMES PCELINTSEV, 1963

ПОДОТРЯД LITTORINOIDEI PCELINTSEV, 1963

СЕМЕЙСТВО MELARAPHIDAE STAROBOGATOV ET SITNIKOVA, 1983

РОД MELARAPHE MENKE, 1828

M.NERITOIDES (LINNE, 1758)

M.INDUTA (WESTERLUND, 1898)

ПОДОТРЯД CYCLOPHOROIDEI STAROBOGATOV ET SITNIKOVA, 1983

НАДСЕМЕЙСТВО ACICULOIDEI GRAY, 1850

СЕМЕЙСТВО ACICULIDAE GRAY, 1850

РОД PLATHYLA MOQUIN — TANDON, 1855

P.POLITA (HARTMANN, 1840)

P.OEDOGYRA (PALADILHE, 1868)

РОД ACICULA HARTMANN, 1821

A. PARCELINEATA (CLESSIN, 1911)

A. JANKOWSKIANA JACKIEWICZ, 1979

ПОДОТРЯД CINGULOPSOIDEI SLAVOSHEVSKAYA, 1983

ИНФРАОТРЯД CAECOINEI STAROBOGATOV ET SITNIKOVA, 1983

СЕМЕЙСТВО CAECIDAE GRAY, 1857

¹ В настоящей работе приняты классификация и номенклатура высших таксонов брюхоногих моллюсков, предложенные А.Н.Голиковым и Я.И.Старобогатовым (1989).

РОД CAECUM FLEMING, 1817
 C.ELEGANS PEREJASLAVTSEVA, 1891
 РОД BROCHINA GRAY, 1857
 B.TENUIS (MILACHEWITCH, 1912)
 СЕМЕЙСТВО LITTORIDINIDAE GRAY, 1857
 РОД THALASSOBIA BOURGUIGNAT IN MABILLE, 1877
 TH. MOITESSIERI (BOURGUIGNAT, 1876)
 TH. RAUSIANA (RADOMAN, 1974)
 TH. COUTAGNEI (BOURGUIGNAT IN COUTAGNE, 1881)
 ОТРЯД RISSOIFORMES SLAVOSHEVSKAYA, 1983
 ПОДОТРЯД TURRITELLOIDEI STAR., ET SITN., 1983
 РОД TURRITELLA LAMARCK, 1799
 T. COMMUNIS RISSO, 1826
 ПОДОТРЯД RISSOIDEI SLAVOSHEVSKAYA, 1983
 НАДСЕМЕЙСТВО RISSOIDEA GRAY, 1847
 СЕМЕЙСТВО ALVANIIDAE GOLIKOV ET STAROBOGATOV, 1972
 РОД ALVANIA RISSO, 1826
 A. CIMEX (LINNE, 1758)
 РОД MASSOTIA BUCQUOY, DAUTZENBERG, DOLLFUS, 1884
 M. LACTEA (MICHAUD, 1832)
 M. TEXTILIS (PHILIPPI, 1844)
 СЕМЕЙСТВО RISSOIDAE GRAY, 1847
 ПОДСЕМЕЙСТВО RISSOINAE GRAY, 1874
 РОД RISSOA DESMAREST, 1814
 ПОДРОД RISSOA S. STR
 R.(RISSOA)SPLENDIDA EICHWALD, 1830
 R.(RISSOA)EUXINICA MILASCHEWITCH, 1909
 ПОДРОД LILACINIA NORDSIECK, 1972
 R.(LILACINIA)RUFILABRUM ALDER, 1815
 R.(LILACINIA)LABIOSA (MONTAGU, 1803)
 R. (LILACINIA)VICINA MILASCHEWITCH, 1909
 ПОДРОД TURBOELLA LEACH, 1847 NON LEACH, 1830 (NOM. NUD.)
 R. (TURBOELLA) PARVA (DA COSTA, 1779)
 ПОДРОД BENZIA NORDSIECK, 1972
 R. (BENZIA) BENZI (ARADAS ET MAGGIORE, 1843)
 ПОДСЕМЕЙСТВО SETINAE ANISTRATENKO ET STAROBOGATOV, 1992
 РОД SETIA H.ADAMS ET A.ADAMS, 1852
 S.PULCHERRIMA (JEFFREYS, 1848)
 СЕМЕЙСТВО HAURAKIIDAE SLAVOSHEVSKAYA, 1975
 ПОДСЕМЕЙСТВО PUSILLININAE ANISTRATENKO ET STAROBOGATOV, 1992
 РОД PUSILLINA MONTEROSATO, 1884
 P. DOLIUM (NYST, 1843)
 P.OBSCURA (PHILIPPI, 1844)
 РОД MUTITURBOELLA NORDSIECK, 1972
 M. INCONSPICUA ALDER, 1844
 M. CORNEA (LOVEN, 1846)
 РОД PONTITURBOELLA SITNIKOVA, STAROBOGATOV ET ANISTRATENKO, 1992
 P. RUFOSTRIGATA (HESSE, 1916)
 ПОДОТРЯД TORNOIDEI STAR. ET SITN., 1983
 НАДСЕМЕЙСТВО TORNOIDEA SACCO, 1896
 СЕМЕЙСТВО TORNIDAE SACCO, 1896
 РОД TORNUS TURTON ET KINGSTON, 1830
 T. SUBCARINATUS (MONTAGU, 1830)
 НАДСЕМЕЙСТВО TRUNCATELLOIDEA GRAY, 1840
 СЕМЕЙСТВО TRUNCATELLIDAE GRAY, 1840
 РОД TRUNCATELLA RISSO, 1826
 T. MINOR MONTEROSATO, 1878

- T. SUBCYLINDRICA (LINNE, 1766)
 T. TRUNCATULA (DRAPARNAUD, 1805)
 T. DESNOYERSII (PAYRAUDEAU, 1826)
- НАДСЕМЕЙСТВО TATEOIDEA THIELE, 1925**
СЕМЕЙСТВО TATEIDAE THIELE, 1925
РОД POTAMOPYRGUS STIMPSON, 1865
 P. JENKINSI (SMITH, 1889)
 P. POLISTCHUKI ANISTRATENKO, 1991
 P. ALEXENKOE ANISTRATENKO SP. N.
- РОД FALNIOWSKIA BERNASCONI, 1990**
 F. NEGLECTISSIMA (FALNIOWSKI ET STEFFEK, 1989)
- СЕМЕЙСТВО TERRESTRIBYTHINELLIDAE SITNIKOVA, STAROBOGATOV ET ANISTRATENKO, 1992**
РОД TERRESTRIBYTHINELLA SITNIKOVA, STAROBOGATOV ET ANISTRATENKO, 1992
 T. BAIDASHNIKOWI SITNIKOVA, STAROBOGATOV ET ANISTRATENKO, 1992
 T. CARPATHICA SITNIKOVA, STAROBOGATOV ET ANISTRATENKO, 1992
- НАДСЕМЕЙСТВО HYDROBIOIDEA TROCHEL, 1857**
СЕМЕЙСТВО HYDROBIIDAE TROCHEL, 1857
РОД HYDROBIA HARTMANN, 1821
 H. ACUTA (DRAPARNAUD, 1805)
 H. PROCERULA PALADILHE, 1869
 H. MABILLI (BOURGUIGNAT, 1876)
 H. ACICULINA (BOURGUIGNAT, 1876)
 H. MACEI PALADILHE, 1867
 H. EURYOMPHALA (BOURGUIGNAT, 1876)
- РОД PSEUDOPALUDINELLA BOURGUIGNAT IN MABILLE, 1877**
 P. LENEUMICRA (BOURGUIGNAT, 1876)
 P. ARENARUM (BOURGUIGNAT, 1876)
 P. MARITIMA (MILASCHEWITCH, 1916)
 P. PALUDINELLIFORMIS (BOURGUIGNAT, 1876)
 P. PONTIEUXINI (RADOMAN, 1973)
 P. CISSANA (RADOMAN, 1973)
 P. CYGNEA ANISTRATENKO, 1992
- РОД CASPIOHYDROBIA STAROBOGATOV, 1970**
 C. EICHWALDIANA (GOLIKOV ET STAROBOGATOV, 1966)
 C. CONVEXA (LOGVINENKO ET STAROBOGATOV IN GOLIKOV ET STAROBOGATOV, 1966)
- СЕМЕЙСТВО PYRGULIDAE BRUSINA, 1881**
ПОДСЕМЕЙСТВО TURRICASPIINAE W.DYBOWSKI ET GROCHMALICKI, 1917
РОД TURRICASPIA W.DYBOWSKI ET GROCHMALICKI, 1917
ПОДРОД T. (CASPIELLA) THIELE, 1928
 T. (CASPIELLA) BOLTOWSKOJI BOLTOWSKOJI (GOLIKOV ET STAROBOGATOV, 1966)
 T. (CASPIELLA) AZOVICA AZOVICA (GOLIKOV ET STAROBOGATOV, 1966)
 T. (CASPIELLA) LIMANICA (GOLIKOV ET STAROBOGATOV, 1966)
 T. (CASPIELLA) CONUS LINDHOLMIANA (GOLIKOV ET STAROBOGATOV, 1966)
 T. (CASPIELLA) DERBENTINA BORYSTHENICA ALEXENKO ET STAROBOGATOV, 1987
- ПОДРОД T. (LAEVICASPIA) W. DYBOWSKI ET GROCHMALICKI, 1917**
 T. (LAEVICASPIA) LINCTA (MILASCHEWITCH, 1908)
 T. (LAEVICASPIA) OSTROUMOWI (GOLIKOV ET STAROBOGATOV, 1966)
 T. (LAEVICASPIA) MILACHEWITCHI (GOLIKOV ET STAROBOGATOV, 1966)
 T. (LAEVICASPIA) GRIGORIEVI ALEXENKO ET STAROBOGATOV, 1987
 T. (LAEVICASPIA) MENEGHINIANA UKRAINICA ALEXENKO ET STAROBOGATOV, 1987
- ПОДРОД T. (CLESSINIOLA) LINDHOLM, 1924**
 T. (CLESSINIOLA) VARIABILIS (EICHWALD, 1838)
 T. (CLESSINIOLA) MARTENSII (CLESSIN ET W. DYBOWSKI, 1888)
 T. (CLESSINIOLA) TRITON (EICHWALD, 1838)
 T. (CLESSINIOLA) BOGENSIS (KUSTER, 1852)
- ПОДРОД T. (OXYPYRGULA) LOGVINENKO ET STAROBOGATOV, 1969**
 T. (OXYPYRGULA) ISMAILENSIS (GOLIKOV ET STAROBOGATOV, 1966)

T. (OXYPYRGULA) CHERSONICA ALEXENKO ET STAROBOGATOV, 1987

РОД CASPIA CLESSIN ET W. DYBOWSKI, 1888:

ПОДРОД C. (CLATHROCASPIA) LINDHOLM, 1929

C. (CLATHROCASPIA) LOGVINENKOI (GOLIKOV ET STAROBOGATOV, 1966)

C. (CLATHROCASPIA) KNIPOWITCHI KNIPOWITCHI MAKAROV, 1938

C. (CLATHROCASPIA) MAKAROV MAKAROV (GOLIKOV ET STAROBOGATOV, 1966)

C. (CLATHROCASPIA) GMELINI STANISLAVI ALEXENKO ET STAROBOGATOV, 1987

СЕМЕЙСТВО BELGRANDIELLIDAE RADOMAN, 1983

РОД PALADILHIOPSIS PAVLOVIČ, 1913

P. CARPATHICA L. SOOŠ, 1940

СЕМЕЙСТВО LITHOGLYPHIDAE MUHLFELDT, 1821

РОД LITHOGLYPHUS HARTMANN, 1821

ПОДРОД LITHOGLYPHUS S. STR.

L. NATICOIDES NATICOIDES (C. PFEIFFER, 1828)

L. N. BEROLINENSIS WESTERLUND, 1886

L. PYRAMIDATUS MÖLLENDORFF, 1873

L. APERTUS (KÜSTER, 1852)

НАДСЕМЕЙСТВО BITHYNIOIDEA GRAY, 1857

СЕМЕЙСТВО BITHYNIIDAE GRAY, 1857

ПОДСЕМЕЙСТВО BITHYNIINAE GRAY, 1857

РОД BITHYNIA LEACH IN ABEL, 1818

ПОДРОД BITHYNIA S. STR.

B. (BITHYNIA) TENTACULATA (LINNE, 1758)

B. (BITHYNIA) PRODUCTA MOQUIN-TANDON, 1855

B. (BITHYNIA) CURTA MOQUIN-TANDON, 1855

ПОДРОД MILLETELONA BERIOZKINA ET STAROBOGATOV SUBGEN. N.

B. (MILLETELONA) DECIPIENS MILLET, 1843

РОД DIGYRCIDUM LOCARD, 1882

D. BOURGUIGNATI (PALADILHE, 1869)

РОД CODIELLA MONTEROSATO, 1884

C. LEACHI (SHEPPARD, 1823)

C. CELTICA (PALADILHE, 1870)

РОД OPISTHORCHOPHORUS BERIOZKINA ET STAROBOGATOV GEN. N.

O. TROSCHLI (PAASCH, 1842)

O. INFLATUS (HANSEN, 1845)

O. BAUDONIANUS (GASSIES, 1867)

O. VALVATOIDES BERIOZKINA ET STAROBOGATOV SP. N.

РОД PARAELONA BERIOZKINA ET STAROBOGATOV GEN. N.

P. MAJEWSKII (FRAUENFELD, 1862)

P. SPHAERICA (BOURGUIGNAT IN LOCARD, 1894)

P. MILACHEVITCHI BERIOZKINA ET STAROBOGATOV SP. N.

P. FAUSSEKI BERIOZKINA ET STAROBOGATOV SP. N.

P. HELLENICA (KOBELT, 1892)

СЕМЕЙСТВО AMNICOLIDAE TRYON, 1866

ПОДСЕМЕЙСТВО AMNICOLINAE TRYON, 1866

РОД MARSTONIOPSIS REGTEREN-ALTENA, 1936

M. STEINI (MARTENS, 1858)

M. SCHOLTZI (SCHMIDT, 1856)

РОД BYTHINELLA MOQUIN-TANDON, 1855

ПОДРОД BYTHINELLA S. STR.

B. (BYTHINELLA) AUSTRIACA (FRAUENFELD, 1856)

B. (BYTHINELLA) HUNGARICA HAZAY, 1881

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

В качестве основного материала для изучения фаунистического состава *Littorini*- и *Rissoiformes* послужили многолетние (1964—1991) сборы авторов во всех областях Украины и вдоль всего Украинского побережья Черного и Азовского морей. Значительную часть изученного материала составляют пробы, переданные в наше распоряжение сотрудниками ИНБЮМа АН Украины (г. Севастополь) — М.И. Киселевой и Е.Б. Маккавеевой, лаборатории гидробиологии АзНИИРХа (г. Ростов-на-Дону) — В.А. Лощинским, лаборатории марикультуры ЮгНИРО (г. Керчь) — П.Н. Зодотаревым, ГНБС (г. Ялта) — Л.А. Куропатовым, Херсонской гидробиостанции — Т.А. Алексенко и ст. науч. сотр. Института зоологии АН Украины В.И. Пинчуком (г. Голая Пристань). Просмотрено также несколько проб из материалов В.Д. Чухчина (ИНБЮМ) и около 10 проб наземных моллюсков, собранных А.А. Байдашниковым (Институт зоологии АН Украины). Несколько проб были любезно переданы в наше распоряжение сотрудником Познанского университета (Республика Польша) Марией Яцкевич. Всем названным лицам авторы выражают искреннюю признательность за предоставленный материал. Обширный материал просмотрен также в коллекции ЗИН РАН (Санкт-Петербург).

Качественные пробы в морской части акватории брались путем погружения в легко-водолазном снаряжении до глубины 8—10 м. Морских и пресноводных моллюсков собирали также сачком и вручную со дна или с растительности. В последнем случае кусты трав и водорослей помещали в полотняные мешочки, а затем отмывали моллюсков через систему сит. Часто пробы отбирались путем зачерпывания грунта на глубине до 1—1,5 м гидробиологическим сачком. Ряд проб взят из прибрежных валов растительности, выброшенной морем. Количественный учет проводился по общепринятой методике площадок (Жадин, 1952).

Материал, полученный из ИНБЮМа и АзНИИРХа, собран драгированием с борта научного судна с глубины до 30—90 м (ИНБЮМ) или до 3—10 м (АзНИИРХ).

Весь материал, за исключением пустых раковин, фиксировался 70 %-ным спиртом.

Камеральное изучение материала начинали с определения родовой (или видовой, если это удавалось сразу и не вызывало сомнений) принадлежности моллюсков¹. При анализе раковин уделялось внимание изучению пластических и меристических признаков для последующего сопоставления цифрового материала и его обработки с применением элементарных статистических приемов. Из пластических признаков важными являются такие слабо связанные с возрастом моллюсков отношения, как отношение высоты раковины к ее ширине ($ВР/ШР$) и обратное ($ШР/ВР$), отношение $ВР$ к высоте последнего оборота (и обратное), а также некоторые другие. Для выяснения угла нарастания завитка, который, по мнению ряда исследователей (Старобогатов, 1969; Логвиненко, Старобогатов, 1971), относительно постоянен для вида, обычно определяют отношения диаметров последующих оборотов к предшествующим. В основу этих расчетов положены представления о росте раковин большинства брюхоногих моллюсков по логарифмической спирали (Thompson, 1942; Raup, 1966) (рис. 1).

В практической работе, однако, с не меньшим успехом (и большим удобством) можно использовать показатели угла нарастания оборотов завитка (= вершущечный, апикальный

¹ В последующем в большинстве случаев проводилось сравнение имеющихся форм с первоописаниями (или надежными последующими описаниями) видов, их изображениями и промерами раковин. В ряде случаев удавалось изучить типовой материал, а в одном (*Potamopyrgus jenkinsi*) — получить фотографию единственного сохранившегося синтипа, хранящегося в Британском музее естественной истории, любезно предоставленную в наше распоряжение Ю.И. Кантором (Москва).

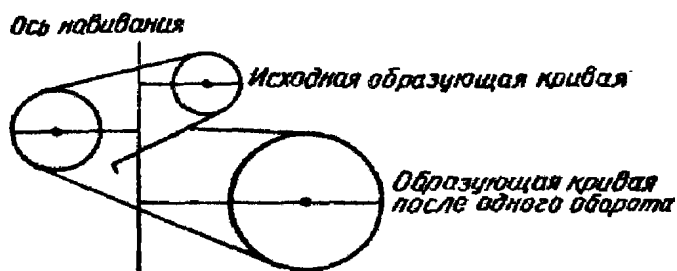


Рис. 1. Основные "параметры" спирального роста раковины брюхоногого моллюска (по Раупу, Стэнли, 1974) Первый "параметр" — форма образующей кривой, т.е. линия пересечения раковинной трубки с плоскостью оси закручивания. Второй "параметр" — скорость расширения оборота (это — отношение любого линейного размера двух образующих кривых, разделенных полным оборотом спирали) Третий "параметр" — смещение образующей кривой от оси закручивания — "шаг от оси" — за полный оборот. Четвертый "параметр" — перенос оборота, т.е. перемещение образующей кривой вдоль оси закручивания — "шаг вдоль оси" — за полный оборот. Пятый, основной параметр, не учтенный Д.Раупом, — диаметр верхнего основания раковинной трубки, предложен Я.И.Старобогатовым (Иззатуллаев, Старобогатов, 1984)

лином на столике стереоскопического микроскопа, снабженного рисовальным аппаратом типа "камера люцида", так, чтобы ее ось располагалась параллельно столику (иными словами — плоскости будущего рисунка) Затем эту раковину или ее привершинную часть зарисовывают, используя рисовальный аппарат, таким образом, чтобы размер рисунка был около 10–15 см. Рисунок следует далее обвести фломастером (любого цвета), тушью или чернилами, с тем чтобы он был хорошо виден сквозь рисовальный аппарат. Далее берут другую раковину, помещают в том же положении на столик микроскопа и, поворачивая ее вокруг оси закручивания, добиваются совмещения одного из оборотов (при том же увеличении) с одним из оборотов на заготовленном ранее рисунке. После этого смотрят, насколько совпали остальные обороты. Несовпадение оборотов или тем более невозможность совмещения хотя бы одного оборота говорит о существенных различиях в геометрии раковин. Это вынуждает делать рисунок отличающейся раковины и сравнивать остальные уже с двумя рисунками и т.д." (Старобогатов, Толстикова, 1986, с. 157–158).

Нужно учитывать, что различия в геометрии раковины далеко не всегда свидетельствуют о принадлежности к разным видам. Об этом можно судить лишь по устойчивым различиям, установленным на достаточном числе экземпляров. Так, у ряда форм с высокой раковинной может сильно варьировать (даже внутри популяции) шаг оборота вдоль оси закручивания. Это легко выявить, если, не двигая раковину после совмещения одного из оборотов, перемещать рисунок вдоль оси, добиваясь последовательного совмещения остальных оборотов.

Литературные данные и наш опыт использования этого метода свидетельствуют, что в различных группах пресноводных и морских гастропод варьирование геометрии раковины сильно разнится. Так, у видов семейства *Alvanidae* шаг вдоль оси практически неизменен, а у *Hydrobia* s. l. этот параметр сильно изменчив. Компараторный метод пригоден также для сравнения фактических раковин с изображением (фото или точным рисунком), приведенным в литературе.

При использовании описанного метода следует помнить о необходимости точного соблюдения масштаба, а также о том, что рисовальный аппарат может давать искажения, которые каждый раз перед работой надо полностью устранять. Кроме того, следует строго следовать правилу — каждую раковину необходимо сравнивать до 3-кратного повторения однозначного результата.

Основой компараторного метода, его феноменологической базой, является давно подмеченное исследователями удивительное постоянство геометрических характеристик раковин

угол), непосредственно полученные (с использованием рисовального аппарата и применением шаблонного "веера" углов) на раковине (или ее рисунке) путем проведения касательных к 2–4 первым оборотам завитка и измерением угла между ними (рис. 2). Данные угловые характеристики, как показывает опыт, позволяют достаточно уверенно различать даже весьма сходные по облику раковины и не только у брюхоногих моллюсков (Анистратенко, 1987)

Помимо традиционного конхологического метода определения видовой принадлежности гастропод широко использовался компараторный метод Я.И.Старобогатова. Техника его использования описана в нескольких статьях (Логвиненко, Старобогатов, 1971; Иззатуллаев, Старобогатов, 1984; Старобогатов, Толстикова, 1986; Shikov, Zatravkin, 1991), из которых предпоследняя содержит самые обстоятельные пояснения, откуда мы заимствуем описание данного метода. "Раковину брюхоногого моллюска устанавливают на пластинке с пласти-

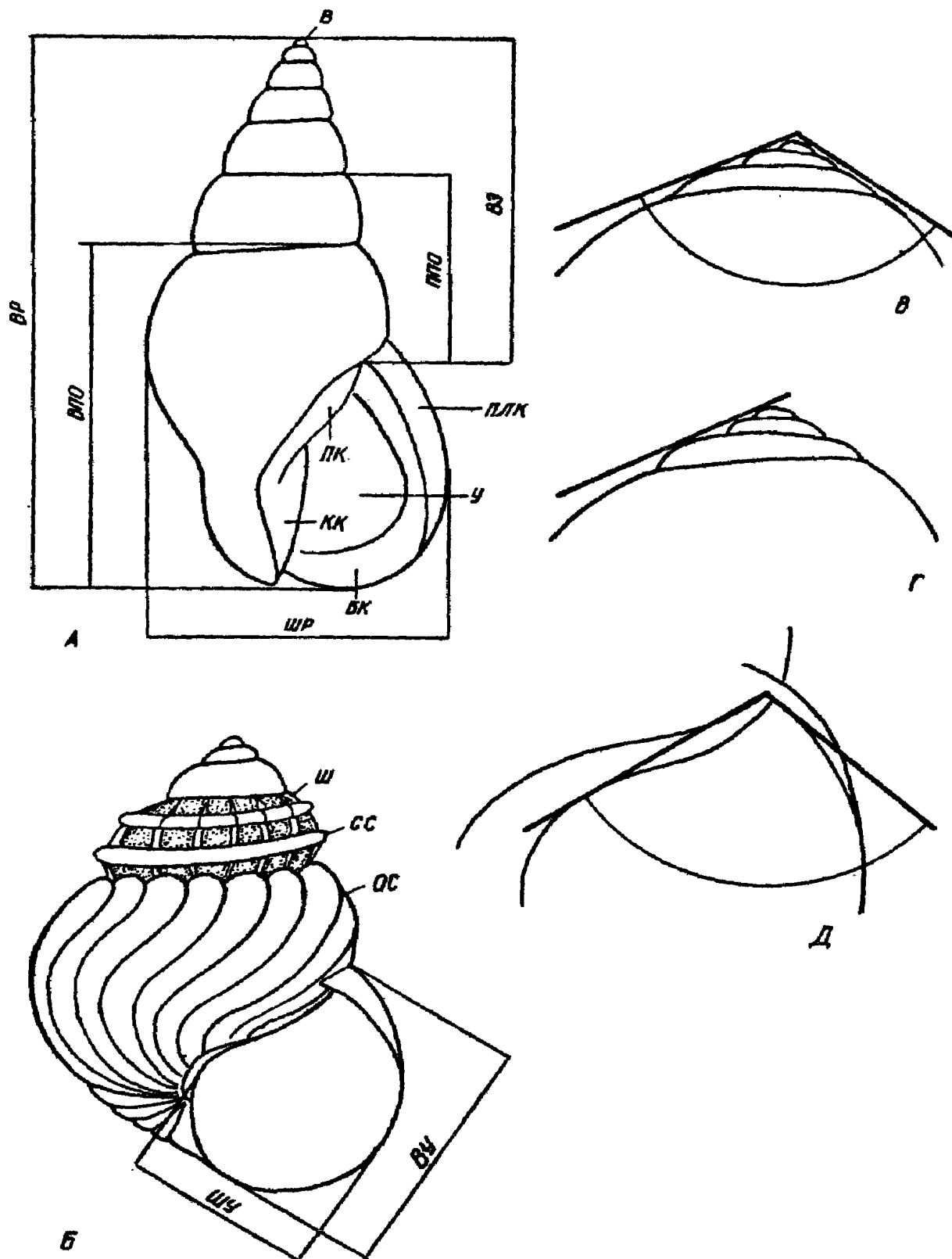


Рис. 2. Турбоспиральная раковина, ее основные элементы (А, Б) и схема их измерения: В — измерение вершечного угла; Г — проведение тангент-линии; Д — измерение парие-то-палатального угла

различных видов гастропод, двустворок и других животных, обладающих экзоскелетом с краевым ростом (Thompson, 1942; Raup, 1966; Рауп, Стенли, 1974) Рост раковины моллюсков можно в принципе описать некоторым (на практике оказалось крайне сложным) математическим уравнением. При этом близкие, но различимые по раковине формы обладают каждая своим характером роста, или, что то же самое, описываются индивидуальными геометрическими характеристиками (по Д.Раупу — "параметрами").

Обычно при изучении раковин гастропод используют не более 7—8 линейных промеров, число оборотов и некоторые соотношения между линейными промерами. Последние,

однако, не применимы для описания спирального (а не линейного !) роста, поскольку в большинстве случаев меняются в ходе роста и только у конических раковин с прямой тангент-линией они остаются относительно постоянными. При компараторном методе измеряются (в точном математическом, а не бытовом смысле, т.е. сравниваются с неким эталоном) сразу несколько десятков промеров, отражающих как форму раковины, так и форму каждого оборота завитка и в неявной форме отражающих угол поворота. Поэтому математически спиральный рост нельзя описать алгебраическим уравнением, составленным на основе линейных промеров. Такое большое число промеров, осуществляемых одновременно, позволяет однозначно судить о Рауповских "параметрах" (их не 4, как считал Д.Рауп, а больше), то есть о законе, описывающем форму и рост данной раковины (см. рис. 1).

Как уже отмечалось, сами по себе различия, обнаруженные компараторным методом, формально дают не больше и не меньше оснований считать различающиеся формы разными видами, чем другие морфологические различия. Другое дело, если оказывается, что формы, различимые компараторным методом, обитают совместно без переходов (а переходы компараторным методом тоже выявляются очень легко — особенно часто они наблюдаются в отношении шага вдоль оси). Тогда можно констатировать наличие хиатуса при совместном обитании, что позволяет относить различаемые формы к разным видам. При отсутствии совместных находжений, как и в любых других аналогичных случаях, приходится руководствоваться величинами различий, выявленными между видами, самостоятельность которых установлена достоверно. В биологической концепции вида главное — обособленность форм, а не масштаб различий между ними (Старобогатов, 1968; 1985). Видимых различий может и не быть (или они очень невелики), а обособленность — иметься (Воронцов, 1988; Анистратенко, Байдашников, 1991). Точность и эффективность компараторного метода хорошо проверены на множестве пресноводных групп гастропод и двустворок. Так, *Lymnaea stagnalis* и *L. fragilis*, практически неразличимые без компараторного метода, дают при скрещивании репродуктивно неполноценных гибридов, да и то в одном только сочетании из двух возможных (Давыдов, Круглов, Старобогатов, 1981).

Вторым этапом видовой идентификации форм, установленных компараторным методом, является номенклатурно-таксономический поиск. Подбор видовых названий и отнесение видов к определенным родам осуществлялись, как правило, с использованием оригинальных работ с первоописаниями или надежными описаниями. Для этого нам пришлось просмотреть большое число работ старых авторов (преимущественно XIX в.), содержащих описания видов, и работы, содержащие данные по анатомии гастропод исследованных групп. Последнее оказалось совершенно необходимым при установлении состава многих семейств и при отыскании в существующей системе места для отдельных видов и родов. Все соответствующие ссылки приведены в разделе "Систематическая часть".

Следует добавить, что в ряде случаев нам приходилось анатомировать моллюсков для изучения и сравнения радулы, устройства половой системы (*Hydrobiidae*) и определения пола в тех ситуациях, когда наличие пар различающихся по раковине форм можно было бы объяснить половым диморфизмом (род *Melagraphe*, семейство *Hydrobiidae*). Препарирование моллюсков производили по общепринятой методике, изложенной в "Большом практикуме по зоологии беспозвоночных" (1985). Изготовление препаратов радулы проводили по методике, разработанной Я.И.Старобогатовым и Т.Я.Ситниковой (1985).

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА МОЛЛЮСКОВ ОТРЯДОВ LITTORINIFORMES И RISSOIFORMES

Общая характеристика брюхоногих моллюсков, в том числе и подкласса *Pectinibranchia*, к которому принадлежат обсуждаемые ниже отряды, достаточно подробно изложена в книге 1 данного выпуска. Учитывая, что имеются фундаментальные монографии, посвященные морфологии и анатомии описываемых здесь групп (например, Fretter, Patil, 1958; Fretter, Graham, 1963; Ponder, 1985), а также работы, где эти данные воспроизводятся и (или) дополняются (Голиков, Старобогатов, 1972; Radoman, 1974; Чухчин, 1976; Славошевская, 1979, и др.), мы намеренно опускаем значительную часть этих сведений. Поэтому излагаемые ниже очерки внешнего и внутреннего строения *Littorinifor-*

mes и Rissoiformes касаются характеристики наиболее важных для систематики образований и тех признаков, которые либо положены в основу определительных таблиц, либо использованы при обсуждении систематического положения тех или иных таксонов. Иными словами, этот раздел в данной работе имеет почти только вспомогательное назначение. Разумеется, нами приведены некоторые сведения общего характера, необходимые для ознакомления с описываемыми группами специалистов по другим группам моллюсков или вовсе не малакологов.

ВНЕШНЕЕ СТРОЕНИЕ

Размеры. По величине раковины моллюски исследованных групп довольно однообразны и сходны — крупных почти нет. Из представителей Littoriniformes и Rissoiformes наибольшими размерами обладают пиргулиды (род *Turricaspiia*) и битинииды (род *Bithynia*) — высота раковины до 10–12 мм, наименьшими — *Setia pulcherrima* и виды семейства *Caecidae* — высота (или длина) до 2 мм. Довольно крупными раковинами обладают также виды рода *Melagrapha* (9–10 мм) и *Rissoa* (5–8 мм), тогда как большинство других видов не превышает в высоту 4–6 мм.

Раковина. Все виды Littoriniformes и Rissoiformes имеют спирально завитую, причем только правозавитую (декстральную) раковину. Некоторые Littoriniformes (семейство *Caecidae*) имеют раковину, спиральная завитость которой хорошо заметна на ее эмбриональных участках, а при дальнейшем росте последняя приобретает вид слабо изогнутой трубки. Заметим, что лишь у *Caecidae* обороты раковины завиты в одной плоскости (плоскостная раковина), у остальных рассматриваемых форм раковина завит в коническую спираль (турбоспиральная раковина) и обороты лежат в разных плоскостях друг над другом.

Слепо замкнутый конец раковины именуется вершиной. Противоположный конец открывается устьем, через которое выдвигаются голова, нога и часть туловища моллюска. Часть раковины над устьем составляет завиток (см. рис. 2)

Форма раковины представителей описываемых отрядов довольно разнообразна — от почти шаровидной (*Setia pulcherrima*) до почти цилиндрической (*Plathyla polita* и др.). При этом превалирования какого-либо (каких-либо) типа (типов) формы раковины в пределах одного или другого отрядов не наблюдается. Основные типы формы раковины представлены на рис. 3.

Обороты раковины могут быть закругленными, вздутыми или в той или иной мере уплощенными. Отделены они друг от друга швом, который может быть прижатым, вдавленным или иметь промежуточный характер (рис. 4).

Ширина оборотов от начального до последнего у разных видов увеличивается неодинаково быстро. Степень равномерности скорости возрастания ширины оборотов в известной мере отражает тангент-линия, т.е. касательная, проведенная к периферии нескольких последовательных оборотов. При равномерном увеличении ширины оборотов она прямая, при неравномерном — выгнутая (если ширина последующих оборотов увеличивается быстрее, чем предыдущих) или вогнутая (при обратном соотношении). Кроме того, как уже отмечалось, определенное систематическое значение имеет угол нарастания завитка, отражающий стройность раковины. Он измеряется как угол между касательными, проведенными к нескольким начальным оборотам. При этом вершина угла располагается либо в точке начала роста раковины — вершине, либо вне ее.

Поверхность оборотов может быть совершенно гладкой, блестящей (*Plathyla*) или тусклой (*Hydrobiidae*), или украшена спиральной (идущей вдоль оборотов), или осевой (идущей поперек оборотов) скульптурой (см. рис. 2, Б). Степень выраженности скульптуры сильно отличается у разных видов. Осевые ребрышки у *Truncatella* резкие, четкие, у ряда видов *Rissoa* выражен слабо. Спиральная скульптура *Tornus subcarinatus* имеет характер грубых килей, а у видов рода *Potamopyrgus* — характер тонких, мягких периостракальных шипиков. Следует отметить исключительный случай осевой скульптуры "навыорот" — мелкие бороздки в виде тонких порезов на поверхности оборотов *Asicula parcellipeata*. При достаточном увеличении на поверхности раковины всех изученных нами видов можно заметить слабые или четкие линии нарастания.

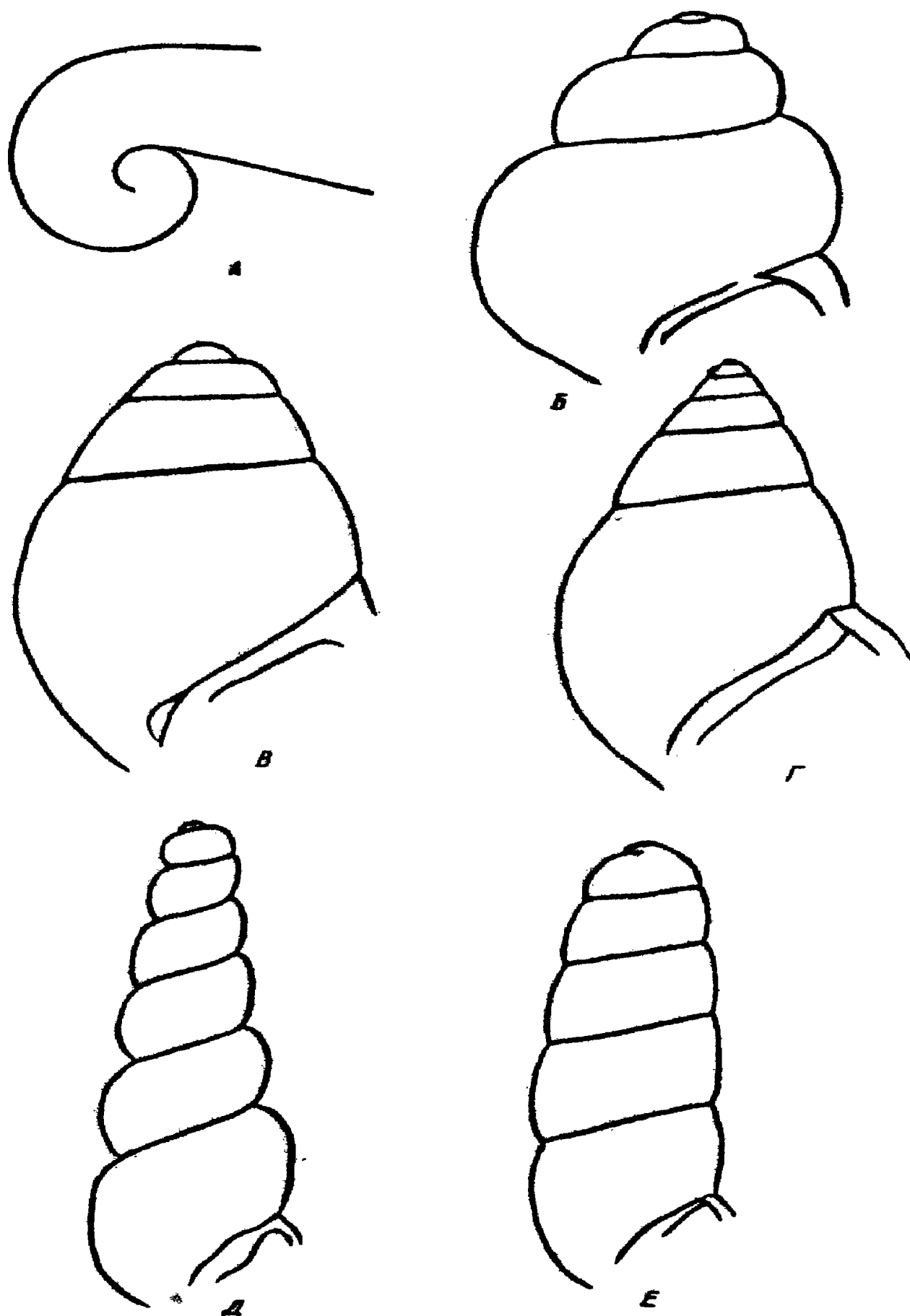


Рис. 3. Основные типы формы раковины Littoriniformes и Rissoiformes:
А – плоскостная (Caecum sp.); **Б** – округло-овальная (Setia pulcherrima); **В** – сердцевидная (Cassia logvinenkoi); **Г** – конусовидная (Turricaspiia sp.); **Д** – башенная (Truncatella sp.); **Е** – цилиндрическая (Acicula parcelineata)

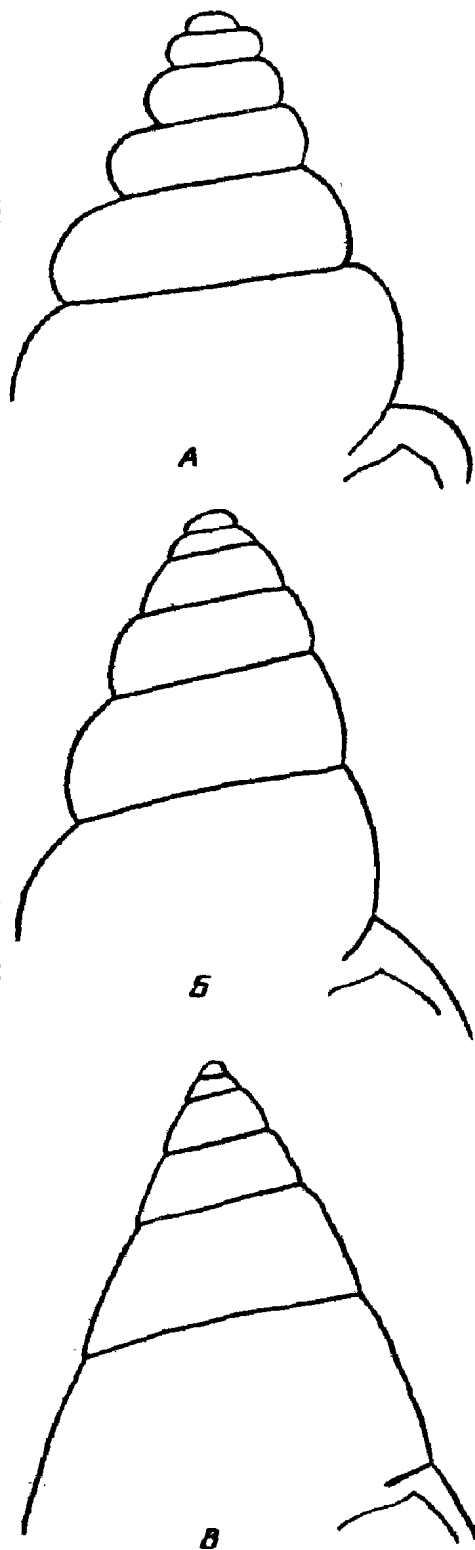
Рис. 4. Основные типы формы оборотов и характера шва:
 А — закругленные, сильно выпуклые обороты, разделенные прижатым швом (*Alvania reticulata*); Б — закругленные, умеренно выпуклые обороты, разделенные вдавленным швом (*Pseudopaludina* sp.); В — уплощенные обороты, разделенные вдавленным швом (*Truncaspira* sp.)

Верхние обороты раковины образуют зародышевую раковину (протоконх). У одних видов протоконх не отличается от последующих оборотов ни формой, ни скульптурой или характером шва, у других эти отличия весьма отчетливы. Так, у *Caecidae* эмбриональная раковина завит в плоскую спираль, а дефинитивная раковина имеет вид изогнутой трубки, один конец которой закрыт перегородкой, сформировавшейся после обламывания начальных частей раковины (деколлации). Деколляция начальной части раковины (как нормальное явление) свойственна также видам рода *Truncatella*, у которых первые 5—7 оборотов нарастают сравнительно быстро и раковина имеет высокобашенчатую форму, затем происходит деколлация (обламывание) начальной части и оставшаяся часть раковины растет почти без расширения поперечного сечения оборотов (раковина приобретает почти цилиндрическую форму). Столь заметные различия начальных и последующих участков раковины в сочетании с их разединением неоднократно приводили к курьезам — описанию отдельных частей раковины одного вида как разных видов или даже родов (см. об этом также в разделе "Индивидуальная изменчивость"). Эмбриональные обороты у видов, имеющих скульптуру, как правило, гладкие (*Alvania*, *Rissoa*, *Truncatella*).

У большинства видов соседние обороты завитка раковины сомкнуты. Только у *Caecidae* обороты (кроме эмбриональных!) развернуты и изредка встречаются уродливые особи, раковинная трубка которых частично или полностью развернута — скаляридные раковины. Стенки оборотов, смыкаясь, образуют столбик (колумеллу). Последний может быть сплошным или иметь внутри более или менее широкий конический канал. Место выхода этого канала на нижней поверхности раковины именуется пупком. Обычно пупок в той или иной мере бывает прикрыт отворотом колумеллярного края устья, т.е. края, примыкающего к столбику. Край устья, образованный стенкой предпоследнего оборота, называют париетальным; внешний край — палатальным; нижний — базальным (см. рис. 2, Б). Край устья могут быть утолщенными, образуя губу. Как правило, она формируется на палатальном крае устья (*Platylia polita*, *P. oedogyna*, некоторые *Rissoa*). У ряда форм (*Lithoglyphidae*) губа расположена на париетальном крае устья.

Форма устья у *Littoriniformes* и *Rissoiformes* в общем довольно однообразна и, за некоторыми исключениями, близка к овальной, удлинненно-овальной, каплевидной или грушевидной и их сочетаниям или вариациям. Совершенно круглое устье только у *Caecum elegans* и *Brochina tenuis*, почти круглое — у *Setia pulcherrima*. У всех описываемых видов край устья простой, цельный, не имеющий сифональных выростов.

У моллюсков описываемых отрядов раковина слоистая. Верхний наружный слой — периостракум — конхиолиновый, по своим свойствам он близок к хитиновому покрову других беспозвоночных. Вещество периостракума вырабатывается паллиальной складкой края мантии. Окраска и рисунок на поверхности раковины определяются в основном окраской и рисунком периостракума.



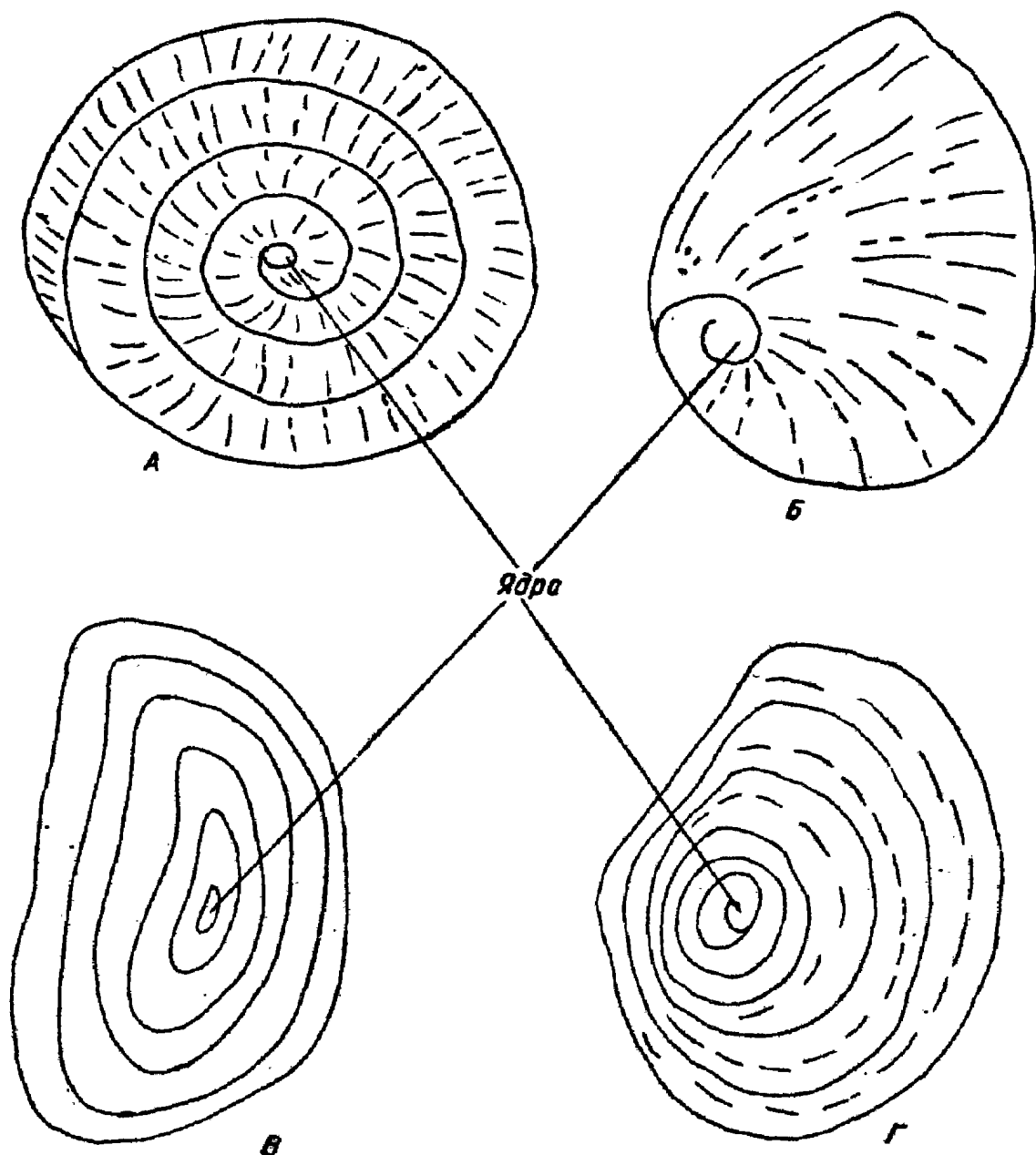


Рис. 5. Основные типы крышечки и положения ее ядра:
 А – многоспиральная; Б – малоспиральная; В – концентрическая; Г – концентрическая со спиральным ядром

У моллюсков обсуждаемых групп окраска обычно маловыразительная (светло-коричневая или серая), изредка с контрастными бурыми пятнами (*Setia pulcherrima*) или полосками (*Mutiturbocella*). У некоторых видов периостракум белый (*Caspiohydrobia*) или бесцветный (*Turricaspia*). Под периостракумом расположен самый мощный, ответственный за прочность раковины, известковый (фарфоровый) слой – остракум, состоящий из перекрещенных пластинок и волокон углекислого кальция (кальцита и арагонита). Последний у пресноводных форм составляет главную часть фарфорового слоя. Этот слой раковины выделяется утолщенным краем мантии. За счет известкового слоя образуется скульптура поверхности раковины. Кроме этих слоев у некоторых видов (*Melagraphe neritoides* из Littoriniiformes и *Alvania reticulata* из Rissoiiformes) формируется тонкий внутренний перламутровый слой раковины (гипостракум), состоящий из параллельных пластинок углекислого кальция (в основном арагонита), который выделяется не краем мантии, а клетками всей ее поверхности. Однако перламутровый слой у них развит слабо, малозаметный, тонкий и не играет сколько-нибудь заметной функциональной роли в структуре раковины.

Крышечка. У всех представителей Littoriniiformes и Rissoiiformes фауны Украины имеется крышечка. Она представляет собой конхиолиновое (у подавляющего большинства видов) или обызвествленное (у Bithyniidae) образование эпителия дорсальной части ноги, где имеется оперкулярная (крышечковая) железа. Кроме нее в образовании крышечки при-

нимают участие клетки эпителия соседних участков ноги. Основу крышечки составляет ее ядро, представляющее собой эмбриональную крышечку. Вокруг ядра происходит нарастание вещества крышечки, что сопровождается образованием спиральных или концентрических линий роста. Положение ядра крышечки может быть различным — центральным или внецентральным. Форма крышечки, соответственно форме устья, может быть округлой, овальной и т.п. (рис. 5) Крышечка может быть плоской (*Hydrobia*), выпуклой (*Brochina tenuis*) или вогнутой (*Caecum elegans*) У некоторых риссоидобразных (семейство *Tateidae*) крышечка имеет изнутри отросток, обычно более или менее редуцированный, или пластинку.

Понятно, что форма, размеры, толщина, скульптурированность и другие черты строения раковины, являющейся внешним скелетом моллюсков, в полной мере зависят от морфофизиологических особенностей их мягкого тела.

ВНУТРЕННЕЕ СТРОЕНИЕ

Внешний вид тела и его членение. Тело моллюсков *Littoriniformes* и *Rissoiformes*, как и у других брюхоногих моллюсков, состоит из головы, ноги и внутренностного (висцерального) мешка. Асимметричный внутренностный мешок всегда находится внутри раковины и свернут в спираль в соответствии с оборотами раковины (рис. 6). Голова и нога у живых моллюсков выставлены наружу и имеют двустороннюю симметрию. Голова, нога, край мантии часто пигментированы темными точками или пятнами и обычно выглядят более темными, чем остальное тело.

Голова широкая, короткая или удлинённая, с суженной мордой, несет пару более или менее длинных щупалец, у основания которых с внешней стороны находятся глаза. Спереди, с вентральной стороны на голове расположено ротовое отверстие (рис. 7)

Нога у *Littoriniformes* и *Rissoiformes* довольно толстая, мускулистая, как правило расширенная и притупленная спереди, суженная и заостренная сзади. Нижняя поверхность ее образует плоскую подошву. Сквозь покровы подошвы просвечивают pedalные железы: треугольная краевая — на переднем конце и крупная двухлопастная подошвенная — посередине (см. рис. 7) Обе железы образованы субэпителиальными клетками, изливающими секрет в соответствующие желоба. Клетки краевой железы открываются в поперечный желоб, пересекающий передний конец ноги, а подошвенной — в продольный желоб, проходящий вдоль середины подошвы (Славошевская, 1979). У мелких *Rissooidea* в толще ноги имеется еще задняя pedalная железа (Fretter, Graham, 1963), образованная по типу сложной трубчатой железы с разветвленным протоком. При движении моллюска по субстрату нога, сокращаясь, заметно изменяет форму. Во время ползания по подошве ноги в направлении от заднего конца к переднему пробегают волны мышечных сокращений, которые лучше заметны у краев ноги. Кроме движения по субстрату эти животные способны передвигаться по нижней поверхности пленки поверхностного натяжения воды. Этому благоприятствует как незначительная масса моллюсков, так и слизь, покрывающая поверхность подошвы. У видов семейства *Melagraphidae* слизь, выделяемая подошвой, используется не столько для облегчения скольжения при движении по субстрату, сколько для прикрепления к нему неподвижного моллюска посредством подсохшей на воздухе слизи (приклеивания).

Дорсальная сторона ноги несет крышечку и 1—7 каудальных (хвостовых) щупалец, которые у ряда форм отсутствуют.

В верхней части ноги, помимо собственных мышц, имеется большое число волокон колумеллярного мускула, соединяющего ногу со столбиком раковины. При сокращении этого мускула тело моллюска с изрядной силой втягивается внутрь раковины.

Последний оборот туловища окружен плотной кожистой, утолщенной по краю складкой — мантией, прикрывающей мантийную полость. Край мантии иногда несет (у многих *Rissooidea*) переднее (левое) и (или) заднее (правое) паллиальное щупальце (см. рис. 7).

Мантийная полость. Мантийный комплекс органов (рис. 8) состоит из ктенидия (жабры), осфрадия (органа химического чувства), гипобранхиальной железы, прямой кишки с анальным отверстием, отверстия почки и дистальных участков половой системы. Ктенидий у представителей обоих отрядов непарный — левый, представляет собой орган дыхания, расположенный на крыше мантийной полости. Состоит из тонкой оси и ряда много-

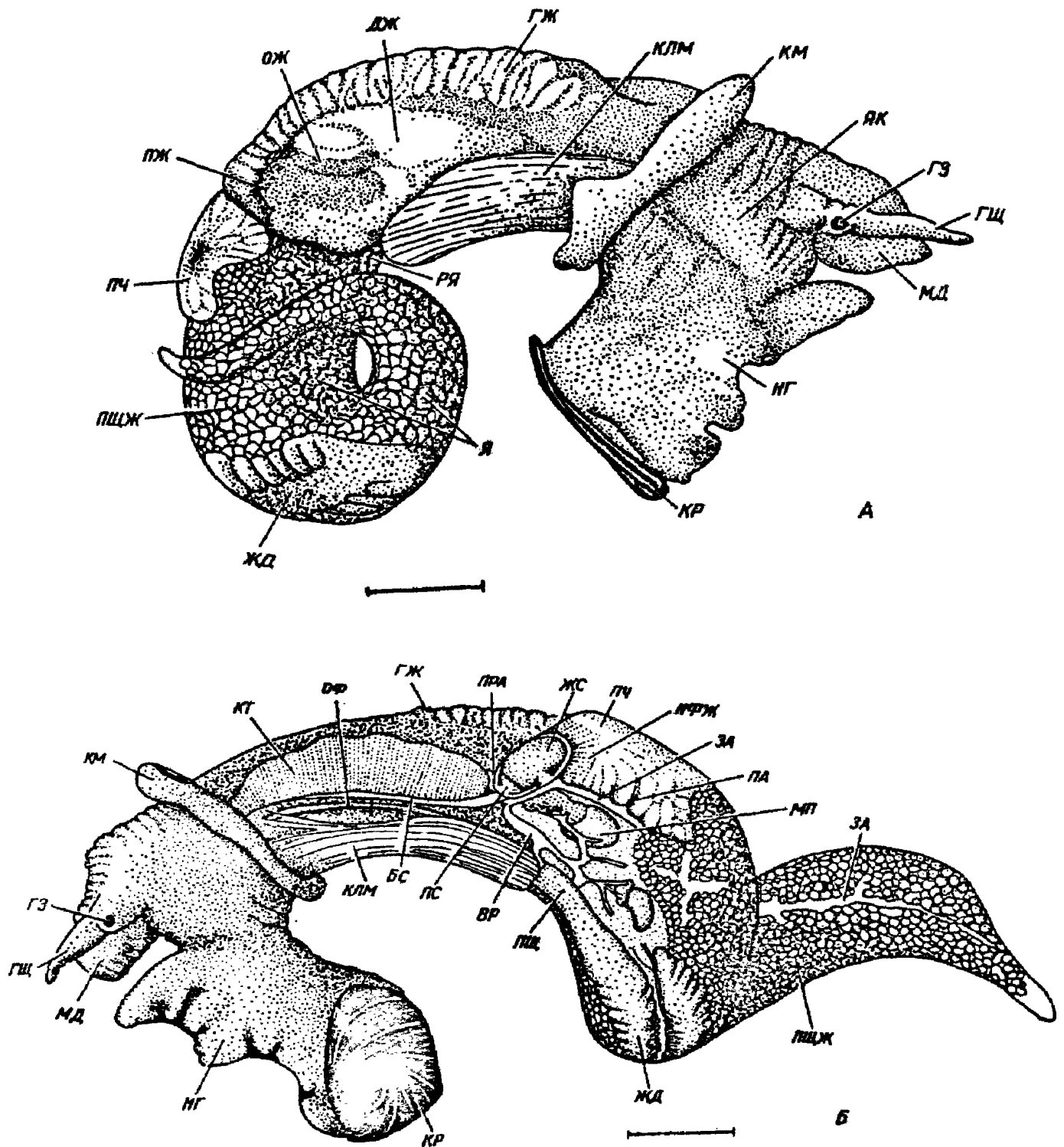


Рис. 6. Внешнее строение мягкого тела *Littorina littorea* (L.):
 А — моллюск, вынутый из раковины (вид справа); Б — вид слева (по Fretter, Graham, 1963).
 Линейка — 3 мм

численных (50–60 у *Littorina littorea*) параллельных жаберных листочков, направленных в одну сторону от оси — гребенчатая жабра. Под ктенидием, на стенке мантийной полости располагается продолговатый, узкий осфрадий, являющийся обонятельным органом и служащий для определения химических свойств воды, которая поступает в мантийную полость. Он состоит из двух рядов более коротких, чем у ктенидия, лепестков, расположенных по обе стороны тонкой оси.

Самый крупный орган мантийной полости — гипобранхиальная (слизистая) железа — занимает весь ее потолок от ктенидия до задней кишки. Железа состоит из высоких поперечных складок мантийного эпителия, расположенных перпендикулярно к стенке мантии. В состав железы входят мышечные железистые клетки и клетки, снабженные ресничками.

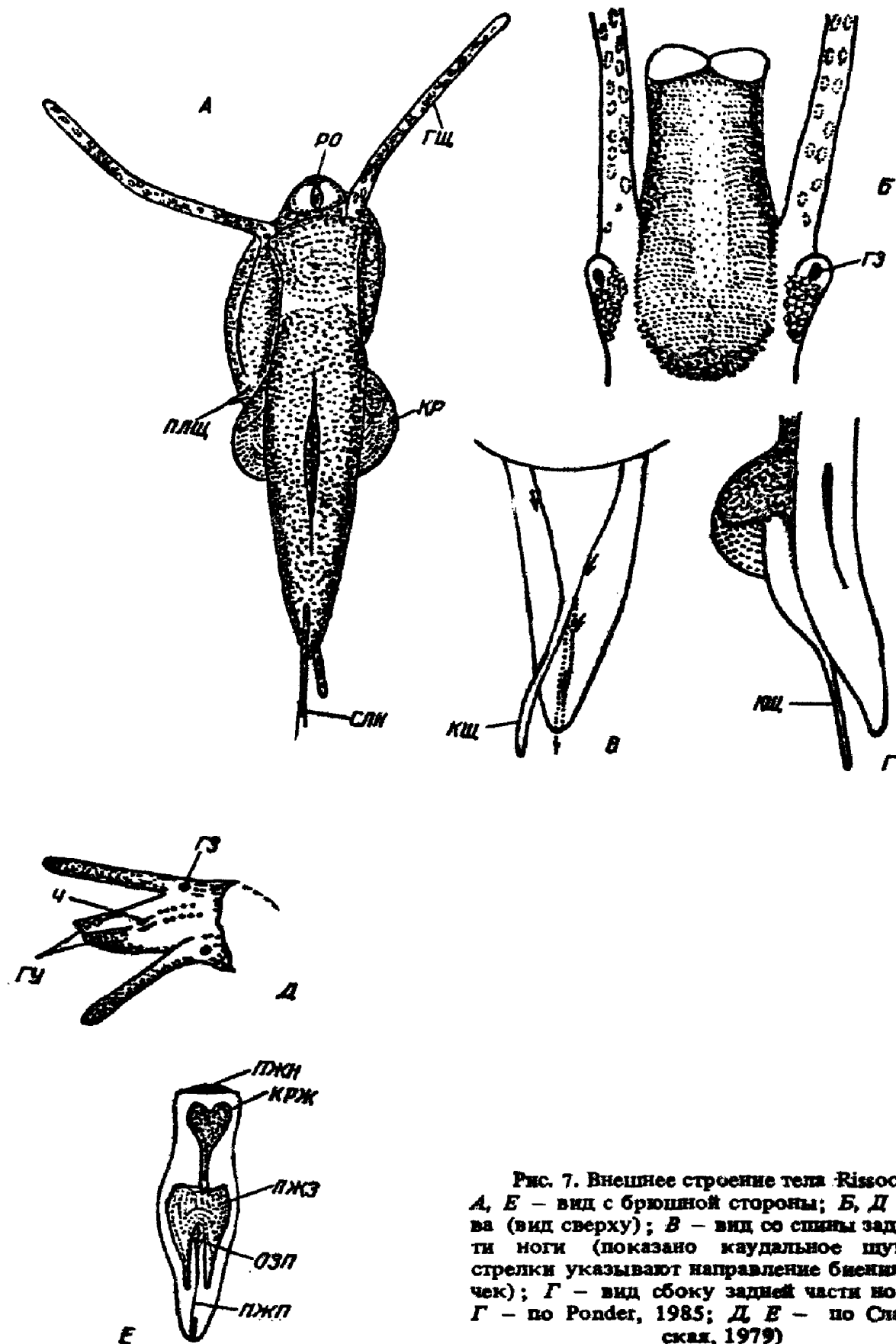


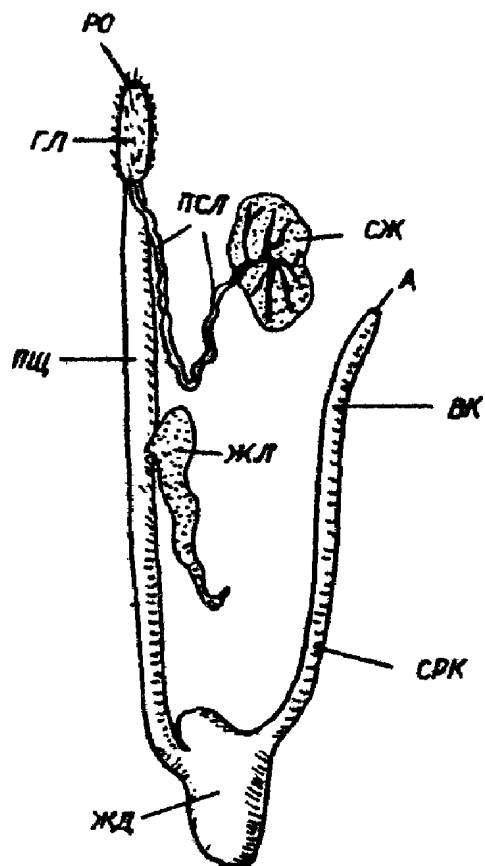
Рис. 7. Внешнее строение тела Rissoidae: А, Е — вид с брюшной стороны; Б, Д — голова (вид сверху); В — вид со спины задней части ноги (показано каудальное шупальце; стрелки указывают направление биения ресничек); Г — вид сбоку задней части ноги (А — Г — по Ponder, 1985; Д, Е — по Славощевская, 1979)

Принято считать, что слизистый секрет гипобранхиальной железы и реснитчатые клетки выполняют очистительную функцию, склеивая и удаляя из мантийной полости частицы, поступающие туда с током воды.

Вода в мантийной полости циркулирует слева направо. Поступая в мантийную полость, она омывает жабру, осфрадий и гипобранхиальную железу. Здесь происходит газообмен в жабре, очищение воды от посторонних частиц, оценка химического состава воды. Поскольку в мантийную полость открывается анальное отверстие и отверстие почки, вода, покидаю-

Рис. 9. Схема устройства пищеварительной системы гребнежаберных моллюсков; одна слюнная железа с протоком и печень не изображены (по Иванов и др., 1985, с изменениями)

бой склеропротеиновую ленту — радулярную мембрану, на которой расположены соскребающие пищу пластинки — зубы. Каждый зуб состоит из основания и режущего отгиба. Зубы радулы располагаются на базальной мембране продольными и поперечными, как правило симметричными рядами. Каждый поперечный ряд у *Littoriniformes* и *Rissoiformes* включает 7 зубов. В середине каждого ряда лежит рахидальный зуб, по бокам от него находится по одному латеральному (у некоторых форм — инициальному) зубу, кнаружи от которых располагается пара маргинальных зубов (рис. 12). Представители *Littoriniformes* и *Rissoiformes* обладают радулой артроглоссного типа (Старобогатов, 1990). Когда моллюск соскребаёт радулой пищу, язык немного выдвигается наружу через ротовое отверстие. Мускулатура радулярного аппарата довольно сложна. Она состоит из серии протракторов глотки, одонтофора и собственно радулы, а также ретракторов одонтофора и радулы. Ретракторы, в свою очередь, могут быть разделены на дорсальные, лежащие сверху одонтофора, и вентральные, лежащие под ним. При соскребывании радулой пищевой массы происходят движения как всего одонтофора вместе с радулой, так и самой радулы относительно одонтофора. В последнем случае движение выглядит как скольжение радулы назад и вперед по поддерживающим ее хрящам. Это оказывается возможным, поскольку кроме мускулатуры всего одонтофора имеются ретракторы и протракторы, прикрепленные непосредственно к радуле идвигающие ее назад и вперед.



Длина радулы и число поперечных рядов зубных пластинок в основном определяются размерами и возрастом моллюска и не являются специфическими признаками. Напротив, форма зубов радулы, число и характер зубчиков на их режущем отгиба имеют большое систематическое значение и, как правило, специфичны по меньшей мере для родов. Виды одного рода обычно крайне незначительно отличаются по этим признакам.

В нижний отдел глотки тонкими протоками открываются слюнные железы; их секрет служит главным образом для смазывания и смачивания пищи, но содержит также протеазу и протеолитические ферменты.

Несколько позади нервного кольца через узкий проток в пищевод открывается (если имеется) пищеводная железа Лейблейна, она тянется вдоль пищевода назад или образует небольшой овальный придаток. Секрет данной железы содержит ферменты, способствующие перевариванию пищи.

Пищевод является самым длинным отделом пищеварительного тракта и имеет вид цилиндрической тонкостенной трубки эктодермального происхождения.

Желудок представляет собой небольшое мешковидное, довольно сложно устроенное образование, в которое в средней части вентрально открывается пищевод. Одной стороной желудок прилегает к печени, а другой — к стенке тела, поэтому заметен снаружи через тонкие покровы. К стенкам тела он прикрепляется короткими мускульными тяжами. Схема внутреннего строения желудка переднежаберных моллюсков представлена на рис. 13. На части желудка, обращенной к печени, имеются два отверстия, которыми открываются в желудок печеночные протоки. Жидкость желудка слабокислая, содержит вещества, воздействующие на протеины и продукты их распада. Главным органом всасывания переваренной пищи является печень — гигантская железа коричнево-зеленоватого цвета — самое крупное образование в теле моллюсков. Эта железа двулопастная, из резко неравных по величине долей; каждой лопасти соответствует проток. Печень состоит из многочисленных тонких ветвящихся железистых трубочек и простирается от перикардия до верхушки внутреннего мешка и на спинной стороне частично прикрыта половой железой.

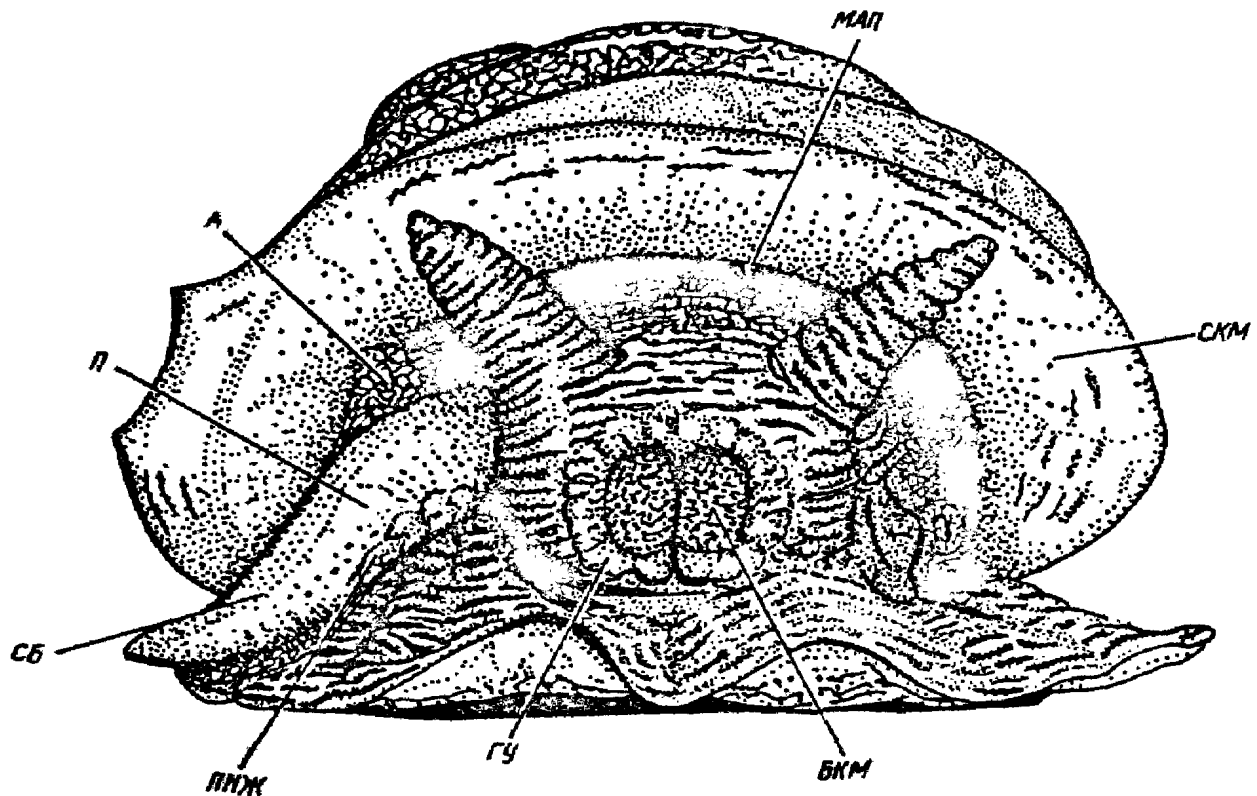


Рис. 10. *Littorina littorea* (L.). Самец, вынутый из раковины. Вид спереди, ротовое отверстие полуоткрыто (по Fretter, Graham, 1963). Линейка – 4 мм.

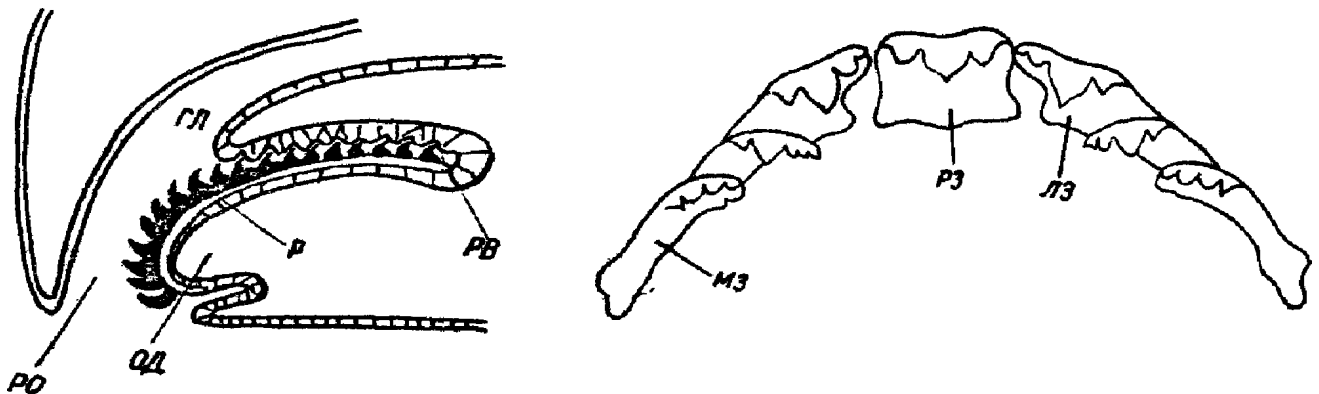


Рис. 11. Схема расположения радулярного аппарата в глоточной полости (по Иванов, 1990, с изменениями)

Рис. 12. Один поперечный ряд радулы *Littorina littorea* (L.)

От желудка отходит тонкая (или средняя) кишка, она образует плавный изгиб и, постепенно расширяясь, переходит в прямую (или заднюю) кишку, проходящую по правой стороне мантийной полости и открывающуюся анальным отверстием в виде конического выступа, свободно выдающегося в мантийную полость (см. рис. 8)

Питание. Основным пищедобывающим органом брюхоногих моллюсков является радулярный аппарат. Перегнутая по переднему краю одонтофора радула совершает движения вниз (вентрально) и вверх (дорсально). Соскребающее пищу движение именно второе, поскольку радула всегда расположена в вентральной части глотки, а пищевод начинается дорсально от нее. Под действием протракторов одонтофор выдвигается вперед, передний переогнутый участок радулы распрямляется и прижимается к субстрату. При обратном втягивании под действием ретракторов зубы перемещаются по субстрату режущим краем вперед и убираются обратно в глотку; радула при этом складывается. Описанные движения радулы позволяют не только срезать или сметать пищевые частицы с субстрата, но и переводить их в полость глотки. Так выглядит схема работы обычных глоток всех описываемых *Littoriniformes* и *Rissoiformes*. При этом оказывается несущественным, что одни фор-

мы питаются бактериальным налетом на субстрате, другие — мягкими тканями водных макрофитов, третьи — детритом или даже являются фильтраторами, использующими для улавливания пищевых частиц собственную слизь и т.д. Другое дело — форма, величина, количество и характер зубчиков на режущей поверхности зубов радулы. Эти признаки формируются, как правило, в соответствии с характером пищевых объектов и способом их улавливания и перевода в пищеварительный тракт.

Кровеносная система. У представителей *Littoriniformes* и *Rissoiformes* система кровоснабжения незамкнутая, лакунарного типа. Сердце расположено слева и позади ктенидия, примыкает к задней левой стенке мантии и окружено перикардием — остатком вторичной полости тела (целома). Сердце состоит из тонкостенного предсердия и более толстостенного желудочка; они сообщаются между собой широким атриовентрикулярным отверстием. От желудочка отходит широкая короткая аорта, почти сразу разветвляющаяся на крупные сосуды (переднюю, заднюю и висцеральную артерии), несущие кровь к голове, ноге, мантии, пищеводу и другим внутренним органам (рис. 14). Артерии разделяются на более мелкие сосуды, из которых кровь (точнее гемолимфа) изливается в мелкие артериальные лакуны. Затем насыщенная углекислотой кровь поступает в более крупные венозные лакуны и синусы, откуда венозная кровь, пройдя через почечную систему синусов (где освобождается от продуктов метаболизма), поступает в вены гипобранхиальной железы, затем проникает в жаберную артерию и, обогатившись кислородом, через жаберную вену изливается в предсердие.

Нервная система и органы чувств. Нервная система разбросанно-узлового типа, стрептонеуральная. У *Littoriniformes* и *Rissoiformes* характеризуется большой концентрацией и состоит из ганглиозного кольца, расположенного вокруг пищевода в передней части тела и многочисленных отходящих от него нервов. Окологлоточное кольцо образовано церебральными, плевральными и pedalными ганглиями. С внутренностным мешком связаны париетальные ганглии (из них лежащий над кишечником называется супраинтестинальным, а под кишечником — субинтестинальным) и висцеральные ганглии (1 или 2), занимающие самое заднее положение. Плевро-париетальные коннективы перекрещенные (рис. 15). Церебральные ганглии располагаются по бокам и несколько сверху пищевода. Они иннервируют щупальца, глаза,статоцисты и собственно голову. Pedальные ганглии располагаются под пищеводом впереди церебральных и занимают самое переднее положение в окологлоточном кольце (рис. 16). Они иннервируют ногу, а у самцов, кроме того, копулятивный аппарат. Плевральные ганглии, расположенные несколько латерально от церебральных, иннервируют мантию, колумеллярный мускул и стенки полости тела. Париетальные ганглии иннервируют мантию, жабру, осфрадий, гипобранхиальную железу. Наконец, висцеральные ганглии, лежащие позади стенки мантийной полости, иннервируют печень, гонаду, половые протоки, почку, желудок, кишечник, сердце, перикардий и выносящий жаберный сосуд.

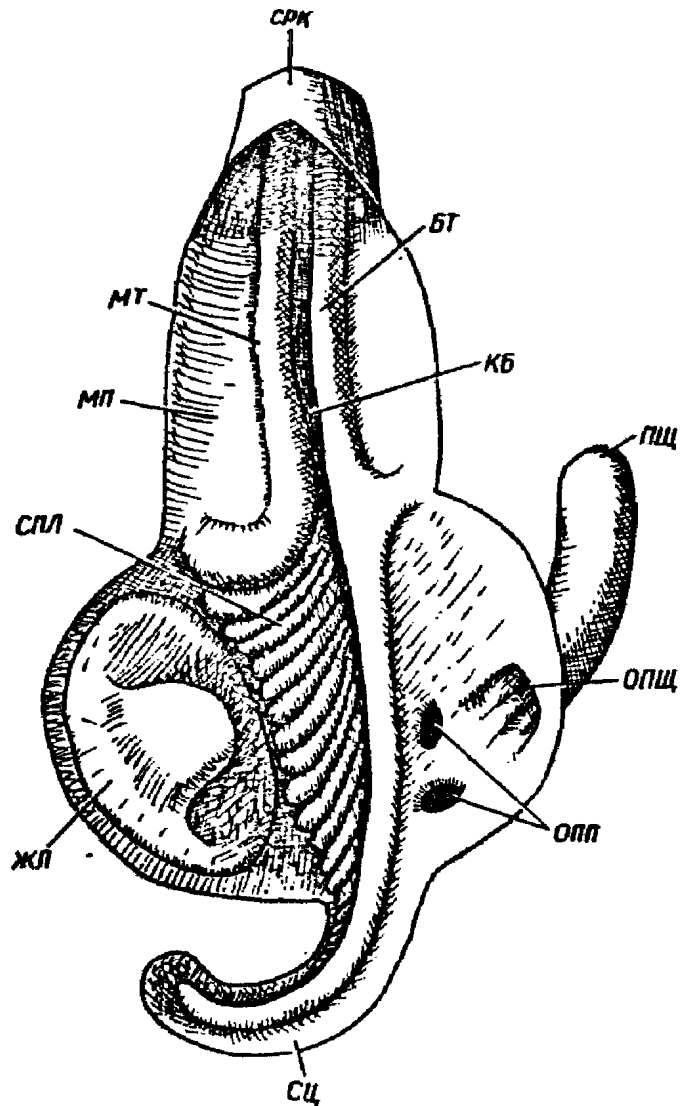


Рис. 13. Схема устройства желудка гребнежаберных моллюсков. Полость желудка вскрыта со спинной стороны (по Fretter, Graham, 1963)

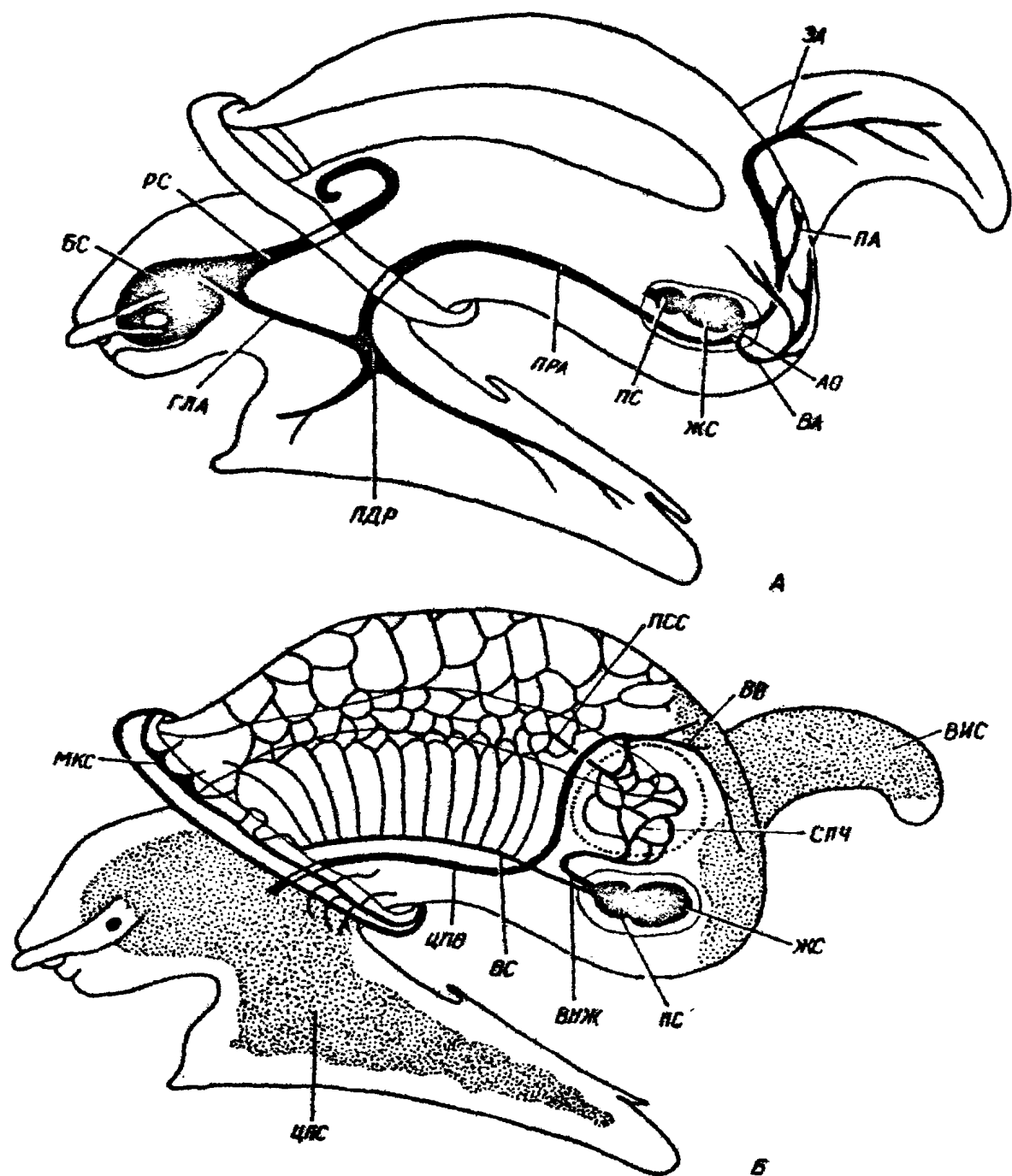


Рис. 14. *Littorina littorea* (L.). Схема кровообращения (вид слева). Основные участки артериальной (А) и венозной (Б) систем (по Fretter, Graham, 1963)

Из органов чувств у этих животных развиты органы осязания, химического чувства, зрения и равновесия. Органы осязания представлены чувствительными клетками, сосредоточенными в основном на щупальцах и по мантийному краю; они имеются также в коже обнаженных частей тела. Орган химического чувства (осфрадий) располагается в мантийной полости, непосредственно под ктенидием (см. выше). Глаз одна пара, расположенных на голове у основания щупалец. Глаз представляет собой пузырек, заполненный бесструктурной массой, называемой хрусталиком. Сверху стенка пузырька покрыта слоем прозрачных клеток, напоминающих роговую оболочку. Низ и боковые участки пузырька состоят из светочувствительных клеток. Этот участок функционально соответствует сетчатке (ретине). Снаружи хрусталик покрыт особым слоем клеток, именуемым стекловидным телом. Зрительные возможности глаз моллюсков весьма ограничены — отличают свет от тьмы. В ноге, у передней части педальных ганглиев на дне туловищного синуса расположены органы равновесия — два статоциста, представляющие собой небольшие пузырьки, наполненные жидкостью с известковыми статолитами внутри. Стенки статоцистов образованы мерцательными и чувствительными клетками. При изменении положения тела моллюска статолит касается чувствительных стенок статоциста, соединенных тонкими нервами

с церебральными ганглиями, что позволяет моллюску ориентироваться в пространстве.

Выделительная система. Представлена единственной (левой) почкой (целомодуктом), которая располагается справа от перикардия над печенью и кишкой. Обычно она представляет собой довольно крупный округло-овальный орган, сообщающийся с перикардием и мантийной полостью отверстиями (см. рис. 8). Стенка почки имеет многочисленные складки и впячивания, глубоко вдающиеся в полость почки, — трабекулы, состоящие из экскреторного эпителия и соединительной ткани, пронизанной сосудами венозной системы. Выводное отверстие почки расположено на ее передней стенке, обращенной к мантийной полости, и имеет вид щели с утолщенными, мускулистыми краями — сфинктера. Почка выполняет резорбционную и экскреторную функции. Реснички почечного эпителия способствуют циркуляции жидкости при реабсорбции.

Половая система. Размножение. Половые циклы. Развитие. Littoriniformes и Rissoiformes как правило раздельнополые животные с внутренним оплодотворением. В состав полового аппарата самцов входит семенник, семенная ампула, семяпровод, простатическая железа и совокупительный орган (рис. 17). Семенник располагается во втором — третьем оборотах внутренностного мешка. Он имеет трубчатое строение, образован пузырьками неправильной формы, которые открываются в тонкий семяпровод, часто имеется расширенный и сильно извитой участок — семенная ампула, в которой помещаются зрелые гаметы. Далее семяпровод проходит под кишкой, входит в правую

часть дна мантийной полости и сильно расширяется за счет простатической железы — простаты (может отсутствовать). Простата представляет собой крупную мешковидную железу, большей частью лежащую в мантийной полости (в ряде случаев ее сильно разросшаяся дорсальная часть заходит в висцеральный мешок — "Thapsiella" plicosa), и образована однослойным эпителием, богатым железистыми и мерцательными клетками. Обычно простата сообщается коротким протоком или отверстием с мантийной полостью (некоторые Naugakiidae). Когда оформленная простата отсутствует, простатическая ткань все же имеется и располагается непосредственно в теле копулятивного аппарата (например, у Rissoa). Передний конец простаты резко сужается и переходит в тонкую мерцательную трубку семяпровода, расположенную на дне мантийной полости и направляющуюся к мускулистому совокупительному органу, обычно расположенному на голове за (или перед) правым щупальцем (см. рис. 10). Семяпроводящий канал внутри совокупительного органа может быть замкнутым в трубку или иметь вид борозды (рис. 18). Совокупительный орган (пенис) обычно прямой, почти цилиндрический и равномерно сужающийся к свободному концу. У ряда форм имеются дополнительные железы или выросты (рис. 18). В спокойном состоянии пенис завернут назад и помещается в мантийной полости. В нерестовый период он разворачивается и сильно выступает вперед, за пределы мантийной полости. Наличие или отсутствие простаты, ее сообщения с мантийной полостью, устройство пениса и сопровождающих его образований имеют важное систематическое значение.

Половой аппарат самок (рис. 19) состоит из яичника, 1—2 семенных мешков (семяприемника и совокупительной сумки — бурсы), белковой (проксимальной) и капсульной (дистальной) желез. Яичник занимает такое же положение, что и семенник у самцов. Он образован плотно лежащими фолликулами, в которых созревают яйцеклетки. Многочисленные яйцевыводящие каналы открываются в узкий яйцевод, выстланный мерцательным эпителием. На дальнейшем протяжении гонодукт сопровождают белковая и капсуль-

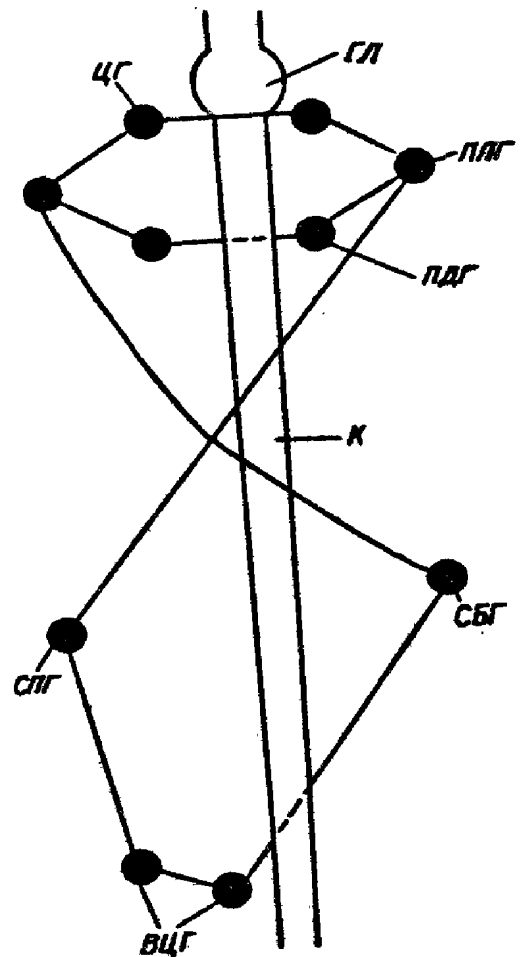


Рис. 15. Схема расположения ганглиев центральной нервной системы Littoriniformes и Rissoiformes

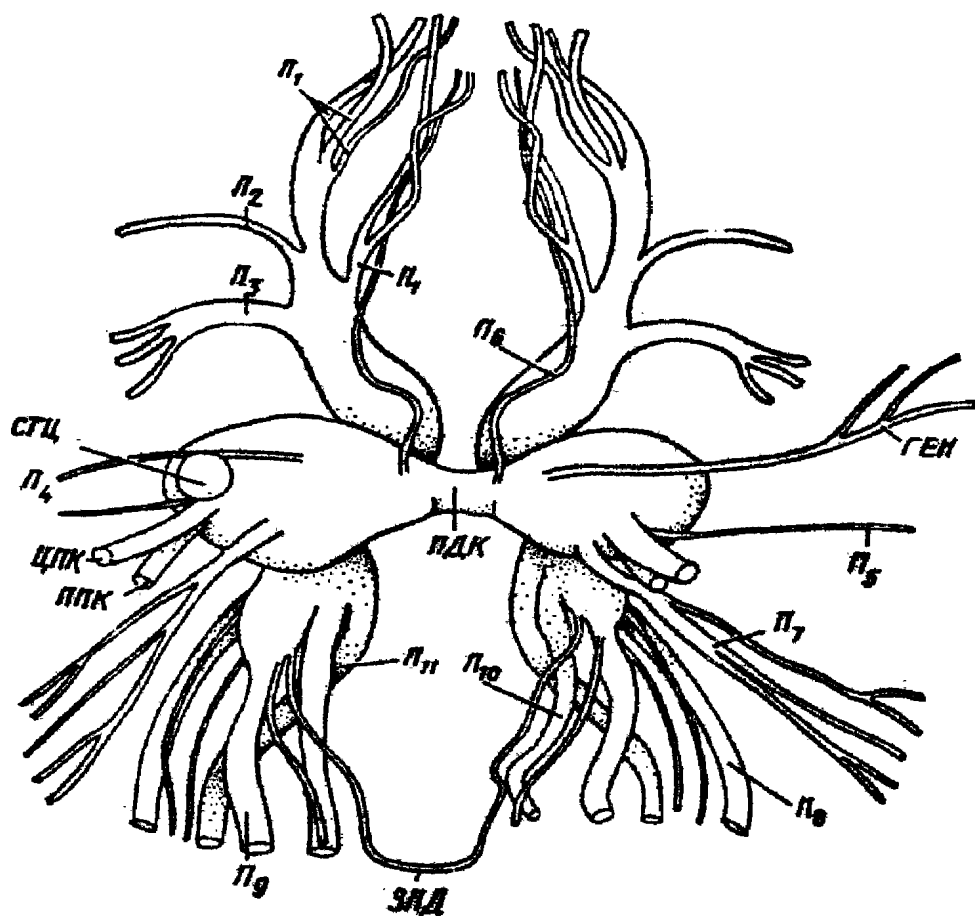


Рис. 16. *Littorina littorea* (L.). Вид pedalных ганглиев и нервов сзади и со стороны (по Fretter, Graham, 1963)

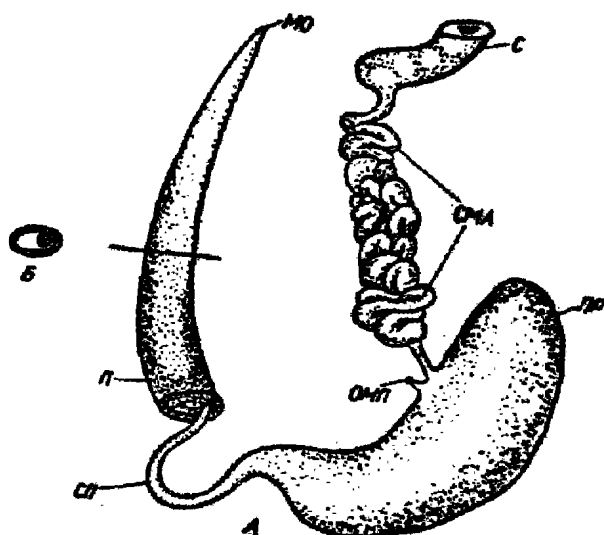


Рис. 17. Схема устройства половой системы (А) самца Rissoidae, Б — поперечный разрез копулятивного аппарата (по Славошевская, 1979)

ная железы, расположенные последовательно в паллиальном отделе (Tateidae, Hydrobiidae и др.) или разделенные семяприемником и (или) бурсой — тогда проксимальная железа находится в ренальном отделе — Rissoidae, Naugakiidae. У представителей последнего семейства имеется дополнительная совокупительная сумка на дистальном конце паллиального яйцевода (дистальная бурса или сперматека), негомологичная проксимальной. Белковая железа образована однослойным эпителием, состоящим из чередующихся железистых и ресничных клеток. Резервуар бурсы лежит рядом с семяприемником и обычно более крупный. Гонаперикардиальный проток (если имеется, как у Truncatellidae) отходит от яйцевода на переходе от протока яичника к ренальному отделу, идет вдоль вентральной стенки почки и открывается в перикардий, который в этих случаях у некоторых видов включается в половую систему как сперматолитический орган ("Tharsietta" plicosa).

Капсульная железа обычно крупная, занимает правую половину мантийной полости; ее стенки образованы цилиндрическим эпителием и мускульной оболочкой. Вдоль оси паллиального отдела яйцевода проходит центральный (у Littoriniformes) или вентральный (у Rissoidae) канал, который имеет вид борозды (открыт) или отделен от железистой части эпителиальными складками. Канал выстлан мерцательным эпителием.

Дистальный участок яйцевода вблизи полового отверстия может иметь расширение — вагину (например Bithyniidae) или сперматеку (см. выше).

Семенные мешки служат для накопления, хранения и резорбции излишней спермы или погибших сперматозоидов, поступивших при копуляции. Проксимальная железа форми-

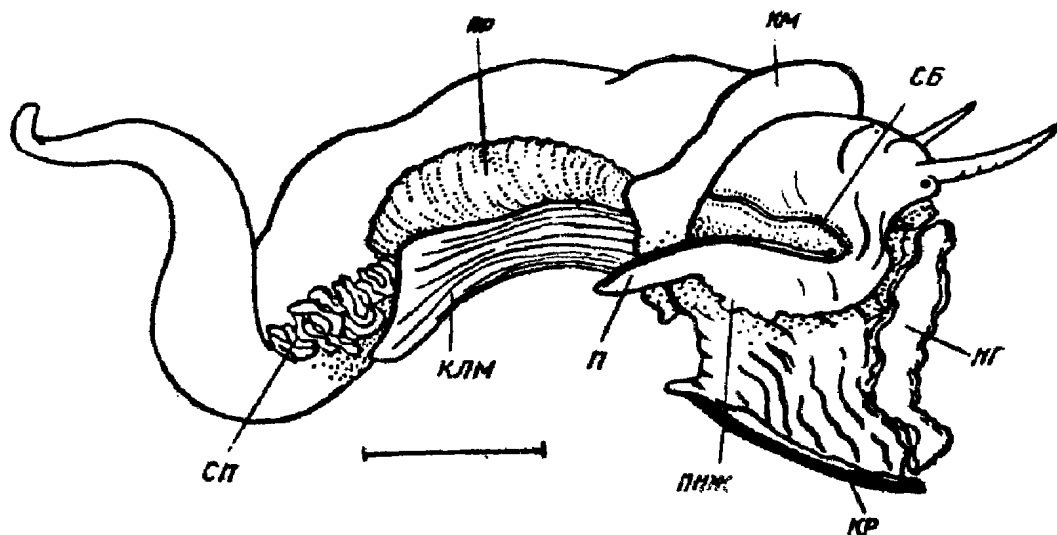


Рис. 18. *Littorina littorea* (L.). Самец, вынутый из раковины. Показаны половые пути (по Fretter, Graham, 1963). Линейка — 5 мм

рует яйцевые оболочки, стизистые массы яйцекладки, жидкий белковый секрет, наполняющий яйцевые капсулы, капсульная железа формирует стенки яйцевых капсул.

У многих моллюсков после периода размножения наблюдается дегенерация (частичная или полная вплоть до редукции) простаты и других отделов полового тракта самцов и самок.

Положение, количество семенных мешков, дополнительных желез, расположение и устройство канала яйцевода имеют очень важное систематическое значение.

Состав и устройство полового аппарата самок и самцов Littoriniformes и Rissoiformes на первый взгляд весьма сходны. Однако на основе сходного состава половой системы у каждой из достаточно крупных таксономических групп в процессе эволюции сформировались собственные, порой уникальные (или имеющие уникальное сочетание черт строения) половые системы. Не случайно именно форма, характер взаиморасположения и внутреннее устройство органов половой системы моллюсков (разумеется, с учетом устройства других систем органов) лежат в основе их современной макросистемы. Если оставить в стороне различия в устройстве других систем органов представителей Littoriniformes и Rissoiformes, то в отношении половой системы самки Littoriniformes и Rissoiformes отличаются принципиально разным положением паллиального участка яйцеводного канала (или борозды) у первых он проходит вдоль центральной оси всего паллиального гонодукта, а у вторых занимает вентральное положение (Fretter, Graham, 1963; Radoman, 1974; Славосhevская, 1979; Голиков, Старобогатов, 1989), что свидетельствует о их независимом происхождении. В пределах этих отрядов группирование видов в таксоны высокого ранга строится на основе анализа более мелких признаков — наличие или отсутствие тех или иных органов в ренальном или паллиальном отделе гонодукта и др. Например, семейства Tateidae и Truncatellidae (из подотряда Tornioidei отряда Rissoiformes) отнесены к различным надсемействам, несмотря на в общем-то идентичный состав половой системы самки, из-за уникальных черт строения последней у Truncatellidae — наличия протока, соединяющего бурсу и семяприемник, и протока, соединяющего бурсу с мантийной полостью через левую почку. Разделение семейств на подсемейства также основывается в первую очередь на анализе устройства половой системы этих животных. Поскольку здесь не ставится задача провести полный анализ всех случаев того или иного систематического положения описываемых таксонов, мы ограничимся приведенными выше примерами. Тем более ниже, при диагнозах всех таксонов (включая отряды), дается краткая характеристика половой системы их представителей. Еще раз оговоримся, что в конкретных случаях действия систематиков сопровождаются (или, по крайней мере, должны сопровождаться) изучением максимального набора анатомических признаков.

Littoriniformes и Rissoiformes, как и все моллюски, размножаются исключительно половым путем. Сперма переносится в половую систему самки копулятивным органом самца. Самцы, лишенные копулятивного органа (инфраотряд Cingulorpsoidae и подотряд Turritelloidei), выпускают сперму в воду, которая всасывается самками в мантийную полость и поступает в открытую паллиальную борозду яйцевода или в проток, соединяющий половую

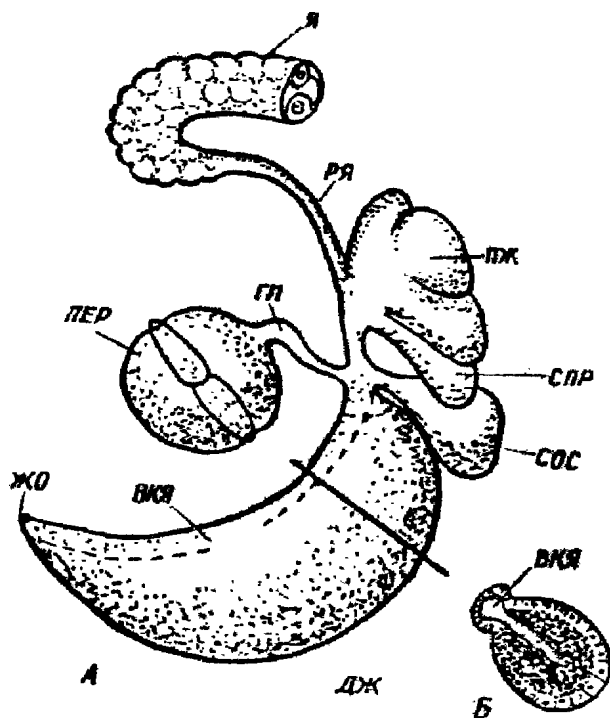


Рис. 19. Схема устройства половой системы (А) самки Rissooidea, Б – поперечный разрез пальпального яйцевода (по Славошевская, 1979)

систему с мантийной полостью. Сперма, поступившая в женскую половую систему при копуляции, накапливается в семенных мешках. Оплодотворенная яйцеклетка у этих животных продвигается по яйцеводу, постепенно одеваясь в яйцевые оболочки, яйца определенным образом компонуется в группы или остаются одиночными. Железы гонодукта формируют также иные структуры, обеспечивающие защиту и питание эмбрионов в период до завершения их развития и выплывания. Помимо обычной перекрестной формы полового процесса у них изредка встречается партеногенез. Из Littoriniformes он свойствен видам рода *Thalassobia* (=Semisalsa), из Rissoiformes – *Potamopyrgus jenkinsi* (вероятно, и другим видам данного рода). В этих случаях популяции моллюсков почти целиком состоят из одних только самок и самцы встречаются очень редко – у *Thalassobia moitessieri* около 0,1 % общего числа особей (Чухчин, 1976). Поскольку у гребнежаберных гастропод довольно широко распространен протерандрический гермафродитизм, когда молодые особи устроены и функционируют, как самцы, а с ростом превращаются в морфологических и функциональных самок, у отдельных

раздельнополых Littoriniformes и Rissoiformes можно предполагать наличие такого явления. И наиболее вероятным было бы считать обладающими сменой пола *T. moitessieri*. Но, по данным В.Д.Чухчина (1984), у *T. moitessieri* в мелкоразмерных группах особей как раз совершенно отсутствуют самцы, которые в крайне незначительном числе встречаются только среди самых крупных особей. Это, по-видимому, полностью исключает протерандрический гермафродитизм у данного вида.

У донных беспозвоночных различают (Thorson, 1946) несколько стратегий размножения, которые можно объединить в следующие группы: живорождение; защита выводков; откладывание яиц (по одному или группами), прикрепленных к субстрату; выметывание пелагических яиц. Все перечисленные стратегии, за исключением защиты выводков, встречаются у моллюсков отрядов Littoriniformes и Rissoiformes.

Живорождение наблюдается у *Littorina saxatilis* из Littoriniformes (в фауне Украины данный вид отсутствует) и *Potamopyrgus jenkinsi* (вероятно, и других видов рода) из Rissoiformes. При этом эмбрионы до момента сформирования молодых моллюсков находятся в выводковой камере самки (рис. 20). Большая часть видов Littoriniformes и Rissoiformes образуют кладки с 1–2 (*Thalassobia*, *Setia*, *Pseudopaludinella*, *Turricaspia*) или несколькими (часто многочисленными) яйцами (по терминологии Г.В.Березкиной и Я.И.Старобогатова, 1988 – "яйцевыми капсулами") (*Rissoa*, *Hydrobia*, *Bithynia* и др.), прикрепленными к субстрату. Очень немногие формы (*Melagraphe*) выметывают пелагические коконы (по терминологии Г.В.Березкиной и Я.И.Старобогатова, 1988 – "синкапсулы") с яйцами.

Исключительно важная роль в определении половых циклов беспозвоночных (т.е. характера чередования периодов размножения) принадлежит температуре. Она определяет как процессы нереста, так и гаметогенез, причем температурные нормы для этих двух процессов часто резко различны. Так, у зимненерестящихся моллюсков (*Melagraphe* spp., многие Rissoidae) гаметогенез происходит в конце лета и осенью, т.е. при более высоких температурах, чем нерест. У видов, нерестящихся в теплое время года (*Littoridinidae*, *Caecidae*, *Truncatellidae*, *Tateidae*, *Purgulidae*), наоборот, гаметы созревают осенью и весной, т.е. при более низких температурах, чем нерест (Чухчин, 1984 и др.).

Половой цикл моллюсков связан с характером нереста и созревания гамет в течение года. Продолжительность нереста и диапазон температур размножения у разных Littoriniformes и Rissoiformes различны. Имеются виды, размножающиеся в широком диапазоне

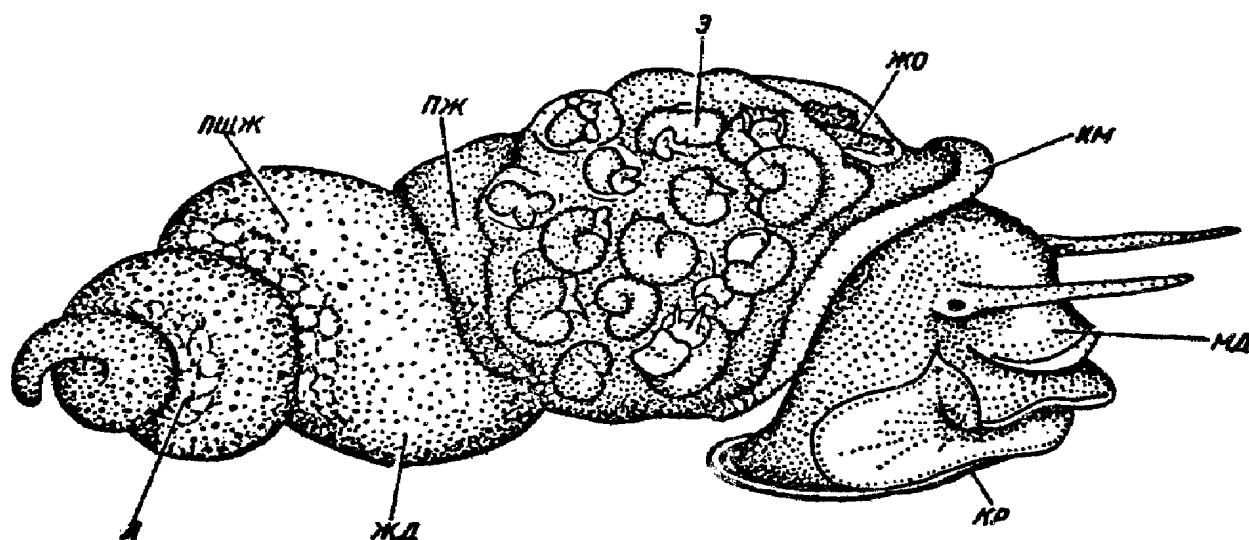


Рис. 20. *Potamopyrgus jenkinsi* (Smith.). Животное, вынутое из раковины. Видны эмбрионы в выводковой сумке (по Fretter, Graham, 1963)

температур, и виды, нерестящиеся в узких температурных границах. К последним, как правило, относятся виды, имеющие короткий нерестовый период. Длинный нерестовый период имеют виды, нерестящиеся в широком температурном диапазоне, правда, растянутость нереста во времени, кроме этого, может обуславливаться тем, что разновозрастные особи приступают к размножению в разное время, по мере созревания.

Выделяют группы видов, размножающихся один раз в жизни (моноциклические) и размножающихся неоднократно (полициклические). К первым обычно относятся формы с коротким, одногодичным жизненным циклом, ко вторым — с двухлетним или многолетним. Как те, так и другие могут иметь короткий или растянутый нерестовый период. Например, моноциклические *Rissoa parva* имеют растянутый период нереста (около 6 мес), а *Hydrobia acuta* — короткий (примерно 1–1,5 мес).

Среди полициклических гастропод с коротким нерестовым периодом имеются формы, характеризующиеся полным выметыванием половых продуктов и наступающим затем периодом покоя (*Littorinidae*). В период покоя обычно резорбируются остаточные гаметы и наблюдается более или менее глубокая дегенерация половой системы (см. выше). Однако у некоторых полициклических гастропод половые продукты выметываются не полностью и оставшаяся их часть сохраняется до следующего сезона размножения (*Rapana thomassiana*).

В систематической части при описаниях видов приведены краткие замечания по биологии размножения (раздел "экология"). Естественно, это сделано только в тех случаях, когда удалось идентифицировать виды в нашем понимании с теми, для которых в литературе приведены соответствующие данные.

Важной характеристикой взаимоотношений организма и среды является тип развития организма. Согласно экологической классификации типов развития у донных беспозвоночных различают (Thorson, 1946) пелагическое и непелагическое развитие. Оба типа наблюдаются как при яйцеживорождении, когда развитие происходит внутри материнского организма, так и при откладывании яиц. Морфологическая классификация, учитывающая морфогенез, более сложна, чем экологическая. Так, непелагическое развитие может происходить без метаморфоза или со стадией инкапсулированной личинки. Г.А.Шмидт (1968) выделяет свободное личиночное развитие (пелагическое), неличиночное (прямое развитие без метаморфоза) и вторичное личиночное развитие (формирование инкапсулированной личинки, питающейся за счет недоразвивающихся яиц). В некоторых случаях под яйцевыми оболочками формируется настоящий велигер с хорошо развитым парусом (*Littorina obtusata*), но чаще личиночные органы недоразвиваются (Иванова-Казас, 1977).

Для значительной части *Littoriniformes* и *Rissoiformes* характерно развитие с пелагической личинкой (*Melagraphidae*, *Rissoidae*, *Tornidae*, *Hydrobia*, *Caecidae*); непелагическое развитие при живорождении наблюдается только у видов рода *Potamopyrgus*. Прямое развитие без формирования личинки и без метаморфоза наблюдается у *Littoridinidae*, *Setiinae*, *Tornidae*, *Truncatellidae*, *Pseudopaludinella*, *Pyrgulidae*, *Lithoglyphidae*, *Bithyniidae*, *Amnicolidae*.

Пелагическое развитие моллюсков протекает через ряд стадий. Начальной стадией свободноплавающей личинки брюхоногих моллюсков является стенокалимма (которую обычно отождествляют с трохофорой), свойственная, однако, лишь примитивным формам и не встречающаяся у *Littoriniformes* и *Rissoiformes*. Представители этих отрядов проходят соответствующую стадию внутри яйца, из которого выплывает относительно более сложно организованный велигер — вторая стадия пелагической личинки. Для велигера характерно наличие специфического ресничного органа — велума (паруса) — сильно разросшегося прототроха, с помощью которого он плавает в толще воды, зачатков раковинной железы, ноги, радулы. Он имеет обычно хорошо развитую пищеварительную систему (ротовое отверстие, пищевод, желудок, кишку, пищеварительную железу), что позволяет личинке питаться планктоном. Велигеры многих *Gastropoda* имеют пульсирующий орган — личиночное сердце, являющееся чисто провизорным органом и не имеющее никакого отношения к дефинитивному сердцу (Иванова-Казас, 1977). У одних видов планктонная стадия короткая (4–5 сут) и раковинка личинки вырастает на 1–1,5 оборота (*Rissoa benzi*), у других — более длительная (2–3 недели или до 2 мес), и за это время раковинка личинки вырастает на 2–2,5 оборота (*Rissoa*). Поздние личинки, которые иногда называют великонхами, представляют собой почти вполне сформированных моллюсков, способных плавать с помощью паруса и ползать с помощью ноги. Заметим, что плавающие личинки *Gastropoda* никогда не имеют протонефридиев. Однако они встречаются у зародышей некоторых пресноводных форм с прямым развитием (*Bithynia*). Длительно плавающие личинки могут распространяться течениями на значительные расстояния. Форма, скульптура и другие признаки раковины и тела личинки имеют большое систематическое значение.

Продолжительность периода эмбрионального развития моллюсков внутри яйцекладок до выхода пелагических личинок или сформированной молодежи, а также длительность существования плавающих личинок до их оседания на субстрат и переход к ползанию зависят от видовой принадлежности моллюсков, размера яиц, характера питания эмбрионов, температуры и других факторов среды. Не имея возможности рассмотреть здесь сколько-нибудь подробно упомянутые аспекты биологии описываемых гастропод, сошлемся на обстоятельные работы, достаточно полно освещающие эти вопросы (Lebour, 1935, 1937; Thorson, 1946; Чухчин, 1960, 1984; Fretter, Graham, 1963; Thiriot-Quievreux, 1967 и др.)

ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ

В природе вряд ли можно найти две абсолютно сходные особи. Тем не менее все особи одного вида схожи по своим важнейшим систематическим признакам. Говоря об индивидуальной изменчивости (вариабельности), имеют в виду прежде всего отклонения от среднего, от некой умозрительной нормы.

Несмотря на более чем полуторавековую историю изучения гастропод Украины (в первую очередь бассейна Черного и Азовского морей), не сложилось единства взглядов на видовой состав и систематику данной группы, в том числе *Littoriniformes* и *Rissoiformes*. Согласия нет и в оценке масштабов изменчивости морфологических признаков прежде всего раковины этих животных. Наибольшие разногласия в этом отношении вызывают мелкие *Rissoiformes* — *Hydrobia* s.l., *Rissoa* s.l., некоторые другие. Одни авторы (например, Grossu, 1956; Ильина, 1966; Чухчин, 1984) отмечают огромную изменчивость видов этих групп и различают среди "*Hydrobia*" и "*Rissoa*" по 1–2 "сильно изменчивых вида". Другие авторы (Милашевич, 1916), придерживаясь, в общем, довольно узкого понимания вида, незначительно уклоняющимся от конхологического типа экземплярам дают отдельные названия (например, *Rissoa splendida*, *R. venusta*). Правда, в иных случаях К.О. Милашевич заведомо разные (по современным представлениям) формы считает одним видом.

Широкое привлечение компараторного метода в наших исследованиях позволило, с одной стороны, "увидеть" те, порой слабо уловимые традиционным методом промеров основных "параметров" раковины, но устойчивые различия, которые позволяют говорить об обособленности видов, с другой стороны — оценить уровень вариабельности тех или иных признаков. Как уже упоминалось, компараторный метод не является безусловно абсолютным, претендующим на исключительно однозначное толкование результатов его

применения. Напротив, помимо возможности выявления устойчиво различающихся групп особей в выборке (видов), он позволяет четко отграничивать конхологические варианты одного вида от таковых другого. Метод позволяет легко заметить разницу между изменчивостью геометрии одного вида и резким несоответствием геометрических характеристик роста раковин разных видов.

ИНДИВИДУАЛЬНАЯ, ВОЗРАСТНАЯ, ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ, ПАТОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

Проведенный нами анализ характера изменчивости раковин изученных видов заставляет решительно утверждать, что границы изменчивости конхологических признаков изученных видов довольно умеренны и вовсе не так широки, как полагают (Ильина, 1966; Чухчин, 1984 и др.). К наиболее варьирующим и наиболее просто обнаруживаемым признакам относятся скорость смещения оборотов завитка вдоль оси навивания (шаг вдоль оси), размеры, толщина стенок раковины, степень выраженности ребер, валиков, шипов и других элементов скульптуры, окраска, рисунок на поверхности и т.п.

Так, у моллюсков рода *Rissoa* обычно хорошо заметны широкие, слабо изогнутые осевые ребра. Они отчетливо выражены у особей, обитающих у открытого побережья (Крым, Кавказ и другие районы акватории) гораздо слабее — у обитающих в лиманах, заливах и прибрежных солоноватых озерах. Например, особи из Каркинитского, Казантипского заливов, оз. Сасыж (Кундук) и акватории Черноморского заповедника (исключая внешнюю часть Тендровской косы) почти всегда имеют очень слабые ребра, а иной раз совершенно гладкие, но зато более крупные раковины. Обычно ослабление или исчезновение скульптуры связано с обитанием в условиях пониженной солености (Милашевич, 1916; наши данные). По данным В.Д.Чухчина (1984), при загрязнении и недостатке кислорода в воде размер всех риссой уменьшается в 2 раза.

На изменчивость окраски раковины моллюсков определенное влияние оказывают условия питания; при питании различными объектами происходит изменение окраски раковины. Так, у *Nucella lapillus* (L.) из Атлантики при питании мидиями в раковине накапливается фиолетовый пигмент, а при питании другими объектами раковина остается светлой (Чухчин, 1984). Риссоиды, живущие среди скоплений филлофоры, обычно имеют раковины лилового цвета разной насыщенности, а обитающие на цистозире — гораздо более светлые раковины. Существует мнение (Калабушкин, 1976 и др.), что размах полиморфизма у морских гастропод заметно выше у форм, лишенных пелагической личинки, а у имеющих таковую — гораздо уже. Анализ изменчивости громадного количества экземпляров *Hydrobia* spp. (имеющих пелагическую личинку) и *Pseudopaludinella* (с прямым развитием) не позволяет нам определенно констатировать разницу в размахе изменчивости хотя бы единственного признака раковины этих гидробинд. Более того, ожидаемый "узкий" полиморфизм *Rissoa* spp., имеющих пелагическую личинку, в действительности сталкивается со значительным варьированием окраски и рисунка раковин у *R. rufilabrum*, *R. splendida* и других видов.

В пределах одной популяции раковины *Setia valvatoides*, например, могут иметь столь различную форму (от почти шаровидной до овально-яйцевидной, при этом отношения ВР/ШР различаются очень значительно), что традиционный конхолог вынужден был бы описывать крайние варианты как виды или вариететы. Однако сличение рисунков контуров завитков этих форм убеждает, что причина таких серьезных отличий — в варьировании единственного "параметра" роста раковины — шага вдоль оси. Следует заметить, что изменчивость шага вдоль оси в одних группах значительна (*Setia*, *Melagraphe*), в других — крайне невелика (*Aciculidae*, *Purgulidae*). Как правило, у близкородственных видов изменчивость обсуждаемого "параметра" имеет сходный характер.

Возрастная изменчивость. В течение индивидуальной жизни моллюсков может изменяться характер роста раковины. Это выражается в изменении параметров логарифмической спирали, по которой происходит нарастание оборотов завитка. В этих случаях рост раковины не подчиняется строгой аллометрии и наблюдается отклонение от правильной спирали. Кстати говоря, строго аллометрический, без заметных отклонений от правильной спирали рост свойствен немногим видам моллюсков; к ним можно отнести формы с пра-

вильно коническими раковинами, тангент-линия завитка которых совершенно прямая (некоторые *Turricaspra*). В онтогенезе величина шага оборота вдоль оси может уменьшаться и последний оборот охватывает все остальные (например, у *Lithoglyphus*). Иногда наблюдается раскручивание спирали в простую коническую трубку. У некоторых видов возрастная изменчивость характера роста раковины бывает настолько велика, что моллюски на разных этапах жизненного цикла могут иметь раковину заметно различной формы. Резко различаются по форме и характеру роста эмбриональная и взрослая раковины видов *Caecidae* — *Caecum elegans*, *Brochina tenuis*: первые 2—3 оборота сомкнуты и завиты в плоскую спираль, а последующие равномерно (но очень быстро) разворачиваются в изогнутую трубку, скорость расширения которой с возрастом уменьшается и взрослые особи имеют раковину в виде слабо изогнутой, почти цилиндрической в продольном сечении трубки. Следует отметить, что начальные обороты у *Caecidae*, как правило, обламываются (на месте слома формируется перегородка — септа) и взрослый моллюск имеет только более или менее длинную трубковидную раковину.

Виды рода *Truncatella* (семейство *Truncatellidae*) имеют раковину, которая определенный период от вылупления из яйца до стадии 5—7 оборотов растет при равномерном увеличении площади фронтального сечения оборота (образующей кривой), и раковина имеет высоко-башневидную, даже шиловидную форму. Дальнейший рост раковины протекает уже при почти неизменной величине образующей кривой, и раковина принимает вид цилиндра. Учитывая также, что начальные 3—5 оборотов, как правило, лишены скульптуры, а последующие несут резкие осевые ребра и при этом начальная часть раковины с возрастом деколлируется (обламывается), неудивительно, что разные стадии роста особей одного вида относили к разным видам или даже родам (например, *Fidelis theresa* Risso, 1826; *Charitoma* sp. *Cristofori* et Jan, 1932).

Возрастная изменчивость проявляется не только в изменении формы раковины в онтогенезе, но и в образовании у старых экземпляров (например, *Platyla*, *Rissoa*) утолщений или валиков на наружной губе, которые у более молодых моллюсков отсутствуют.

Географическая изменчивость изученных нами видов гастропод, насколько можно судить по обработанному материалу (около 2,5 тыс. экз.) из Атлантики и морей бассейна Средиземного моря, также не выходит за рамки варьирования признаков, наблюдаемых на материале из Черного и Азовского морей. Единственное, что можно утверждать с достаточной уверенностью, — раковины, добытые в Средиземном море и Атлантическом океане (особенно с юга Англии и побережья Франции), отличаются от азово-черноморских, как правило, более толстой раковиной с более отчетливой (грубой) скульптурой. Последнее не противоречит наблюдаемому в пределах Черного моря, где в более опресненных районах акватории встречаются моллюски с более тонкой раковиной и слабой скульптурой (Ильина, 1966; наши данные). Кроме того, моллюски, обитающие при пониженной солености, имеют, как правило, более выпуклые обороты и большее число ребер (например, *Rissoa labiosa* из оз. Саськ)

Следует еще отметить, что экземпляры *Alvania cincta* из побережья о. Корсика примерно в 1,5—1,7 раза превышают по размерам экземпляры из Черного моря. Однако определенные заключения в данном случае будут преждевременными, так как нами проанализирован недостаточно обширный материал — в коллекции ЗИН РАН всего около 10 экз. данного вида. В то же время на меньшие абсолютные размеры раковин черноморских гастропод по сравнению со средиземноморскими указывают многие исследователи (Милашевич, 1916; Садовский, 1934; Ильина, 1966). Кроме того, по мнению ряда исследователей, географическая обособленность и заметное своеобразие экологических условий Черного и Азовского морей в позднечетвертичное время привели к обособлению 6—7 (Ильина, 1966) и даже 22 (Милашевич, 1916) видов и подвидов гастропод, свойственных этому бассейну и не встречающихся в Средиземном море.

Тщательное сравнение материала по изученным видам *Littoriniformes* и *Rissoiformes* позволяет определенно утверждать, что ни одного эндемичного вида (или подвида) гастропод этих групп (но только из числа средиземноморских вселенцев!) в акватории Черного и Азовского морей нет. В то же время среди моллюсков понто-каспийского комплекса (а из обсуждаемых отрядов к нему относятся все *Purgulidae* и *Caspihydrobia*) 18 видов и подвидов эндемичны для лиманов и устьевых участков крупных рек Черного и Азовского морей и только 4 вида идентичны обитающим ныне в Каспийском море (Голиков,

Старобогатов, 1972; Алексенко, Старобогатов, 1987; наши данные). Таким образом, изменчивость вселенцев из Средиземного моря в Черное море не привела к возникновению новых видов (или подвидов), несмотря на относительную географическую изолированность этих бассейнов и разницу в солености, температуре и других экологических факторах. А в отношении моллюсков понто-каспийского комплекса можно констатировать совершенно обратную картину. Одной из главных причин этого, на наш взгляд, является наличие у большинства "средиземноморцев" пелагической личинки и ее отсутствие у всех "пonto-каспийцев", что, так сказать, "синергирует" их географической изолированности. В пользу этого говорит и тот факт, что даже в пределах Азово-Черноморского бассейна фауна Ruggulidae Таганрогского залива заметно отличается по составу видов от таковой Днепровско-Бугского лимана.

В отношении географической изменчивости строго пресноводных видов обсуждаемых отрядов моллюсков можно отметить, что неодинаковыми максимальными размерами раковин в различных участках ареала характеризуются отдельные виды рода *Lithoglyphus*. Высота раковины самого крупного из видов этой группы — *L. apertus* — только в средней части бассейна Дуная составляет 12 мм (Алексенко и пр., 1990), а в низовьях Дуная, Днестра, Днепра и Южного Буга она никогда не достигает таких значений.

Патологическая (травматическая) изменчивость гастропод вызывается случайными повреждениями или зараженностью личинками паразитических червей. В некоторых популяциях *Hydrobia*, *Pseudopaludinella* и особенно часто *Thalassobia* среди взрослых моллюсков попадает много уродливых форм. Уродство выражается обычно в непомерно высокой скорости смещения оборотов вдоль оси, благодаря чему раковины имеют очень высокие обороты, разделенные ненормально глубоким (часто почти канальчатым) швом; как правило, это наблюдается на 2–3 последних оборотах, но иногда (например, у азово-черноморских популяций *Thalassobia moitessieri* из района Бирючьего острова) на 1–3 начальных оборотах. В некоторых случаях на поверхности гладких в норме оборотов образуется слабый, но отчетливый спиральный киль. Наряду с особями нормальных для вида размеров среди *Hydrobia s.lato* попадают экземпляры чрезвычайно крупных размеров — в 1,5–2 раза больше. По данным В.Д.Чухчина (1984), такие экземпляры во всех случаях оказываются зараженными паразитами — их гонады заполнены личинками трематод. В таком случае явление вырастания до аномально крупных размеров вполне можно отнести к ряду явлений паразитарного гигантизма, который отмечался для некоторых атлантических видов (Rothschild, 1936). В.Д.Чухчин (1984) упоминает еще об одном случае патологического роста раковины *Rissoa* sp., который неоднократно наблюдали и мы. Речь идет о том, что в норме у моллюсков подрода *Rissoa* s.str. по достижении определенных размеров на наружной губе устья формируется толстый валик и рост прекращается. Наряду с этим встречаются экземпляры, у которых раковины после образования терминального валика вырастают еще на 0,5–0,75 оборота, однако он тоньше предыдущих, лишен скульптуры и имеет очень четкий рисунок на поверхности. Вероятно, эти случаи патологического роста также связаны с зараженностью паразитами (Чухчин, 1984).

Важно отметить, что церкарии трематод у гастропод локализуются в основном в печени и гонаде, делая моллюсков стерильными и тем самым снижая репродуктивные возможности популяции.

У некоторых экземпляров самок *Rissoa* иногда имеется нефункционирующий копулятивный аппарат (пенис). Он меньше нормально развитого пениса самцов, и при этом женская половая система таких особей развита вполне хорошо (Ponder, 1985). Нельзя полностью исключить толкования подобных случаев иначе, как только патологическая изменчивость. Возможно, у некоторых (или всех?) риссоид с возрастом происходит смена пола. Если так, то молодые особи функционируют как самцы, превращаясь затем в самок (так называемый последовательный гермафродитизм — протерандрия). А остаточные структуры мужской половой системы и обнаруживаются цитированным выше и другими исследователями (например, Thiriot-Quievreux, 1977; Чухчин, 1984).

Однако такое альтернативное толкование случаев обнаружения нормально функционирующих самок с недоразвитым пенисом является пока чисто гипотетическим, как, впрочем, и толкование обсуждаемых случаев в качестве патологии.

ПОЛОВОЙ ДИМОРФИЗМ

Половой диморфизм — особый случай генетической (наследуемой) изменчивости. Разумеется, оба пола отличаются друг от друга прежде всего устройством половых органов. Однако нередко самцы отличаются от самок и внешним видом раковины, ее формой, размерами или окраской.

Подавляющее большинство *Pectinibranchia* — животные раздельнополые без диморфизма по раковине, т.е. самцы не отличаются устойчиво от самок ни геометрией роста раковины, ни ее скульптурой, окраской или рисунком на ее поверхности. Имеются, правда, литературные указания на диморфизм радулярных зубов у ряда видов "*Tricolia*" из Индовест-пацифики, толкуемый как половой диморфизм (Robertson, 1985). Анализ изображений этих "*Tricolia*" заставляет нас полагать, что упомянутый автор, по-видимому, имел дело с разными видами, а не с конспецифичными самцами и самками. Некоторое недоумение вызывает, в свою очередь, указание В.Д.Чухчина (1976б; 1984) на половой диморфизм раковин у "*Hydrobia ventrosa*" и "*H. acuta*", при котором "...самцы имеют более высокие значения отношения высоты раковины к ее ширине, их раковины уже и тоньше, чем у самок. Моллюски с самыми тонкими раковинами в популяциях как *H. ventrosa*, так и *H. acuta* всегда оказываются самцами, а с самыми толстыми — самками" (Чухчин, 1984, с. 31). Нами специально проводилась серия вскрытий моллюсков для определения пола особей *Pseudopaludina leneumica* и *P. cissapa* — видов, входящих в комплекс "*Hydrobia ventrosa*" в смысле В.Д.Чухчина. При этом самцы и самки были обнаружены у обоих видов, что снимает вопрос о наличии полового диморфизма у обсуждаемой группы гидробид.

Тем не менее в пределах описываемых отрядов все же имеется ряд таксонов, представители которых обладают отчетливым диморфизмом раковин, который, вероятно, можно считать половым диморфизмом. Речь идет о представителях семейства *Aciculidae* (отряд *Littoriniformes*) и двух видах рода *Marstoniopsis* (семейство *Amnicolidae*) — отряд *Rissoi-formes*. Анализ материала по ацикулидам позволяет констатировать, что для каждого вида родов *Acicula* и *Platyla* имеется (обычно в одной пробе) "парная" форма, отличающаяся по 1–2 параметрам роста раковины, а в остальном очень сходная с "основной" формой. Различия, как и степень сходства в пределах каждой формы, весьма устойчивы, и переходы между ними отсутствуют. Так, например, *Platyla polita* представлена в пробах двумя типами раковин, геометрия которых отличается (строго и постоянно !) скоростью увеличения образующей кривой и скоростью ее смещения вдоль оси навивания.

В результате раковины одного сорта (вероятнее всего, самцов) оказываются более высокими и узкими, чем раковины другого (самок ?) — более короткие и широкие. То же можно сказать в отношении видов рода *Marstoniopsis*. Никаких других устойчивых различий между этими диморфами не обнаружено. В связи с предположением о половой природе обсуждаемого диморфизма важно подчеркнуть, что различия между самками и самцами одного вида (а они обладают практически идентичными скоростями смещения образующей кривой от оси навивания, выпуклостью оборотов и глубиной шва между ними) гораздо резче, нежели между особями одного поля разных видов (которые, однако, тоже удается различить).

У всех изученных видов, обладающих половым диморфизмом (у нас не было материала только по *Acicula jankowskiana*), характер и глубина различий раковины самцов и самок очень сходны. Следует оговориться, что предположение о половом диморфизме у обсуждаемых видов остается предположением (хотя и весьма правдоподобным) до того времени, пока на достаточно обширном фиксированном материале не будет проведено определение пола особей с раковинами обоих сортов (полов).

ЭКОЛОГИЯ

Взаимоотношения моллюсков отрядов *Littoriniformes* и *Rissoi-formes* с условиями окружающей среды весьма разнообразны. Среди них имеются наземные виды (*Aciculidae*), обитатели пресных вод (*Bithynioidea*, часть *Hydrobioidea* — *Lithoglyphidae*), солоноватых вод лиманов и приустьевых участков крупных рек (*Pygulidae*) и виды, обитающие при солености более 6–8 ‰, которые удобно называть морскими в широком смысле. При этом

даже в пределах одной условной экологической группировки (например, обитателей пресных вод) встречаются формы как с довольно строгой приуроченностью к местообитаниям (так *Bythinella austriaca* обитает в холодных родниках и ручьях, на каменистом, слабо заиленном грунте), так и достаточно эврибионтные формы (большинство литоглифид и битиниид). В пределах группы "морских" видов можно выделить некоторые формы (*Melagrapha*, *Alvania*, *Pusillina*, *Tornus subcarinatus*), имеющие сравнительно узкую норму экологической валентности, в то же время очень многие другие (наиболее яркий пример — *Hydrobiidae*) способны жить во всем спектре солености от лиманных до полносоленых вод Кавказского побережья Черного, Средиземного морей и Атлантики. Из числа групп, включающих значительное число видов, можно назвать, пожалуй, только *Pyrgulidae*, все 20 видов и подвидов которых (из числа обитающих в Азово-Черноморском бассейне) не выходят в морскую часть акватории из приустьевых участков крупных рек, лиманов и не поднимаются высоко вверх по руслу. Таким образом, описываемые *Littoriniformes* и *Rissoiformes* встречаются в пределах Украины, включая Черное и Азовское моря почти во всех мыслимых биотопах, пригодных для обитания моллюсков (в том числе подземные воды пещер в горах — *Paladilhropsis carpathica*). Среди них нет, пожалуй, только ксерофильных наземных видов наподобие клаузилиид и пелагических (во взрослом состоянии, как птероподы Средиземного моря) форм.

Столь поразительное разнообразие экологических типов среди *Littoriniformes* и *Rissoiformes* Украины не случайно. Обсуждаемые отряды являются одними из самых крупных по числу видов группами, достаточно древними и включают очень разнообразных по организации животных, в процессе эволюции приспособившихся к обитанию в различных условиях.

Разумеется, в коротком очерке экологии исследованных видов *Littoriniformes* и *Rissoiformes* совершенно невозможно провести более или менее обстоятельный анализ отношений данных организмов со средой их обитания. Тем более что эта задача усложнена не столько значительным числом видов и пестротой их экологической приуроченности, сколько невероятно слабой изученностью аутоэкологии подавляющего большинства *Littoriniformes* и *Rissoiformes* мировой фауны, в том числе, конечно, фауны Украины. Можно даже утверждать (несколько утрируя ситуацию), что изучение экологии большинства описываемых здесь видов еще не началось.

Причина этого до обидного проста: последовательное применение принципа "совместного нахождения без переходов" (что свидетельствует о нескрещиваемости) показало, что многие "хорошие" виды являются на деле конгломератом значительного числа (2—8) самостоятельных видов.

Конечно, изучение экологии двух "крайне изменчивых видов *Hydrobia*", встречающихся на всех обитаемых глубинах Черного моря, при практически любой солености (от полиморской в районе Севастополя до почти пресной воды в Днепровско-Бугском лимане), — задача гораздо более "благодарная", чем тщательное изучение аутоэкологии 6 видов *Hydrobia* и 7 видов *Pseudopaludinella*, которые различаются между собой хотя и устойчиво, но недостаточно для их безошибочной идентификации "на глаз". В результате огромная масса экологических данных (наблюдений, экспериментов и т.п.), накапливавшихся десятилетиями, из-за неоправданного ничем объективным принятия необыкновенно широких пределов изменчивости большинства видов *Littoriniformes* и *Rissoiformes* (особенно морских и солоноватоводных) оказывается ныне "безадресной" и, в лучшем случае, может быть отнесена к 2—3 видам. К счастью, некоторые данные по экологии все-таки можно "привязать" к тому или иному виду, а особенно просто это в случаях, когда в некий род и ранее и после предпринятой нами фаунистической ревизии включается один вид или несколько хорошо различающихся по традиционным конхологическим признакам (без компараторного метода) видов. К сожалению, подобных случаев, во-первых, не очень много, а, во-вторых, такие виды обычно малочисленны или обитают на ограниченном участке изученного региона (*Tornus subcarinatus*, виды рода *Alvania*, *Pusillina*, некоторые другие). И это понятно, поскольку наиболее актуальным всегда являлось изучение наиболее широко распространенных и массовых видов, играющих в биоценозах наиболее заметные роли. Оправданием (но не утешением) в данной ситуации служит то, что она является результатом самой логики развития эколого-фаунистических исследований, состоящей в неразрывной связи экологических работ с принятыми в конкретный период времени воз-

зрениями на фаунистический состав тех или иных групп животных. По-видимому, мы являемся свидетелями радикального изменения подхода (возвращения по спирали) к изучению фауны и следующей за ней (а не наоборот) экологии брюхоногих моллюсков. Остается надеяться, что новый подход к фаунистическому исследованию этих организмов не оставит равнодушными специалистов по их экологии, поскольку ни одна экологическая работа не может быть выполнена корректно, без точного определения систематической принадлежности видов.

В заключение раздела "Экология", в котором, по изложенным выше причинам, почти не содержится анализа конкретных экологических данных, отметим, что некоторые сведения по аутоэкологии описываемых ниже видов приведены в видовых очерках. В основном это сведения, заимствованные из литературы, где имелись достаточно точные описания (или изображения) раковин моллюсков, позволившие нам идентифицировать их с видами в принимаемом нами объеме. В сомнительных случаях экологические данные нами не учитывались, чтобы не создавать затруднений будущим исследователям-экологам; ряд сведений получен нами при сборе материалов, на что имеются соответствующие указания.

ГОМЕОМОРФИЯ И ЕЕ ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ СИСТЕМАТИКИ

Выше неоднократно упоминалось о серьезных трудностях в различении близких видов многих групп описываемых гастропод. Это является одной (но не единственной) из важных причин резкого расхождения взглядов различных исследователей на видовое разнообразие основных родов и семейств изученных отрядов. Анализ многочисленных случаев объединения под одним видовым названием двух и более видов или отнесения к одному роду форм, принадлежащих к разным родам, семействам и даже отрядам (рис. 21), позволяет сделать некоторые заключения. Мы должны признать широкое распространение в пределах изученных отрядов явления конвергентного сходства форм, не связанных непосредственным родством, т.е. сходства, сформировавшегося на основе независимого развития приспособлений к сходным условиям обитания. Для такого явления давно существует термин "гомеоморфия" (Buckman, 1895).

Изучение литературы (преимущественно палеонтологической) свидетельствует о неоднозначном толковании этого термина различными авторами (Шиманский, 1958; Ager, 1963; Lehmann, 1964; Cooreg, 1972; Рауп, Стэнли, 1974; Багдасарян, 1975; Афанасьева, 1977 и др.) Обсуждение термина "гомеоморфия" и сопряженных с ним понятий (конвергенция, дивергенция и др.) выходит за пределы данного исследования. Заметим здесь только, что мы понимаем гомеоморфию как результат конвергентного развития сходных форм раковины у необязательно родственных организмов.

Более важен сейчас вопрос о значении гомеоморфии при конкретных попытках систематической ревизии гребнежаберных моллюсков.

Гомеоморф среди изученных нами отрядов довольно много. Так, виды рода *Hydrobia* сходны по облику раковины и размерам с видами рода *Pseudopaludinella* (рис. 21). То, что эти роды вполне обособлены, доказывается различиями в устройстве половой системы самцов и самок, а также различиями в их биологии — виды рода *Hydrobia* развиваются со стадией пелагической личинки, виды рода *Pseudopaludinella* — без таковой. Виды рода *Mutiturbocella* считались (Nordsieck, 1972) принадлежащими роду *Rissoa* (сем. *Rissoiidae*), правда, обособлялись в отдельный подрод. Анализ данных по анатомии половой системы самок этих животных убеждает в принадлежности *Mutiturbocella* к другому семейству (*Haurakiidae*) (см. рис. 21). Один из видов *Pontiturbocella* — *P. rufostriata* — даже числился в семействе *Assimineidae*, входящем в состав другого отряда (*Littoriniformes*). Моллюски рода *Thalassobia*, на основе анатомии половой системы отнесенные нами к семейству *Littoridinidae* отряда *Littoriniformes*, до недавнего времени относили к группе *Hydrobia* s.l. (Ильина, 1966) или не находили конкретного места в системе (Чухчин, 1984). На основе признаков раковин *Setia pulcherrima* (Голиков, Старобогатов, 1972) относили к семейству *Onobidae*, но, как свидетельствуют данные по анатомии половой системы, его следует относить к семейству *Rissoiidae*. Виды рода *Pusillina* (на том же основании) перемещены из сем. *Rissoiidae* в сем. *Haurakiidae*.

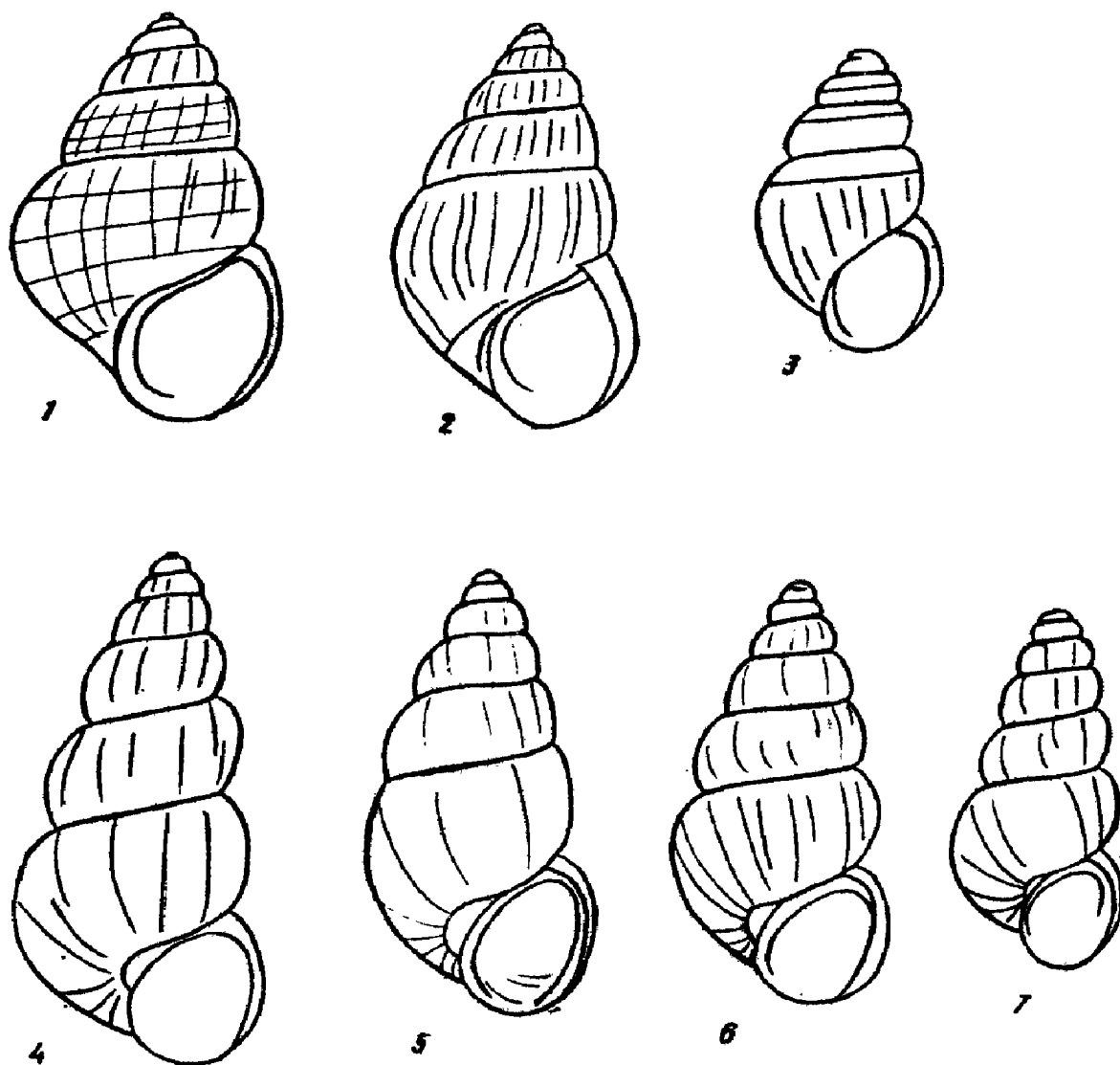


Рис. 21. Примеры гомеоморфного сходства раковин Littoriniformes и Rissoiformes: 1 – *Mutiturbocella inconspicua* (Haurakiidae); 2 – *Turboella parva* (Rissoidae); 3 – *Potamopyrgus polistchuki* (Tateidae); 4 – *Caspiohydrobia convexa* (Hydrobiidae); 5 – *Hydrobia acuta* (Hydrobiidae); 6 – *Pseudopaludina cissana* (Hydrobiidae); 7 – *Thalassobia moitessieri* (Littoridinidae). 1–6 из отряда Rissoiformes, 7 – из отряда Littoriniformes

Из этого, далеко не исчерпывающего перечня случаев неестественного размещения гомеоморф в системе видно, какую серьезную путаницу вносит внешнее (конхологическое) сходство форм, различающихся по устройству половой, пищеварительной и других систем органов.

На основе сказанного мы считаем основной объективной причиной расхождений взглядов различных исследователей на видовой (родовой, семейственный) состав изученных таксонов широкое распространение в этих группах явления гомеоморфии. Большое число видов очень сходных по раковине и ненулевая изменчивость конхологических признаков "подталкивают" ряд исследователей к признанию наличия небольшого числа сильно изменчивых видов (Чухчин, 1984). Противоположный подход выражается в описании большого числа новых видов на основе анализа изменчивости линейных показателей роста раковины (Radoman, 1974 и др.), и при этом, кстати, полностью игнорируются описания видов французскими исследователями прошлого века (Bourguignat, 1876; Locard, 1893 и др.).

Главной субъективной причиной как "объединительства", так и "дробительства" мы считаем использование в качестве основного (часто и единственного) метода анализа конхологических признаков традиционный метод линейных промеров и некоторых коэффициентов. Не отрицая важности этого метода, отметим, что линейными промерами в принципе невозможно адекватно описать спиральный рост раковины. Для этой цели необходимо подчас крайне сложные и громоздкие уравнения, учитывающие изменения основных "парамет-

ров" спирального роста. Существует, однако, простой и надежный, как показали 20 лет его апробации на разных группах моллюсков, метод сличения контуров завитков раковин — компараторный метод Я.И. Старобогатова, описанный в разделе "Материал и методика". Этот метод позволяет обнаружить хиатус между формами, обладающими крайне сходными по облику раковинами, как бы мало ни было различие между ними. Наличие обособленности при совместном обитании позволяет считать различаемые формы отдельными видами. Таким образом, субъективность в оценке количества гомеоморф можно свести практически к нулю. Компараторный метод, кроме разграничения обособленных форм, позволяет также выявлять варианты изменчивости раковин в пределах одного вида. Так, у гастропод отряда *Rissoiformes* наиболее изменчивой характеристикой роста раковины является величина смещения образующей кривой вдоль оси навивания за один оборот. Отчасти поэтому многие формы, описанные К.О. Милашевичем (1916) в качестве видов (вариететов), в действительности оказались внутривидовыми вариантами, отличающимися скоростью смещения оборотов вдоль оси. Использование же анатомических данных позволяет адекватно оценивать ранг тех или иных гомеоморф.

Из сказанного можно сделать заключение, что объективные и субъективные трудности фауно-систематического изучения гребнежаберных моллюсков можно преодолеть при комплексном использовании компараторного метода (установление числа обособленных форм — видов) и привлечении данных морфолого-анатомического характера (установление места выявленных видов в системе).

Наконец, важным представляется решение вопроса о причинах столь большого количества гомеоморф в изученных отрядах. На наш взгляд, объяснение этому следует искать в особенностях эволюции гребнежаберных моллюсков, принадлежащих к архаичным, высокоспециализированным или имеющим относительно средний уровень организации группам.

Среди изученных отрядов, как указывалось выше, гомеоморфы встречаются весьма часто. Важно, что эти отряды занимают по уровню организации примерно срединное положение в пределах подкласса *Pectinibranchia*. Такой вывод основан на сравнительном анализе целого комплекса признаков и степени продвинутости половой, пищеварительной, нервной, дыхательной и других систем (Fretter, Graham, 1963; Миничев, Старобогатов, 1971; Славошевская, 1975, 1983; Старобогатов, Ситникова, 1983; Голиков, Старобогатов, 1989, и др.). Немаловажен, на наш взгляд, также тот факт, что в этих отрядах преобладают виды, имеющие размеры, близкие к средним для всех брюхоногих моллюсков (Голиков, Скарлато, 1971; Голиков, Старобогатов, 1989), и что именно эти отряды содержат наибольшее число видов по сравнению с другими. Иными словами, средний уровень организации и многочисленность видов, вероятно, связаны. Следует учесть и удивительную эврибионтность представителей многих семейств отрядов *Littoriniformes* и *Rissoiformes*.

Все сказанное подводит нас к заключению, что относительная неспециализированность форм, относящихся к обсуждаемым отрядам, является основой их высокого разнообразия, эврибионтности и широкого распространения гомеоморф. Эмпирическое правило, согласно которому новые группы организмов происходят не от высших специализированных представителей предковых групп, а от малоспециализированных форм, сохраняющих эволюционную пластичность, именуется законом Копа. Если закон Копа подчеркивает временной аспект эволюции таксонов, а именно — перспективность дальнейшего развития групп, то одно из следствий этого закона, учитывающее стационарный аспект эволюции (Старобогатов, 1988) этих групп, можно сформулировать так: на всех этапах эволюции крупных таксонов процветают средние по уровню организации группы их форм. Основой для процветания (широкого распространения, эврибионтности, большого видового разнообразия) здесь служит, в отличие от процветания специализированных форм, именно их неспециализированность. "Неспециализированный организм не значит "неприспособленный", а означает лишь приспособленность к более широким условиям существования" (Шмальгаузен, 1983, с. 258). Обитание в широком спектре условий — хороший залог бурного видообразования (занятия новых экологических лицензий — Я.И. Старобогатов, 1988). Этот процесс сопровождается, с одной стороны, усиленным "тиражированием" оптимального в данных условиях шаблона размеров и формы раковины, с другой — непре-

рывной специализацией вследствие конкуренции, которая в дальнейшем ведет к теломорфозу (Шмальгаузен, 1983) Многократное и независимое в разных группах использование оптимального шаблона (pattern) приводит к умножению сходных по форме неродственных или отдаленно родственных организмов, то есть гомеоморф.

Данное объяснение большого числа гомеоморф в пределах отрядов Littoriniformes и Rissoiformes, конечно, не может претендовать на охват всех сторон эволюционных процессов этих таксонов, но в пределах имеющихся данных и в соответствии с поставленной задачей представляется достаточно обоснованным и приемлемым.

В заключение еще раз подчеркнем необходимость тщательного анализа всех возможных случаев гомеоморфного сходства с целью наиболее естественного размещения изучаемых таксонов в системе.

ЗАМЕЧАНИЯ К СИСТЕМЕ ОТРЯДОВ LITTORINIFORMES И RISSOIFORMES

В основу самой ранней классификации брюхоногих моллюсков (Milne-Edwards, 1848) было положено устройство и топография органов газообмена моллюсков — Prosobranchia, Opisthobranchia и Pulmonata. Сменившая данную система гастропод (Spengel, 1881) также основывалась практически на единственном комплексе признаков (однако уже устройства нервной системы) — наличии или отсутствии хиастоневрии — перекреста плевро-париетальных коннектив. Неудивительно поэтому, что в этих первых системах класса оказалось много неясного в делении на подклассы и в оценке систематического положения многих семейств. Существовавшая примерно до середины текущего столетия другая "макросистема" гастропод (Thiele, 1929; 1931; Wenz, 1938—1944) основывалась преимущественно на ограниченном количестве признаков строения раковины и мягкого тела (обычно радулы). Несмотря на известные удобства преимущественно конхологических систем, обусловивших их популярность, особенно среди палеонтологов, группировка видов и родов в таксоны высокого ранга, не учитывающая большую часть морфолого-анатомических особенностей данных животных, являлась, по существу, произвольной. Особенно много недоразумений возникало в группах, где широко распространено явление гомеоморфии, т.е. сходство внешнего облика раковины у видов, не связанных непосредственным родством.

Разработке современной системы гастропод (и в первую очередь Pectinibranchia или шире — Prosobranchia) посвящен ряд работ Я.И.Старобогатова с соавт. (Голиков, Старобогатов, 1968; Старобогатов, 1970; Golikov, Starobogatov, 1975; Миничев, Старобогатов, 1979; Ситникова, Старобогатов, 1982; Старобогатов, Ситникова, 1983 и др.).

Представители гастропод, ныне относимые к отрядам Littoriniformes и Rissoiformes, не так давно (Старобогатов, Ситникова, 1983) объединялись в одном отряде Littoriniformes, куда включали моллюсков, прежде (Golikov, Starobogatov, 1975) группировавшихся в отряды Protopoda и Discopoda. Заметим, что последние фигурировали и в единственной до нынешнего времени сравнительно полной фаунистической сводке по моллюскам Черного и Азовского морей (Голиков, Старобогатов, 1972). Несколько позже на основе анализа широкого комплекса признаков морфологии, анатомии и конхологии Littoriniformes sensu Starobogatov et Sitnikova, 1983, были разделены на 2 отряда: Littoriniformes и Rissoiformes (Голиков, Старобогатов, 1989). Весь же подкласс Pectinibranchia было предложено делить на 6 надотрядов с 15 отрядами. При этом каждый из них, по представлениям А.Н.Голикова и Я.И.Старобогатова (1989), является отдельной линией развития с собственными особенностями строения раковины, ноги, дыхательной и пищеварительной систем, центральной нервной системы, половой системы и экологии. Анализ современных представлений о филогенетических отношениях отрядов подкласса Pectinibranchia приведен в первой книге данного выпуска.

В данной работе мы придерживаемся системы отрядов, предложенной А.Н.Голиковым и Я.И.Старобогатовым (1989) с учетом более поздних уточнений и детализации состава отдельных таксонов (Алексенко, Старобогатов, 1987; Анистратенко, 1990; 1991; Anistratenko, Starobogatov, 1992 и др.).

ОТРЯД LITTORINIFORMES PČELINTSEV, 1963

(*Discopoda* Fischer, 1884)

Раковина со слабым перламутровым слоем или, чаще, без него, спирально завитая, башневидная, коническая или яйцевидная, иногда имеющая вид изогнутой трубки. Устье сомкнутое. Крышечка конхиолиновая, спиральная или концентрическая с различным положением ядра. Нога цельная, реже разделенная в продольном направлении. Ктенидий один, гребенчатый. Сердце из желудочка и предсердия. Почка одна (левая). Радула длинная, с семью зубами в каждом ряду. Желудок со слепым отростком и кристаллическим стебельком. Центральная нервная система из 9–10 ганглиев. Половая система самок трубковидная с центральным каналом. Копулятивный аппарат развит или отсутствует. Животные раздельнополые, иногда — гермафродиты.

На основе строения радулы (2 пары маргинальных зубов или больше, форма инициального зуба), половой системы самок (тонкостенная или железистая толстостенная трубка паллиального гонодукта), наличия или отсутствия копулятивного аппарата отряд подразделен на 4 подотряда (Голиков, Старобогатов, 1989): Littorinoidei, Cyclophoroidei, Rissoelloidei и Cingulopsoidei (с инфраотрядами Caecoini, Cingulopsoinei). Ранее эти инфраотряды рассматривались как подотряды в отряде Littoriniformes, понимаемом в более широком объеме и охватывавшем также отряд Rissoiformes (Славошевская, 1983; Старобогатов, Ситникова, 1983).

В Черном и Азовском морях, а также на территории Украины обитают представители трех подотрядов.

Таблица для определения подотрядов отряда Littoriniformes

- | | | |
|--------|--|----------------|
| 1 (2). | Раковина довольно крупная, ширококоническая, обороты уплощенные | Littorinoidei |
| 2 (1). | Раковина средних размеров или мелкая, яйцевидная, башневидная, с выпуклыми оборотами или имеет вид слабо изогнутой трубки. | |
| 3 (4). | Раковина мелкая (высотой до 3,5 мм), высоко-башневидная, почти цилиндрическая | Cyclophoroidei |
| 4 (3). | Раковина средних размеров (высотой не менее 4 мм), башневидно-яйцевидная или в виде слабо изогнутой трубки | Cingulopsoidei |

ПОДОТРЯД LITTORINOIDEI PČELINTSEV, 1963

Архаичная группа, сохранившая длинные коннективы в нервной системе, 3 протока печени и монаулическую женскую половую систему с центральным каналом в замкнутом паллиальном яйцеведе. Включает 2 надсемейства, из которых в фауне Украины обитают представители одного.

НАДСЕМЕЙСТВО LITTORINOIDEA GRAY, 1840

Сюда относят (Старобогатов, Ситникова, 1983) два семейства, различающихся важными деталями устройства половой системы. В Черном море представлены формы одного семейства.

СЕМЕЙСТВО MELARAPHIDAE STAROBOGATOV ET SITNIKOVA, 1983

Раковина овально-коническая или шаровидная, прочная, обычно окрашенная. Крышечка конхиолиновая, округло-овальная с периферическим ядром, малоспиральная. Радула длинная. Рахидальный зуб с 3–7 зубцами, латеральные (инициальные) зубы с крупными зубцами, наружные — с более мелкими.

Дистальная часть паллиального яйцеведа имеет яйцепроводящий канал, отделенный складкой; простата полностью или почти полностью замкнутая (рис. 22). Распространено в прибойной зоне морей тропического и умеренного поясов.

Несколько родов, из которых в Черном море обитает один.

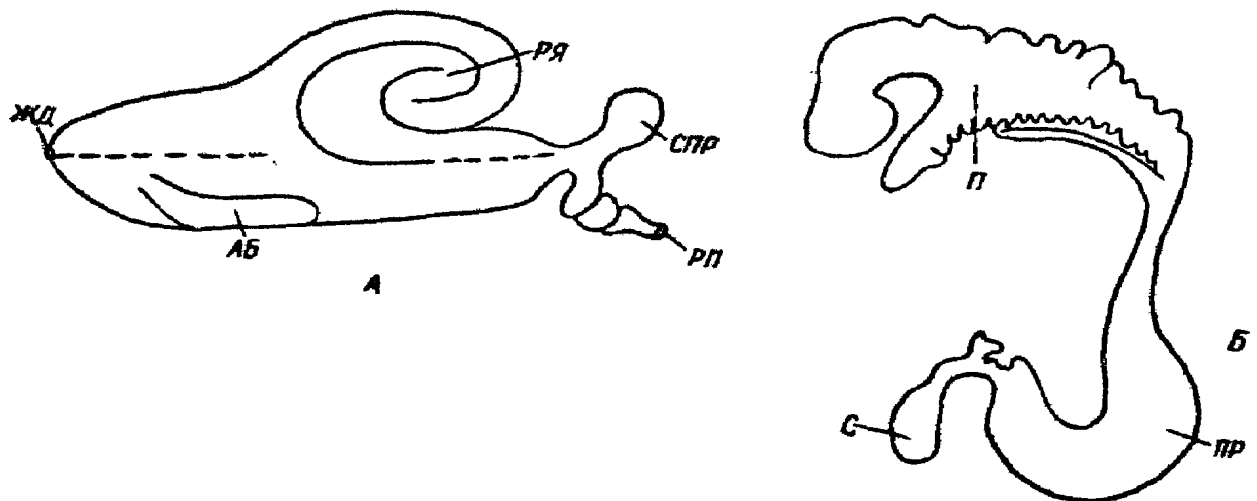


Рис. 22. Схема устройства половой системы самки (А) и самца (Б) *Melaraphe* sp. (по Reid, 1986)

РОД MELARAPHE MENKE, 1828

Раковина гладкая, с коническим завитком и слабо угловатым последним оборотом. Устье овальное, сверху заостренное. Рахидальный зуб радулы с боковыми пластинками, латеральные — с 4—5 зубчиками, краевые зубы узкие.

До последнего времени считалось (Милашевич, 1916; Голиков, Старобогатов, 1972 и др.), что род представлен в Черном море одним видом — *M. neritades* (L.). Компаративный анализ материала с ЮБК позволяет констатировать наличие здесь двух видов, один из которых хорошо соответствует изображению *M. neritoides* из Средиземного моря (Vucquoy et. al., 1882—1886, pl. 27, fig. 13—18). Сложнее с названием второго вида. В дополнениях к монографии К.О. Милашевича (1916) В.А. Линдгольм замечает, что К.А. Вестерлунд дважды описывал один и тот же вид (по мнению Линдгольма, — *M. neritoides*) под названиями *Melania* (*Amphimelania*) *induta* West., 1898 и *Lithoglyphus acutus* West., 1902. В типовой серии *Melania induta*, хранящейся в коллекции ЗИН РАН, нами обнаружен 1 экз., четко соответствующий второму, выделенному нами, виду рода, который отличается относительно большей шириной раковины и более укороченным завитком. Этот экземпляр мы обозначили как лектотип *Melania induta* Westerlund, остальные 9 экз. этой серии абсолютно точно соответствуют *M. neritoides*. В нашем распоряжении были также точные рисунки трех син-типов *Lithoglyphus acutus*, хранящихся в Гетеборгском музее (Швеция) под № 4559 (данный материал, как и типовая серия *M. induta*, собран в окрестностях Ялты (Мухалатка) А. Брандтом). Один из них, бесспорно, принадлежит *M. neritoides*, и, таким образом, *L. acutus* West. является его младшим объективным синонимом.

Поскольку меларафиды — животные раздельнополые и, в нашем случае, две формы встречаются совместно, была проведена серия вскрытий для определения пола особей обеих форм. Оказалось, что они представлены как самцами, так и самками, поэтому можно утверждать, что обсуждаемые формы не являются половыми диморфами, а принадлежат к разным видам.

Хотя моллюски данного рода обитают выше уреза воды — в зоне заплеска, они выбрасывают кожистые пелагические яйцевые капсулы линзовидной формы, выпуклые с обеих сторон, причем с одной стороны больше, чем с другой.

Таблица для определения черноморских видов рода *Melaraphe*

- | | | |
|--------|---|----------------------|
| 1 (2). | Ширина раковины составляет 0,76—0,82 ее высоты. Апикальный угол равен примерно 80° | |
| | | <i>M. induta</i> |
| 2 (1). | Ширина раковины составляет около 0,70 ее высоты. Апикальный угол равен примерно 70° | |
| | | <i>M. neritoides</i> |

***Melaraphe neritoides* (Linne, 1758) (рис. 23)**

Linne, 1758: 761 (*Turbo*); — *glabrata* C. Pfeiffer, 1828: 46 (*Melania*); Philippi, 1844: 159, v. 2 (*Littorina*); — *acutus* Westerlund, 1902: 47 (*Lithoglyphus*); Голыков, Старобогатов, 1972: 110, табл. 4, рис. 4.

Раковина крепкая, яйцевидно-коническая с 5—6 слабо выпуклыми, быстро нарастающими оборотами, разделенными мелким швом. Последний оборот составляет около 3/4 высоты раковины. Устье округло-овальное, вверху суженное, наружная губа заостренная, у внутренней губы широкий отворот. Пупок закрытый, редко в виде узкой щели. Окраска темно-каштановая, часто заметна светлая спиральная полоса на последнем обороте.

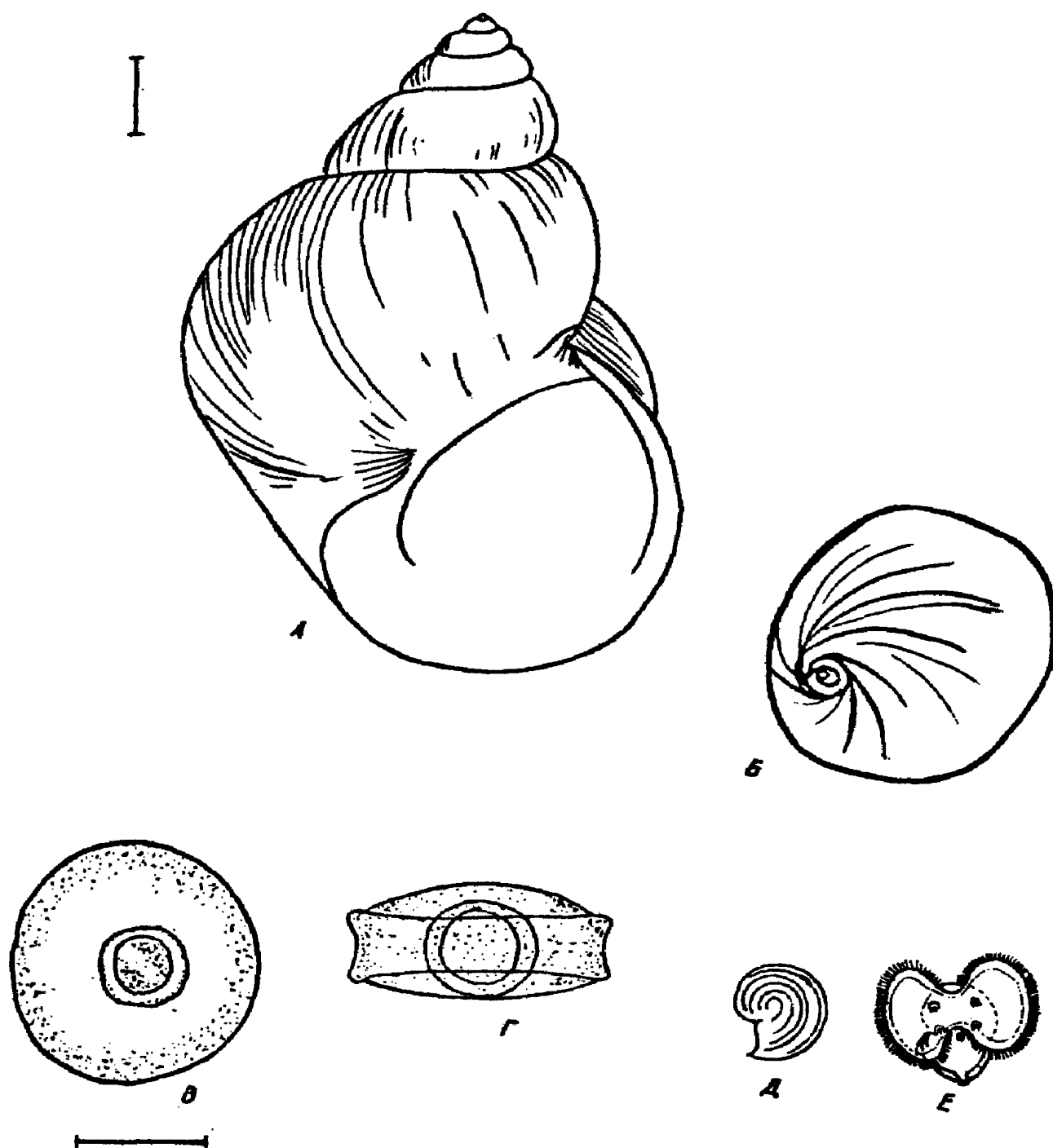


Рис. 23. *Melaraphe neritoides* (L.):

А — раковина; Б — крышечка (линейка — 1 мм); В, Г — кладка (по Lebour, 1935). В — вид сверху, Г — сбоку, линейка — 0,2 мм; Д, Е — личинка из планктона (Д — раковинка, Е — личинка)

Размеры. ВР — 9—10; ШР — до 7,0 мм.

Описание сделано по нашим экземплярам из заповедника "Мыс Мартъян".

Изменчивость изученного материала (около 60 экз.) из наших сборов и коллекции В.Д.Чухчина (ИнБЮМ) касается, в основном, скорости смещения оборотов вдоль оси и большей или меньшей выраженности светлой спиральной полосы.

Распространение. Атлантика (до берегов Норвегии), Средиземное и Черное моря (Милашевич, 1916; Голиков, Старобогатов, 1972). В последнем обнаружен нами в нескольких пунктах ЮБК. В районе Карадагской биологической станции данный вид (вероятно, и совместно встречающийся с ним *M. induta*) отмечался И.В.Шароновым (1952) и Л.А.Прокудиной (1952).

Экология. Обитает на скалах и крупных камнях в зоне заплеска и у уреза воды, но выше уровня прибоя. Местами численность достигает значительных величин — 92—244 экз./м² (Чухчин, 1974). Летом моллюски малоактивны (по крайней мере днем) и укрываются в щелях и углублениях скал. Питаются мелкими прикрепленными водорослями и лишайниками. Ползают и питаются, когда поверхность скал увлажняется, в другое время сидят неподвижно (Чухчин, 1974). Гонада у описываемых моллюсков располагается на дорсальной стороне начальных оборотов и состоит из трубочек, выстланных зародышевым эпителием и окруженных соединительнотканной оболочкой. В развитии гонад наблюдается четкая сезонная цикличность. По данным В.Д.Чухчина (1974), зимой *M. peritoides* имеют зрелые гонады; у самцов гонады оранжевые, семяпровод очень толстый, белый, заполненный спермиями, у самок гонады белые, наполненные крупными белыми ооцитами. Нерест происходит зимой и ранней весной, все самцы в марте, а самки в мае имеют практически пустые гонады. После нереста у *M. peritoides* (вполне вероятно, что и у *M. induta*, так как, несомненно, часть данных по биологии *M. peritoides*, приводимых В.Д.Чухчиным, относится и к *M. induta*) наступает длительный период покоя гонад. Остаточные половые продукты резорбируются и фагоцитируются амебоцитами и клетками фолликулярного эпителия. Такая же картина наблюдается и у средиземноморских мелараф (Palant, Fischelson, 1968). Гаметогенез начинается летом, но вначале идет медленно. Сперматогенез у черноморской *M. peritoides* начинается одновременно с оогенезом, но идет быстрее, и уже в сентябре большинство самцов имеют зрелые гонады, а большинство самок созревают только в ноябре (Чухчин, 1974). Хотя моллюски данного вида (а также и *M. induta*) обитают выше уреза воды — в зоне заплеска, они выбрасывают кожистые пелагические яйцевые капсулы (Lebour, 1935) линзовидной формы, выпуклые с обеих сторон, причем с одной стороны больше, чем с другой. Диаметр каждой капсулы 200 мкм (рис. 23, В, Г). Капсула содержит одно яйцо диаметром 80—90 мкм, одетое оболочкой и плавающее внутри нее (Чухчин, 1974).

Личинка при вытуплении имеет раковинку в один оборот со спиральными бороздами и мелкими точками между ними, велум личинки двулопастный, бесцветный. У позднего велигера раковинка темно-коричневая с 2,5—3 оборотами, высота ее 350 мкм. На последнем обороте имеются продольные полосы, в середине губы слабое углубление (рис. 23, Д, Е). Велум с темной пигментированной полоской вдоль наружного края. Нога фиолетово-черная (Lebour, 1935, 1937; Thiriot-Quevteux, 1967).

Melaraphe induta (Westerlund, 1898) (рис. 24)

— *induta* Westerlund, 1898: 179 (*Melania (Amphimelania)*).

Раковина низкоконическая, с 6 почти плоскими медленно нарастающими оборотами, разделенными мелким швом. Последний оборот составляет около 4/5 высоты раковины. Устье округло-овальное, вверху суженное, наружная губа заостренная, внутренняя с широким отворотом на столбик. Окраска светло-коричневая, иногда со спиральной грязно-белой полосой, идущей по периферии последнего оборота.

Размеры. ВР — 8,5; ШР — до 7,0 мм. Размеры лектотипа: ВР — 6,5; ШР — 5,7; ВПО — 5,6; ВУ — 4,1; ШУ — 3,0 мм.

Описание сделано по нашим экземплярам из заповедника "Мыс Мартъян".

Изменчивость раковин *M. peritoides* (а также *M. induta*), имеющих пелагическую личин-

ку, не столь резко выражена в сравнении с бореальными литторинидами, развитие которых протекает без пелагической личинки; на их широкую изменчивость указывает, например, Б.И.Калабушкин (1976). Варьирует, как и у предыдущего вида, скорость смещения оборотов завитка вдоль оси.

З а м е ч а н и я к д и а г н о з т и к е. От *M.peritoides* отличается более низкоконической раковиной, более плоскими оборотами и слегка вогнутой тангент-линией (у *M.peritoides* она прямая). К.О.Милашевич (1916) указывает, что *M.peritoides* имеет раковину высотой 6 и шириной 4 мм. Отношение ШР/ВР составляет 0,66, т.е. хорошо соответствует цифрам, полученным нами для настоящего *M.peritoides*. Там же этот автор пишет, что у Севастополя встречаются экземпляры высотой 7 и шириной 6 мм (отношение ШР/ВР равно 0,85), т.е. соответствующие по размерам *M.induta*.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Судить о распространении можно пока только по нашим находкам — "Мыс Мартыян", Севастополь и замечаниям К.О.Милашевича (см. выше). Вид обитает, вероятно, и в Средиземном море.

Э к о л о г и я. Обитает в тех же биотопах, что и *M.induta*.

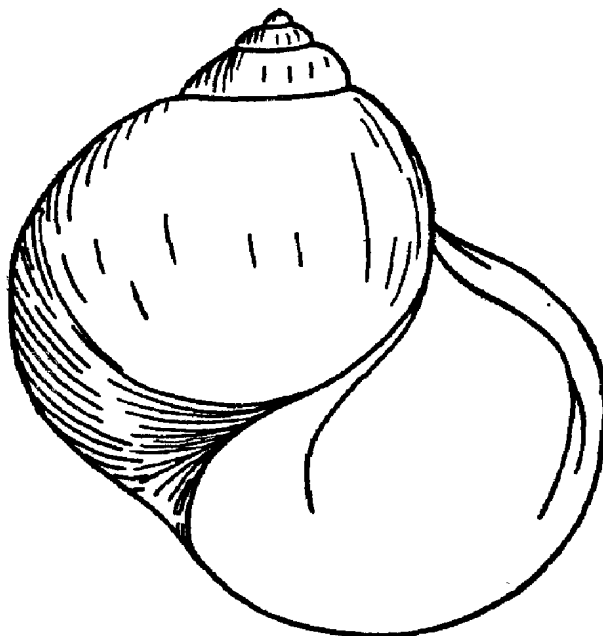


Рис. 24. Раковина *Melaraphe induta* (Westerlund). Линейка — 1 мм

ПОДОТРЯД CYCLOPHOROIDEI STAROBOGATOV ET SITNIKOVA, 1983

Discopoda sensu Golikov et Starobogatov, 1975 (part.).

Довольно многочисленная группа, сохранившая ряд архаичных черт организации. Характеризуется длинными цереброплевральными коннективами, сближенными субинтестинальным и левым плевральным ганглиями и стволовым (или, по крайней мере, в виде вытянутых ганглиев) характером педального отдела центральной нервной системы. Мантийная полость не заходит назад за область перикарда. Паллиальный яйцевод трубковидный, замкнутый, с широким центральным каналом и независимо в разных группах возникающим копулятивным аппаратом (паллиальным или головным).

Инициальный зуб радулы у ряда форм снабжен "рукояткой", т.е. имеется рудиментарный опорный латеральный зуб (Ситникова, Старобогатов, 1982).

Из трех надсемейств, объединенных в данный подотряд (Старобогатов, Ситникова, 1983), в пределах Украины обитают представители одного.

НАДСЕМЕЙСТВО ACICULOIDEA WOODWARD, 1854

Включает единственное семейство, обладающее отчетливым своеобразием устройства центральной нервной системы, в том числе сближенными супраинтестинальным и правым плевральным ганглиями.

СЕМЕЙСТВО ACICULIDAE WOODWARD, 1854

Раковина башневидная или цилиндрическая, очень маленькая, гладкая или с осевыми бороздками. Устье овальное, как правило с отчетливо выраженным парието-палатальным углом. Снаружи, параллельно краю устья, обычно располагается затылочное утолщение (каллус) в форме валика; снизу (в области пупка) оно сливается с отворотом колумел-

лярного края. Крышечка овальная, прозрачная, конхиолиновая, способная глубоко втягиваться в раковину. Ее спираль образует три оборота, нарастающих сначала медленно, а затем очень быстро, так что последние 3/4 оборота составляют большую часть крышечки. Рахидальный и инициальный зубы радулы со слегка расширенными основаниями; по режущему краю располагаются по 5 закругленных зубчиков. Боковые зубы широкие, с большим числом мелких зубцов по режущему краю. Паллиальный яйцевод (рис. 25, 26) длинный, с двумя последовательно расположенными железами, граница между которыми снаружи не видна, и с центральным протоком. Бурса небольшая, с некрутным мешковидным или шаровидным резервуаром на коротком протоке. Перед соединением с протоком бурсы ренальный яйцевод несколько расширяется и образует петлю. Семяприемника нет. Паллиальный семяпровод представлен несколько расширенной трубкой, апикальная часть которой, возможно, выполняет функцию семенных пузырьков, а остальная — функцию простаты. Мужское половое отверстие помещается на правой стороне тела значительно позади головы, а далее идет ресничная борозда, проходящая вплоть до конца пениса, расположенного позади правого щупальца.

В составе семейства исчисляется 4 рода с 56 видами, из которых 15 — ископаемые (Boeters et al., 1989). Согласно неопубликованным данным Я.И. Старобогатова и А.А. Байдашикова (устное сообщение), на территории Украины обитают представители 4 видов, относящихся к двум родам. Анализ конкретного материала позволяет нам присоединиться к мнению упомянутых исследователей.

Важно отметить, что у всех описываемых здесь видов предполагается отчетливый половой диморфизм в раковине. Правда, для окончательного заключения нужны дополнительные исследования, поскольку из-за ограниченности материала произвести серию вскрытий для определения пола нам не удалось.

Таблица для определения родов семейства *Asiculidae*

- | | | |
|--------|--|---------|
| 1 (2). | Шов, разделяющий обороты раковины, снизу окаймлен тонким спиральным ребром или "нитью" | Platyla |
| 2 (1). | Спирального ребра или "нити" под швом нет | Acicula |

РОД *PLATYLA* MOQUIN-TANDON, 1855

Hyalastae Hesse, 1917

Типовой вид — *Acme polita* Hartmann, 1840

Раковина высоко-башневидная или цилиндрическая с мало выпуклыми или плоскими оборотами, лишенными скульптуры. Затылочный каллус обычно хорошо выраженный. Петля ренального яйцевода по сравнению с резервуаром крупная. Сообщения между яйцеводом и задней частью мантийной полости нет (Jackiewicz, 1967) (рис. 25). На территории Украины обитает два вида рода, из них один приводился ранее в качестве варианта другого.

Предлагаемая ниже таблица построена с учетом полового диморфизма раковины.

Таблица для определения видов рода *Platyla*

- | | | |
|--------|---|----------------------------|
| 1 (2). | При ширине завитка раковины 1,0 мм его высота не менее 1,5 мм | <i>P. polita</i> (самцы) |
| 2 (3). | При ширине завитка раковины 1,0 мм его высота не превышает 1,4 мм. | |
| 3 (4). | При 5,75 оборотах раковины ее ширина не превышает 1,1 мм | <i>P. oedogyra</i> (самцы) |
| 4 (3). | При 5,75 оборотах раковины ее ширина не менее 1,25 мм. | |
| 5 (6). | При ширине завитка раковины 1,0 мм его высота не достигает или равна 1,0 мм | <i>P. oedogyra</i> (самки) |
| 6 (5). | При ширине завитка раковины 1,0 мм его высота не менее 1,3 мм | <i>P. polita</i> (самки) |

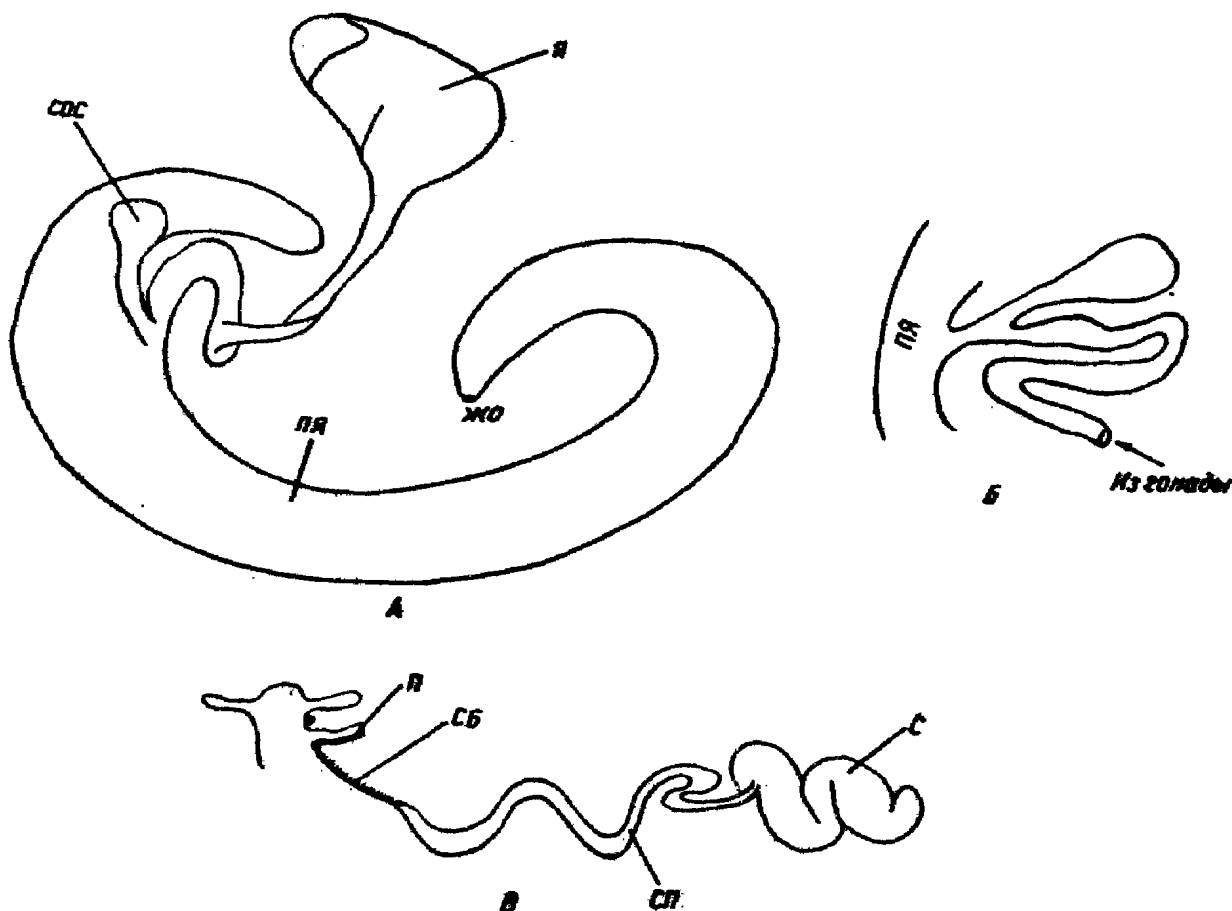


Рис. 25. Схема устройства половой системы самки (А, Б) и самца (В) *Platyla polita* (Hartmann) (по Jackiewicz, 1967)

Platyla polita (Hartmann, 1840) (рис.27)

Hartmann, 1840: 5, t. 2 (Acme).

Раковина очень мелкая, стройная, высоко-башневидная, почти цилиндрическая, с 5,5–6 слабо выпуклыми, закругленными оборотами, разделенными довольно глубоким швом, который снизу окаймлен невысоким, тонким спиральным ребром, более четко выраженным на 2–2,5 последних оборотах. Поверхность раковины гладкая, блестящая, рогово-коричневая, верхние 1,5–2 оборота обычно более светлые. При большом увеличении заметны тонкие линии нарастания. Устье округлое, вверху заметно суженное, по наружному краю окаймлено толстой складкой (рис. 27, Б), переходящей на парнегальном крае в колумеллярный отворот. Пупок обычно закрыт, изредка в виде щели. Самцы отличаются от самок более стройной и, как правило, несколько более крупной раковиной (рис. 27, Е).

Размеры. Самец: ВР – 3,02; ШР – 1,1; ВПО – 1,42; ВУ – 0,95 мм; ШУБко – 0,57; ШУско – 0,7 мм; Об – 5,75. Самка: 2,62; 1,05; 1,32; 0,87; 0,55; 0,62; 5,25 соответственно.

Описание сделано по экземплярам из Винницкой обл. – окрестности г.Винница (сборы А.А.Байдашников 22.08.1991 г.).

Изменчивость. Насколько можно судить по изученным экземплярам (около 15), изменчивость незначительная и касается, в основном, окраски, толщины складки на наружном крае устья и отчетливости подшовного ребра. Довольно часто ось раковины несколько искривлена, что характерно и для других наземных гастропод с высокой (башневидной) раковиной.

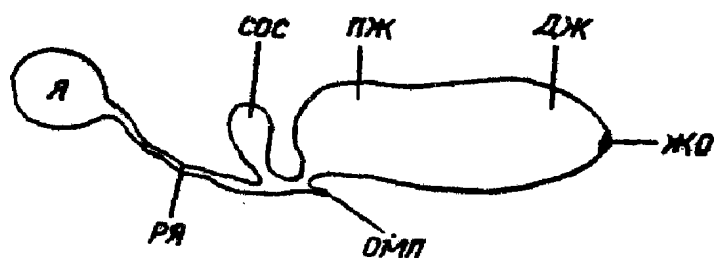


Рис. 26. Схема устройства половой системы самки *Acicula* sp. (по Fretter, Graham, 1963)

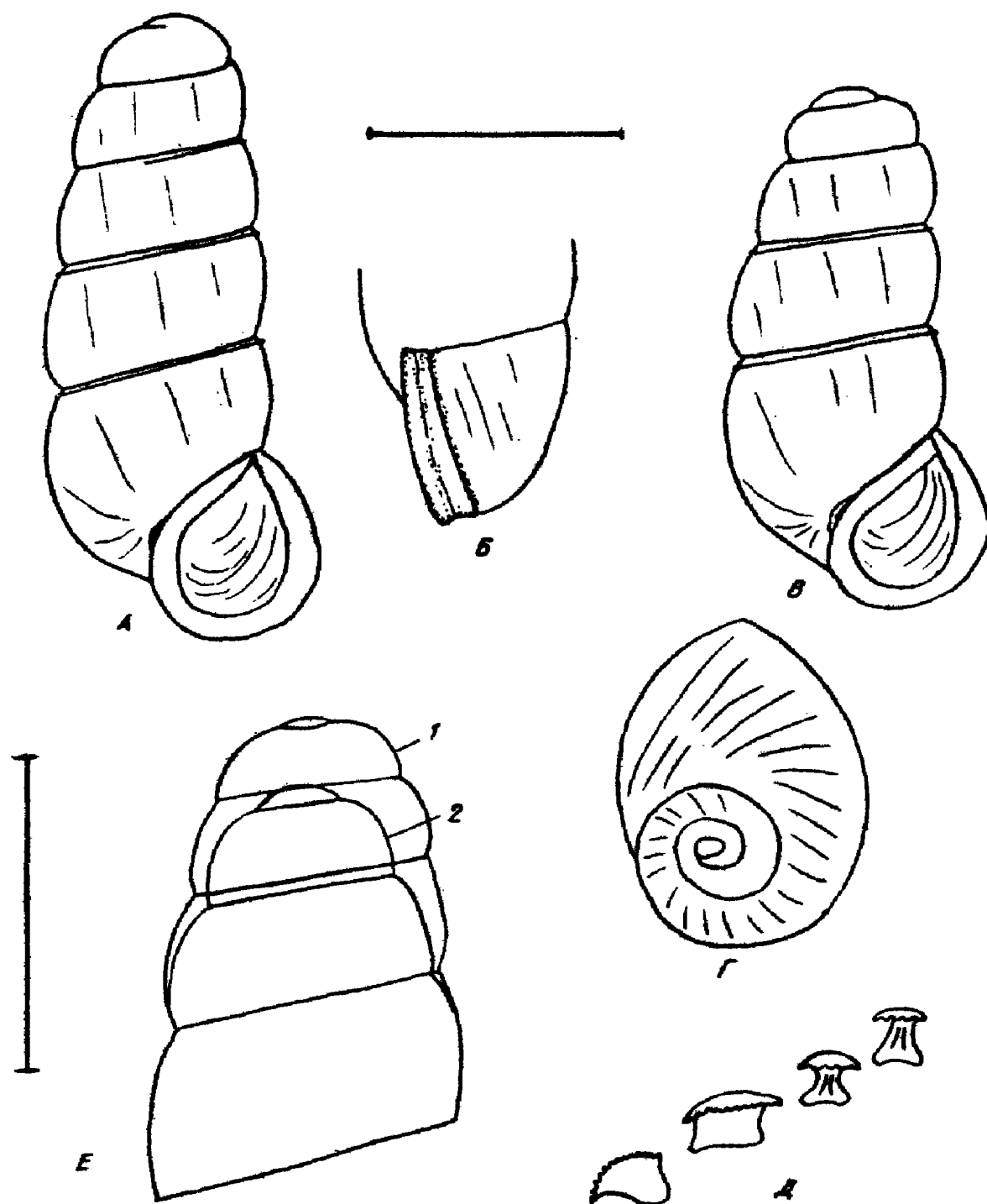


Рис. 27. *Platyla polita* (Hartmann):
 А–В – раковина (А – самец; В – самка; В' – видустя сбоку); Г – крышечка; Д – один ряд зубов радулы; Е – сравнение контуров завитков раковин самца (1) и самки (2) (Г и Д – по Jackiewicz, 1967). Линейка – 1 мм

Распространение. В Украине отмечен в Лесостепной зоне, Предкарпатье и в Украинских Карпатах (Байдашников, 1985, 1989). Общее распространение – средняя Европа (Дамьянов, Лихарев, 1975) от востока Бельгии, Франции и Испании до Тверской и Московской областей и Приднепровья.

Экология. Обитает в гниющей древесине и лиственной подстилке широколиственных лесов. Ведет малозаметный образ жизни.

Platyla oedogyra (Paladilhe, 1868) (рис. 28)

– var. *oedogyra* Paladilhe, 1868 (*Acme*). (?) – *similis* Reinhardt, 1880 (*Acme*); (?) – *perpusilla* Reinhardt, 1880 (*Acme*).

Раковина очень мелкая, стройная, высоко-башневидная, почти цилиндрическая, с 5,5–6 умеренно выпуклыми оборотами, разделенными углубленным, слабо прижатым швом.

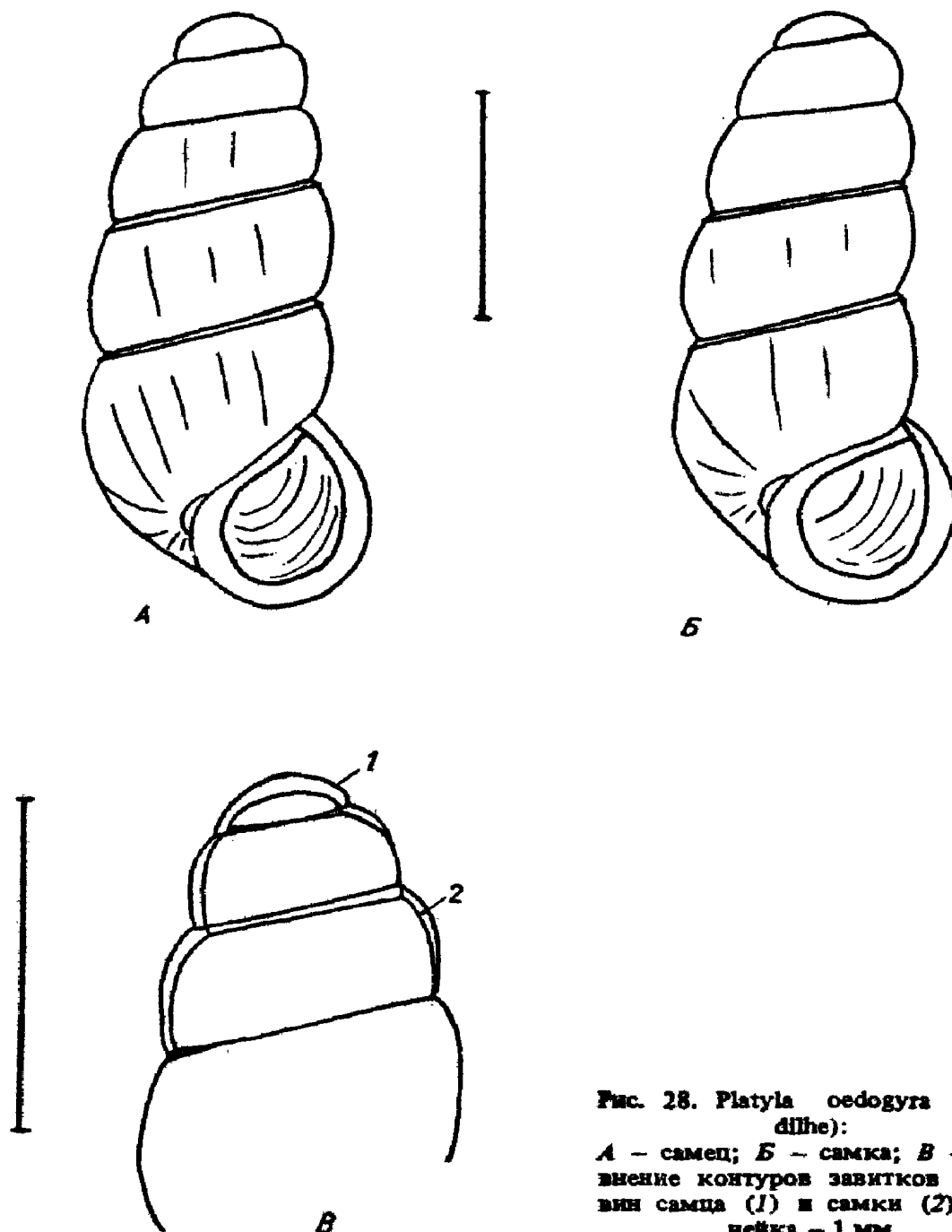


Рис. 28. *Platyla oedogyra* (Paladilhe):

А — самец; Б — самка; В — сравнение контуров завитков раковин самца (1) и самки (2). Линейка — 1 мм

Непосредственно под швом проходит невысокое тонкое спиральное ребро, более отчетливо заметное на 2–2,5 последних оборотах. Поверхность раковины гладкая, слабо блестящая, рогово-коричневая, покрыта слабо заметными линиями нарастания. Устье округло-овальное, вверху суженное, снизу равномерно закругленное. Наружный край у взрослых особей окаймлен толстой складкой, переходящей в колумеллярный отворот. Пупок узкий, щелевидный. Самцы имеют несколько более стройную раковину, чем самки (рис. 28, В).

Размеры. Самец: ВР — 2,9; ШР — 1,1; ВПО — 1,4; ВУ — 0,95; ШУбко — 0,52; ШУско — 0,62 мм; Об — 5,75. Самка: 2,75; 1,15; 1,37; 0,9; 0,57; 0,67; 5,25 соответственно.

Описание сделано по экземплярам из Житомирской обл. — окрестности поселка Дзержинск (сбор А.А.Байданникова, август 1988 г.).

Изменчивость. Имеет сходный с *P. polita* характер.

Замечания к номенклатуре. Изучение изображений (Boeters et al., 1989) экземпляров типовых серий *Acme similis* Reinhardt, 1880 (голотип), *A. perpusilla* Reinhardt, 1880 (лектотип) и *A. oedogyra* Paladilhe, 1868 (лектотип) показало полную идентичность раковин первого вида раковинам "самок" *P. oedogyra*, а раковин второго — раковинам "сам-

цов" *P. oedoguga*. Старшим из этих трех названий является *P. oedoguga* (Paladilhe, 1868), два другие, таким образом, оказываются младшими синонимами.

З а м е ч а н и я к д и а г н о с т и к е. От *P. polita* отличается менее стройной и менее крупной раковиной (как самцы, так и самки) при одинаковом числе оборотов, зато имеет более вздутые обороты завитка. При одинаковой ширине раковины экземпляры обоих полов *P. oedoguga* имеют меньшую высоту. Кроме того, затылочный каллус *P. oedoguga* простой, а у *P. polita* каллус как бы двойной, так как впереди основного каллуса расположен отворот устья, имеющий вид тонкого ребрышка.

Р а с п р о с т р а н е н и е. В Украине отмечен на территории Львовской и Житомирской областей (материалы сборов А.А.Байдашников). Общее распространение нуждается в уточнении, поскольку данный вид не всегда отличали от предыдущего.

Э к о л о г и я. Имеет сходный с *P. polita* характер.

РОД *ASICULA* HARTMANN, 1821

Aspe W.Hartmann, 1821

Т и п о в о й в и д — *Bulimus lineata* Draparnaud, 1801.

Раковина почти цилиндрическая, с мало выпуклыми или почти плоскими оборотами, гладкая или с осевой скульптурой из расставленных, иногда очень редко, резких углубленных линий. Затылочного каллуса нет. Петля ренального яйцевода по сравнению с резервуаром бурсы довольно маленькая. По данным ряда авторов (Cressk, 1953; Fretter, Graham, 1963), у места впадения протока бурсы яйцевод разделяется на два протока, один из которых открывается в паллиальный яйцевод, а другой — в мантийную полость (рис. 26). В фауне Украины отмечены два вида рода.

Таблица для определения видов рода *Asicula*

- | | | |
|--------|---|------------------------|
| 1 (2). | Обороты раковины гладкие | <i>A. jankowskiana</i> |
| 2 (1). | Обороты раковины покрыты тонкими резкими осевыми бороздками | <i>A. parcelineata</i> |

Asicula parcelineata (Clessin, 1911) (рис. 29)

Clessin, 1911: 165 (*Aspe*).

Раковина крошечная (не более 2,5 мм высотой), очень стройная, почти цилиндрическая, с 5—5,5 слабо выпуклыми оборотами, разделенными неглубоким, но отчетливым швом. Поверхность раковины покрыта довольно регулярными осевыми тонкими, неглубокими бороздками в виде порезов. Линии нарастания заметны очень слабо. Устье овально-округлое, вверху суженное с острым краем; валика, окаймляющего устье снаружи, нет. Неширокий колумеллярный отворот почти полностью прикрывает пупок. Самцы имеют несколько более стройную и крупную раковину, чем самки (рис. 29, Г).

Р а з м е р ы. Самец: ВР — 2,27; ШР — 0,35; ВПО — 1,1; ВУ — 0,7; ШУБко — 0,42; ШУско — 0,47 мм; Об — 5,5. Самка: 2,17; 0,82; 1,1; 0,67; 0,40; 0,47; 5,3 соответственно.

О п и с а н и е сделано по экземплярам из Закарпатской обл. — Межгорский, Раховский и Тячевский районы, в последнем материал собран на территории Угольского заповедного массива Карпатского заповедника. Сборы А.А.Байдашников 15.07.1983 г.

И з м е н ч и в о с т ь. Варьируют число осевых бороздок на оборотах, их длина (от шва до шва или только поперек части оборота) и отчетливость (глубина)

Р а с п р о с т р а н е н и е. Карпатский эндемик. В Украине обнаружен в Закарпатской, Ивано-Франковской и Черновицкой областях (Байдашников, 1985, 1989). Общее распространение — Восточные Карпаты.

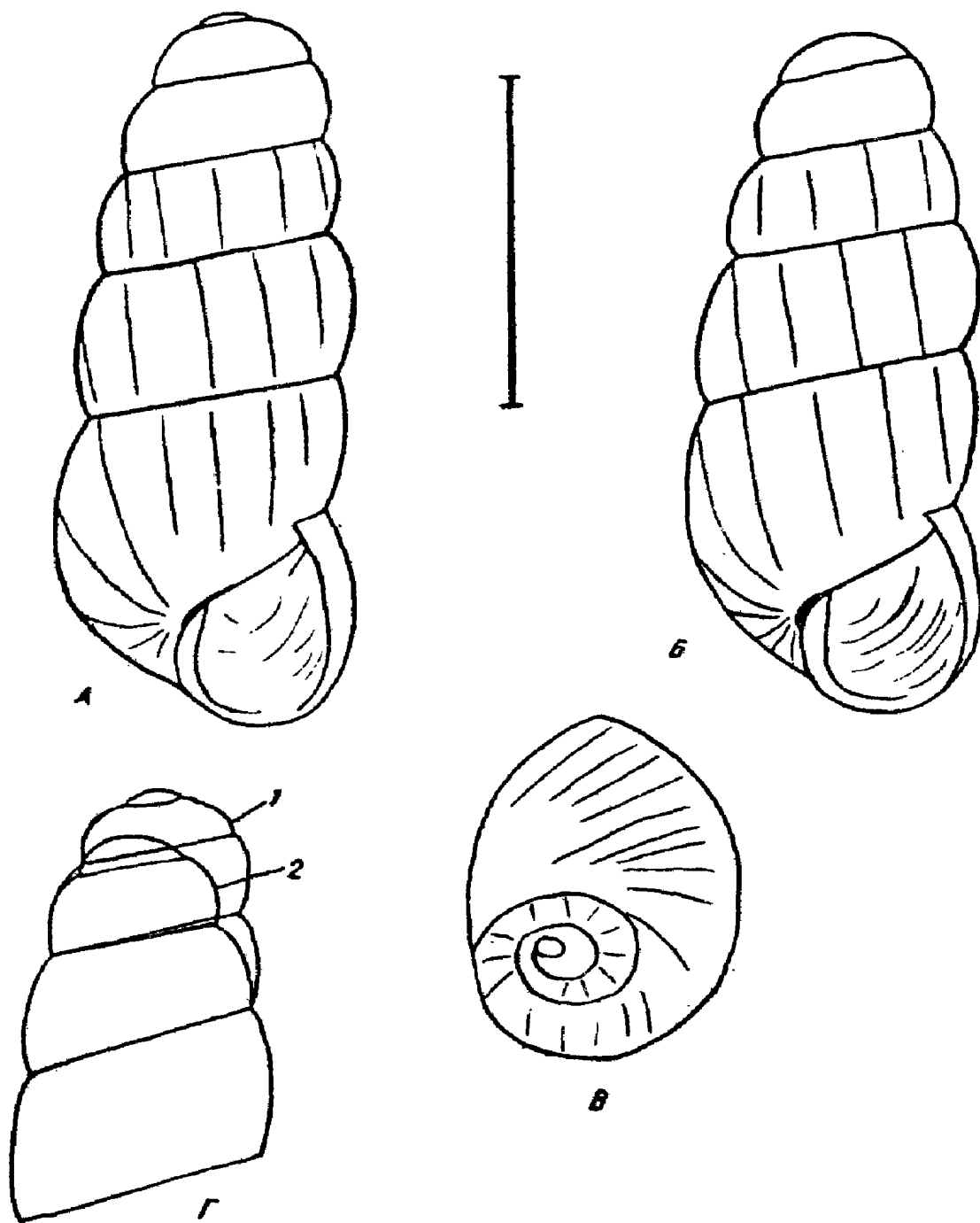


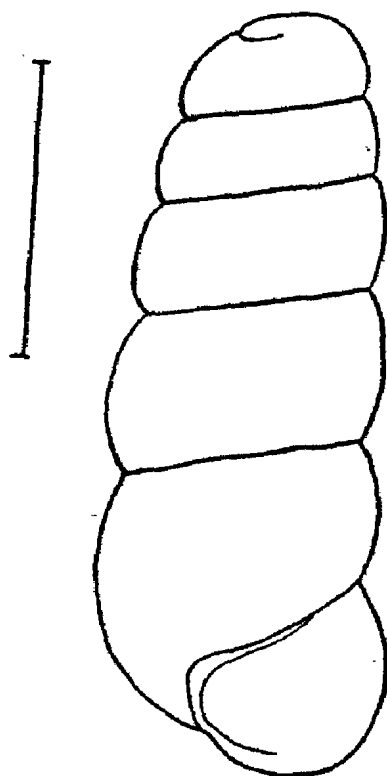
Рис. 29. *Acicula parcelineata* (Clessin):
 А, Б — раковина (А — самец; Б — самка); В — крышечка; Г — сравнение кон-
 туров завитков раковин самца (1) и самки (2) (В — по Jackiewicz, 1967). Ли-
 нейка — 1 мм

Э к о л о г и я. По данным А.А.Байдашникова (1985, 1989), населяет широколиствен-
 ные леса, где встречается в гниющей древесине, реже — в лиственной подстилке. Поднима-
 ется в горы на 1000–1200 м над уровнем моря. В верхнем лесном поясе Карпат отсут-
 ствует.

***Acicula jankowskiana* Jackiewicz, 1979 (рис. 30)**

Jackiewicz, 1979: 96, fig. 1 (*Acicula* (*Hyulacme*)).

Раковина маленькая, гладкая, почти цилиндрическая, прозрачная, бесцветная или жел-
 товатая. Оборотов 5,25–5,75, слабо выпуклых. Последний оборот составляет менее 1/2 вы-
 соты раковины. Подшовного спирального канта нет. Устье овально-четырёхугольное, с не-
 сколько оттянутым парието-палатальным углом. Колумеллярное и париетальное утолще-
 ния слабые. Затылочная мозоль (каллус) отсутствует.



Размеры. ВР — 2,4–2,6; ШР — 0,85–0,90; ВУ — 0,75; ШУ — 0,5 мм.

Описание сделано Я.И. Старобогатовым на основе первоописания вида (Jackiewicz, 1979).

Замечания. Вид очень похож на *A. parcelineata*, но отличается отсутствием на поверхности оборотов осевой скульптуры в виде тонких резких бороздок. Поскольку все описанные здесь ацикулиды обладают четким половым (?) диморфизмом раковин, правомерен вопрос о принадлежности изображения раковины *A. jankowskiana* к тому или другому полу (рис. 30). К сожалению, из-за отсутствия оригинального материала мы вынуждены использовать заимствованное (Boeters et al., 1989) изображение. Г. Бетерс с соавт. приводят фотографию голотипа и еще одного экземпляра (топотипа), при этом они полностью совпадают по геометрии роста и другим признакам раковины и, следовательно, принадлежат к одному полу.

Распространение. Вид описан из долины р. Желча близ с. Татаров Надворнянского р-на Ивано-Франковской обл. (Jackiewicz, 1979). Пока известен только из типового местонахождения.

Экология. Данных нет.

ПОДОТРЯД CINGULOPSOIDEI SLAVOSHEVSKAYA, 1983

Группа, характеризующаяся предельно концентрированной нервной системой, упрощенным строением желудка, сохранившего 2 мешковидные печени, замкнутым паллиальным яйцеводом и центральным (осевым) каналом.

Включает 2 инфраотряда: *Cingulopsoinei* Slavoshevskaya, 1983 (копулятивный аппарат у самцов отсутствует) и *Caecoinei* Starobogatov et Sitnikova, 1983 (копулятивный аппарат у самцов имеется). В Черном и Азовском морях обитают представители только второго инфраотряда.

ИНФРАОТРЯД CAECOINEI STAROBOGATOV ET SITNIKOVA, 1983

В мировой фауне насчитывается 14 семейств, относимых к данному инфраотряду (Старобогатов, Ситникова, 1983); из них в Черном и Азовском морях обнаружены представители 2 семейств.

До недавнего времени (Толиков, Старобогатова, 1972) в фауне Азово-Черноморской акватории числился представитель еще одного семейства из данного инфраотряда — *Assiminea rufostriata* (Hesse, 1916) (сем. *Assimineidae*).

Установлено (Ситникова, Старобогатов, Анистратенко, 1992), что данный вид принадлежит к роду *Pontiturbocella* (сем. *Naurakiidae* отряда *Rissoiformes*) и, таким образом, семейство *Assimineidae* из списка фауны Черного моря (по крайней мере в пределах территориальных вод Украины) следует исключить (см. также замечания, приведенные к роду *Pontiturbocella*).

Таблица для определения семейств инфраотряда *Caecoinei*

- | | | |
|--------|---|-----------------------|
| 1 (2). | Раковина в виде плоской, несомкнутой спирали или изогнутой трубки | <i>Caecidae</i> |
| 2 (1). | Раковина турбоспиральная | <i>Littoridinidae</i> |

СЕМЕЙСТВО CAECIDAE GRAY, 1847

Раковина в виде не сомкнутой в спираль изогнутой трубки, только эмбриональная часть ее спиральная. Начальный участок трубки, как правило, отламывается, и в образовавшемся отверстии формируется выпуклая или плоская перегородка (септа). Устье круглое. Крышечка конхиолиновая с центральным ядром, многоспиральная. Радула почти полностью редуцирована, с каждой стороны имеется 1—2 слабые пластинки. Паллиальный яйцевод с двумя последовательно расположенными железами и центральным яйцеводным каналом. Семяприемник имеется. Вместо отсутствующей бурсы есть вторичная (дистальная) бурса.

Около 15 родов, распространенных преимущественно в тропических морях. В Черном море 2 рода.

Таблица для определения черноморских родов семейства *Caecidae*

- | | | |
|--------|---|----------|
| 1 (2). | Раковина гладкая | Brochina |
| 2 (1). | Раковина с кольцевыми ребрами | Caecum |

РОД CAECUM FLEMING, 1817

Типовой вид — *Dentalium trachea* Montagu, 1803.

Раковина мелкая, в виде тонкой изогнутой трубки. Поверхность покрыта частыми, кольцеобразными ребрами. Септа угловатая, уплощенная. Крышечка плоская или вогнутая, многоспиральная. В Черном море один вид.

Caecum elegans Perejaslavitseva, 1891 (рис. 31)

Переяславцева, 1891: 235, т. 25; — *trachea* var. *pontica* Милашевич, 1909: 314;
— *trachea* var. *elegans* Per. Милашевич, 1916: 82, табл. 3, фиг. 22–25; — *trachea elegans*
Mil. Ильина, 1966: 125, табл. 6, фиг. 18–21.

Раковина крепкая, мелкая, непрозрачная, слабо и постепенно расширяющаяся к устью, умеренно изогнутая. Поверхность раковины покрыта многочисленными (50–60) кольцевидными, довольно правильно расположенными частыми ребрышками, разделенными узкими промежутками. Устье круглое, по краю слабо утолщенное. Суженный конец раковины закрыт известковым образованием в виде короткого выступа усеченно-клиновидной формы, скошенного в сторону вогнутого (брюшного) края раковины. Окраска от белой до коричневой.

Размеры. Длина 2,5–3,0; диаметр — до 0,8 мм.

Описание сделано по экземплярам из Севастополя (коллекция К.О.Милашевича, ЗИН РАН).

Изменчивость. Проявляется довольно слабо и в основном касается скульптуры поверхности раковины — ширины ребер и межреберных промежутков. Эмбриональная (плоскоспиральная) часть раковины отделяется от дефинитивной на различном уровне у разных особей, и с этим связаны вариации диаметра присептального участка раковины (рис. 31, Б). Варьирует также степень изогнутости раковинной трубки. Поскольку раскручивание спиральной раковины происходит хотя и очень стремительно, но равномерно, поэтому более старые (крупные) особи имеют вид более изогнутых трубок (при одинаковом диаметре присептных участков раковины!). Кроме того, расширение трубки с ростом заметно ослабевает и самые крупные экземпляры в продольном сечении почти цилиндрические, тогда как форма молодых экземпляров более конусовидная.

Замечания к диагностике. От обитающего в Средиземном море и Атлан-

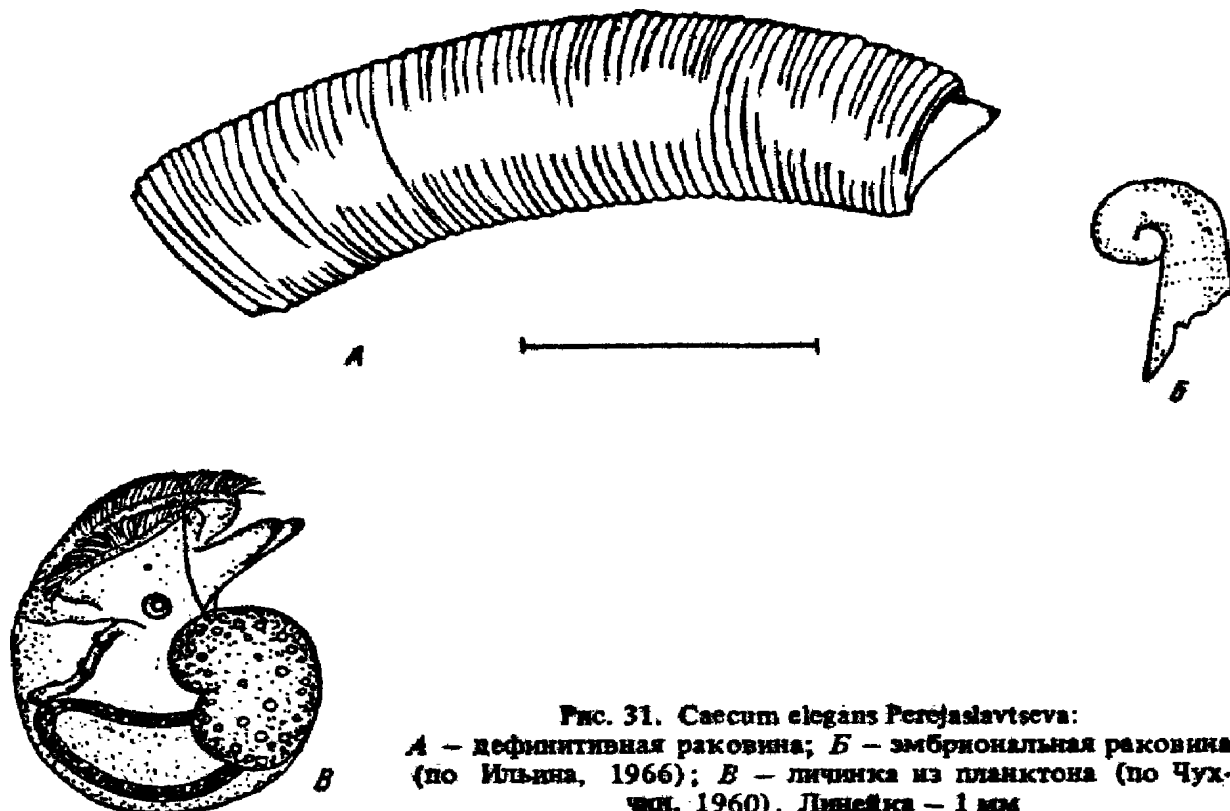


Рис. 31. *Saesum elegans* Perejaslavtseva:
 А — definitiva раковина; Б — эмбриональная раковина
 (по Ильина, 1966); В — личинка из планктона (по Чух-
 чин, 1960). Линейка — 1 мм

тике *S. trachea* (Mont.) отличается значительно более тонкими и частыми кольцевыми ребрышками (у *S. trachea* их число, обычно, не более 45 или реже — 50), а также более выступающей септой.

Распространение. Нами вид обнаружен во многих пунктах ЮБК — Севастополь, Ялта, Карадаг — и в прибрежье Кавказа (сборы М.И.Киселевой (ИнБЮМ) за 1957—1981 гг.). В Крыму неоднократно отмечался другими исследователями (Милашевич, 1916; Прокудина, 1952). За пределами Украины в Черном море обнаруживался у берегов Румынии (Grossu, 1956). Общее распространение — Средиземное и Черное моря.

Экология. Судя по изученным материалам, в Черном море обитает вдоль всех берегов (кроме опресненных районов северо-запада), вплоть до глубины 50—70 м. Селится преимущественно на песчаном грунте. Растительный микрофаг. Питается донными диатомеями и детритом (Чухчин, 1984).

Откладывает маленькие округлые прозрачные яйцевые капсулы диаметром 0,14 мм, в которых заключено по одному яйцу диаметром 100 мкм. Планктонные личинки *S. elegans* имеют плоскоспиральную бесцветную, прозрачную раковинку с 1,5—2 оборотами диаметром 230—290 мкм (рис. 31, В). Велум двулопастный, бесцветный. У личинки имеется хорошо развитая пищеварительная система: большой, удлинённый желудок с черными пигментированными стенками. Печень большая, зеленоватая. При двух оборотах раковинки личинка оседает и переходит к ползанию. Щупальца у них булабовидные, слегка расширенные на концах, нога на переднем крае сужена (Чухчин, 1960; 1984).

РОД BROCHINA GRAY, 1857

Типовой вид — *Dentalium glabrum* Montagu, 1803.

Раковина очень мелкая, гладкая, тонкая, трубковидная. Септа полушаровидная, выпуклая. Крышечка выпуклая, с многочисленными оборотами спирали. Анатомия не изучена. В Черном море один вид.

Brochina tenuis
(Milaschewitch, 1912) (рис. 32)

— *tenuis* Миласевич, 1912: 519 (*Caesum*); — *glabrum* Ильина, 1966: 127, табл. 6, фиг. 17 (*Caesum* (*Brochina*)).

Раковина очень мелкая, тонкостенная, блестящая, полупрозрачная, слегка изогнутая, почти не расширяющаяся к устью. При большом увеличении на поверхности видны только тонкие линии нарастания. Устье круглое, с острым краем по всему периметру. Санта выступающая, полушаровидной формы. Окраска белая.

Размеры. Длина до 1,5; диаметр — до 0,4 мм.

Описание сделано по нескольким экземплярам из Судака (коллекция К.О. Миласевича — ЗИН РАН) и из побережья Кавказа (сбор М.И. Киселевой, 1962 г., глубина 16 м).

Изменчивость. Варьирование формы раковины имеет такой же характер, как у *Caesum elegans* (см. с. 55).

Распространение. Нуждается в уточнении, поскольку вид обнаружен только в пунктах, где собран изученный нами материал. Кроме того, под названием *Caesum tennue* Mil. указывался в списке фауны района Карадагской биостанции (Прокудина, 1952).

Экология. Вероятно, растительноядный микрофаг, как и виды рода *Caesum*. По данным Г. Торсона (Thorson, 1946), раковинка плавающей личинки *B. glabrum* (Mout.) — вида очень сходного с *B. tenuis* — плоскоспиральная. Велум с пурпурно-черным краем, крышечка толстая. На задней части кишки виден пурпурно-черный пигмент, печень желтовато-коричневая. Личинка имеет два крупных глаза и двастатоциста. При диаметре раковинки 380 мкм обороты начинают раскручиваться в слабо изогнутую трубку, характерную для взрослых особей.

СЕМЕЙСТВО LITTORIDINIDAE GRAY, 1857

Раковина яйцевидно-коническая, высококоническая или банневидная. Гладкая или с осевыми ребрами. Устье овальное. Крышечка конхиолиновая, малоспиральная. Рахидальный зуб радулы с одним большим средним зубцом и 5–6 маленькими зубчиками по режущему краю. Паллиальный яйцевод с двумя последовательно расположенными железами и вертикальной продольной щелью внутри — яйцепроводящим каналом, не отделенным от яйцеводной полости. Ренальный яйцевод тонкий, в виде извитой трубки. Семяприемник и совокушительная сумка имеются, они связаны коротким протоком. Кроме того, bursa открывается самостоятельным протоком в мантийную полость. Копулятивный аппарат с крупной округлой простатой и 5–7 шаровидными выростами на пенисе (рис. 33, Г–З).

Семейство объединяет формы, обитающие в пресных и солоноватых водоемах Южной Америки (Старобогатов, 1970). Судя по анатомии половой системы (Radoman, 1974; Чухчин, 1976в), из средиземноморских и азово-черноморских гастропод к этому семейству, несомненно, принадлежит группа видов, описанная (Radoman, 1974) под родовым названием *Semisalsa* (= *Falsi-hydrobia* Chukchin, 1975). Удалось установить (Анистратенко, 1991), что типовой вид этого рода — *S. dalmatica* Radoman, 1974 — в точности соответствует первоописанию и промерам раковин *Thalassobia moitessieri*¹ (Bourguignat, 1876). Первоначально

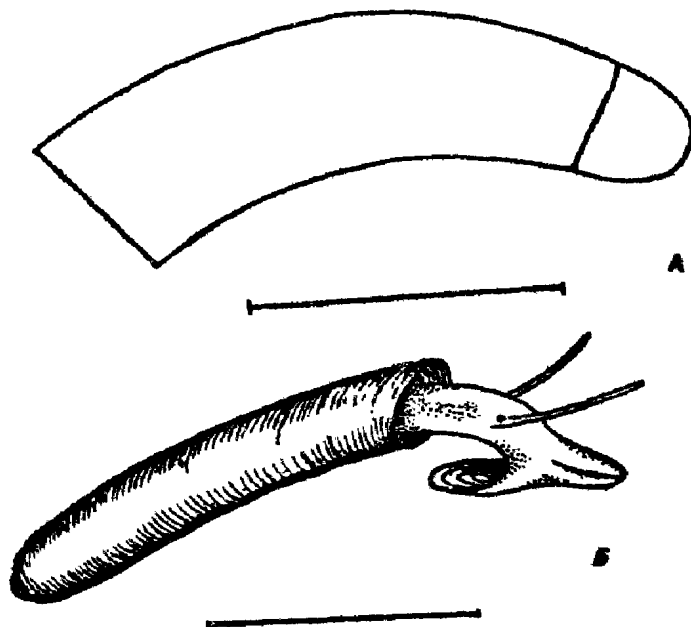


Рис. 32. *Brochina tenuis* (Milaschewitch):
А — раковина (линейка — 1 мм); Б — положение раковины при свободном движении (по Fretter, Graham, 1963). Линейка — 3 мм

¹ В статье Ж. Мабилля (Mabille, 1877, p. 221) это название пишется как "moitessieri", что является очевидной опечаткой, поскольку вид явно назван в честь Муатессье (moitessieri — так название пишется в работе Ж. Бургины (1876), где оно было установлено).

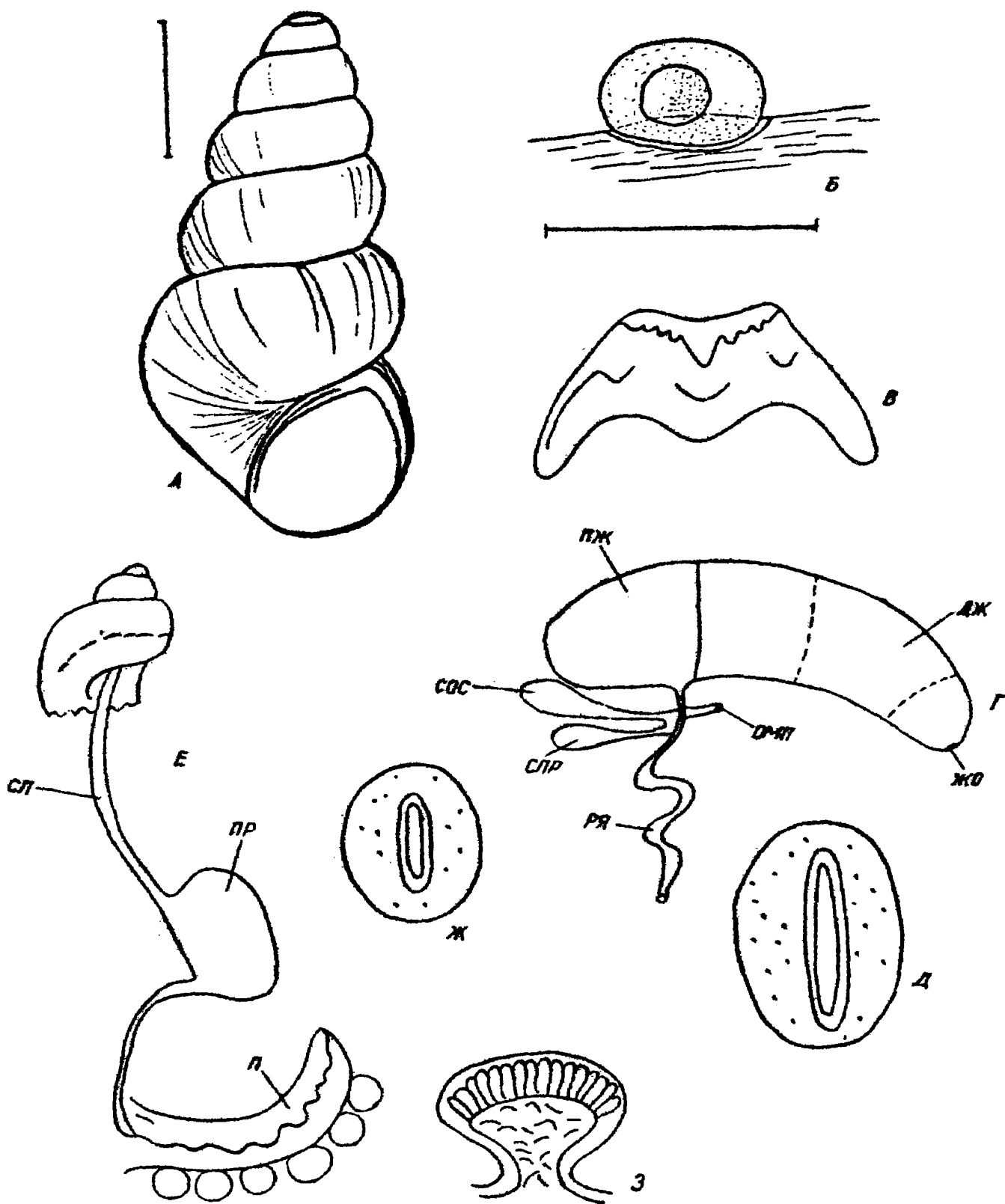


Рис. 33. *Thalassobia moitessieri* (Bourguignat):

А — раковина (линейка 1 мм); Б — кладка (линейка — 0,5 мм); В — рахидальный зуб радулы; Г-З — схема устройства половой системы самки (Г) и самца (Е); Д — поперечный разрез дистальной части яйцевода самки; Ж — поперечный разрез простаты; 3 — поперечный разрез через шаровидное образование на копулятивном аппарате самцов (Б — по Чухчин, 1984; В — по Radoman, 1974; Г-З — по Чухчин, 1976в)

название "*Thalassobia*" использовано Ж.Бургинья в качестве подродового в роде *Paludestrina* D'Orbigny, 1840, причем типовой вид не был обозначен ни первоначально, ни впоследствии. Мы использовали это название в качестве родового и обозначили типовым видом *Paludestrina moitessieri* Bourguignat, 1876 на том основании, что в составе подрода *Thalassobia* наряду с семью другими числится и этот вид (Mabille, 1877) Таким образом,

S. dalmatica, согласно правилу приоритета, является объективным младшим синонимом *Th. moitessieri*, а родовое название *Semisalsa* Radoman, 1974 — синонимом рода *Thalassobia* Bourguignat in Mabile, 1877.

РОД THALASSOBIA BOURGUIGNAT IN MABILLE, 1877

Radoman, 1974: 283 (*Semisalsa*); Чухчин, 1975: 121 (*Falsihydrobia*).

Типовой вид — *Paludestrina moitessieri* Bourguignat, 1876.

Раковина гладкая, башневидная, стройная, обороты вздутые, закругленные. Устье овальное с тонким краем. Пупок узкий, щелевидный. Крышечка конхиолиновая, малоспиральная. Рахидальный зуб радулы имеет по одному зубчику у заднего края основания. Краевые зубы с зазубренной режущей пластинкой. Большей частью размножаются партеногенетически, поскольку самцы составляют в популяциях около 0,5 % всех особей (Чухчин, 1975).

Приведем более расширенную характеристику моллюсков данного рода, основанную на описаниях морфологии и анатомии *T. moitessieri*, опубликованных В.Д. Чухчиным (1976в) и П. Радоманом (Radoman, 1974).

Голова с вытянутой, притупленной мордой. Щупальца длинные, тонкие, в их основании сидят глаза. Нога спереди расширенная, сзади притупленно-закругленная, над подошвой по краям — небольшие боковые выросты. Хвостовых придатков нет.

Правую часть обширной мантийной полости занимает половая железа. В левой половине располагается ктенидий, состоящий из низких и широких треугольных листочков. Между половой железой и ктенидием лежит кишка. Гипобранхиальная железа и осфрадий отсутствуют. Рот, расположенный на переднем конце морды, ведет в ротовую полость, затем в мускулистую глотку, на дне которой находится одонтофор с радулой. В каждом ряду радулы по 7 зубов, очень сходных с таковыми у *Hydrobiidae*. Рахидальный зуб имеет крупный средний зубец и по 4 мелких боковых зубчика. По бокам основания рахидальный зуб имеет по одному маленькому зубчику (рис. 33, В).

Пищевод короткий, прямой, ведет к желудку — обширному мешку, лежащему в предпоследнем обороте висцеральной массы. Спереди к нему примыкает мешок кристаллического стебелька. В средней части справа в желудок впадает пищевод, слева от входного отверстия мешка кристаллического стебелька отходит кишка. От отверстия пищевода по краю желудка, огибая его по дуге, к кишке проходит глубокая борозда, окруженная двумя валиками — тифлозолиями. Проток пищеварительной железы открывается в борозду желудка рядом с пищеводом. Кишка, отходя от устья кристаллического стебелька, огибает его слева, делает петлю и направляется к мантийной полости. Передний отдел кишки в виде тонкой трубки, задний — расширенный.

Яичник состоит из многочисленных тубул. Тонкий, трубчатый яйцевод в ренальной части образует 2 петли, прилегающих к железистой массе, и переходит в паллиальный гонодукт, разделяющийся на более светлую проксимальную (белковую) и более темную дистальную (капсульную) железу. Внутри паллиального яйцевода проходит вертикальная продольная щель — полость яйцевода, без продольной складки, отделяющей вагинальный канал (имеющийся у *Hydrobiidae* — см. с. 97). Интересной особенностью устройства половой системы *Thalassobia* является наличие протока, соединяющего яйцевод с мантийной полостью. Этот проток ведет к совокупительной сумке, по пути отдавая боковой проток к семяприемнику и к яйцеводу (рис. 33, Г). От крупного семенника отходит прямой, тонкий семяпровод, ведущий к довольно большой простате, располагающейся позади мантийной полости справа. В центре простаты имеется щелевидная полость (рис. 33, Е, Ж). Затем семяпровод подходит к пенису и далее тянется внутри него. Характерно присутствие на поверхности пениса 5 (по Radoman, 1974) или 6—7 (по Чухчин, 1976а) шаровидных выростов, расположенных в ряд на правой стороне (рис. 33, А, Б). Моллюски откладывают плотные кожистые кладки, не покрытые песчинками или детритом. Развитие прямое, без пелагической личинки (Чухчин, 1975).

В Азово-Черноморском бассейне обнаружено 3 вида рода.

Таблица для определения видов рода *Thalassobia*

- | | | |
|--------|---|------------------------|
| 1 (2). | Раковина удлиненно-башневидная, почти цилиндрическая. Апикальный угол не более 45° | Th. <i>moitessieri</i> |
| 2 (1). | Раковина высоко-коническая. Апикальный угол не менее 55° | |
| 3 (4). | При высоте завитка 1,5 мм его ширина не превышает 1,4 мм | Th. <i>rausiana</i> |
| 4 (3). | При высоте завитка 1,5 мм его ширина не менее 1,5 мм | Th. <i>coutagnei</i> |

Thalassobia moitessieri (Bourguignat, 1876) (рис. 33)

Bourguignat, 1876: 76, N 93 (*Paludestrina*); — *moitessieri* Mabilie, 1877: 221 (*Paludestrina*); Locard, 1893: 102 non *Hydrobia moitessieri* Bgt., 1866: 191, pl. 31, fig. 8–11; — *ventrosa* (Mont.) Милашевич, 1916: 58, табл. 2, фиг. 28–33 (*Hydrobia partim*); Ильина, 1966, с. 96, табл. 4, фиг. 8–35 (*partim*); — *gibba* Drap. — Germain, 1931 (*Belgrandia*); — *moitessieri* (Bgt.) — Голиков, Старобогатов, 1972: 107, табл. 3, рис. 25 (*Hydrobia part.*); — *dalmatica* Radoman, 1974: 286 (*Semisalsa*); — *streletzkiensis* Чухчиц, 1975: 121 (*Falsihydrobia*).

Раковина удлиненно-башневидная, почти цилиндрическая, с 7 сильно выпуклыми, закругленными оборотами, разделенными глубоким швом. Последний оборот составляет около половины (0,54) высоты раковины. Устье неширокое, овальное, с тонким краем. Пупок открытый, щелевидный. Окраска светло-роговая, часто рыжеватая.

Размеры. ВР — 3,7–5,0; ШР — 1,6–2,0 мм.

Описание сделано по нашим экземплярам из Тендровского залива.

Изменчивость касается прежде всего скорости смещения оборотов завитка раковины вдоль оси навивания. Варьирует также окраска раковины, форма и степень утолщенности края устья.

Замечания к диагностике. Раковины моллюсков данного вида, просмотренные нами (более 3000 экз.), четко соответствуют первоописанию и промерам раковин (Bourguignat, 1876) Этот вид имеет самую стройную раковину среди всех известных видов рода.

Распространение. Средиземное, Черное и Азовское моря. Вид найден во всех районах Азово-Черноморской акватории, кроме ЮБК (Тилигульский, Березанский лиманы, Каркинитский, Тендровский и Ягорлыцкий заливы (наши сборы), Цихисдзири (Грузия), Новороссийск, Греция, Ливия и Корсика (коллекция ЗИН РАН).

Экология. Обитает на глубине до 30 м среди растительности, на каменистом, песчаном и заиленном грунтах, часто образует массовые поселения.

Thalassobia rausiana (Radoman, 1974) (рис. 34)

— *rausiana* Radoman, 1974: 287 (*Semisalsa*).

Раковина высоко-коническая, с 5–6 правильно нарастающими выпуклыми оборотами, разделенными глубоким швом. Последний оборот составляет чуть более половины (0,6) высоты раковины. Устье неширокое, овальное, вверху слегка суженное, с сомкнутым, тонким краем. Пупок открытый, широкощелевидный. Окраска светло-желтая, иногда рогово-рыжеватая.

Размеры. ВР — 2,5–3,5; ШР — 1,5–1,8 мм.

Описание сделано по нашим экземплярам из Тендровского залива.

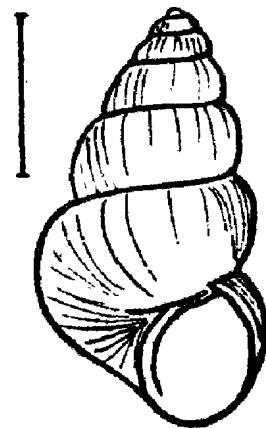
Изменчивость. Наиболее вариабельна окраска перистракума; смещение шага оборота вдоль оси изменяется незначительно, по крайней мере в сравнении с предыдущим видом *T. moitessieri*.

Замечания. Впервые для Черного и Азовского морей указан нами (Анистратенко, 1991). Экземпляры из этой акватории четко соответствуют *Semisalsa rausiana* Rad., описан-

ному из Адриатического моря (Radoman, 1974) Отличается от предыдущего вида заметно более укороченной раковиной и более мелкими размерами взрослых особей.

Распространение. Средиземное, Черное и Азовское моря. Обнаружен во многих пунктах акватории: в Тендровском заливе, Севастополе, у мыса Тарханкут и Азовском море (наши сборы), в Феодосии, Италии (озерко возле Монте-Гаргано), Франции (коллекция ЗИН РАН).

Экология. Обитает на небольшой глубине на растительности и грунте. Судя по нашим находкам, выносит значительное опреснение. Массовых скоплений не образует.



***Thalassobia coutagnei* (Bourguignat
in Coutagne, 1881) (рис. 35)**

— *coutagnei* Bourguignat in Coutagne, 1881 (*Paludestrina*); — *graeca* Radoman, 1974: 287 (*Semisalsa*).

Раковина стройная, удлинненно-коническая, с 7 выпуклыми, закругленными оборотами, разделенными довольно глубоким швом. Последний оборот составляет около половины (0,55) высоты раковины. Устье овальное, неширокое, с тонким сомкнутым краем. Пупок открытый, щелевидный. Окраска грязно-желтая, рыжеватая.

Размеры. ВР — 4,5—5,0; ШР — до 2,4 мм.

Описание сделано по нашим экземплярам из Тендровского залива.

Замечания к систематике. *Semisalsa graeca* (судя по описанию — Radoman, 1974), несомненно, идентичен *Paludestrina coutagnei*, промеры которого приведены А. Локаром (Locard, 1893). Это заставляет, согласно правилу приоритета, считать первый вид младшим синонимом второго. От других видов рода отличается относительно широкой раковиной с почти правильно-коническим завитком.

Распространение. Средиземное, Черное и Азовское моря. Впервые для Черного и Азовского морей указан нами (Анистратенко, 1991). Обнаружен вдоль всех берегов исследованной акватории (за исключением ЮБК, где вид пока не найден) в Тендровском заливе, Хаджибейском лимане, Новороссийске, Азовском море (наши материалы), Палермо (коллекция ЗИН РАН).

Экология. Селится на растительности и на дне, часто многочислен, особенно на мелководьях. Фитофаг и детритоид.

ОТРЯД RISSOIFORMES SLAVOSHEVSKAYA, 1983

Разнообразная и богатая видами группа моллюсков, охватывающая около 10 % всех видов гастропод. Распространены во всех морях и океанах. Раковина без ясного перламутрового слоя, спирально завитая, башневидная, коническая или дисковидная. Устье цельное. Крышечка конхиолиновая или обызвествленная, спиральная или концентрическая с различным положением ядра. Ктенидий один, гребенчатый. Сердце из желудочка и одного предсердия. Почка одна (левая). Радула длинная с семью зубами в каждом ряду. Желудок со слепым карманом и кристаллическим стебельком. Нервная система концентрированная, с короткими цереброплевральными коннективами. Половая система с развитым замкнутым паллиальным гонодуктом (за исключением п/отр. *Turritelloidei*) и вентральным каналом. Копулятивный аппарат у самцов имеется (за исключением п/отр. *Turritelloidei*). По особенностям внутреннего строения представители отряда сгруппированы в три подотряда. *Turritelloidei*, *Tornioidei* и *Rissooidei* (Старобогатов, Ситникова, 1983; Голиков, Старобогатов, 1989).



Рис. 35. Раковина *Thalassobia coutagnei* (Bourguignat in Coutagne). Линейка — 1 мм

Таблица для определения подотрядов отряда *Rissoiformes*

- | | | |
|--------|--|-----------------------|
| 1 (2). | Раковина крупная (более 25 мм высотой) | <i>Turritelloidei</i> |
| 2 (1). | Раковина средних размеров (до 15 мм высотой) или мелкая. | |
| 3 (4). | Раковина гладкая, яйцевидная, багнетовидная или коническая. Если со спиральной скульптурой в виде четких килей, то раковина полушаровидная. Если с осевыми ребрами, то игловидная или цилиндрическая | <i>Tornioidei</i> |
| 4 (3). | Раковина овально-конусовидная с более или менее выраженной осевой скульптурой, обычно с рисунком из темных осевых полосок или точек. Если раковина гладкая, то шаровидная с округлым устьем | <i>Rissooidei</i> |

ПОДОТРЯД TURRITELLOIDEI STAROBOGATOV ET SITNIKOVA, 1983

Protopoda Fischer, 1884 sensu Golikov et Starobogatov, 1975.

Включает формы со специфическими чертами организации: незамкнутый паллиальный гонодукт у самок, отсутствующий копулятивный аппарат у самцов и радула из 3—7 зубов в поперечном ряду. Группа широко распространенная в тропических морях. В Черном море достоверно известен один вид — *Turritella communis* Risso (семейство *Turritellidae* Woodward, 1851), обитающий здесь только в прибосфорском районе (Kaneva-Abadjieva, 1959)

ПОДОТРЯД RISSOOIDEI SLAVOSHEVSKAYA, 1983

Объединяет формы с замкнутыми половыми протоками, с крупной, хорошо обособленной железой в ренальном гонодукте самок и развитым совокупительным органом у самцов. Радула тениоглоссная, печень трубчатая и открывается в желудок одним отверстием (Славошевская, 1983).

В Азово-Черноморской акватории обитают представители одного надсемейства *Rissooidea*.

НАДСЕМЕЙСТВО RISSOOIDEA GRAY, 1847

Объединяет семейства, у представителей которых в паллиальном гонодукте самок только одна железа.

Приведем более подробную характеристику надсемейства. Голова с длинными цилиндрическими щупальцами, у основания которых расположены глаза. Губы в той или иной мере вытянуты. Нога довольно широкая, передний конец ее тупой, задний — сужен. У ряда форм сквозь покровы просвечивают 1—2 педальные железы: треугольная краевая (расположена на переднем конце) и крупная двулопастная подошвенная (посередине). Для мелких *Rissooidea* характерна еще одна — задняя педальная железа, образованная по типу трубчатой железы с разветвленным протоком (Fretter, Gracham, 1963; Славошевская, 1979). Секрет железистых трубочек выделяется в виде вязкой нити, с помощью которой моллюск прикрепляется к субстрату и перемещается в толще воды в вертикальном направлении. Дорсальная сторона ноги несет крышечку и 1 (*Rissoa*) или до 7 (*Alvania*) каудальных щупалец, которые иногда отсутствуют.

Из 5 семейств мировой фауны в Черном и Азовском морях обнаружены представители 3.

**Таблица для определения
азово-черноморских семейств
надсемейства Rissooidea**

- 1 (2). Осеая и спиральная скульптура на поверхности раковины развиты примерно одинаково *Alvanidae*
- 2 (1). Осеая скульптура резко преобладает над спиральной или скульптура отсутствует.
- 3 (4). Раковина маленькая (до 5 мм высотой), багнетовидно-коническая с выпуклыми оборотами и глубоким швом *Naupakiidae*
- 4 (3). Раковина средних размеров (более 5 мм высотой), высоко-коническая или яйцевидная с умеренно выпуклыми или уплощенными оборотами. Если раковина мелкая, то кубаревидная с сильно вздутыми оборотами и зияющим пупком *Rissoidae*

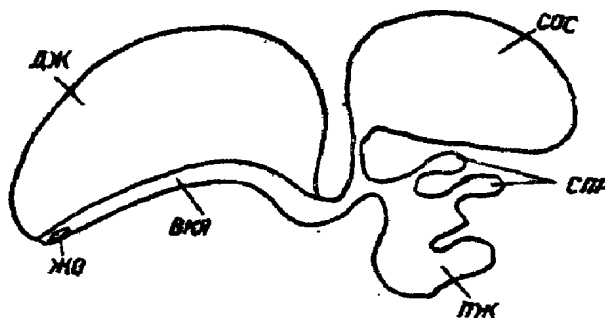


Рис. 36. Схема устройства половой системы *Alvania* sp. (по Johansson, 1956)

СЕМЕЙСТВО ALVANIDAE GOLIKOV ET STAROBOGATOV, 1972

Раковина толстостенная, яйцевидная или коническая, с сетчатой или спиральной скульптурой. Устье овальное. Крышечка конхиолиновая, малоспиральная. Рахидальный зуб радулы с крупными, а краевые зубы — с мелкими зубчиками. Ренальный отдел яйцевода представляет собой извитой железистый проток без обособленной железы. В паллиальной части одна железа с обособленным вентральным каналом. Совокупительная сумка и семяприемник имеются (рис. 36). У самок *A. reticulata* и *A. subsoluta* мерцательный вентральный желоб обособлен от капсульной железы небольшими складками, половое отверстие значительно смещено в проксимальном направлении, а ренальная белковая железа заметно редуцирована. Кроме того, данные виды обладают двумя семяприемниками, причем у самок *A. subsoluta* функцию второго семяприемника выполняет участок яйцевода, прилегающий к обычному семяприемнику (Johansson, 1956). Простата в виде округлой компактной массы.

Семейство широко распространено в тропических и субтропических морях. Точное число родов неизвестно. В Черном море, в пределах Украины, отмечено 2 рода.

Таблица для определения родов семейства Alvanidae

- 1 (2). Скульптура из грубых осевых и спиральных ребер, в местах пересечения образующих выпуклые узлы. Устье со спиральными гребешками внутри наружной губы *Alvania*
- 2 (1). Скульптура из тонких и низких ребер, не образующих узлов. Устье изнутри гладкое . . . *Massotia*

РОД ALVANIA RISSO, 1826

Типовой вид — *Alvania europaea* Risso, 1826 = *Turbo cimex* L., 1758.

Представлен в Черном море одним видом — *A. cimex* (L.), обнаруженным пока только в прибосфорском районе (Капелова-Абаджиева, 1959) (рис. 37).

**РОД MASSOTIA BUCQUOY, DAUTZENBERG
ET DOLLFUS, 1884**

Типовой вид — *Rissoa lactea* Michaud, 1832.

Раковина небольшая, прочная, яйцевидная с тонкоребристой осевой и спиральной скульптурой. Обороты уплощенные, разделенные мелким, слегка вдавленным швом. Устье крупное, кашлевидное. Крышечка конхиолиновая, малоспиральная, с внецентральной

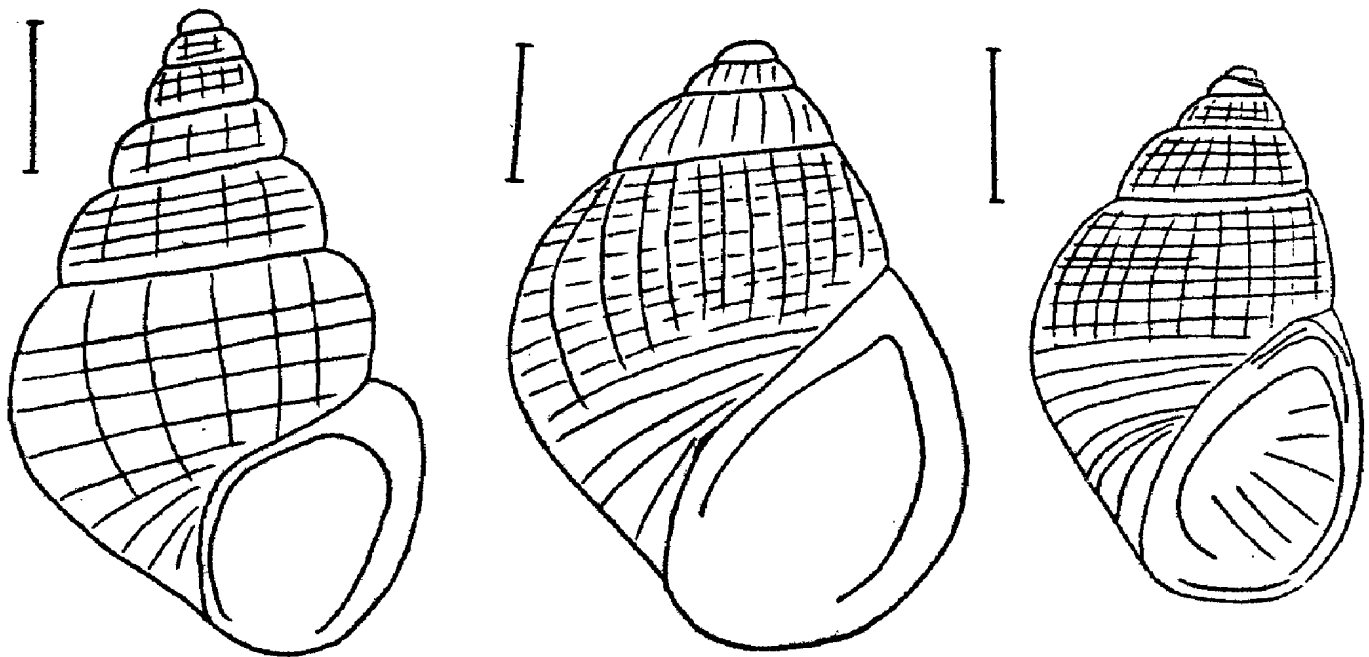


Рис. 37. Раковина *Alvania cimex* (L.). Линейка — 1 мм

Рис. 38. Раковина *Massotia lactea* (Michaud). Линейка — 1 мм

Рис. 39. Раковина *Massotia textilis* (Philippi). Линейка — 1 мм

ным ядром. Режущая пластинка рахидального зуба радулы с пятью зубчиками, средний из которых длиннее остальных. Краевые зубы с большим числом мелких зубчиков по режущему краю.

Из нескольких средиземноморских видов рода в Черном море отмечено два (*Anistratenko, Starobogatov, in press*).

Таблица для определения черноморских видов рода *Massotia*

- | | | |
|--------|---|--------------------|
| 1 (2). | Раковина овальная с умеренно выпуклыми оборотами | <i>M. lactea</i> |
| 2 (1). | Раковина овально-коническая с уплощенными оборотами | <i>M. textilis</i> |

Massotia lactea (Michaud, 1832) (рис. 38)

Michaud, 1832: 7, fig. 11, 12 (*Rissoe*); Голиков, Старобогатов, 1972: 96, табл. 2, рис. 11.

Раковина маленькая, овальная, с коническим завитком, состоящая из 5—6 слабо выпуклых оборотов, последний из которых составляет около 4/5 высоты раковины. Поверхность покрыта изящной сетчатой скульптурой из спиральных ребрышек и более редких и широких осевых ребер, сглаженных в нижней части раковины. В местах пересечения ребер узлов нет. В нижней части последнего оборота спиральные ребрышки (числом 14—16) расширяются и покрывают все основание. Устье крупное, каплевидное, вверх оттянутое, внизу закрученное. Наружная губа слегка отвернута, изнутри гладкая. Пупок закрытый.

Размеры. ВР — до 6; ШР — до 3,3 мм.

Описание сделано по нашему экземпляру из Севастополя (Казачья бухта) и нескольким экземплярам из Средиземного и Мраморного морей (коллекция ЗИН РАН).

Замечания к диагностике. Сравнение раковин из Средиземного, Мраморного и Черного морей показало очень незначительную их изменчивость, которая касается, в основном, числа ребер, ширины межреберных промежутков и величины угла вверх устья.

Распространение. Атлантическое побережье Европы, Средиземное, Мраморное (наши данные по материалам коллекции ЗИН РАН) и Черное моря. В последнем обнаружен нами в окрестностях Севастополя (1 экз.) из Казачьей бухты. Здесь и возле мыса Тар-

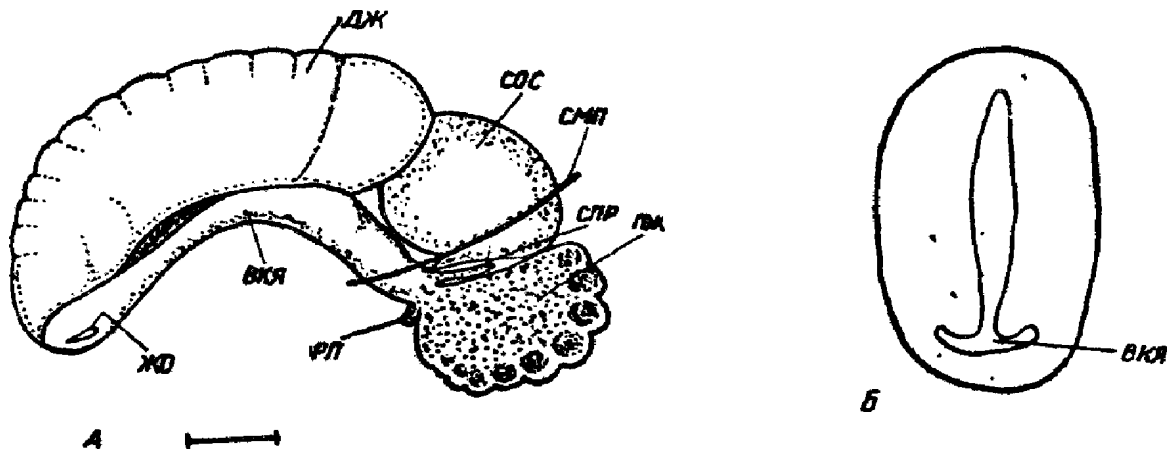


Рис. 40. Схема устройства половой системы самки *Rissoa* sp. (А) и поперечный разрез дистальной части паллиального яйцевода (Б) (по Ponder, 1985, линейка для А — 0,25 мм, Б — не в масштабе)

ханкут его находил. К.О.Милашевич (1916). Кроме того, под названием *Rissoa lactea* Mich. указывался в списке фауны района Карадагской биостанции (Прокудина, 1952). В Азовском море не обнаружен.

Экология. Встречается на небольшой глубине. Массовых поселений не образует. Вероятно, фитофаг.

Massotia textilis (Philippi, 1844) (рис. 39)

Nordsieck, 1972: 183, tab. R VI, fig. 25 (*Turbona* (*Massotiella*)).

Раковина крепкая, маленькая, овально-коническая, с коротко-башневидным острым завитком. Оборотов 5,5—6, слабо выпуклых, первые 2 оборота узкие, гладкие, последующие украшены резкими осевыми и более слабыми спиральными ребрами. Шов глубокий, как бы вдавленный. Последний оборот крупный, занимает 1/2 всей высоты раковины; спиральные ребра на его поверхности широкие и плоские. Устье грушевидное, его высота составляет 4/9 высоты раковины, вверху заметно суженное, внизу закрученное; губа с каллусом, отвороты ее плоские. Пупок закрыт.

Размеры. ВР — 3,65; ШР — 2,22; ВПО — 2,8; ВУ — 2,0; МУ — 1,1 мм; Об — 4,6.

Описание сделано по нашему экземпляру из Тендровского залива (август 1991 г.).

Замечания к диагностике. От *M. lactea* отличается более стройной раковиной и несколько более плоскими оборотами.

Распространение. Впервые для Черного моря указан нами (Anistratenko, Stogobogotov, in press). Обнаружен пока только в районе Тендровского залива (ближайший населенный пункт — г. Зализный Пор). Общее распространение — Атлантика, Средиземное и Черное моря.

Экология. Данные в доступной для нас литературе отсутствуют. Нами обнаружена лишь пустая раковина.

СЕМЕЙСТВО RISSOIDAE GRAY, 1847

Раковина яйцевидная, коническая, овальная или башневидная, гладкая или со скульптурой. Устье округлое или яйцевидное. Крышечка конхиолиновая, малооборотная. Раздвальный зуб радулы с оттянутыми боковыми углами. Краевые зубы с мелкими зубчиками. Ренальный отдел яйцевода длинный, содержит белковую железу, семяприемник (кроме п/сем. *Setiinae*) и совокупительную сумку. Паллиальный отдел с одной крупной железой с необособленной вентральной ресничной бороздой (рис. 40). Простата отсутствует, копулятивный аппарат без дополнительных желез и отростков.

Анализ анатомических данных (Ponder, 1985) показал необходимость выделения в пределах этого семейства второго (кроме номинативного) подсемейства *Setiinae* Anistra-

tenko et Starobogatov, 1992. Различия между представителями подсемейств касаются состава и топографии органов половой системы (рис. 40, 50) Признаки раковин и устройство радулы в данном случае менее показательны из-за гомеоморфного сходства раковин и однообразного устройства радул у практически всех представителей семейства.

Таблица для определения подсемейств семейства Rissoidae

- | | | |
|--------|--|-----------|
| 1 (2). | Раковина не менее 3 мм высотой, имеется осевая скульптура, осевые полосы или пятна | Rissoinae |
| 2 (1). | Раковина не более 2 мм высотой, обычно имеется спиральный ряд пятен | Setinae |

ПОДСЕМЕЙСТВО RISSOINAE GRAY, 1847

Раковина с осевой скульптурой, осевыми полосками или пятнами; железа ренального яйцевода разделена на лопасти, семяприемник имеется (рис. 40).

В состав подсемейства входит довольно большое число родов, которое точно определить затруднительно, так как многие роды не изучены анатомически. В Черном и Азовском морях в пределах Украины обитают представители 1 рода.

РОД RISSOA DESMAREST, 1814

Типовой вид — *Rissoa ventricosa* Desmarest, 1814.

Раковина небольшая, овально-коническая, довольно толстостенная, с осевой скульптурой в виде ребер, осевыми линиями или рядами точек. Спиральная скульптура слабо заметная. Обороты слабо или заметно выпуклые, разделяющий их шов мелкий. Устье большое (подроды *Rissoa s. str.*, *Lilacinia*), овально-грушевидное или маленькое (*Benzia*, *Turboella*), округло-овальное. Крышечка конхиолиновая, малоспиральная. Рахидальный зуб радулы с 5–7 зубцами на режущем крае, латеральные зубы с 3 крупными зубцами, краевые зубы с большим числом мелких зубчиков на режущем крае.

В половой системе самок совокупительная сумка на 2/3 лежит впереди задней стенки палпальной полости (подрод *Rissoa s. str.*) (рис. 40) или целиком располагается ко внутри от нее (*Turboella*, *Benzia*) (см. рис. 46, А).

Все известные на сегодня азово-черноморские виды *Rissoa* (числом 7) мы группируем в четыре подрода (Ситникова, Старобогатов, Анистратенко, 1992).

Таблица для определения азово-черноморских подродов рода Rissoa

- | | | |
|--------|---|----------------|
| 1 (4). | Обороты завитка уплощенные. Устье обычно очень широкое, грушевидной формы. | |
| 2 (3). | Раковина с тупоконическим завитком, верхние обороты не оттянуты, тангент-линия либо прямая, либо несколько выгнутая при вершине | Rissoa s. str. |
| 3 (2). | Раковина с остроконечным завитком, верхние обороты сосцевидно оттянуты, тангент-линия прямая или несколько вогнутая при вершине | Lilacinia |
| 4 (1). | Обороты завитка выпуклые. Устье обычно маленькое, округло-овальной формы. | |
| 5 (6). | Раковина ширококоническая, последний оборот составляет менее 0,7 высоты раковины | Benzia |
| 6 (5). | Раковина высоко-коническая, последний оборот составляет не более 0,65 высоты раковины | Turboella |

ПОДРОД RISSOA S. STR.

Раковина с тупоконическим завитком, не оттянутыми верхними оборотами и прямой или слегка вытянутой тангент-линией. Из Азово-Черноморского бассейна в пределах Украины известно 2 вида.

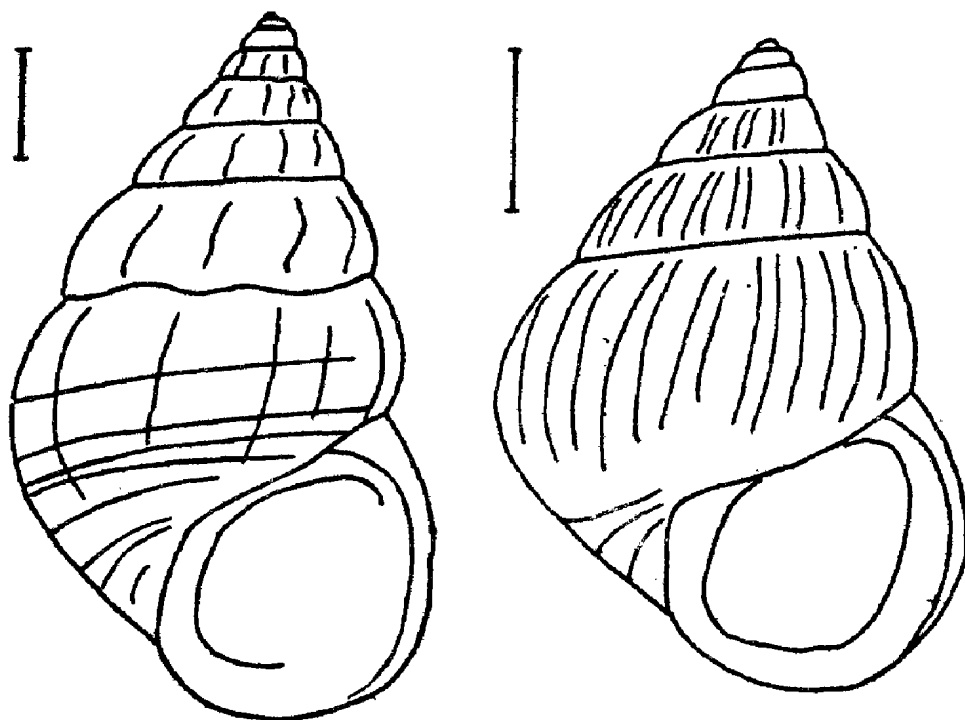


Рис. 41. Раковина *Rissoa (Rissoa) splendida* Eichwald (неотип). Линейка — 1 мм

Рис. 42. Раковина *Rissoa (Rissoa) euxinica* Milaschewitch (лектотип). Линейка — 1 мм

*Таблица для определения азово-черноморских видов
подрода Rissoa s. str.*

- | | | |
|--------|--|---------------------|
| 1 (2). | Раковина широко-конусовидная, при ширине завитка 2,0 мм его высота не более 1,5 мм. Отношение высоты раковины к ее ширине у взрослых особей не превышает 1,7 | <i>R. euxinica</i> |
| 2 (1). | Раковина овально-конусовидная, при ширине завитка 2,0 мм его высота не менее 1,6 мм. Отношение высоты раковины к ее ширине у взрослых особей не менее 1,9 | <i>R. splendida</i> |

***Rissoa (Rissoa) splendida* Eichwald, 1830 (рис. 41)**

Eichwald, 1830: 219; Миласевич, 1916: табл. 1, фиг. 22–36 (part.); Ильина, 1966: табл. 2, фиг. 10–24 (part.).

Раковина небольшая, овально-коническая, с 6–7 слабо выпуклыми оборотами, разделенными неглубоким швом. Последний оборот занимает чуть более половины (0,6) высоты раковины. Начальные обороты (2–3) гладкие, последующие украшены толстыми, невысокими, слегка изогнутыми осевыми ребрами. Спиральная скульптура заметна при большом увеличении и лучшего всего на последнем обороте. Устье широкое, неправильно овальное, вверху угловатое. Вдоль края наружной губы устья расположен толстый валик. Окраска желтовато-белая, часто с поперечными рядами буроватых точек. Края внутренней поверхности обычно пурпурные или лиловые.

Размеры. ВР — 6,5–7,0; ШР — до 5,4 мм.

Описание сделано по нашим экземплярам из Севастополя.

Замечания к таксономии. В коллекции Э.Эйхвальда (ЗИН РАН и геофак Санкт-Петербургского ун-та) раковины этого вида отсутствуют, вероятно, типовая серия утрачена. Основываясь на изображении и описании данного вида, из коллекции ЗИН РАН нами выделен неотип *R. splendida* (рис. 41) (Anistratenko, Starobogatov, in press). Его размеры: ВР — 6,9; ШР — 3,6; ВПО — 4,2; ВУ — 2,8; ШУ — 2,1 мм. Место хранения — ЗИН РАН, № 1 по систематическому каталогу. Этикетка: "Tauria" (Крым), сбор. А.Брандта, 1860 г.

Распространение. Обнаружен нами во многих пунктах ЮБК, у берегов Кавказа

в Северо-Западном Причерноморье. В Азовском море пока не найден. Общее распространение — Средиземное море и Атлантический океан.

Э к о л о г и я. Вполне обычный (часто доминирующий по численности) компонент поселений животных на цистозире, других морских водорослях и травах, камнях. Питается диатомовым обростом (Гаевская, 1954). Глубже 10—12 м почти не встречается. В солоноватоводных участках акватории попадаются экземпляры с сильно ослабленной скульптурой.

***Rissoa (Rissoa) euxinica* Milaschewitch, 1909**

(рис. 42)

— *euxinica* Милашевич, 1909: 158 (part.); — *splendida* (Eichw.) Ильина, 1966: табл. 2, фиг. 10—24 (part.)

Раковина небольшая, ширококонической формы, с 6—7 мало выпуклыми оборотами, разделенными мелким швом. Последний оборот составляет около половины (0,55) высоты раковины. Скульптура из широких, слегка изогнутых осевых ребер, на последнем обороте они обычно сглаживаются и заменяются частыми рядами бурых пятен или полосками. Спиральная скульптура слабая, заметная лишь в пространстве между ребрами. Устье широкое, неправильно овальное, с валикообразным утолщением снаружи у внешнего края. Окраска светло-желтая.

Р а з м е р ы. ВР — 6,0—7,5; ШР — до 4,0 мм.

О п и с а н и е сделано по нашим экземплярам из Севастополя (Казачья бухта), Ялты и Гурзуфа — всего около 100 экз.

И з м е н ч и в о с т ь. Судя по изученному нами материалу, наиболее варьируют степень выраженности осевых ребер на поверхности раковины и рисунок (иногда он может полностью отсутствовать).

З а м е ч а н и я к т а к с о н о м и и и д н а г н о с т и к е. Просмотр коллекции К.О.Милашевича (ЗИН РАН) показал: то, что автор (Милашевич, 1916) имел в виду под названием *R. euxinica*, является смесью *R. splendida*, *R. rufilabrum*, *R. labiosa*, *Pusillina obscura* и, наконец, вида, не относящегося к известным из этой группы. Чтобы не описывать его как новый, мы использовали название К.О.Милашевича и из его материала выделили лектотип *R. euxinica* (рис. 42). Его размеры: ВР — 4,2; ШР — 2,6; ВПО — 2,9; ВУ — 1,8; ШУ — 1,4 мм. Место хранения — ЗИН РАН, проба № 3 коллекции К.О.Милашевича (Инженерная бухта, г.Севастополь). От близкого *R. splendida* этот вид отличается более укороченным завитком и, соответственно, меньшим значением основного индекса раковины (отношение ВР/ШР) — 1,6 против 1,9.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Обнаружен нами в нескольких пунктах ЮБК (Севастополь, Ялта, Гурзуф)

Э к о л о г и я. Обитает в тех же биотопах, что и предыдущий вид, однако менее многочислен. К сожалению, имеющиеся в литературе (Чухчин, 1960) подробные описания кладок и личинок *R. splendida*, из-за отсутствия изображения раковины взрослого моллюска, нельзя уверенно идентифицировать с каким-либо из описываемых нами видов (как это удалось сделать в случае с *R. labiosa*, см. ниже)

ПОДРОД LILACINIA NORDSIECK, 1972

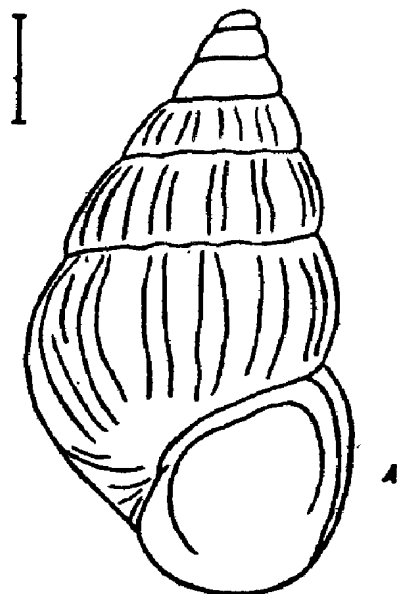
Persephone Leach, 1852 non Leach, 1817.

Т и п о в о й в и д — *Rissoa violacea* Desmarest, 1814.

Раковина с остроконическим завитком, сосцевидно оттянутыми верхними оборотами и прямой или слегка вогнутой тангент-линией. Из азово-черноморской акватории в пределах Украины известно 3 вида подрода.

*Таблица для определения
азово-черноморских видов
подрода Lilacinia*

- 1 (2). Завиток раковины удлиненно-конический, при ширине 2,0 мм высота завитка не менее 2,2 мм *R. vicina*
- 2 (1). Завиток раковины конический, при ширине 2,0 мм высота завитка не более 2,0 мм.
- 3 (4). Обороты завитка почти плоские, осевые ребра обычно заметно ослаблены *R. labiosa*
- 4 (3). Обороты завитка слабо выпуклые, осевые ребра обычно ясно выражены *R. rufilabrum*



***Rissoa (Lilacinia) rufilabrum* Alder, 1815
(рис. 43)**

Alder, 1815: 325, t. 13; — *venusta* Philippi, 1844: tab. 23, fig. 4; — *splendida* Eichw. — Милашевич, 1916: табл. 1, фиг. 28–36 (part.); — *membranacea* (Adams) — Ильина, 1966: 81, табл. 3, фиг. 1–18 (part.).

Раковина высококоническая, с 6–7 уплощенными оборотами, разделенными неглубоким швом. Последний оборот составляет чуть более половины (0,6) высоты раковины. Скульптура из слабых осевых ребрышек, часто сглажена, слабые спиральные нити видны только на последнем обороте. Устье широкое, неправильно овальное, вверху суженное. Наружная губа обычно утолщена широким валом. Окраска желтоватая.

Размеры. ВР — 7,5–8,0; ШР — до 3,8 мм.

Описание сделано по нашим экземплярам из Севастополя. Всего просмотрено несколько сотен экземпляров из разных пунктов ЮБК, побережья Кавказа, Северо-Западного Причерноморья и Азовского моря.

Изменчивость. Варьируют рисунок, степень выраженности спиральных ребер и окраска раковин (от светло-роговой до буровой и темно-коричневой). В ходе роста моллюсков скорость смещения образующей кривой вдоль оси навивания несколько уменьшается, и при мало меняющейся скорости увеличения поперечного сечения раковинной трубки это приводит к видимому (правда, довольно слабому и неодинаково хорошо выраженному у разных экземпляров) изгибу тангент-линии в сторону оси.

Замечания к таксономии. Сравнение черноморского материала с материалом из Венеции и с южного побережья Англии (коллекция ЗИН РАН), а также анализ описания *R. venusta* Phil. позволили установить, что под этим названием Р. Филиппи описал две различные формы (Philippi, 1844, tab. 23, fig. 4, 5). При этом форма с коротким завитком (fig. 4) в точности совпадает с описанием и изображением *R. rufilabrum* Alder, 1815, что подтверждается и непосредственным сравнением раковин из Англии. По приоритету *R. rufilabrum* является старшим синонимом *R. venusta*. Форма "venusta" с более стройным завитком идентична одному из видов, описанных К.О. Милашевичем (1916) под названием *R. vicina* (см. ниже).

Замечания к диагностике. От *R. labiosa* отличается более, а от *R. vicina* — менее стройным завитком.

Распространение. Обнаружен нами в нескольких пунктах ЮБК, побережья Кавказа, Северо-Западного Причерноморья и Азовского моря. Общее распространение —

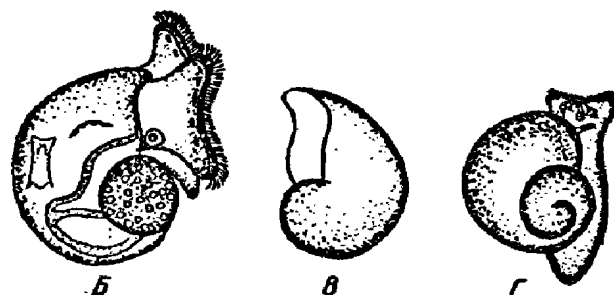


Рис. 43. *Rissoa (Lilacinia) rufilabrum* Alder: А — раковина (линейка — 1 мм); Б–Г — личинка (Б — вышедшая из кладки, В — ее раковинка, Г — поздняя личинка из планктона при ползании). Б–Г — по Чухчин, 1960

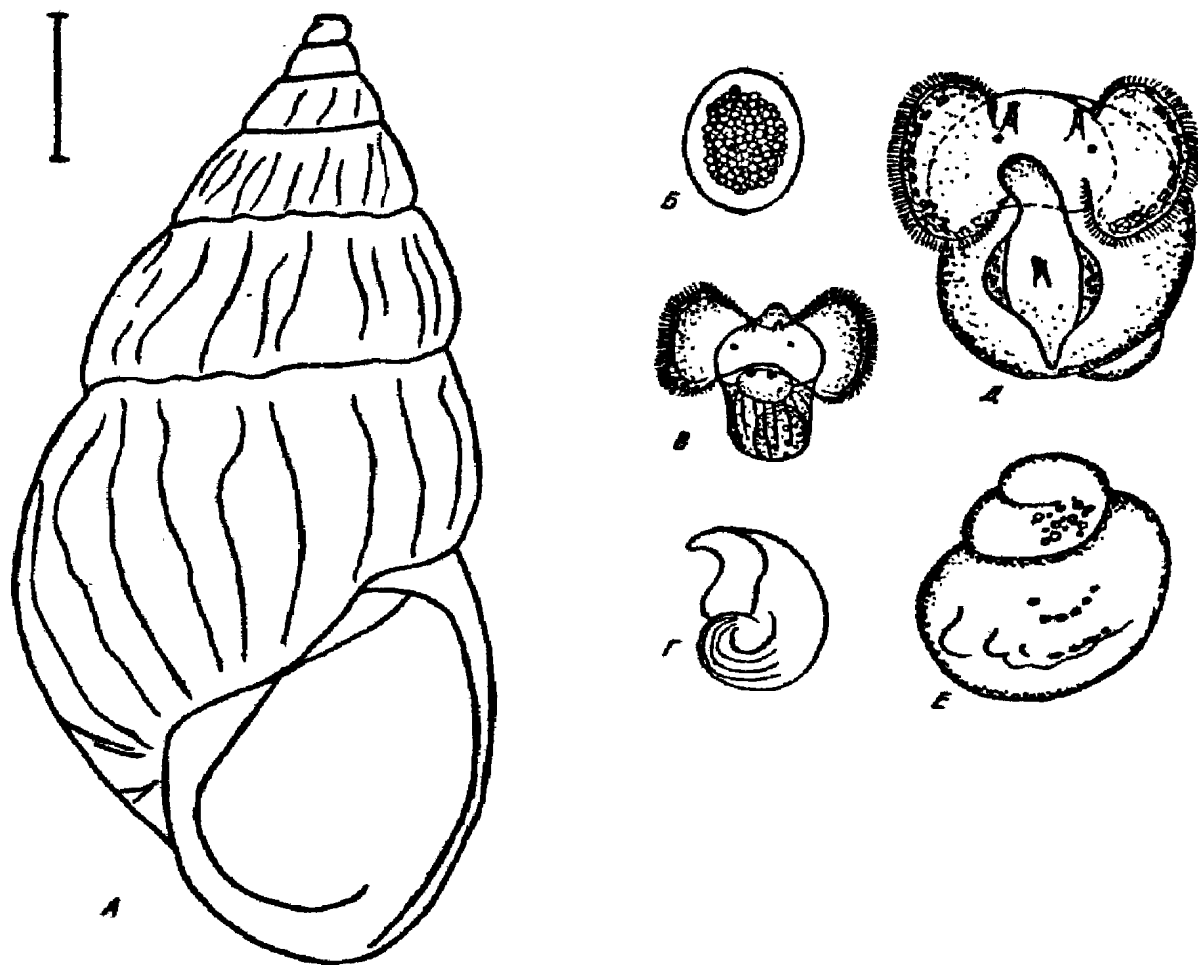


Рис. 44. *Rissoa (Lilacinia) labiosa* (Montagu):

А — раковина (линейка — 1 мм); Б — кладка; В — личинка, выпедившая из кладки; Г — ее раковинка; Д — личинка из планктона с раковинкой из 2,5 оборотов (вид снизу); Е — та же личинка — вид сверху. (Б–Е — по Чухчин, 1960)

Атлантика (на север до юга Англии), Средиземное, Черное и Азовское моря (Милашевич, 1916; Голиков, Старобогатов, 1972; наши данные).

Э к о л о г и я. Обитает обычно на небольшой глубине среди водорослей и морских трав. Является массовой формой и встречается в огромном количестве, главным образом на зостере и цистозире. Там же можно найти кладки этого вида, заключенные в тонкостенную кожистую капсулу линзовидной формы, прикрепленную плоской стороной к субстрату. Стенки капсулы прозрачные и бесцветные. Диаметр капсул 0,7–1,2 мм. В кладке 30–90 белых яиц диаметром 70–80 мкм. Выпедившие из кладки личинки имеют прозрачную и гладкую раковинку с одним оборотом (высотой 170–180 мкм). Велум личинки двулопастный, небольшой, по заднему краю проходит черная пигментированная полоска. Пищеварительная система сформирована полностью. Имеется 2 крупных глаза, 2 отолита и 1 правое щупальце (рис. 43, Б–Г). Перед оседанием личинка имеет раковинку в 2,5 оборота, двулопастный велум, пригнутую ногу с двумя боковыми выростами, лишенную всякого пигмента. Хвостового выроста, характерного для поздних личинок *R. labiosa*, нет (Чухчин, 1960)

***Rissoa (Lilacinia) labiosa* (Montagu, 1803)**
(рис. 44)

— *labiosus* Montagu, 1803: tab. 13, fig. 7 (Turbo); — *membranacea* (Adams) — Ильина, 1966: 81, табл. 3, фиг. 1–18 (part.); Голиков, Старобогатов, 1972: 93, табл. 2, рис. 5.

Раковина стройная, овально-коническая, с 6–7 почти плоскими оборотами, разделенными тонким, иногда слегка волнистым швом. Последний оборот составляет более половины высоты раковины. Осевая скульптура почти незаметна. Устье удлинненное, не-
70

правильно овальное, с тонким краем, обычно отвернутым наружу, иногда снаружи утолщенным валиком. Окраска светло-роговая с бурыми осевыми полосками.

Размеры. ВР — 7,0–8,3; ШР — до 4,0 мм.

Описание сделано по нашим экземплярам из Тендровского залива.

Изменчивость. Варьируют те же признаки и примерно в той же степени, как у *R. rufilabrum*. Экземпляры из Хаджибейского лимана и Казантипского залива Азовского моря полностью лишены скульптуры и имеют только бурые осевые полоски. Просмотрено всего около 1000 экз. из Тендровского, Ягорлыцкого и Каркинитского заливов, с ЮБК и из Азовского моря.

Замечания к таксономии. Вид, числившийся в Черном и Азовском морях под названием *R. membranacea* (Adams), как его понимали А.Н.Голиков и Я.И.Старобогатов (1972), в действительности соответствует *R. labiosa* (Mont.), изображенному автором описания на Tab. 13, fig. 7 (Montagu, 1803). Настоящий *R. membranacea* (Adams, 1797) первоначально описан без каких-либо иллюстраций и был изображен позже (Adams, 1800, v. 5, tab. 1. fig 14, 15). Оказалось, что на этих рисунках представлены две разные формы. Менее стройная (fig. 14) соответствует фотографии этого вида из Англии у W.F.Ponder (1985), поэтому ее резонно считать настоящим *R. membranacea*. Вторая, более стройная, форма (fig. 15) — несомненно, отдельный (нуждающийся в описании) вид, который так же, как и *R. membranacea*, в Черном море отсутствует. От *R. rufilabrum* данный вид отличается более узкой начальной частью завитка, резко ослабленной скульптурой, тонкой губой устья и уплощенными в средней части оборотами.

Распространение. Вид обнаружен нами вдоль всех берегов Черного моря (кроме Кавказского) и в нескольких пунктах Азовского моря (северная часть и Прикерченский район). Общее распространение — Атлантика (на север до Англии), Средиземное море (наши данные по материалам коллекции ЗИН РАН).

Экология. Обитает на небольшой глубине (до 10–12 м) на водорослях, травах, камнях и на мягком (но не илистом) грунте. Кладки (рис. 44, Б) в виде линзовидной очень тонкостенной кожистой капсулы, плоской поверхностью прикрепленные к субстрату. Стенки капсулы прозрачные, бесцветные. Диаметр капсул 1,2–1,3 мм. В каждой кладке 60–170 белых мелких (70–80 мкм в диаметре) яиц (Чухчин, 1960). Вышедшие из кладки личинки имеют прозрачную и гладкую раковинку с одним оборотом (высотой 170 мкм). Велюм личинок двулопастный, бесцветный. Пищеварительная система сформирована полностью: пищевод, желудок и кишка бесцветные, печень крупная, желтая. Личинки с раковинкой в 2,5 оборота, диаметром 290 мкм, по краю велума проходит узкая полоска темно-коричневого цвета (рис. 44, В–Е). Личинки этого размера имеют два одинаковых шупальца и ногу с двумя боковыми выростами, заметен также небольшой хвостовой вырост (Чухчин, 1960).

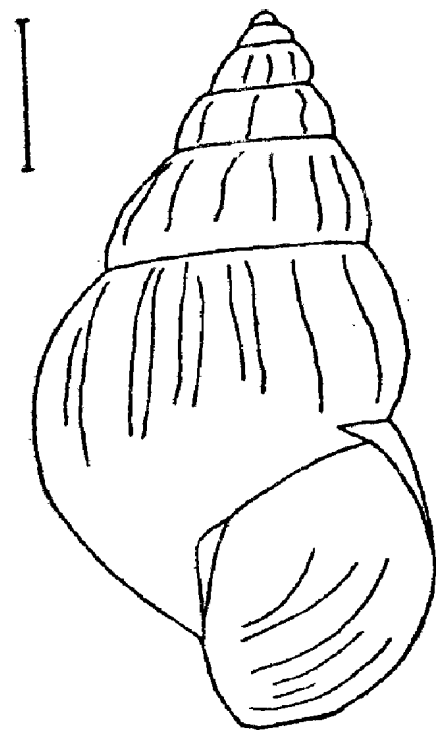


Рис. 45. Раковина *Rissoa* (*Lilacinia*) *vicina* Milaschewitch (лектотип). Линейка — 1 мм

Rissoa (*Lilacinia*) *vicina* Milaschewitch, 1916
(рис. 45)

Милашевич, 1916: табл. 2, фиг. 17–19; — *venusta* Philippi, 1844, tab. 23, fig. 5.

Раковина стройная, удлинненно-коническая, с 6–7 слабо выпуклыми оборотами, разделенными мелким швом и очень тонкостенным последним оборотом. Он занимает более половины высоты раковины. Скульптура из невысоких, широких осевых ребрышек, часто сглажена. Устье узкоовальное, вверху суженное. Наружный край тонкий, острый, нижний — несколько оттянут и отвернут наружу.

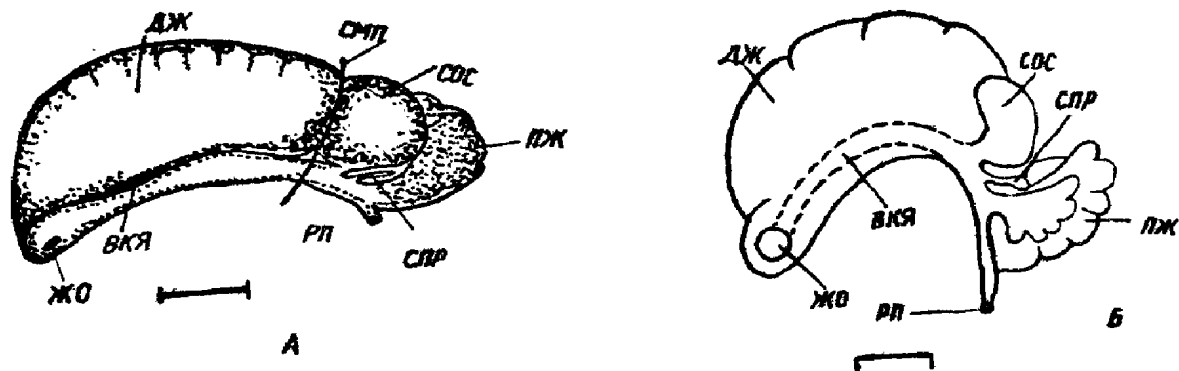


Рис. 46. Схема устройства половой системы самки *Rissoa* (*Turboella*) sp. (А) (по Ponder, 1985) и самки *Rissoa* (*Benzia*) *benzi* (Aradas et Maggiore) (Б). Б — рисунок Т.Я.Ситниковой. Линейка — 1 мм

Размеры. ВР — 5,0–5,5; ШР — до 2,8 мм.

Описание сделано по нашим экземплярам из Севастополя.

Изменчивость. Наиболее варьирующей характеристикой раковин данного вида является ширина и высота последнего оборота, что приводит к большому разбросу коэффициента ВР/ШР (проанализировано несколько сотен экземпляров из Тендровского и Ягорлыцкого заливов и окрестностей Севастополя).

Замечания к таксономии. Просмотр коллекционного материала К.О.Милашевича (ЗИН РАН) позволил установить, что под названием *R. vicina* (вида, описанного К.О.Милашевичем) в типовой серии содержится смесь 2 отдельных видов: *R. labiosa* и *R. "venusta"* стройная форма, по Р.Филиппи (Philippi, 1844, tab. 23, fig. 5). Мы использовали название *R. vicina* Mil. для стройной формы *R. "venusta"* sensu Philippi, 1844 и обозначили лектотип этого вида (рис. 45), хранящийся в коллекции ЗИН РАН под № 1 по систематическому каталогу. Его размеры: ВР — 4,9; ШР — 2,5; ВПО — 3,3; ВУ — 2,2; ШУ — 1,3 мм.

Замечания к диагностике. Раковины этого вида отличаются от других видов подрода самым стройным завитком и тонкостенным последним оборотом.

Распространение. В Черном море найден нами пока только в районе Севастополя, в Тендровском и Ягорлыцком заливах. Общее распространение — Атлантика (на север до Англии), Средиземное море (наши данные по материалам коллекции ЗИН РАН)

Экология. Встречается (иногда в изобилии) среди водорослей и трав.

ПОДРОД *TURBOELLA* LEACH, 1847 NON LEACH, 1830 (NOM. NUD.)

Mohrensternia 'auctum.

Типовой вид — *Turbo parvus* Da Costa, 1779.

Раковина овально-коническая или удлинённо-овальная с закруглёнными оборотами. Осевая скульптура только из линий нарастания или осевых ребрышек, спиральная — развита очень слабо. Устье овальное, сверху суженное, снизу закруглённое. Пупок закрыт. Рахидальный зуб радулы внизу расширенный, с 5 зубчиками по режущему краю. Краевые зубы с многочисленными мелкими зубчиками.

В половой системе самок совокупительная сумка целиком располагается ко внутри от задней стенки паллиальной полости (рис. 46, А).

Наибольшее разнообразия группа достигает в субтропических водах северного полушария.

Виды, принадлежащие к данному таксону, все предыдущие исследователи объединяли под родовым названием *Mohrensternia*. Рассмотрение единственного синтипа *Rissoa angulata* Eichwald, 1830 (хранится в геологическом музее геологического факультета Санкт-Петербургского университета), являющегося типовым видом рода *Mohrensternia* Stoliczka, 1868, по последующему обозначению, показало, что ни один из современных среди-

земноморско-черноморских видов, относимых к роду *Mohrensternia*, в действительности к нему отнесен быть не может. Основанием такого заключения служат резкие различия в скульптированности и форме раковины *R. angulata* (рис. 47) и видов, относимых предшествующими авторами к группе "Mohrensternia". В таком случае для средиземноморско-черноморских "Mohrensternia" действительным подродовым названием следует принять *Turboella* Leach, 1847; типовой вид этого подрода обитает в данном бассейне — А.Н.Голиков и Я.М.Старобогатов (1972) приводили его под названием *M. parva* (Costa).

В Азово-Черноморском бассейне ныне обитает 1 вид подрода — *R. (T.) parva* (в Средиземном море и Атлантике их значительно больше — Buisson et al., 1884—1886).

Rissoa (Turboella) parva (Da Costa, 1778)
(рис. 48)

— *parvus* Da Costa, 1778: 104 (*Turbo*); Голиков, Старобогатов, 1972: 94, табл. 2, рис. 7 (*Mohrensternia*).

Раковина высоко-коническая, довольно прочная, с 6—7 выпуклыми оборотами, разделенными мелким, слегка вдавленным швом. Последний оборот составляет чуть более половины высоты. Осе-вая скульптура из резких ребер, иногда развита не на всех оборотах, спиральная — слабая, заметная часто лишь на последнем обороте. Устье небольшое неправильно овальное, сверху суженное. Пупок обычно закрытый, редко щелевидный. Окраска светло-роговая.

Размеры. ВР — 4,1—5,0; ШР — 2,2—2,6 мм.

Описание сделано по нашим экземплярам из Севастополя.

Изменчивость. Наиболее подвержены изменчивости (изучено около 100 экз. из разных пунктов Северо-Западного Причерноморья и ЮБК) степень выраженности осевых ребер, окраска раковины и рисунок на ее поверхности, значительно варьирует также относительная ширина пупка. Шаг оборотов вдоль оси варьирует незначительно.

Распространение. Нами обнаружен в нескольких пунктах ЮБК, Тендровском, Ягорлыцком и Джарылгачском заливах, Днепровско-Бугском лимане. Общее распространение — Атлантика, Средиземное и Черное моря (Nordsieck, 1972; наши данные).

Экология. Встречается довольно часто, но обычно единичными экземплярами. В Джарылгачском заливе попадаются необычайно крупные (ВР до 7,5 мм) экземпляры, совершенно лишенные осевой скульптуры. Растительноядный микрофаг (Fretter, Graham, 1963).

ПОДРОД BENZIA NORDSIECK, 1972

Типовой вид — *Paludina benzi* Aradas et Maggiore, 1844.

Раковина ширококоническая, последний оборот расширенный, крупный, занимает не менее 0,7 высоты раковины, устье крупное. В устройстве половой системы самок типового вида подрода (см. рис. 46, Б) имеются отличия примерно такого же масштаба, что и са-

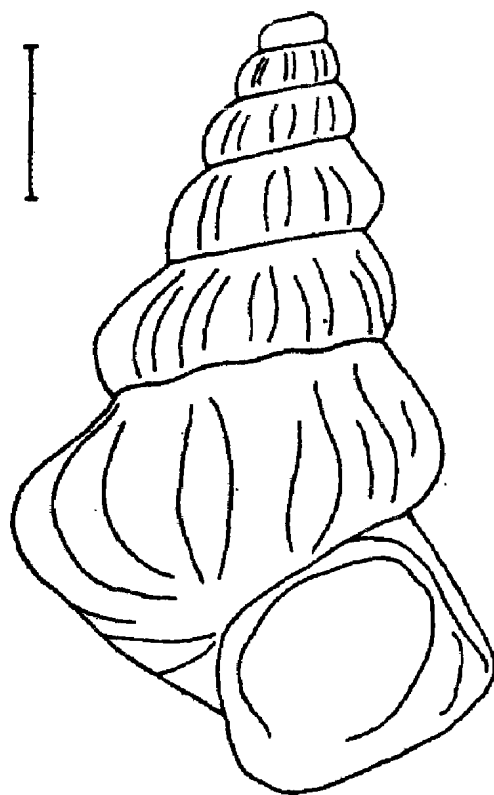


Рис. 47. Раковина *Rissoa angulata* Eichwald (синтип). Линейка — 1 мм

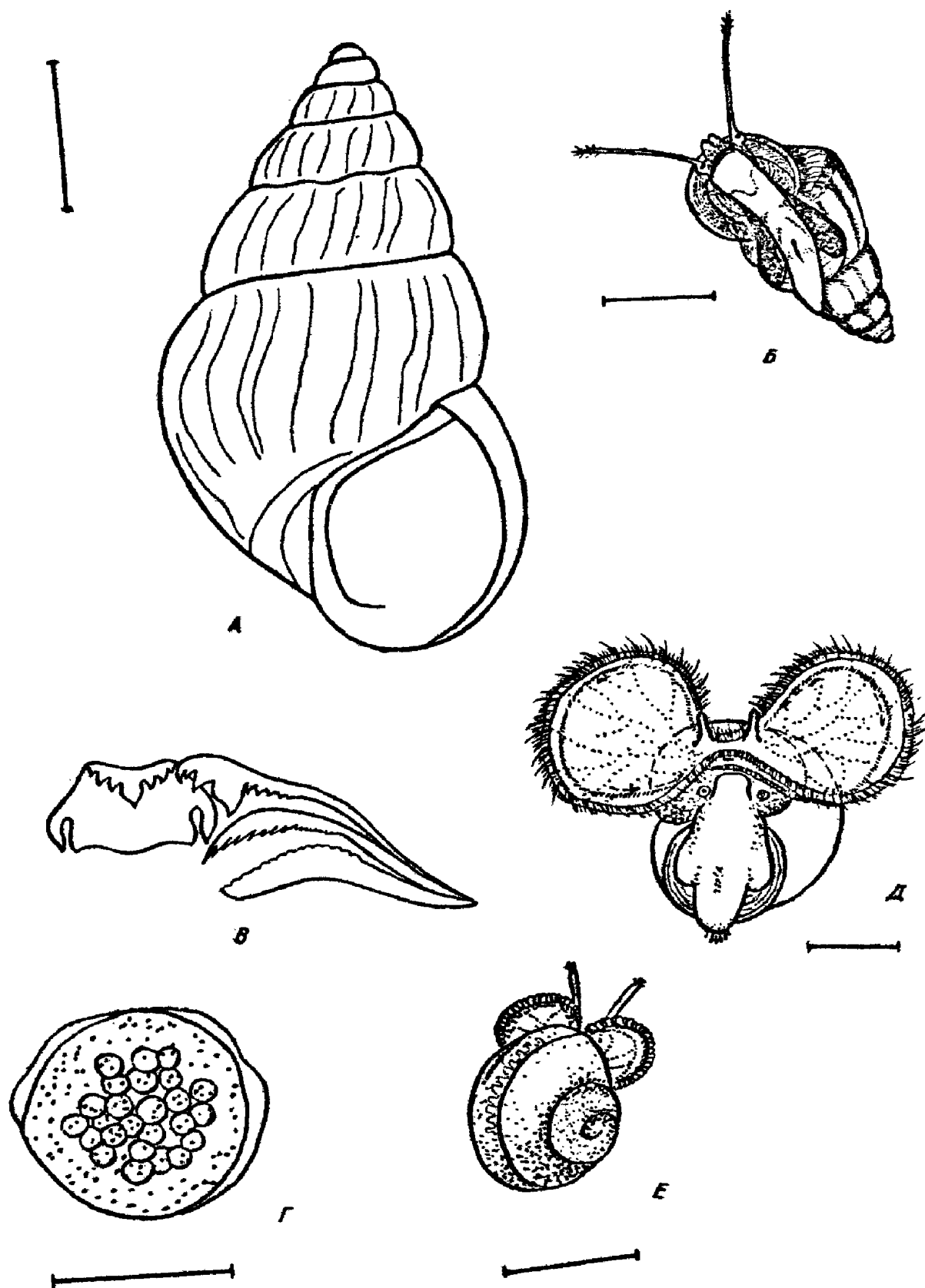


Рис. 48. *Rissoa (Turboella) parva* (Da Costa):
 А — раковина (линейка — 1 мм); Б — положение раковины при свободном ползании (линейка — 2 мм); В — половина радулярного ряда зубов; Г — кладка (линейка — 1 мм); Д — плавающая личинка (линейка — 0,2 мм); Е — поздняя ползающая личинка (линейка — 0,2 мм) (Б, В, Д, Е — по Fretter, Graham, 1963; Г — по Чухчин, 1984)

мок типовых видов других подродов рода *Rissoa* (см. рис. 40; 46, А). Из средиземноморских риссоид к данному подроду достоверно принадлежат 4 вида (Nordsieck, 1972), из которых в азово-черноморской акватории обнаружен 1 вид.

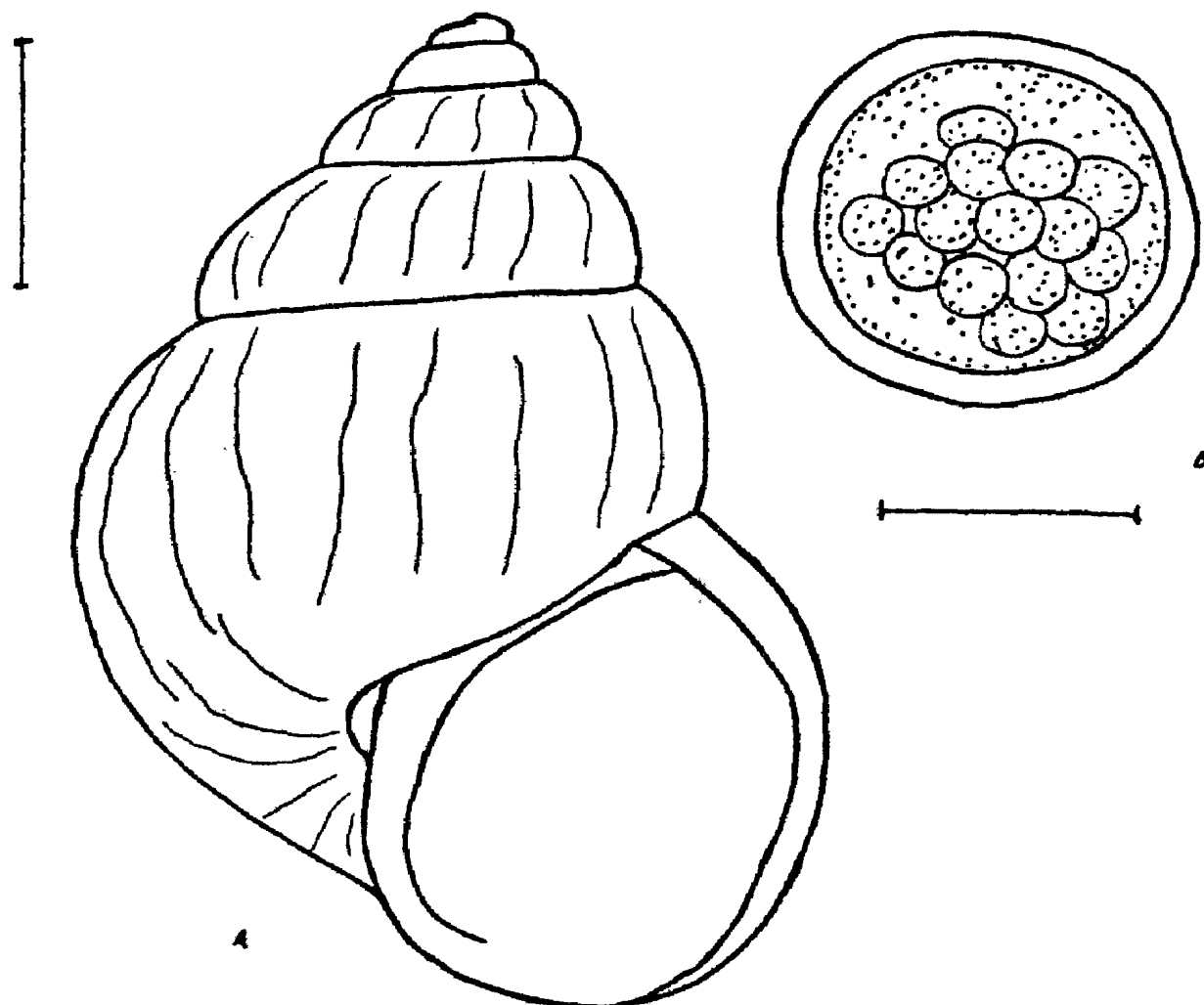


Рис. 49. *Rissoa (Benzia) benzi* (Aradas et Maggiore):
А — раковина; Б — кладка (по Чухчин, 1984). Линейка — 1 мм

***Rissoa (Benzia) benzi* (Aradas et Maggiore, 1844) (рис. 49)**

Aradas et Maggiore, 1844: 108, t. 20 (*Paludina*); — *lineolata* Michaud, 1832: 9, n. 5, fig. 13, 14, (*Rissoa*); — *lineolata* (Mich.) — Голиков, Старобогатов, 1972: 94, табл. 2, рис. 8 (*Mohrensternia*) (part.).

Раковина ширококоническая, с 5–6 довольно выпуклыми оборотами, разделенными неглубоким, слабо вдавленным швом. Последний оборот занимает около 0,7 высоты раковины. Скульптура из широких изогнутых ребер, которые часто (особенно на последнем обороте) сглажены или вовсе отсутствуют. Спиральные тонкие нити заметны только на последнем обороте. Устье неправильно округлое, наружная губа тонкая. Пупок обычно щелевидный, изредка закрытый. Окраска светло-роговая с осевыми волнистыми бурыми полосками.

Размеры. ВР — 4,0–6,0; ШР — 2,5–3,7 мм.

Описание сделано по нашим экземплярам из Тендровского залива.

Изменчивость. Наиболее изменчивы шаг оборотов вдоль оси, выпуклость оборотов и степень развития скульптуры. В опресненных районах акватории раковины почти вовсе теряют скульптуру.

Замечания к диагностике. От *R. parva* хорошо отличается заметно более широкой и низкой раковиной.

Распространение. Обнаружен нами почти во всех лиманах Северо-Западного Причерноморья, Тендровском, Ягорлыцком, Казантипском и Каркинитском заливах, в северных участках Азовского моря. Общее распространение — Средиземное, Адриатическое, Черное и Азовское моря (Nordsieck, 1972; наши данные).

Экология. Встречается обычно совместно с предыдущим видом, однако гораздо более многочислен.

ПОДСЕМЕЙСТВО SETIINAE ANISTRATENKO
ET STAROBOGATOV, 1992

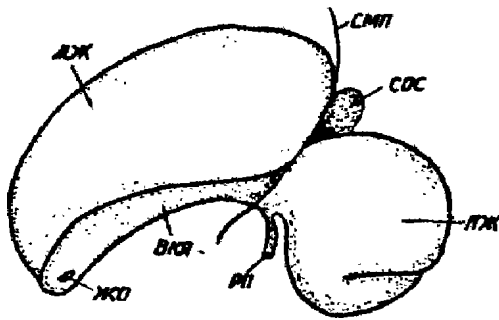


Рис. 50. Схема устройства половой системы самки *Setia* sp. (по Ponder, 1985). Линейка — 0,1 мм

Раковина кубаревидная или низко-коническая со спиральным рядом цветных пятен, пупок широкий, лишь частично прикрыт отворотом устья. Железа ренального яйцевода цельная, не разделенная на лопасти, семяприемника нет (рис. 50).

В составе данного таксона числится пока один род — *Setia*, однако некоторые нечерноморские формы, относимые (Ponder, 1985) к роду *Setia* — *S. (Pseudosetia) turgida*, *S. (Rudolfosetia) fusca* и др., анатомически и по радуле заметно отличаются, поэтому в дальнейшем количество родов в п/сем., несомненно, увеличится.

РОД *SETIA* HADAMS ET A. ADAMS, 1852

Типовой вид — *Rissoa pulcherrima* Jeffreys, 1848.

Раковина кубаревидная или овально-коническая, мелкая, гладкая, с выпуклыми, закругленными оборотами и глубоким швом. Устье округлое, крупное. Крышечка конхиолиновая, малоспиральная. Пупок широкий, частично прикрыт отворотом устья. Рахидальный зуб радулы с пятью зубчиками по режущему краю.

До сих пор этот род из-за отсутствия анатомических данных и, следовательно, затрудненности точного размещения в системе иногда относили (кроме сем. *Rissoidae*) к семейству *Cingulopsidae* (Ильина, 1966) или к *Onobidae* (Голиков, Старобогатов, 1972). Устройство половой системы *Setia* и близких к этому роду форм имеет общий для риссоид план, отличия же состоят в отсутствии семяприемника в ренальном яйцевоме самок (Ponder, 1985), что позволило нам (Ситникова, Старобогатов, Анистратенко, 1992) обособить их в отдельное подсемейство в пределах *Rissoidae*.

Из 4–5 средиземноморских видов в Черном и Азовском морях обитает один. Нам удалось установить, что *S. valvatoides* Mil. (все предыдущие исследователи числили понто-азовский вид *Setia* именно под этим названием) следует считать младшим синонимом *S. pulcherrima* (Jeffer.), поскольку азово-черноморские экземпляры *Setia* в точности соответствуют изображению синтипа *S. pulcherrima*, приводимому В. Пондером (Ponder, 1985, fig. 81, E–H).

Setia pulcherrima (Jeffreys, 1848) (рис. 51)

Jeffreys, 1848: 351, t. 2 (*Rissoa*); — *valvatoides* Милашевич, 1909: 155 (*Setia*); Grosz, 1956: 132 (*Cingula*); Ильина, 1966: 92, табл. 4, фиг. 3, 4 (*Cingulopsis*).

Раковина округло-овальная, тонкостенная, с коротким завитком и притупленной вершиной, состоит из 4–5 выпуклых оборотов, разделенных вдавленным и слегка прижатым швом. Последний оборот составляет 0,7–0,8 высоты раковины. Скульптура отсутствует, иногда заметны тонкие линии нарастания. Устье округлое, сверху слабо угловатое, с тонким краем. Пупок широкий и довольно глубокий. Окраска светло-роговая, изредка темная. На поверхности часто видны бурые или красноватые пятна либо полосы.

Размеры. ВР самого крупного из наших экземпляров 1,6 мм, ШР — 1,3 мм ШР/ВР = 0,8).

Описание сделано по нашим экземплярам из Тендровского залива.

Изменчивость. Анализ массового материала (более 1000 экз. из нескольких пунктов ЮБК и Северо-Западного Причерноморья) показал значительное варьирование скорости смещения оборотов вдоль оси закручивания, что приводит к варьированию основного коэффициента раковины.

З а м е ч а н и я к д и а г н о с т и к е. Раковины этого вида, изображенные К.О.Милашевичем (1916, табл. 2, фиг.22—27), отличаются от большинства раковин, имеющих в наших материалах, относительно большей высотой ($ШР/ВР = 0,6—0,65$).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нами обнаружен во многих пунктах ЮБК (мыс Тарханкут, бухты Севастополя), в Тендровском и Ягорлыцком заливах. Под названием *Singula valvatoides* (Mil.) вид указывался в списке фауны района Карадагской биостанции (Прокудина, 1952). Общее распространение — Средиземное, Черное и Азовское моря (Милашевич, 1916, и др.).

Э к о л о г и я. Обитает в зоне заплеска на камнях у уреза воды. Часто образует поселения огромной численности. Питается детритом и фораминиферами (Fretter, Graham, 1963; Ponder, 1985).

СЕМЕЙСТВО NAURAKIIDAE SLAVOSHEVSKAYA, 1975

Раковина яйцевидная, овально-коническая со спиральной и осевой (преобладает) скульптурой или гладкая. Устье округлое или яйцевидное. Крышечка конхиолиновая, малоспиральная. Рахидальный зуб радулы с пятью зубчиками на режущем крае, из них средний самый крупный. Краевые зубы с многочисленными мелкими зубчиками. Ренальный отдел яйцевода длинный, содержит проксимальную (белковую) железу, семяприемник и совокупительную сумку. Паллиальный отдел с одной крупной железой и вентральным каналом, продолжающимся в вагину, снабженную копулятивным карманом (дистальной бурсой), негомологичным совокупительной сумке (Славошевская, 1975). Половой аппарат самцов с простатой, пенис снабжен филаментом.

Первоначально (Славошевская, 1975) в составе семейства числилось 2 вида: *Naurakia hamiltoni* (Suter, 1898) и *Rissoa inconspicua* Alder, 1844. Первый обитает в австралийских водах, второй — в Средиземном море и является типовым видом рода *Mutiturbocella* Nordsieck, 1972 по первоначальному обозначению. В Черном море представители *Naurakiidae* впервые отмечены нами (Anistratenko, 1992).

На основе анализа данных (Славошевская, 1975; Ponder, 1985) по строению половой системы форм, ранее отнесенных к *Naurakiidae*, и видов рода *Pusillina* Monts. (до сих пор относимых к семейству *Rissoidae* — Милашевич, 1916; Ильина, 1966; Голиков, Старобогатов, 1972, и др.) мы объединили их в одном семействе с обособлением *Pusillina*, *Mutiturbocella* и *Pontiturbocella* в самостоятельное подсемейство *Pusillininae* (Ситникова, Старобогатов, Анистратенко, 1992).

Диагноз подсемейства *Naurakiinae* Slavoshevskaya, 1975: в ренальном отделе яйцевода лежит одна, не разделенная на лопасти железа и совокупительная сумка, семяприемник отсутствует (рис. 52); состав: *Naurakia* Iredale, 1915. Представителей рода в Черном море нет.

Диагноз подсемейства *Pusillininae* Anistratenko et Starobogotov, 1992: в ренальном отделе яйцевода лежит одна, разделенная на лопасти железа и очень маленькая совокупительная сумка, семяприемник имеется (рис. 53, 54); состав: *Pusillina* Monterosato, 1884, *Mutiturbocella* Nordsieck, 1972 и *Pontiturbocella* Sitnikova, Starobogotov et Anistratenko, 1992.

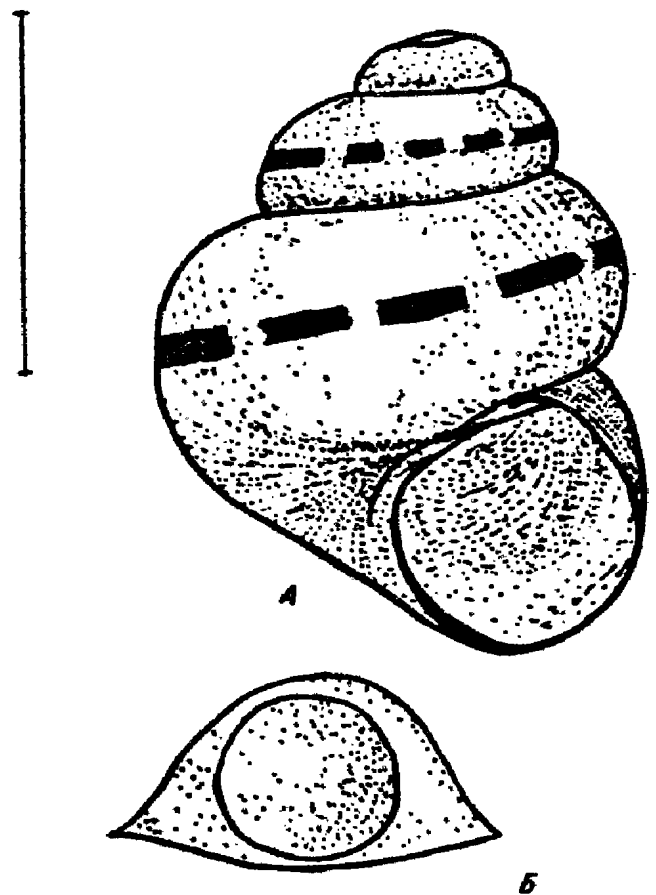


Рис. 51. *Setia pulcherrima* (Jeffreys):
А — раковина (линейка — 1 мм); Б — кладка
(по Чухчин, 1984). Линейка — 0,5 мм

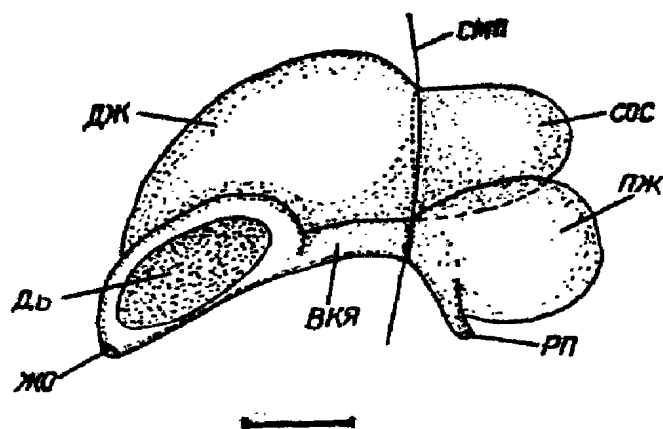


Рис. 52. Схема устройства половой системы самки *Naurakia hamiltoni* (Suter) (по Ponder, 1985). Линейка — 0,1 мм

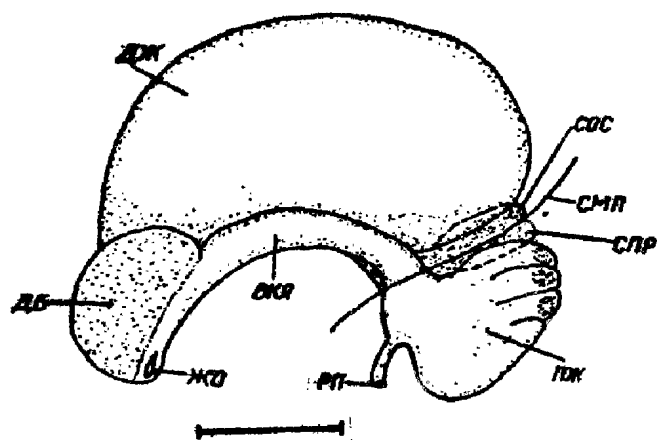


Рис. 53. Схема устройства половой системы самки *Pusillina dolium* (Nyst) (по Ponder, 1985). Линейка — 0,1 мм

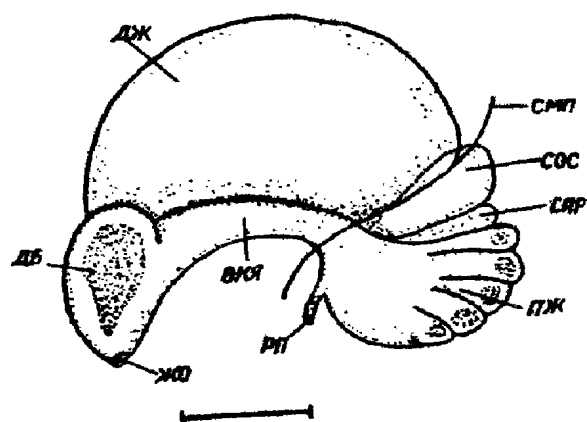


Рис. 54. Схема устройства половой системы самки *Mutiturbocella inconspicua* (Alder) (по Ponder, 1985). Линейка — 0,1 мм

Масштаб анатомических различий между *Pusillina*, *Mutiturbocella* и *Pontiturbocella* (рис. 53, 54, 59) примерно одинаков, кроме того, у самцов *Pusillina* spp., в отличие от *Mutiturbocella* spp., отсутствует простата, что убеждает в их родовой самостоятельности, несмотря на сходство ракул и раковин, имеющее гомеоморфную природу.

*Таблица для определения
азово-черноморских родов
подсемейства Pusillinae*

- | | | |
|--------|--|------------------------|
| 1 (2). | Раковина очень маленькая (до 3 мм высотой).
Осевая скульптура из резких тонких ребер.
Спиральной скульптуры нет | <i>Pusillina</i> |
| 2 (1). | Раковина небольшая (до 5 мм высотой). Осе-
вая скульптура из широких, изогнутых ребер. Имеется слабая спиральная исчерченность. | |
| 3 (4). | Раковина высоко-коническая, тангент-линия слегка выгнутая | <i>Mutiturbocella</i> |
| 4 (3). | Раковина яйцевидно-коническая, тангент-линия прямая | <i>Pontiturbocella</i> |

ПОД PUSILLINA MONTEROSATO, 1884

Типовой вид — *Rissoa pusilla* Philippi, 1836 = *R. dolium* Nyst, 1843.

Раковина маленькая, башневидно-коническая, с выпуклыми оборотами, разделенными глубоким швом. Осевая скульптура из тонких резких ребер, на последнем обороте сглаживающихся на середине его высоты. Спиральной скульптуры нет. Устье округло-четырехугольное. Пупок закрытый, редко щелевидный. Крышечка конхиолиновая, тонкая, малоспиральная (1,5–2,25 оборота). Рахидальный зуб радулы с пятью зубчиками на режущем крае.

Из нескольких средиземноморских видов рода в Черном море известны 2 вида.

*Таблица для определения черноморских видов
рода Pusillina*

- | | | |
|--------|--|-------------------|
| 1 (2). | Обороты завитка сильно вздутые, тангент-линия прямая | <i>P. dolium</i> |
| 2 (1). | Обороты завитка уплощенные, тангент-линия выгнутая | <i>P. obscura</i> |

Pusillina dolium
(Nyst, 1843) (рис. 55)

Nyst, 1843: 417 (*Rissoa*); Голиков, Старобогатов, 1972: 95, табл. 2, рис. 9.

Раковина маленькая, из 5—6 сильно выпуклых оборотов, разделенных глубоким прижатым швом. Последний оборот составляет менее половины высоты раковины. Скульптура из невысоких осевых ребер, на последнем обороте обрывающихся на середине его высоты. Устье овально-четырёхугольное с закругленными углами вверху и в основании. Пупок закрытый. Окраска белая или светло-коричневая.

Р а з м е р ы. ВР единственного черноморского экземпляра (коллекция ЗИН РАН, экз. № 1 по систематическому каталогу) около 3,2 мм (вершина повреждена), ШР — 1,7 мм.

О п и с а н и е сделано по данному экземпляру.

З а м е ч а н и я. От близкого *P. obscura* отличается большей высотой при одинаковой ширине раковины, сильно вздутыми оборотами и прямой тангент-линией.

Р а с п р о с т р а н е н и е. В Черном море был встречен один раз (Милашевич, 1916) близ мыса Кирик-Атлама — сбор С.А.Зернова, пароход "Меотид", ст. 22, лов 219, глубина 16 м (9 саженей), 15.09.1909 г. Л.А.Прокудина (1952) приводит этот вид в списке животных, обитающих возле Карадага. Возможно, это указание относится к *P. obscura*. В Средиземном море обычен (Nordsieck, 1972).

Данных по экологии нет.

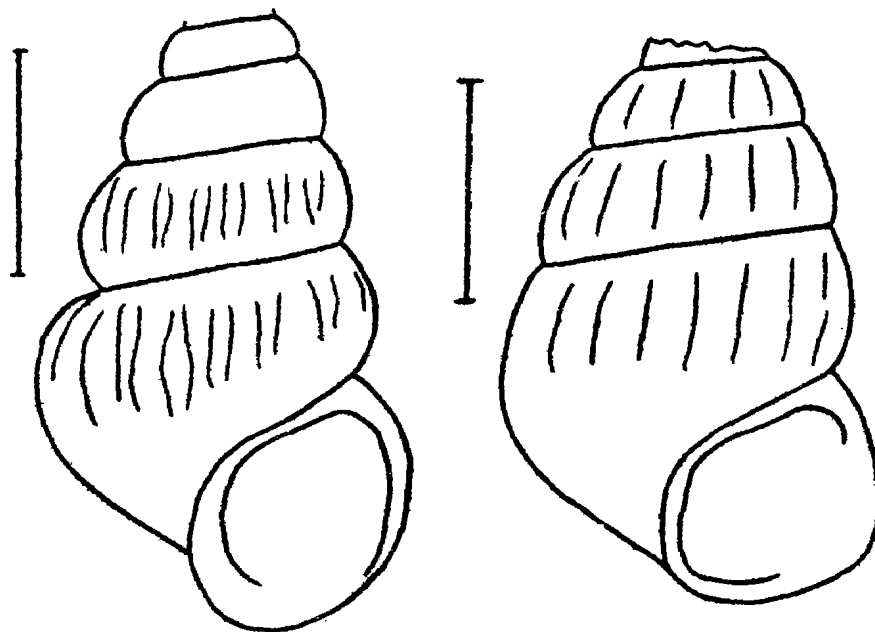


Рис. 55. Раковина *Pusillina dolium* (Nyst). Линейка — 1 мм

Рис. 56. Раковина *Pusillina obscura* (Philippi). Линейка — 1 мм

***Pusillina obscura* (Philippi, 1844)**
(рис. 56)

Philippi, 1844: 127, t. 2, pl. 23, fig. 10 (*Rissoa*).

Раковина маленькая, из 5—6 уплощенных оборотов, разделенных мелким, слабо прижатым швом. Последний оборот занимает около половины высоты раковины. Скульптура из осевых ребер, на последнем обороте сглаживающихся на середине его высоты. Устье овально-четырёхугольное с явственными уголками. Пупок в виде очень узкой щели. Окраска белая или светло-роговая.

Р а з м е р ы. ВР единственного черноморского экземпляра около 3,0 мм (верхушка повреждена), ШР — 1,7 мм.

О п и с а н и е сделано по данному экземпляру.

Из-за крайней ограниченности материала изменчивость не изучалась.

З а м е ч а н и я. Для Черного моря (под названием *P. dolium*) впервые указан нами (Анистратенко, Куропатов, 1989). Наш экземпляр точно соответствует первоописанию и промерам раковины этого вида (Philippi, 1844). От *P. dolium* отличается выгнутой тангент-линией, уплощенными оборотами и более мелким швом.

Р а с п р о с т р а н е н и е. В Черном море встречен один раз в окрестностях Феодосии (наш сбор, глубина 3 м, июль 1988 г.). В Средиземном море нередок (Nordsieck, 1972).

Данных по экологии нет.

Типовой вид — *Rissoa inconspicua* Alder, 1844.

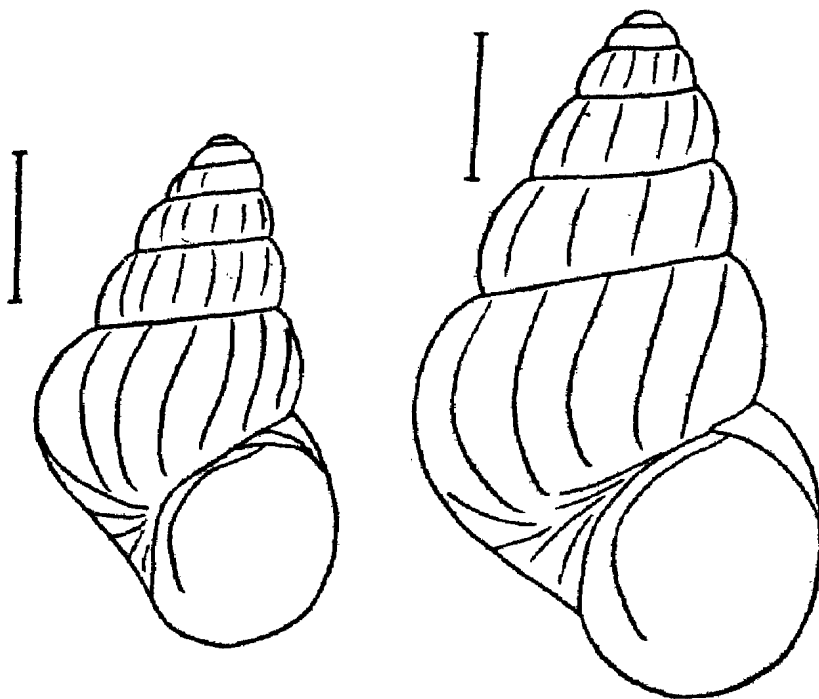


Рис. 57. Раковина *Mutiturbocella cornea* (Loven). Линейка — 1 мм

Рис. 58. Раковина *Mutiturbocella inconspicua* (Alder). Линейка — 1 мм

Раковина маленькая, высоко овально-коническая с выпуклыми оборотами, разделенными глубоким швом. Скульптура (когда имеется) из осевых ребер, сглаживающихся к периферии, иногда заметны слабые спиральные нити. Устье округло-овальное. Пупок обычно прикрыт отворотом колумеллярного края, изредка щелевидный. Крышечка конхиолиновая, мало-спиральная. Рахидальный зуб радулы с пятью зубчиками на режущем крае и с тремя зубцами на задних краях основания. Краевые зубы с большим числом мелких зубчиков.

Представители рода ранее в Черном море не отмечались. В Средиземном море несколько видов

(Nordsieck, 1972). Из них в Черном и Азовском морях пока обнаружено 2 вида (Anistratenko, 1992; Ситникова, Старобогатов, Анистратенко, 1992).

Таблица для определения азово-черноморских видов рода *Mutiturbocella*

- 1 (2). При высоте завитка 2,0 мм ширина раковины составляет не более 1,4–1,6 мм *M. cornea*
2 (1). При высоте завитка 2,0 мм ширина раковины составляет не менее 1,7–1,75 мм . . . *M. inconspicua*

Mutiturbocella cornea (Loven, 1846) (рис. 57)

Loven, 1846: 24 (*Rissoa*).

Раковина высоко-коническая, с 6–7 выпуклыми оборотами, разделенными глубоким, слегка вдавленным швом. Последний оборот занимает около 0,65 высоты раковины. Скульптура из слабых осевых ребер, иногда сглаженных, на основании последнего оборота часто заметна спиральная исчерченность. Устье относительно большое (его ширина составляет более половины ширины раковины), округло-овальное с тонким наружным краем, внизу слегка отвернуто наружу. Пупок узкощелевидный. Окраска роговая с буро-коричневыми осевыми полосами.

Размеры. ВР — 3,5–4,0; НР — до 2,2 мм.

Описание сделано по нашим экземплярам из Гурзуфа.

Замечания к диагностике Раковины данного вида имеют самый высокий основной индекс (отношение высоты к ширине) среди всех известных видов рода. Экземпляры из Черного моря (около 30 из нескольких пунктов ЮБК и Днепровско-Бугского лимана) хорошо соответствуют первоописанию и промерам раковины (Loven, 1846) и изображениям этого вида из Средиземного моря (Nordsieck, 1972).

Распространение. Для фауны Черного моря указан впервые нами (Anistratenko, 1992). Общее распространение — Средиземное и Черное моря. В последнем найден нами в нескольких пунктах ЮБК и в Днепровско-Бугском лимане.

Экология. Обитает на небольшой глубине (до 10 м) на цистозире и другой растительности. Довольно редкий вид. Данных по питанию нет.

Mutiturbocella inconspicua (Alder, 1844)
(рис. 58)

Alder, 1844: 323, t. 13 (*Risso*).

Раковина коническая, с 6 довольно выпуклыми оборотами, разделенными глубоким, слабо вдавленным швом. Последний оборот составляет около 0,6 высоты раковины. Скульптура из осевых ребер, слабеющих в направлении от вершины к основанию, слабые спиральные ребрышки иногда заметны на последнем обороте. Устье широкое, овально-округлое, наружный край тонкий, базальный слегка отвернут. Пупок узкий, часто прикрыт отворотом колумеллярного края. Окраска роговая с коричневыми осевыми полосками.

Размеры. ВР — 4,5; МР — до 3,0 мм.

Описание сделано по нашим экземплярам из Гурзуфа.

Изменчивость. Наиболее изменчива вздутость последнего оборота и скорость смещения оборотов завитка вдоль оси навивания (изучено более 100 экз. из нескольких пунктов ЮБК, Северо-Западного Причерноморья и Азовского моря). Часто ребристость сглажена или вовсе отсутствует.

Замечания к диагностике. Черноморские экземпляры хорошо соответствуют описанию и изображениям раковин этого вида из Средиземного моря, приведенным Ф. Нордзиеком (Nordsieck, 1972). От *M. cornea* отличается менее стройной раковиной и более расширенным последним оборотом.

Распространение. Для фауны Черного и Азовского морей указан впервые нами (Anistratenko, 1992) — обнаружен в нескольких пунктах ЮБК, Днепровско-Бутском лимане и в северной части Азовского моря. Общее распространение — Средиземное, Черное и Азовское моря.

Экология. Обитает в тех же биотопах, что и предыдущий вид. Иногда встречается в большом количестве. Данных по питанию нет.

РОД PONTITURBOELLA SITNIKOVA, STAROBOGATOV
ET ANISTRATENKO, 1992

Типовой вид *Assimineae rufostriata* Hesse, 1916.

Раковина небольшая, яйцевидно-коническая с довольно выпуклыми оборотами, разделенными умеренно глубоким швом. Скульптура, как правило, из осевых ребер и слабых спиральных нитей. Устье крупное, овально-округлое. Пупок обычно в виде узкой щели, иногда закрыт. Крышечка конхиолиновая, малоспиральная.

Ранее (Anistratenko, 1992) единственный пока представитель данного рода относился к роду *Mutiturbocella*. Изучение устройства половой системы самок *M. rufostriata* заставляет (руководствуясь аналогичным масштабом различий половой системы у этого вида с таковой у *Mutiturbocella* и *Pusillina* — рис. 53; 54; 59, Б) обособить его в отдельный род (Ситникова, Старобогатов, Анистратенко, 1992). Из наиболее заметных особенностей устройства половой системы самок этого вида отметим очень крупную дистальную бурсу (по длине заметно больше 1/2 дистальной железы) и подразделенную на 2 почти обособленных мешка совокупительную сумку.

Pontiturbocella rufostriata (Hesse, 1916)
(рис. 59, А)

Hesse, 1916: 154, Jhrg. 48, H. 5 (*Assimineae*); — *eliae rufostriata* (Hesse) — Голиков, Старобогатов, 1972: 91, табл. 2, рис. 1 (*Pulidinae*).

Раковина яйцевидно-коническая с 6—7 выпуклыми оборотами, разделенными неглубоким, несколько вдавленным швом. Последний оборот составляет 0,7 высоты раковины.

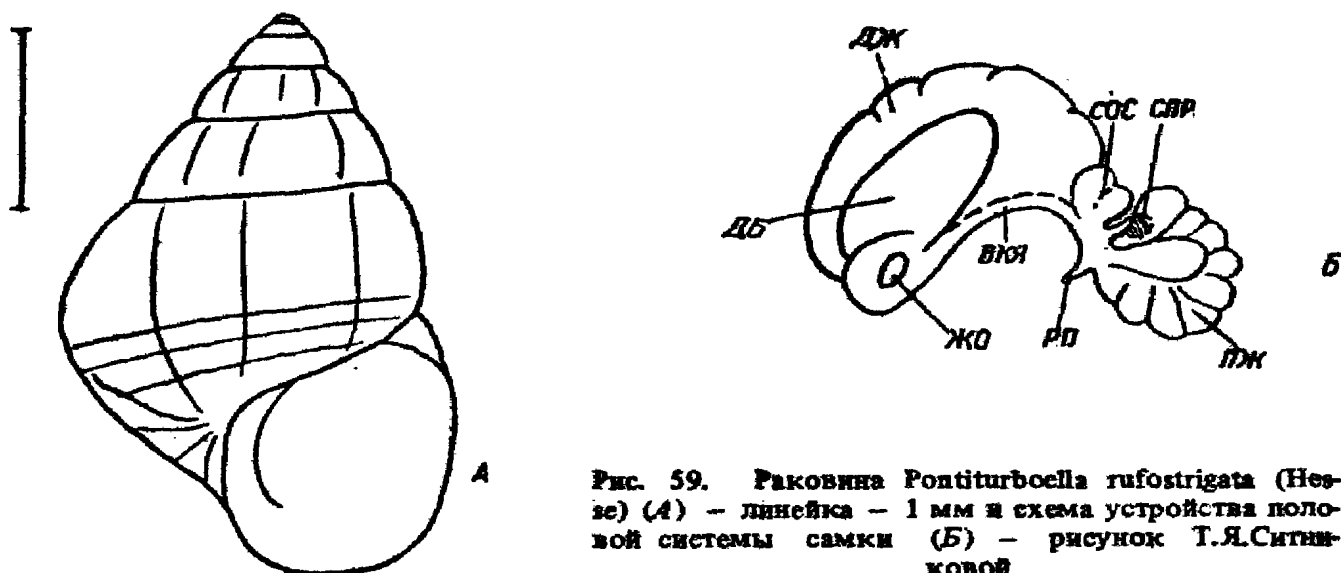


Рис. 59. Раковина *Pontiturbocella rufostriata* (Hesse) (А) — линейка — 1 мм и схема устройства половой системы самки (Б) — рисунок Т.Я.Ситниковой

Скульптура из невысоких, сглаженных осевых ребер, на последнем обороте хорошо заметны спиральные ребра. Устье широкое, овальное, наружный край тонкий, базальный слегка отвернут. Пупок узкий, в виде щели. Окраска светло-роговая, с коричневыми осевыми полосками.

Размеры. ВР — 3,1—4,0; ШР — 2,0—2,3 мм.

Описание сделано по нашим экземплярам из Гурзуфа.

Замечания к таксономии. Из описания *Assiminea rufostriata* (Hesse, 1916, S. 154) с несомненностью следует, что этот вид принадлежит к роду *Pontiturbocella*. В этом убеждает то, что настоящие средиземноморские *Paludinella* — а именно к этому роду отнесли обсуждаемую форму (в качестве подвида *P. eliae*) А.Н.Голиков и Я.И.Старобогатов (1972) — имеют, судя по изображениям, приведенным Ф.Нордзиеком (Nordsieck, 1972, Taf. R. 2, Fig. 19; Taf. R. 14, Fig. 22), бесцветную низко-коническую раковину высотой не более 2,5 мм с закрытым пупком и сильно заостренным парието-палатальным углом. Здесь же устье овальное, раковина коническая, пупок щелевидный, на поверхности имеются красно-коричневые осевые полоски, а столбик слегка наклонен нижним концом наружу. Кроме того, раковина *A. rufostriata* крупнее настоящих *Paludinella* (высотой 3,5—4,0 мм). Из всех ныне известных в понто-азовской акватории видов *Pusillininae* по пропорциям раковины описанию *A. rufostriata* более всего соответствует вид с самой низкой раковиной, для которого мы используем это название. Заметим, что в таком случае представителей рода *Paludinella* (как и всего семейства *Assimineidae*) в составе фауны Черного моря числить нет оснований.

Распространение. Для фауны Черного и Азовского морей впервые указан нами (Anistratenko, 1992) под названием *Mutiturbocella rufostriata*. Найден в районе Гурзуфа, в Днепровско-Бугском лимане и в северной части Азовского моря. Общее распространение — Средиземное, Черное и Азовское моря.

Экология. Обитает совместно с видами рода *Mutiturbocella*.

ПОДОТРЯД TORNIOIDEI STAROBOGATOV ET SITNIKOVA, 1983 *SENSU* GOLIKOV ET STAROBOGATOV, 1989.

(= *Circuloidae* Starobogotov et Sitnikova, 1983).

Rissoiformes с маленькими гладкими раковинами или с преобладанием спиральной скульптуры и лишь редко с осевой скульптурой. Ренальный яйцевод имеет вид тонкой трубки или тонкостенного мешка с железистыми стенками, но не преобразован в обособленную крупную железу.

Подотряд включает большое число видов, сгруппированных в 6 надсемейств (Голиков, Старобогатов, 1989). В понто-азовской акватории (включая ее речной бассейн) обитают представители 5 надсемейств, из которых одно (*Bithynioidea* Gray) приурочено исключительно к пресным водам.

**Таблица для определения надсемейств
подотряда Tornoidei**

- | | | |
|--------|--|----------------------|
| 1(2). | Раковина полушаровидная со спиральными киллями | Tornoidea |
| 2(1). | Раковина яйцевидная, башневидная, конусовидная или цилиндрическая, гладкая или с осевыми ребрами. | |
| 3(4). | Раковина цилиндрическая (молодые особи высоко-башневидной формы) с осевыми ребрами, редко гладкая | Truncatelloidea |
| 4(5). | Раковина довольно крупная, шаровидная с колумеллярной мозолью или башневидная, гладкая. Наружный край устья (если смотреть в профиль) сверху слабо вырезан, а внизу оттянут вперед; если раковина очень мелкая, то яйцевидная, покрытая сетчатой скульптурой | Hydrobioidea (часть) |
| 5(4). | Раковина коническая, яйцевидная или башневидная, гладкая. Наружный край устья не вырезан сверху и не оттянут внизу. | |
| 6(7). | Крышечка раковины концентрическая, обызвествленная | Bithynioidea (часть) |
| 7(6). | Крышечка раковины спиральная, необызвествленная. | |
| 8(9). | Раковина яйцевидно-коническая, с килем, расположенным выше периферии, иногда киль слабо выражен и имеет вид тонкой нити, проходящей по спирали | Tateoidea |
| 9(10). | Раковина высоко-башневидная, мелкая, гладкая, у взрослых особей состоит не более чем из 5 оборотов | Bithynioidea (часть) |
| 10(9). | Раковина башневидная, мелкая, гладкая, у взрослых особей состоит не менее чем из 6 оборотов | Hydrobioidea (часть) |

НАДСЕМЕЙСТВО TORNOIDEA SACCO, 1896

Небольшая группа, включающая 2 семейства. Специфической чертой организации является наличие крупного двоякоперистого ктенидия, выступающего у живых моллюсков из мантийной полости. В Черном море обитает представитель одного семейства.

СЕМЕЙСТВО TORNIDAE SACCO, 1896

Раковина маленькая, полушаровидная или шаровидная, редко низко-коническая, гладкая или со спиральной скульптурой. Пупок широкий или даже перспективный, иногда закрытый. Устье сильно скошенное, продолговатое, округлое или неправильно четырехугольное. Крышечка конхиолиновая с немногими спиральными оборотами и эксцентрическим ядром. Рахидальный зуб радулы расширенный, с двумя зубчиками на режущем крае. Латеральные зубы с узкими режущими пластинками, краевые зубы удлиненные. Яйцевод с железистой концевой частью. Копулятивный аппарат у самцов отсутствует.

Широко распространенное в тропических морях семейство. Насчитывается около 10 родов (Старобогатов, 1970). В Черном море 1 род.

РОД TORNUS TURTON ET KINGSTON, 1830

Adeorbis WOOD, 1842.

Раковина полушаровидная с маленьким завитком и широким пупком. Устье скошенное. Рахидальный зуб радулы широкий с зубчиками между серединой и наружным углом с каждой стороны, с треугольной режущей пластинкой. В Черном море обитает 1 вид.

***Tornus subcarinatus* (Montagu, 1803)**
(рис. 60)

Montagu, 1803: 438, pl. 7, fig. 9 (*Helix*).

Раковина полушаровидная крепкая, полупрозрачная, с прижатым завитком из 3—4 слабо выпуклых оборотов. Шов четкий, но слабо углубленный. Последний оборот состав-

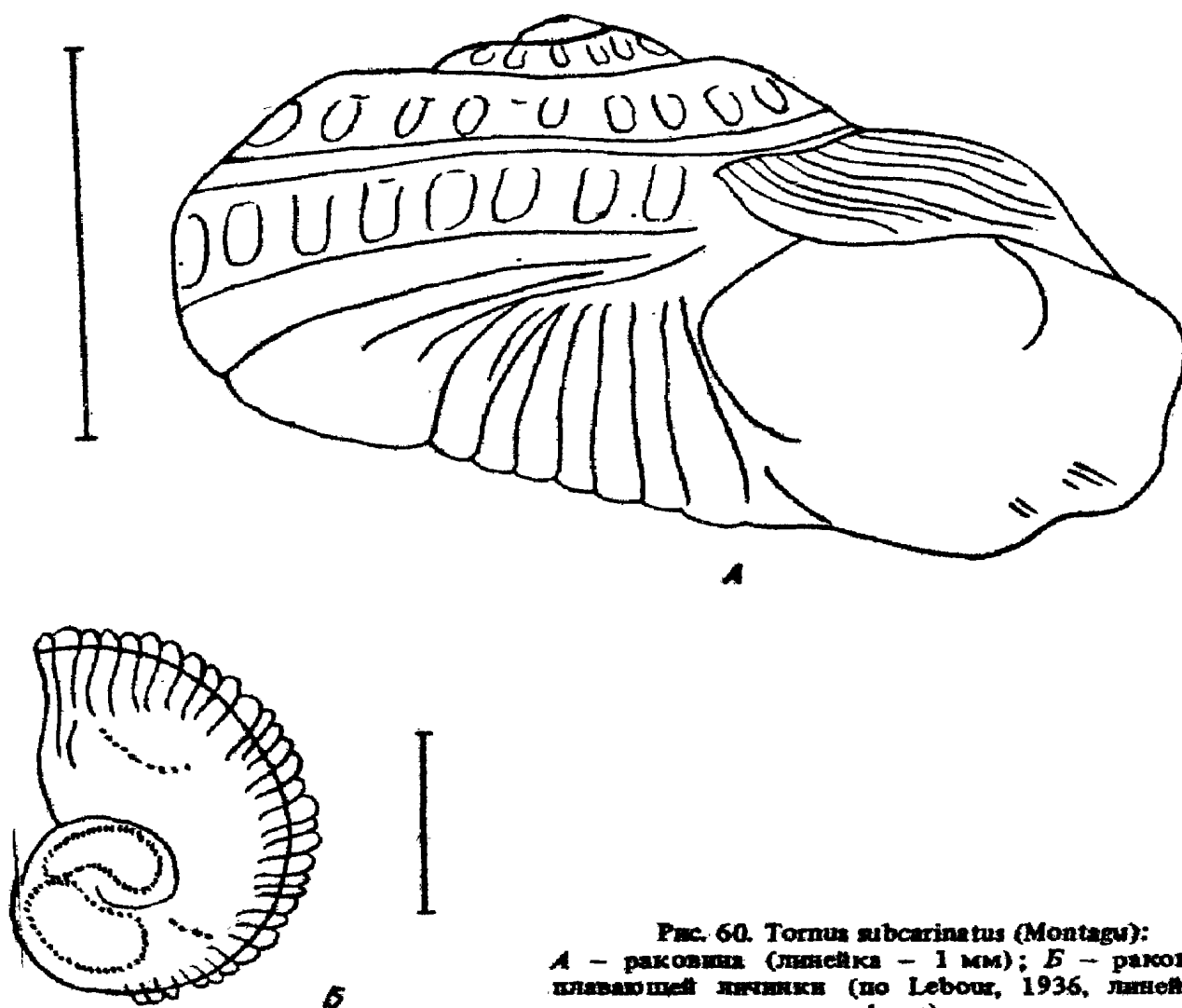


Рис. 60. *Tornus subcarinatus* (Montagu):
 А — раковина (линейка — 1 мм); Б — раковинка
 плавающей личинки (по Lebour, 1936, линейка —
 1 мм)

ляет почти всю высоту раковины (4/5). Начальные 1,5–2 оборота гладкие. Скульптура состоит из двух спиральных килей, на последнем обороте имеется третий (периферический) и два киля на базальной стороне. Ребро, расположенное на периферии последнего оборота, придает ей килеватый вид. Осевая скульптура из многочисленных правильных ребер. Пупок перспективный. Устье сильно скошенное, более широкое, чем высокое, овальное, с желобком в верхнем углу. Наружная губа по краю зазубрена окончаниями спиральных килей. Окраска светло-роговая.

Размеры. ВР — 1,3–1,6; ШР — 2,2–2,3 мм.

Описание сделано по экземплярам из Казачьей бухты Севастополя.

Изменчивость. Об изменчивости судить трудно из-за ограниченности материала — всего 4 экз.

Замечания к диагностике. Наши экземпляры совершенно точно соответствуют описанию и изображению раковин этого вида из Средиземного моря (Vissou et al., 1882–1886; Nordsieck, 1972).

Распространение. Атлантика, Средиземное и Черное моря. В последнем обнаруживался только в бухтах Севастополя (Милашевич, 1916; наши данные) и у берегов Румынии (Grossu, 1956). В Азовском море отсутствует.

Экология. Обитает на мелкогалечниковом дне среди водорослей и морских трав. Питается водорослями (Pelseneer, 1935).

НАДСЕМЕЙСТВО TRUNCATELLOIDEA GRAY, 1840

Включает 1 семейство, выделенное в самостоятельное надсемейство из-за специфической черты строения женской половой системы: наличия сообщения бурсы с мантийной полостью через левую почку.

СЕМЕЙСТВО
TRUNCATELLIDAE GRAY,
1840

Раковина башневидная или цилиндрическая, скульптура из осевых ребер или ямок, редко отсутствует. Устье округлое или яйцевидное. Крышечка конхиолиновая, редко обызвествленная, малооборотная. Рахидальный зуб радулы с 2–3 зубчиками на основании. Латеральные зубы с мелкими зубчиками. Ренальный яйцевод в виде длинной, неправильно изогнутой трубки. Паллиальный яйцевод с двумя последовательно расположенными железами и ventральным каналом, отделенным складкой. С совокупительная сумка и семяприемник имеются. Их протоки связаны друг с другом коротким протоком; проток бурсы, кроме того, сообщается с левой почкой (рис. 61). Простата в виде компактной округлой массы из большого числа дивертикулов. Копулятивный аппарат без дополнительных желез и отростков.

Семейство приурочено к супралиторали и лагунам морских берегов тропической и субтропической зон. Около 25 родов (почти все — наземные), из которых на побережье Черного и Азовского морей обитает 1 род.

РОД TRUNCATELLA RISSO, 1826

Типовой вид — *Helix subcylindrica* Linne, 1766.

Раковина с недеколлированными верхними оборотами башневидной, а с деколлированными — цилиндрической формы. Деколлиция происходит на уровне 5–6 оборотов. Поверхность гладкая или с осевой скульптурой различной степени развития, рогово-коричневая или белая, иногда блестящая, прозрачная с просвечивающим столбиком. Спиральной скульптуры нет. Устье неправильно овальное, сверху суженное. Пупок закрытый. Крышечка конхиолиновая, тонкая, малоспиральная, с эксцентрическим ядром. Рахидальный зуб радулы трапецевидный, с несколько обособленной режущей пластинкой.

У всех видов рода наиболее изменчивой характеристикой раковин является высота, поскольку, во-первых, деколлиция происходит при различном числе оборотов ($\pm 1-1,5$), во-вторых, заметно варьирует величина скорости смещения оборотов вдоль оси навивания (шаг вдоль оси). Вследствие этого ювенильные и дефинитивные особи одного вида некоторые исследователи принимали за разные виды и даже роды (например, *Fidelis theresa* Risso, 1826; *Charistoma* sp. Cristofori et Jan, 1932).

До настоящего времени в Черном и Азовском морях были известны 1–2 вида (или подвида) этого рода (Милашевич, 1916; Ильина, 1966; Голиков, Старобогатов, 1972, и др.). Нами установлено (Анистратенко, 1990) наличие здесь 4 видов *Truncatella*, из которых 2 являются новыми для фауны бассейна.

В ключах предлагаемой ниже определительной таблицы нами учтены признаки как дефинитивных (деколлированных), так и ювенильных (недеколлированных) раковин.

Таблица для определения азово-черноморских видов
рода *Truncatella*

- 1 (4). Ширина недеколлированной раковины при 6 оборотах не более 1,3 мм. Деколлированная раковина относительно мелкая — при 4 оборотах ее высота не превышает 4,2, а ширина — 1,8 мм.

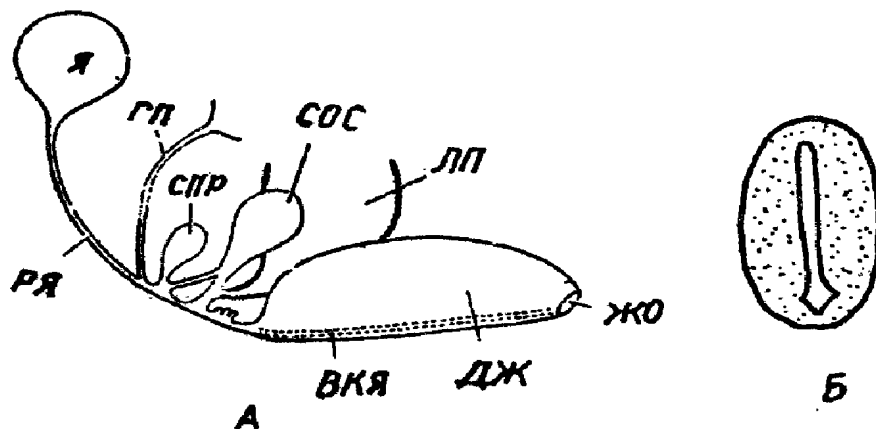


Рис. 61. Схема устройства половой системы (А) самки *Truncatella subcylindrica* (L.); Б — поперечный разрез дистальной части паллиального яйцевода (А — по Fretter, Graham, 1963; Б — по Чухчи, 1984)

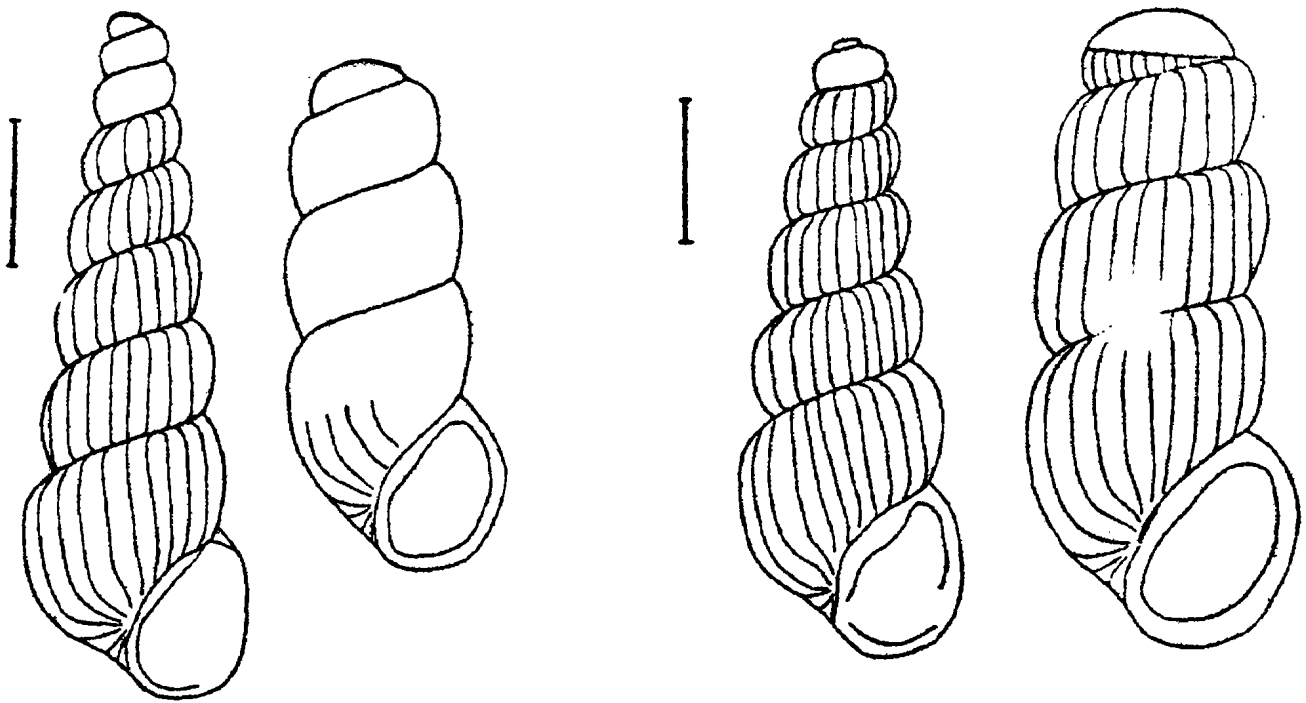


Рис. 62. *Truncatella minor* Monterosato. Слева — ювенильная, справа — деколлированная раковина. Линейка — 1 мм

Рис. 63. *Truncatella subcylindrica* (L.). Слева — ювенильная, справа — деколлированная раковина. Линейка — 1 мм

- 2(3). Ширина дефинитивной раковины при 4 оборотах равна 1,3–1,4 мм. Высота недеколлированной раковины при 6 оборотах не превышает 2,6–2,7, при 7 оборотах не более 3,5–3,6 мм *T. minor*
- 3(2). Ширина дефинитивной раковины при 4 оборотах равна 1,6–1,7 мм. Высота недеколлированной раковины при 6 оборотах не менее 3,0–3,1, при 7 оборотах не менее 4,0–4,1 мм *T. subcylindrica*
- 4(1). Ширина недеколлированной раковины при 6 оборотах не менее 1,3–1,4 мм. Деколлированная раковина относительно крупная — при 4 оборотах ее высота не менее 4,5, а ширина не менее 1,7 мм.
- 5(6). Ширина дефинитивной раковины при 4 оборотах обычно 1,7–1,9 мм. Высота недеколлированной раковины при 6 оборотах не превышает 2,6–2,8 мм *T. deshayesi*
- 6(5). Ширина дефинитивной раковины при 4 оборотах обычно 1,9–2,1 мм. Высота недеколлированной раковины при 6 оборотах не менее 3,4–3,5 мм *T. truncatula*

Truncatella minor Monterosato, 1878 (рис. 62)

Monterosato, 1878: 27 (*truncatula* var.); Bucquoy et al., 1882–1886: 321, pl. 32, fig. 30–32; — *montagui* (Love) — Kuster, 1855: 6, Tab. 1 Fig. 24–26; Голиков, Старобогатов, 1972: 108, табл. 4, рис. 3; — *microlena* "Bgt." — Bucquoy a. al., 1882–1886: 321, pl. 32, fig. 33, 34; — *subcylindrica* (L.) — Ильина, 1966: 94, табл. 4, фиг. 5–7 (part).

Раковина маленькая (до 4 мм высотой), цилиндрическая, деколлированная с 3,5–4,5 слабо выпуклыми, медленно нарастающими оборотами, разделенными мелким, заметно скошенным, швом. Последний оборот составляет немногим более половины (0,50–0,52) высоты дефинитивной раковины. Осевая скульптура в виде ребер различной степени развития, иногда совершенно отсутствует, тогда раковина прозрачная с просвечивающим столбиком. Спиральной скульптуры нет. Устье неправильно овальное. Паритетальный край утолщен, базальный слегка отвернут наружу, палатальный в верхней части утончен. Пупка нет.

Молодые особи по деколляции имеют высоко-башиевидную очень стройную раковину с 7–8 более выпуклыми оборотами, более скошенным швом и слабо угловатой периферией последнего оборота. На первых 2–3 оборотах скульптура обычно отсутствует.

Размеры. Высота дефинитивной раковины (при 4 оборотах) — 3,1–3,8; ширина —

1,3–1,4 мм. Высота недеколлированной раковины (при 7 оборотах) – 3,5; ширина – 1,2–1,3 мм; при 6 оборотах: 2,6–2,7 и 1,0–1,1 мм.

О п и с а н и е сделано по экземплярам из Тендровского залива.

З а м е ч а н и я к д и а г н о с т и к е. От других видов трукателл отличается наиболее мелкими размерами при одинаковом числе оборотов. Ранее указывался (Голиков, Старобогатов, 1972) в Черном море под названием *T. montagui* (sensu Kuster, 1855 non sensu Love, 1831).

Р а с п р о с т р а н е н и е. В пределах Украины обнаружен нами пока только в Тендровском и Ягорлыцком заливах. Относительно редкий вид. Общее распространение – Средиземное и Черное моря.

Э к о л о г и я. Обитает в зоне заплеска на сырых камнях и под ними. Попадает в береговых выбросах zostеры. Питается разлагающимися остатками в береговых выбросах zostеры.

Truncatella subcylindrica (Linne, 1766)

(рис. 63)

Linne, 1766: 1248 (*Helix*); – *montagui* Love, 1831: 303, t. 5.

Раковина маленькая (до 4,5 мм высотой), цилиндрическая, деколлированная, с 4,0–4,5 умеренно выпуклыми оборотами, нарастающими довольно медленно, разделенными неглубоким, слегка прижатым, скошенным швом. Осевая скульптура в виде слабо изогнутых ребер, изредка ослаблена. Устье неправильно овальное. Базальный край отвернут наружу, парietальный утолщен. Пупка нет.

Раковина молодых особей высоко-коническая, с 7–8 выпуклыми оборотами, периферия последнего из них несколько угловатая. Первые 2–3 оборота гладкие.

Р а з м е р ы. Высота дефинитивной раковины (при 4 оборотах) 3,9–4,1; ширина – 1,6–1,7 мм. Высота недеколлированной раковины (при 7 оборотах) – 4,0–4,1; ширина – 1,4–1,5 мм; при 6 оборотах: 3,0–3,1 и 1,2–1,3 мм.

О п и с а н и е сделано по нашим экземплярам (несколько сотен) из Тендровского залива.

З а м е ч а н и я к д и а г н о с т и к е. От *T. minor* отличается более толстостенной расширенной раковинкой, менее стройным завитком и большей видимой высотой соответствующих оборотов. Настоящий *T. subcylindrica* (в Линнеевском смысле) до сих пор в Черном море не отмечался (Анистратенко, 1990). Под этим названием обычно понимали *T. truncatula* (Голиков, Старобогатов, 1972) или *T. laevigata* (Милашевич, 1916).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Средиземное и Черное моря (Vucquoy et al., 1882–1886; Милашевич, 1916). В последнем найден нами во многих пунктах ЮБК, Тендровском, Ягорлыцком и Каркинитском заливах.

Э к о л о г и я. Обитает в тех же биотопах, что и *T. minor*, как правило совместно с другими видами рода.

Truncatella truncatula (Draparnaud, 1805)

(рис. 64)

Draparnaud, 1805: 40, pl. 1, fig. 28–31 (*Cyclostoma*); – *laevigata* Risso, 1826: 125, t. 4, pl. 4, fig. 53; – *costulata* Risso, 1826: 125, t. 4, p. 125, pl. 4, fig. 57; – *subcylindrica* (L.) – Ильина, 1966: 94, табл. 4, фиг. 5–7 (part.); Голиков, Старобогатов, 1972: 108, табл. 4, рис. 2 (part.).

Раковина небольшая (ВР – до 5,5 мм), цилиндрическая, деколлированная, с 3,5–4,5 слабо выпуклыми, быстро нарастающими оборотами, разделенными мелким, скошенным швом. Последний оборот составляет немногим более половины высоты раковины. Осевая скульптура хорошо выражена. Устье неправильно овальное. Базальный край слегка отвернут наружу. Пупка нет.

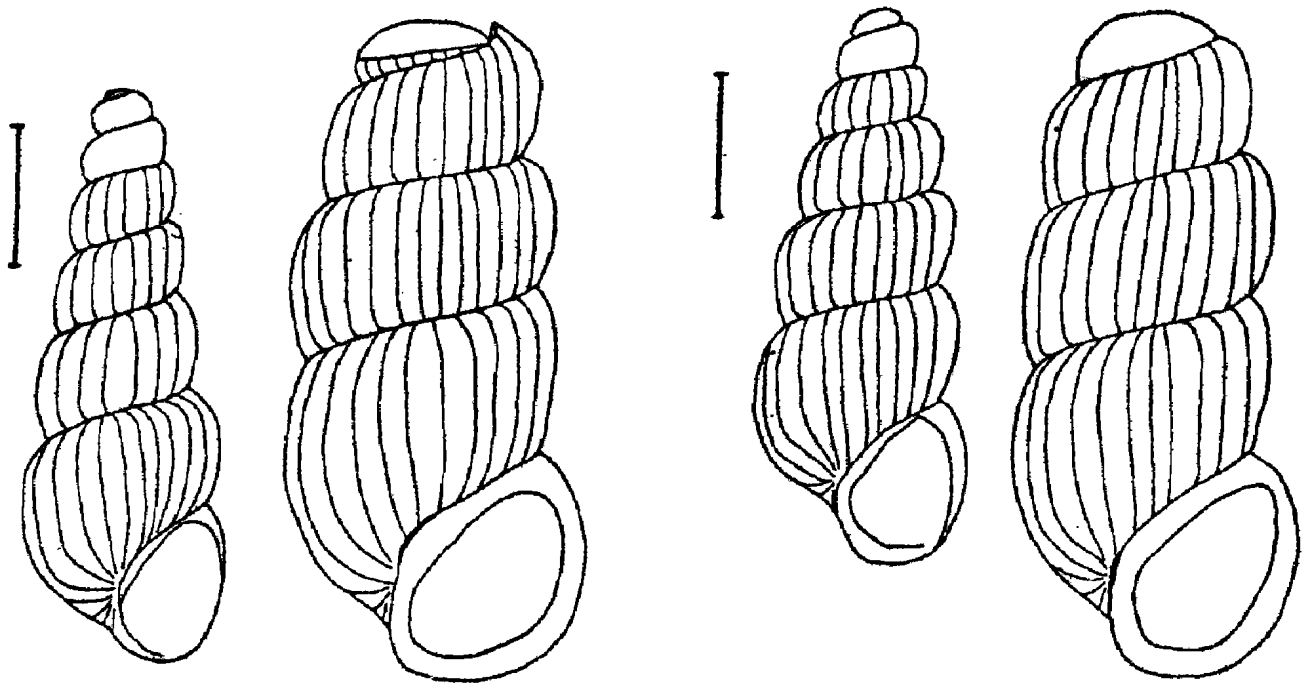


Рис. 64. *Truncatella truncatula* (Draparnaud). Слева — ювенильная, справа — деколлированная раковина. Линейка — 1 мм

Рис. 65. *Truncatella desnoyersii* (Payraudeau). Слева — ювенильная, справа — деколлированная раковина. Линейка — 1 мм

Недеколлированные раковины имеют высоко-башневидную форму, более выпуклые обороты, более скошенный шов и несколько угловатый на периферии последний оборот.

Размеры. Высота дефинитивной раковины (при 4 оборотах) 4,5–5,0; ширина — 1,9–2,1 мм. Высота недеколлированной раковины (при 7 оборотах) 4,2–4,3; ширина — 1,4–1,5 мм; при 6 оборотах: 3,5 и 1,4 мм.

Описание сделано по экземплярам из Тендровского залива (около 100 экземпляров), с ЮБК и Северо-Западного Причерноморья.

Замечания к диагностике. От других видов рода отличается заметно более крупной раковиной при одинаковом числе оборотов.

Распространение. Атлантика, Средиземное и Черное моря (Vucquoy et al., 1882–1886). Отмечался также в Азовском море (Миласевич, 1916). В Черном море вполне обычен в Тендровском, Ягорлыцком и Каркинитском заливах, встречается также и на ЮБК.

Экология. Обитает в тех же биотопах, где другие виды рода, как правило совместно. Детритоядный вид (Чухчин, 1984).

Truncatella desnoyersii (Payraudeau, 1826) (рис. 65)

Payraudeau, 1826: 116, pl. 5, fig. 21, 22 (*Paludina*).

Раковина небольшая (до 5 мм высотой), цилиндрическая, деколлированная, с 4–4,5 слабо выпуклыми, относительно быстро нарастающими оборотами, разделенными мелким, скошенным швом. Последний оборот составляет несколько больше половины высоты раковины. Осевая скульптура в виде резких, слегка изогнутых ребер. Устье неправильно овальное, с утолщенным колумеллярным и слегка отвернутым наружу, базальным краем. Вверху устье заметно суженное, палатальный край утончен. Пупка нет.

Недеколлированные раковины имеют башневидную форму, более выпуклые обороты, со слабой ступенькой над швом.

Размеры. Высота дефинитивной раковины (при 4 оборотах) 4,5–4,7; ширина — 1,7–1,9 мм. Высота недеколлированной раковины (при 6 оборотах) 2,65–2,75; ширина — 1,3–1,4 мм.

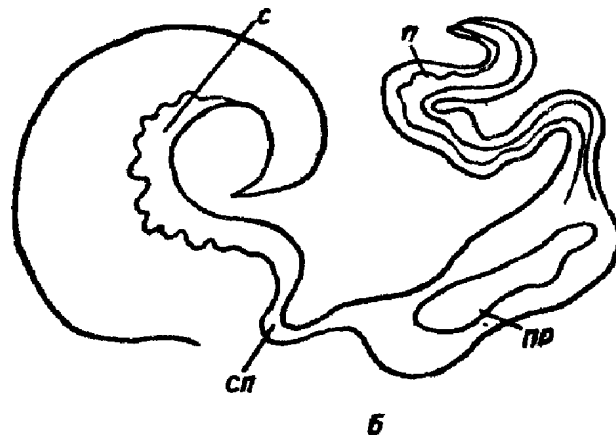
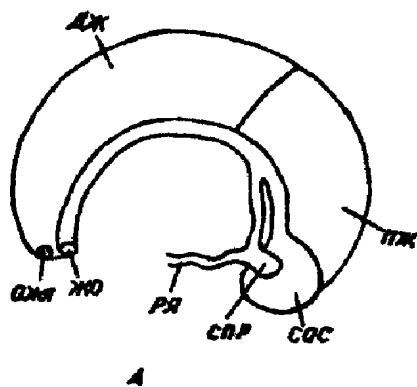


Рис. 66. Схема устройства половой системы самки (А) и самца (Б) *Potamopyrgus* sp. (А — по Krull, 1935; Б — по Patil, 1958)

Описание сделано по экземплярам (несколько десятков) из Тендровского залива, с ЮБК и Северо-Западного Причерноморья.

З а м е ч а н и я к д и а г н о с т и к е. Недеколпированные раковины отличаются от таковых *T. truncatula* более низким завитком, деколпированные — более узкой раковиной.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Средиземное (вид описан из побережья о. Корсика — Pautaudau, 1826) и Черное моря. Для Черного моря указан впервые нами (Анистратенко, 1990) — отмечен в Тендровском, Ягорльцком, Каркинитском заливах и в бухтах Севастополя.

Э к о л о г и я. Встречается совместно с другими видами трункателл в выбросах эостеры, на влажных камнях и под ними.

НАДСЕМЕЙСТВО TATEOIDEA THIELE, 1925

Крышечка конхиолиновая, гладкая, с отростком или известковой пластинкой на внутренней стороне (часто почти редуцированными). Вентральный проток паллиального яйцевода частично или полностью обособлен от железистой части и замкнут в проток.

До недавнего времени группа считалась монотипическим надсемейством (Голиков, Старобогатов, 1972; Анистратенко, 1991). Недавнее изучение устройства половой системы некоторых мелких наземных (точнее — околотоводных) *Rissoiformes* позволило отнести к этому надсемейству еще одну группу в ранге семейства — *Terrestribythinellidae* Sitnikova, Starobogotov et Anistratenko, 1992, включающую пока 1 род с двумя видами (Ситникова, Старобогатов, Анистратенко, 1992). Различия в устройстве половой системы представителей обсуждаемых семейств (рис. 66; 70; 71) по масштабу аналогичны таковым для других семейств риссоиформных моллюсков (например, семейств *Rissoidae* и *Haurakiidae* из надсемейства *Rissooidea*).

Таблица для определения семейств надсемейства *Tateoidea*

- | | |
|--------|--|
| 1 (4). | Раковина мелкая, высота взрослых особей не превышает 2,5–3,0 мм. |
| 2 (3). | Раковина высоко-коническая или яйцевидно-коническая, высота ее превосходит ширину не более чем в 1,7 раза род <i>Falniowskia</i> (сем. <i>Tateidae</i>) |
| 3 (2). | Раковина башневидная или яйцевидная, высота ее превосходит ширину не менее чем в 1,7 раза <i>Terrestribythinellidae</i> |
| 4 (1). | Раковина средних размеров, высота взрослых особей не менее 3,5–4,0 мм род <i>Potamopyrgus</i> (сем. <i>Tateidae</i>) |

СЕМЕЙСТВО TATEIDAE THIELE, 1925

(= *Potamopyrgidae* H.B.Baker, 1928, *Hemistomiidae* Thiele, 1929).

Раковина башневидная, коническая или яйцевидно-коническая, гладкая или со спиральными киями (ребрами). Устье овальное, с выраженным парието-палатальным углом. Крышечка конхиолиновая с небольшим числом оборотов спирали. Рахидальный зуб радулы с крупным зубцом посредине режущего края и 4—5 мелкими по бокам. Ренальный гонодукт короткий, почти не извитой, бурса и семяприемник имеются. Паллиальный гонодукт с двумя последовательно расположенными железами. Вентральный канал яйцевода частично или полностью обособлен от железистой части и замкнут в проток, открывающийся самостоятельным отверстием. Простата овальная, мешковидная, копулятивный аппарат конический, без дополнительных отростков или с небольшим фиксаторным выростом (рис. 66)

В состав семейства включается (Старобогатов, 1970; Климо, 1974) 9 родов, почти все из которых обитают в пресных и солоноватых водах Австралии и Новой Зеландии (среди них род *Potamopyrgus*) и один европейский род.

В фауне Украины отмечены представители двух родов.

До недавнего времени единственный европейский (описанный из устья Темзы) вид этого рода — *P.jenkinsi* (Smith, 1889), основываясь только на конхологических признаках, относили к семейству Littoridinidae (Голиков, Старобогатов, 1972). По особенностям раковины и, главное, крышечки Ф.Климо (Климо, 1974) сближает данный род с *Tatea* Tenison-Woods, 1879, *Hemistomia* Crosse, 1872 и некоторыми другими родами, распространенными в водах Австралии и Новой Зеландии. Следуя этому и считая Tateidae самостоятельным семейством (Старобогатов, Ситникова, 1983), мы относим *Potamopyrgus* к семейству Tateidae.

Таблица для определения родов семейства Tateidae

- | | | |
|--------|--|---------------------|
| 1 (2). | Раковина яйцевидно-коническая, средних размеров (высота не менее 3,5—4,0 мм); обороты, как правило, со спиральным килем, умеренно выпуклые | <i>Potamopyrgus</i> |
| 2 (1). | Раковина высоко-коническая или яйцевидно-коническая, мелкая (высотой не более 3,5 мм); обороты гладкие, заметно вздутые | <i>Falniowskia</i> |

РОД POTAMOPYRGUS STIMPSON, 1865

Типовой вид — *Melania corolla* Gould, 1847.

Раковина яйцевидно-коническая, с выпуклыми оборотами, по периферии которых проходит киль, часто разбитый на щетинки. Устье овальное, с сомкнутым краем. Рахидальный зуб радулы с 1 крупным и 5 мелкими зубцами на режущем крае, по бокам основания 4—5 дополнительных зубчика. Живородящие животные. Некоторые виды, в том числе все обитающие в Причерноморье (Boycott, 1919; Quick, 1920; Чухчин, 1984), размножаются партеногенетически. Свободноплавающей личинки нет (Fretter, Graham, 1963).

Удалось установить, что в солоноватых водах Северо-Западного Причерноморья ныне обитает 3 вида рода. Выяснить, какой из них является настоящим *P. jenkinsi*, оказалось весьма затруднительно, поскольку первоописание (Smith, 1889, p. 142) не содержит изображения или каких-либо промеров раковины. Основываясь на изображении раковины *Potamopyrgus* из вод Англии, принимаемого за *P. jenkinsi* (Ellis, 1926, pl. 2, fig. 7), и, главное, на фотографии единственного целого синтипа (хранится в Британском Музее Естественной Истории), мы идентифицировали один из черноморских видов как *P.jenkinsi* (рис. 67), а второй описали как новый для науки (Анистратенко, 1991). Третий вид описывается в данной работе. Следует добавить, что в солоноватых водах Балтийского бассейна (Калининградский залив) обитают еще несколько, кроме отмеченных выше, видов потамопиргов, нуждающихся в описании. Поэтому многочисленные указания на нахождение

P. jenkinsi в солоноватых водах Европы (Wallace, 1985), вероятно, относятся не менее чем к 2–3 видам, а указания на нахождение *P. jenkinsi* в пресных водах (Jackiewicz, 1973; Ribi, Arter, 1986; Falniowski, 1987) скорее всего основаны на ошибочной идентификации.

Таблица для определения черноморских видов рода *Potamopyrgus*

- | | | |
|--------|--|-----------------------|
| 1 (2). | Раковина удлиненно-яйцевидно-коническая. Высота ее превосходит ширину не менее чем в 1,8–2,0 раза. | <i>P. polistchuki</i> |
| 2 (1). | Раковина широкояйцевидно-коническая. Высота ее превосходит ширину не более чем в 1,7 раза. | |
| 3 (4). | Ширина раковины составляет не более 0,57 ее высоты, а последний оборот занимает не более 0,63 | <i>P. alexenkoae</i> |
| 4 (3). | Ширина раковины составляет не менее 0,59, а последний оборот занимает не менее 0,65 ее высоты | <i>P. jenkinsi</i> |

***Potamopyrgus jenkinsi* (Smith, 1889)
(рис. 67)**

– *jenkinsi* Smith, 1889: 142–145 (*Hydrobia*).

Раковина яйцевидно-коническая, с 5–6 умеренно вздутыми закрутленными оборотами, разделенными неглубоким швом. Последний оборот составляет 0,66 высоты раковины. Скульптура представлена тонким, нитевидным килем, проходящим по периферии каждого оборота, отделяя его верхнюю треть. Устье широкое, овально-округлое, слегка заостренное вверху, края тонкие. Пупок узкий. Периостракум светло-роговый.

Размеры. ВР – 4,60; ШР – 2,7; ВПО – 3,05; ВУ – 2,0; ШУ – 1,5 мм.

Описание сделано по экземплярам из Бугского и Березанского лиманов (сборы Т.Л.Алексенко – 08.09.1984 г. и 25.10.1981 г.)

Распространение. Известен пока из немногих местонахождений. Кроме указанных выше пунктов, обнаруживался в Днепровском (Марковский, 1954) и Будаковском (Чухчин, 1984) лиманах. Правда, средняя соленость воды Будаковского лимана составляет примерно 26 ‰ (Черное море., 1983). Поэтому находка здесь *P. jenkinsi*, который как и другие потамопиргусы встречается только в почти пресной воде, вызывает определенное недоумение. Вероятно, часть литературных данных о распространении этого вида касается смеси 3 видов. За пределами Украины отмечен в ряде районов Европы (Ellis, 1926; Wallace, 1985).

Экология. Встречается единичными экземплярами на небольшой глубине среди растительности.

***Potamopyrgus polistchuki* Anistratenko,
1991 (рис. 68)**

– *jenkinsi* Жадин, 1952: 236, рис. 168.

Раковина яйцевидно-коническая, тонкостенная, с 5–6 выпуклыми оборотами, разделенными довольно глубоким, слабо вдавленным швом. Последний оборот составляет около 0,75 высоты раковины. Спиральная скульптура представлена тонким, нитевидным

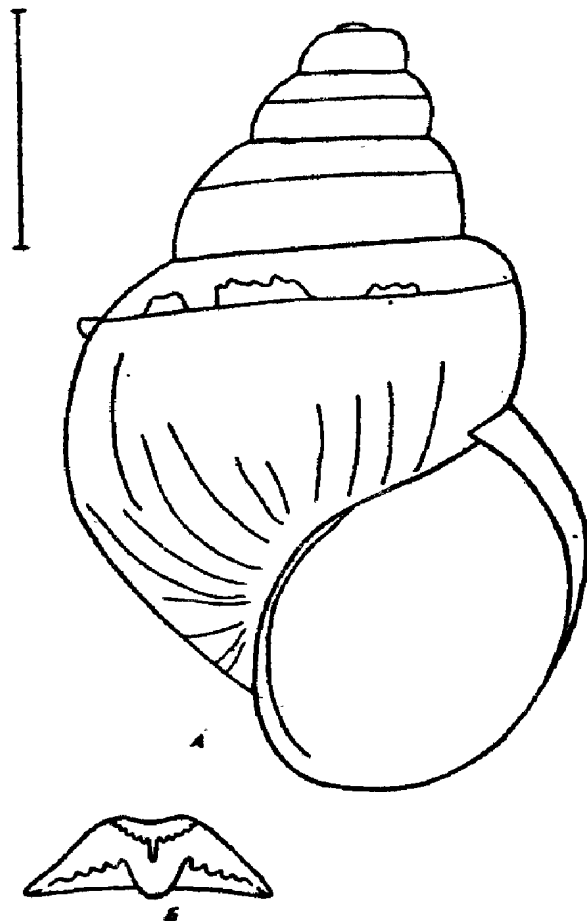


Рис. 67. *Potamopyrgus jenkinsi* (Smith): А – раковина (линейка – 1 мм); Б – латеральный зуб радулы (по Nordstreck, 1972)

килем, часто разбитым на отдельные щетинки, проходящим по границе верхней трети каждого оборота. Устье широкое, округло-овальное, с закругленным углом сверху, края тонкие, ломкие. Пупок узкий, щелевидный. Окраска светло-роговая.

Размеры. Голотип: ВР — 3,2; ШР — 1,4; ВПО — 2,2; ВУ — 1,6; ШУ — 0,9 мм (хранится в коллекции ЗИН АН России под № 1 по систематическому каталогу). Паратип: ВР — 2,8; ШР — 1,3; ВПО — 1,4; ВУ — 1,0; ШУ — 0,7 мм (хранится там же).

Описание сделано по экземплярам типовой серии — голотип и 3 паратипа (2 из них плохой сохранности) из Бугского лимана ниже г. Николаева (сбор Т.Л.Алексенко, ст. 30, 08.09.1984 г.).

Замечания к диагностике. От *P. jenkinsi* отличается заметно более стройной раковиной и более вздутыми оборотами. В.И.Жадин (1952) приводит описание, промеры и изображение *P. jenkinsi*, которые в действительности соответствуют *P. polistchuki*.

Распространение. В фауне Украины известен пока только из типового местонахождения. Вид обитает также в водах Балтийской зоогеографической провинции. Среди материалов, любезно предоставленных нам М.Яцкевич (M. Jackiewicz) из Познанского университета (Республика Польша), *P. polistchuki* обнаружен в пробах из окрестностей Быдгоща и Познани. Вероятно, распространен шире, в том числе и в Балтийском бассейне, но часто не отличается от гидробий, поэтому достоверных данных в литературе нет.

Экология. Встречается единичными экземплярами.

Вид назван по фамилии украинского гидробиолога Виталия Владимировича Поліщука, впервые "обнаружившего" *P. jenkinsi* в водоемах Припятского Полесья (Поліщук, Люрин, 1979). Курьезность данного "обнаружения" в том, что солоновато-водные потамопиргусы не встречаются вдали от приустьевых участков рек, а тем более в пересыхающих, временных водоемах вроде придорожных луж посреди континента.

***Potamopyrgus alexenkoae* Anistratenko sp. n.**
(рис. 69)

Раковина довольно стройная, яйцевидно-коническая, средних размеров. Оборотов 5,5—6 изрядно выпуклых, разделенных отчетливым, слегка прижатым швом. Тангент-линия прямая. Поверхность раковины гладкая, со слабо заметными линиями нарастания. Чуть выше периферии последних трех оборотов проходит невысокий нитевидный спиральный киль. Последний оборот крупный, занимает более половины (0,64) высоты раковины. Устье крупное, округло-овальное с тонким наружным краем и нешироким отворотом на столбик, который, однако, почти полностью прикрывает пупок.

Размеры голотипа: ВР — 4,8; ШР — 2,75; ВПО — 3,05; ВУ — 2,0; ШУ — 1,3 мм; Об — 6,0. Хранится в коллекции Института зоологии АН Украины.

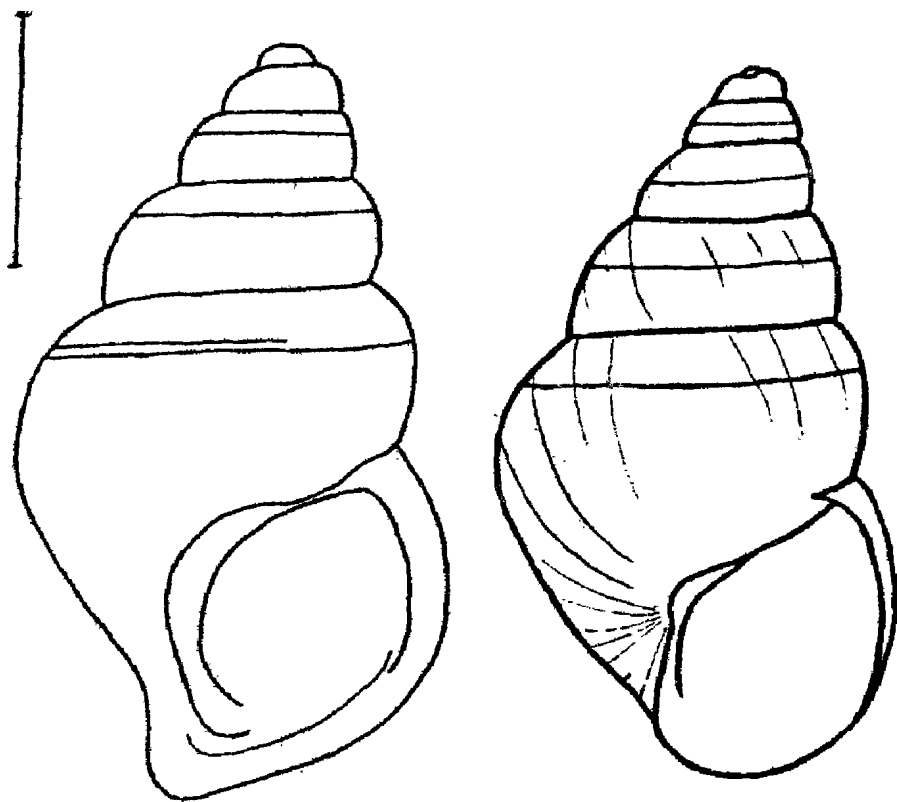


Рис. 68. Раковина *Potamopyrgus polistchuki* Anistratenko (голотип). Линейка — 1 мм

Рис. 69. Раковина *Potamopyrgus alexenkoae* Anistratenko sp. n. (голотип). Линейка — 1 мм

Описание сделано по 2 экз. из Бутского лимана (сбор Т.Л.Алексенко 7.04.1990).
Изменчивость. За недостаточностью материала (всего 2 экз.) не изучалась. Заметим только, что паратип начисто лишен спирального киля и имеет несколько более уплощенный наружный край устья, чем голотип.

Замечания к диагностике. От *P. polistchuki* отличается более низким и узким в приверхушечной части завитком. От *P. jenkinsi* отличается более стройным завитком.

Распространение. В фауне Украины пока известен только из типового местонахождения — Бутский лиман, Ожарская коса (выше Александровки). Вид обитает также в водах Балтийской зоогеографической провинции. Среди материалов, любезно предоставленных нам М.Яцкевич (M.Jackiewicz) из Познанского университета (Республика Польша), *P. alexenkoae* обнаружен в пробах из окрестностей Познани.

Экология. Типовые экземпляры собраны на глубине 4,5 м при солености 3 ‰. Грунт песчаный с ракушей. Биомасса — около 0,6 г/м².

Вид назван по фамилии украинского гидробиолога Татьяны Леонидовны Алексенко, собравшей типовой материал.

POD FALNIOWSKIA BERNASCONI, 1990¹

Типовой вид — *Bythiospeum neglectissimum* Falniowski et Steffek, 1989.

Раковина маленькая, бледно-желтая, желтая или светло-коричневая, яйцевидная, яйцевидно-коническая, коническая или башневидная, более стройная у самцов и более вздутая у самок. Вершина заметно притупленная за счет того, что начальные обороты мало смещены вдоль оси навивания. Пупок щелевидный. Устье с ясно выраженным, иногда даже оттянутым парието-палатальным углом, со слабо утолщенным париетальным и более сильно утолщенным колумеллярным краями. Крышечка конхиолиновая, гладкая, с малым числом оборотов спирали. Рахидальный зуб радулы с парой базальных зубчиков и с 3 парами мелких зубчиков на режущем крае. Железистая часть палпального яйцевода с последовательно расположенными железами, примерно равными по размерам. Бурса длинная, мешковидная, на коротком протоке, несколько выше места впадения ее протока впадает небольшой семяприемник с вытянутым резервуаром, не отграниченным от протока. Ренальный яйцевод перед впадением в палпальный неправильно вздут и образует петлю. Пенис удлинненно-треугольный, с сильно вытянутым концевым участком; на расстоянии трети длины пениса от его основания имеется небольшой треугольный фиксаторный вырост (рис. 70, А, Б).

Представители рода обладают отчетливым диморфизмом по раковине, который, вероятно всего, объясняется принадлежностью более стройных раковин самцам, а более широких — самкам. В Украине в западных областях региона вполне может быть обнаружен 1 вид.

Falniowskia neglectissima (Falniowski et Steffek, 1989) (рис. 70, В)

Раковина высоко-коническая (у самцов) или яйцевидно-коническая (у самок), с 5–5,5 равномерно выпуклыми оборотами, разделенными неглубоким швом. Поверхность раковины гладкая, блестящая, со слабо заметными линиями роста. Пупок в виде узкой щели. Устье овальное, с закругленным парието-палатальным углом, несколько оттянутым у самок. Утолщение париетального края устья почти незаметное.

Размеры. ВР — 1,85–2,31; ШР — 1,12–1,37 мм.

Описание основано на первоописании вида (Falniowski, Steffek, 1989).

Распространение. Вид описан из Ойцовского парка в окрестностях Кракова (Falniowski, Steffek, 1989). Вероятно, встречается и в других местах Польши (Falniowski,

¹ Диагноз рода составлен Я.И. Старобогатовым.

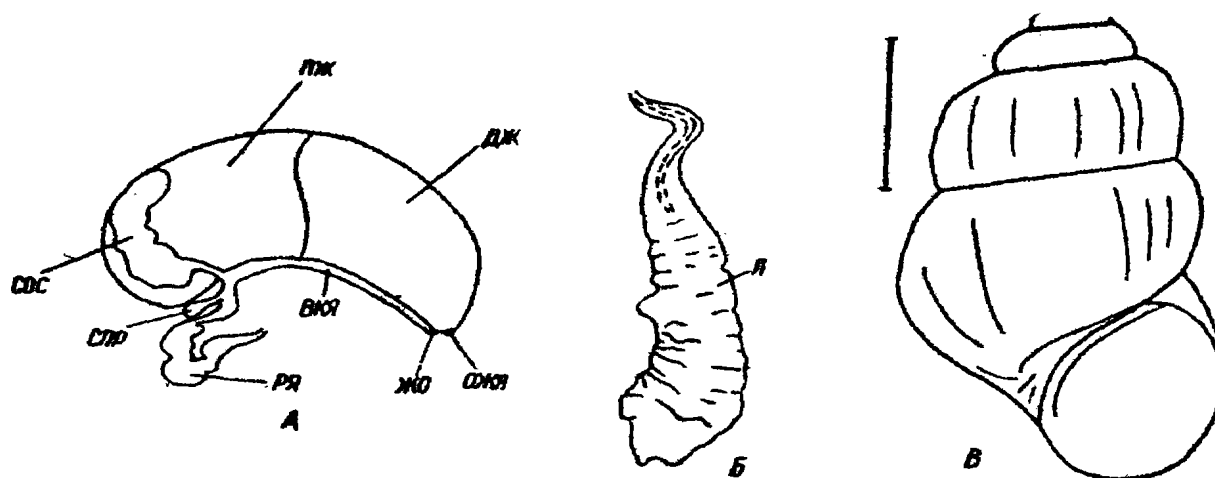


Рис. 70. *Falniowskia neglectissima* (Falniowski et Steffek). А, Б – схема устройства половой системы самки (А) и самца (Б); раковина (В). А и Б по Falniowski, Steffek, 1989, с изменениями; В – по Falniowski, Szarowska, 1991. Линейка – 1 мм

1989). В фауне Украины вид пока не отмечен, хотя нахождение его в западных областях региона вполне возможно.

Экология. Вид встречается во влажной лесной подстилке близ водоемов (Falniowski, Steffek, 1989).

СЕМЕЙСТВО TERRESTRIBYTHINELLIDAE SITNIKOVA, STAROBOGATOV ET ANISTRATENKO, 1992

Раковина высоко-башневидная, почти цилиндрическая, с притупленной "вальватоидной" привершинной частью завитка. Устье овальное, с хорошо выраженным или даже вытянутым палатальным углом. Крышечка конхиолиновая, гладкая, с малым числом оборотов спирали. Ренальный гонодукт короткий, почти не извитой, со сквозной бурсой. Семяприемник отсутствует. Палиальный яйцевод с двумя последовательными железами, примерно равными по размерам. Вентральный канал яйцевода полностью обособлен от железистой части и замкнут в проток, открывающийся самостоятельным отверстием. Простата крупная, бобовидная. Сопуковительный орган двуветвистый. Его правая ветвь (истинный пенис) конусовидная, равномерно сужающаяся в дистальной части, пронизана семяпроводом; его левая ветвь (дополнительный сопуковительный орган) крупная, по длине и диаметру превосходящая пенис, цилиндрическая с округлым расширением на конце (фиксаторным выростом) (рис. 71, А–Г).

В составе семейства пока числится 1 род (Ситникова, Старобогатов, Анистратенко, 1992).

РОД TERRESTRIBYTHINELLA SITNIKOVA, STAROBOGATOV ET ANISTRATENKO, 1992

Типовой вид – *Terrestribythinella baidashnikovi* Sitnikova, Starobogotov et Anistratenko, 1992.

Раковина башневидная или цилиндрическая, с равномерно закругленными оборотами, гладкая, со слабо заметными линиями нарастания. Устье овальное, некрупное. В составе рода пока насчитывается 2 вида. Оба они обитают на территории Украины.

Таблица для определения видов рода *Terrestribythinella*

- 1 (2). Раковина высоко-башневидная (отношение высоты к ширине не более 1,75), с заметно вздутыми оборотами. Шов углубленный *T. carpathica*

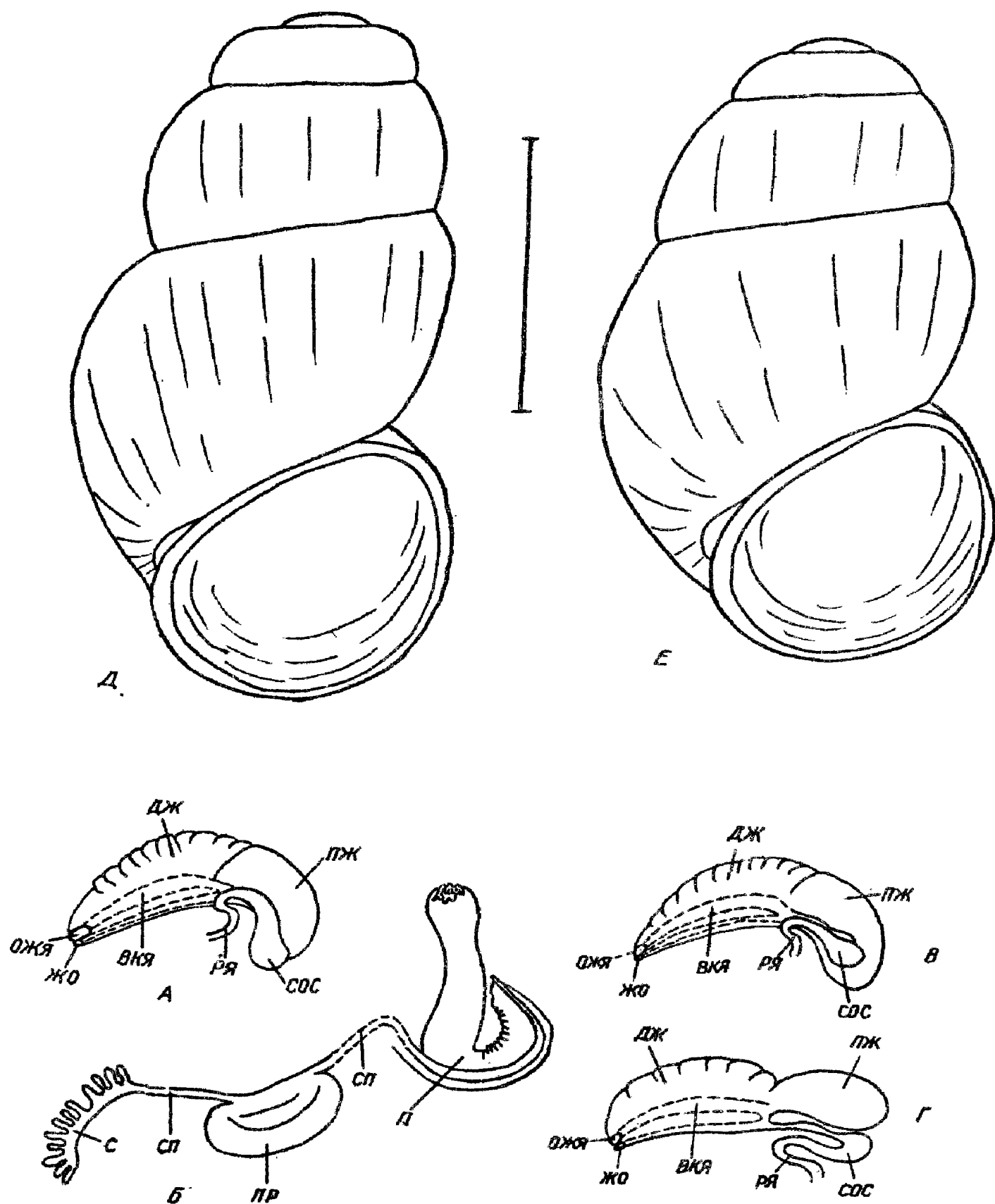


Рис. 71. *Terrestribythinella baidashnikovi* Sitnikova, Starobogotov et Anistratenko (А, Б, Д) и *T. carpathica* Sitnikova, Starobogotov et Anistratenko (В, Г, Е). А, Б – схема устройства половой системы самки (А) и самца (Б), раковина (Д); В, Г – схема устройства половой системы самки (Г – ренальный участок яйцевода отвернут, показана сквозная бурса), Е – раковина. Линейка – 1 мм

2(1). Раковина почти цилиндрическая (отношение высоты к ширине не менее 1,85), с умеренно выпуклыми оборотами. Шов слабо углубленный *T. baidashnikovi*

***Terrestribythinella baidashnikovi* Sitnikova,
Starobogatov et Anistratenko, 1992 (рис. 71, Д)**

Раковина башневидно-цилиндрическая, с 4 умеренно и неравномерно выпуклыми оборотами, разделенными неглубоким швом. Поверхность раковины гладкая, блестящая, бледно-желтая. Пупок почти закрытый. Устье овальное, с очень сильно закругленным парието-палатальным углом. Утолщение париетального края лишь незначительно тоньше, чем утолщение колумеллярного.

Размеры (паратип) ВР — 2,6; ИР — 1,3; ВУ — 1,1; ИУ — 0,7; ВПО — 1,85; ВЗ — 1,5; ИПОбу — 1,15 мм; Об — 4,0.

Описание сделано по нашим экземплярам из Угольского лесничества Карпатского заповедника (Тячевский р-н Закарпатской обл. — сбор А.А.Байдашникова 26.08.1990г.). Вид назван по фамилии украинского малаколога Александра Алексеевича Байдашникова, собравшего типовый материал.

Распространение. Пока вид известен только из типового местонахождения.

Экология. Вид встречен в лиственной подстилке на берегу небольшого ручья в буковом лесу.

***Terrestribythinella carpathica* Sitnikova,
Starobogatov et Anistratenko, 1992 (рис. 71, Е)**

Раковина стройная, высоко-башневидная с 4—4,5 заметно вздутыми оборотами, разделенными углубленным швом. Тангент-линия почти прямая. Поверхность раковины гладкая, со слабо заметными линиями нарастания. Последний оборот крупный, занимает 2/3 (0,67) высоты раковины. Устье небольшое, овальное, с тонким наружным краем и несколько оттянутым париетальным углом. Пупок узкий, щелевидный.

Размеры (паратип) ВР — 2,35; ИР — 1,35; ВУ — 1,05; ИУ — 0,75; ВПО — 1,45; ВЗ — 1,35; ИПОбу — 1,15 мм; Об — 4,0.

Описание сделано по нескольким экземплярам типовой серии из Угольского лесничества Карпатского заповедника (Тячевский р-н Закарпатской обл. — сбор А.А.Байдашникова 26.08.1990 г.)

Об изменчивости данного вида судить трудно, поскольку изучено всего несколько экземпляров.

Замечания к диагностике. От предыдущего вида *T. carpathica* отличается несколько менее стройной раковиной, более вздутыми оборотами, более крупным последним оборотом и спрямленной тангент-линией (у *T. baidashnikovi* она слегка выгнутая). Можно отметить также некоторые отличия этих видов в деталях устройства половой системы самок: у *T. baidashnikovi* бурса доходит до апикального конца паллиального гонодукта, тогда как у *T. carpathica* бурса заметно короче (рис. 71, В, Г).

Распространение. Такое же, что и у предыдущего вида.

Экология. Обитает совместно с предыдущим видом.

НАДСЕМЕЙСТВО HYDROBIOIDEA TROSCHEL, 1857

Крышечка раковины без отростка на внутренней стороне. Вентральный проток паллиального яйцевода не обособлен от железистой части и отделен лишь складкой. Из 10—11 семейств мировой фауны данной группы в фауне Украины обитают представители 4 семейств.

**Таблица для определения семейств
надсемейства *Hydrobioidea***

- 1(2). Раковина шаровидная с отчетливой колумеллярной мозолью **Lithoglyphidae**
2(1). Раковина иной формы, без колумеллярной мозоли.

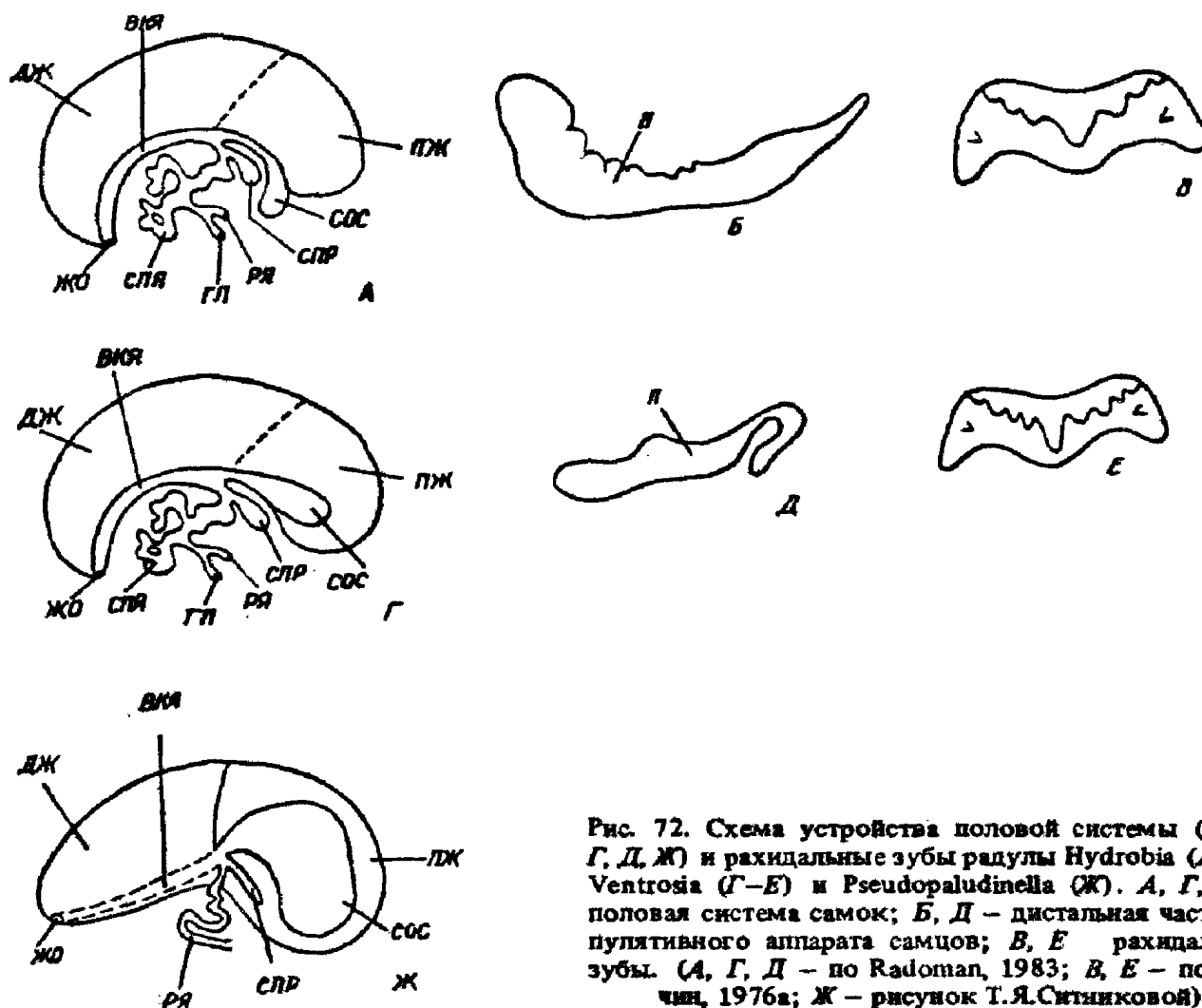


Рис. 72. Схема устройства половой системы (А, Б, Г, Д, Ж) и рахидальные зубы радулы *Hydrobia* (А–В), *Ventrosia* (Г–Е) и *Pseudopaludinella* (Ж). А, Г, Ж – половая система самок; Б, Д – дистальная часть копулятивного аппарата самцов; В, Е – рахидальные зубы. (А, Г, Д – по Radoman, 1983; В, Е – по Чухчин, 1976а; Ж – рисунок Т.Я.Ситниковой)

- 3(4). Раковина конусовидная или башневидная, гладкая, довольно крупная, если мелкая, то с сетчатой скульптурой *Pyrgulidae*
 4(3). Раковина яйцевидная, башневидная, гладкая, мелкая или средних размеров.
 5(6). Раковина яйцевидная или коротко-башневидная *Hydrobiidae*
 6(5). Раковина очень стройная высоко-башневидная *Belgrandiellidae*

СЕМЕЙСТВО HYDROBIIDAE TROSCHEL, 1857

Раковина яйцевидная, коническая или башневидная, гладкая. Устье овальное, как правило заостренное в верхней части. Крышечка конхиолиновая, малоспиральная. Рахидальный зуб радулы с крупными зубцами по режущему краю и 1–4 дополнительными зубчиками по бокам основания (рис. 72, В, Е). Латеральные зубы с крупными зубчиками, краевые – с мелкими. Ренальный яйцевод у большей части форм короткий, тонкий, со слабым расширением, почти не извитой (у *Caspihydrobia* он расширенный и сильно извитой). Паллиальный яйцевод с двумя последовательно расположенными железами. Вентральный проток не обособлен от железистой части и отделен лишь складкой. Сопулятивный аппарат без дополнительных желез (рис. 72, А, Б, Г, Д, Ж). Животные раздельнополые. Развитие с пелагической личинкой или прямое.

Немногочисленное семейство, преимущественно распространенное в морях и эстуариях побережий Европы. Виды рода *Caspihydrobia* обитают в Каспии, Арале, солоноватых и гипергалинных водоемах Казахстана, Туркменистана и Ирана, а также в Северо-Западном Причерноморье и Таганрогском заливе.

Среди гидробиид, традиционно относимых к роду *Hydrobia*, имеются формы, развитие которых протекает со стадией пелагической личинки – "acuta", "aciculina", "salinasii" и без таковой – "arenarum", "lencumica". На это указывали мно-

гие авторы (Fretter, Graham, 1963; Голиков, Старобогатов, 1972; Radoman, 1977; Чухчин, 1975; 1976а, б). Мы рассматриваем группы этих форм как самостоятельные роды: *Hydrobia* Hartmann, 1821 (типовой вид *Cyclostoma acutum* Drap., 1805); диагноз: развитие с пелагической личинкой, обороты раковины уплощенные и *Pseudopaludinella* Bourguignat in Mabilie, 1877 (типовой вид — *Paludestrina leneumica* Bourguignat, 1876 — обозначен нами); диагноз: развитие прямое, обороты раковины вздутые. В отношении второго родового названия следует привести необходимые пояснения. Название *Pseudopaludinella* использовано Ж.Бургинья в качестве подродового в роде *Paludestrina* D'Orbigny, 1840 без обозначения типа. Мы использовали это название в качестве родового и обозначили (Анистратенко, 1991) типовой вид на том основании, что одним из пяти перечисленных Ж.Бургинья видов этой группы является *P. leneumica*. Следует добавить, что П.Радоман (Radoman, 1977, 1983) относит всех гидробий средиземноморского бассейна, лишенных пелагической личинки, к роду *Ventrosia* Radoman, 1977 с типовым видом *Helix stagnorum* Gmelin., 1791 (= *Hydrobia ventrosa* auct.). Это обстоятельство позволило нам ранее считать *Ventrosia* младшим синонимом *Pseudopaludinella* (Анистратенко, 1991). Однако детальное сравнение анатомии половой системы *V. stagnorum* и *P. leneumica* заставляет считать *Pseudopaludinella* отдельным от *Ventrosia* родом (Ситникова, Старобогатов, Анистратенко, 1992). В отличие от *V. stagnorum* у *P. leneumica* более крупная бурса, семяприемник без расширения и петля ренального гонодукта равномерно утолщена, без расширения, как у *V. stagnorum* (рис. 72, Г, Ж). Об обособленности же *Ventrosia* от *Hydrobia*, помимо характера развития, свидетельствуют некоторые различия в устройстве рахиальных зубов радулы *H. acuta* и "*Hydrobia ventrosa*" (рис. 72, В, Е).

В литературе имеются данные по биологии размножения некоторых видов гидробий Черного и Азовского морей (Чухчин, 1976б). Правда, в связи с тем что этот автор различает здесь лишь два вида гидробий, весьма непросто идентифицировать данные по их биологии с реально существующими видами гидробий. Положение несколько облегчается, однако, тем, что, по В.Д.Чухчину, *Hydrobia acuta* в процессе развития проходит стадию пелагической личинки, а *H. ventrosa* таковой не имеет. На основе этого можно заключить, что сведения о биологии и экологии *H. acuta*, несомненно, относятся к одному или нескольким из видов рода *Hydrobia* s. str., а аналогичные данные второго вида — к одному или нескольким видам рода *Pseudopaludinella* в принимаемом нами объеме. Некоторые сведения из цитированной работы приводятся нами при характеристике родов и их типовых видов. Здесь лишь заметим еще, что В.Д.Чухчин (1976б) настойчиво указывает на наличие полового диморфизма по раковине у обоих исследованных им "видов" гидробий. Нами специально проводилась серия вскрытий моллюсков для определения пола особей *Pseudopaludinella leneumica* и *P. cissapa*. При этом у обоих видов были обнаружены и самцы и самки. Таким образом, явление полового диморфизма по раковине (на котором настаивает В.Д.Чухчин) оказывается основанным, вероятнее всего, на неверном определении видовой принадлежности моллюсков.

У черноморских гидробий наблюдается высокая степень зараженности паразитами, главным образом церкариями трематод. Обитая на мелководье, где обычно много рыб и водоплавающих птиц, гидробии оказываются главными промежуточными хозяевами для паразитирующих в них трематод. Крупные гидробии обычно заражены чаще, чем мелкие и среднеразмерные (Чухчин, 1976б). Чаще заражены гидробии, живущие в загрязненных участках акватории, вблизи человеческого жилья. В Тилигульском лимане личинками микрофалиид заражено 58 % гидробий (Долгих, 1969). Церкарии локализуются в основном в печени и гонаде, делая моллюсков стерильными, тем самым снижая репродуктивные возможности популяции гидробий.

Таблица для определения азово-черноморских родов семейства *Hydrobiidae*

- 1 (2). Обороты раковины уплощенные *Hydrobia*
- 2 (1). Обороты раковины заметно вздутые.
- 3 (4). В верхней части устья (смотреть в профиль) имеется слабо выраженная выемка . . . *Caspihydrobia*
- 4 (3). В верхней части устья (смотреть в профиль) выемка отсутствует *Pseudopaludinella*

Типовой вид — *Cyclostoma acutum* Draparnaud, 1805.

Раковина от овально-конической до башневидной с уплощенными оборотами и умеренно глубоким швом. Устье овально-округлое. Пупок обычно неширокий, щелевидный. Рахидальный зуб радулы с одним крупным зубцом посередине режущего края и тремя парами зубчиков по бокам (рис. 72, В).

Из гидробиид фауны Украины к этому роду мы относим 6 видов. Еще несколько средиземноморских видов здесь пока не обнаружены.

Половозрелость *Hydrobia* наступает при размерах 2,5–3,0 мм в возрасте около полугода. Из личинок, осевших летом, осенью большая часть этих моллюсков становится половозрелой, остальная часть летнерожденных моллюсков достигает половозрелости к весне; минимальные размеры половозрелых особей 2–2,5 мм (Чухчин, 1976б). Размножение гидробиид происходит весной и в начале лета, с апреля по июль. В это время на водорослях, ракушке и камнях встречаются многочисленные кладки моллюсков. Молодь начинает появляться в июне и продолжает поступать все лето. За лето молодь подрастает и к осени — зиме достигает 1,5–2 мм. Моллюски старшей возрастной группы к этому времени уже в основном погибают, и в популяции преобладают моллюски нового поколения. В некоторых популяциях, вероятно, могут сохраняться моллюски возрастом более 1,5 года, но их участие в размножении, несомненно, крайне незначительно, так как гонады большинства крупных гидробиид поражены паразитами (Чухчин, 1976б).

*Таблица для определения азово-черноморских видов
рода Hydrobia*

- | | | |
|---------|--|----------------------|
| 1 (8). | Раковина стройная, конусовидная или башневидная, высота ее превосходит ширину более чем в 2 раза. | |
| 2 (3). | Тангент-линия прямая или почти прямая | <i>H. lambrini</i> |
| 3 (2). | Тангент-линия заметно выгнутая. | |
| 4 (5). | Раковина относительно крупная, при 6 оборотах ее высота не менее 4,5 мм | <i>H. acuta</i> |
| 5 (4). | Раковина относительно мелкая, при 6 оборотах ее высота не более 3,7 мм. | |
| 6 (7). | Раковина очень стройная, почти цилиндрическая, устье не выступает | <i>H. aciculina</i> |
| 7 (6). | Раковина стройная, высоко-башневидная, обороты уплощенные, устье слегка выступает | <i>H. proserpina</i> |
| 8 (1). | Раковина удлинненно-овальная, высота ее превосходит ширину не более чем в 1,8 раза. | |
| 9 (10). | Верхние обороты завитка несколько прижатые. Угол между касательными к первым четырем оборотам не менее 65° | <i>H. macei</i> |
| 10 (9). | Верхние обороты завитка расширяются равномерно. Угол между касательными к первым четырем оборотам не более 62° | <i>Heurymphala</i> |

Hydrobia acuta (Draparnaud, 1805) (рис. 73)

— *acutum* Draparnaud, 1805: 40, pl. 1, fig. 23 (*Cyclostoma*); Locard, 1893: 102 (*Paludetrina*); — *ventrosa* (Mont.) — Миласевич, 1916: 58, табл. 2, фиг. 28–33 (part.); Ильина, 1966: 96, табл. 4, фиг. 8–35 (part.); Голиков, Старобогатов, 1972: 106, табл. 3, рис. 22 (part.).

Раковина удлинненно-овальная, конусовидная, остроконечная, гладкая. Оборотов 6–7, закругленных, умеренно выпуклых, разделенных довольно глубоким швом. Последний оборот составляет примерно половину (0,57) высоты раковины. Устье широкое, овальное, с сомкнутым краем. Пупочная щель неширокая. Окраска живых экземпляров желто-зеленая или бурая.

Размеры. ВР — 4,5–5,0; ШР — 2,2–2,5 мм.

Описание сделано по нашим экземплярам из Тендровского залива.

Изменчивость. Изученный нами материал (более 500 экз. из Северо-Западного Причерноморья, ЮБК, Кавказа, Азовского моря (наши сборы), Средиземного моря (коллекция ЗИН РАН)), позволяет сделать вывод, что изменчивость данного вида касается пре-

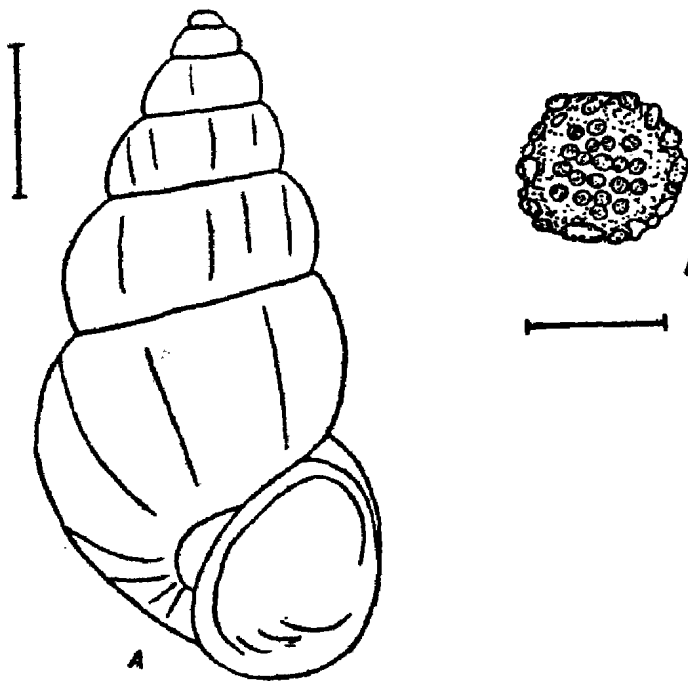


Рис. 73. *Hydrobia acuta* (Draparnaud). А — раковина (линейка — 1 мм); Б — кладка *Hydrobia* sp. (по Чухчин, 1984, линейка — 0,5 мм)

жде всего скорости смещения оборотов вдоль оси, формы устья, окраски и размеров, а также толщины раковины особей из разных участков изученной акватории. Следует заметить, однако, что размах изменчивости всех обозначенных характеристик отнюдь не столь велик, как принято было считать.

З а м е ч а н и я к д и а г н о с т и к е и т а к с о н о м и и. Экземпляры из Черного моря четко соответствуют первоописанию и изображению данного вида (Draparnaud, 1805). Часто этот вид исследователи приводили под другими названиями (Милашевич, 1916; Ильина, 1966; Чухчин, 1984) либо под этим названием изображали другой вид (Grossu, 1956) или смесь видов (Голиков, Старобогатов, 1972).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Вполне обычный вид во всей исследованной акватории. В Средиземном море также обычен.

Э к о л о г и я. Предпочтительные места обитания данного вида связаны с заиленными грунтами. В лиманах часто образует массовые поселения. Моноциклический вид с растянутым во времени периодом нереста. Кладки моллюсков данного вида представляют собой комочки линзовидной или неправильно округлой формы диаметром 0,5–0,7 мм, облепленные детритом, песчинками (рис. 73, Б). В каждой кладке содержится 15–30 маленьких белых яиц, окруженных прозрачной оболочкой. Диаметр яиц 0,08–0,09 мм, диаметр яиц с оболочкой 0,13 мм. Яйца развиваются в кладке до сформированной пелагической личинки, имеющей при вылуплении раковинку в 1 оборот, высотой 0,12 мм. Плавающая личинка (велигер) имеет двулопастный велум и прозрачную бесцветную раковинку. За время пребывания в планктоне раковинка личинки увеличивается до 2,5 оборотов, а высота ее — до 0,25 мм. Велум поздней личинки перед оседанием бесцветный, двулопастный. На ноге имеется большая педальная железа (Чухчин, 19766).

Hydrobia procerula Paladilhe, 1869 (рис. 74)

Paladilhe, 1869: 322, t. 21, pl. 19, fig. 24–25; Locard, 1893: 101, fig. 102 (*Pahudestrina*); — *ventrosa* Милашевич, 1916: 58, табл. 2, фиг. 28–33 (part.); Grossu, 1956: 93, fig. 39; Ильина, 1966: 96, табл. 4, фиг. 8–35 (part.); — *salinasii* (Calcar et Aradas, 1845) Голиков, Старобогатов, 1972: 107, табл. 3, рис. 24 (part.).

Раковина башневидно-коническая, гладкая, с 6–7 слабо выпуклыми, закругленными оборотами, разделенными мелким швом. Последний оборот составляет несколько более половины (0,64) высоты раковины. Устье широкое, овальное, с тонким, острым краем. Пупок обычно прикрыт отворотом колумеллярного края, изредка узкощелевидный. Окраска периостракума зеленоватая.

Р а з м е р ы. ВР — 2,9–3,5; ШР — 1,5–1,8 мм.

О п и с а н и е сделано по нашим экземплярам из Березанского лимана.

И з м е н ч и в о с т ь. Незначительно варьирует форма устья, ширина пупка и окраска раковины (просмотрено около 150 экз. из лиманов Северо-Западного Причерноморья, с побережья Кавказа (наши сборы), из Феодосии (коллекция ЗИН РАН)). Экземпляры из лиманов имеют более укороченную раковину по сравнению с особями из Феодосии и с побережья Кавказа, вследствие изменения шага оборотов вдоль оси.

З а м е ч а н и я к д и а г н о с т и к е и т а к с о н о м и и. Наши экземпляры точ-

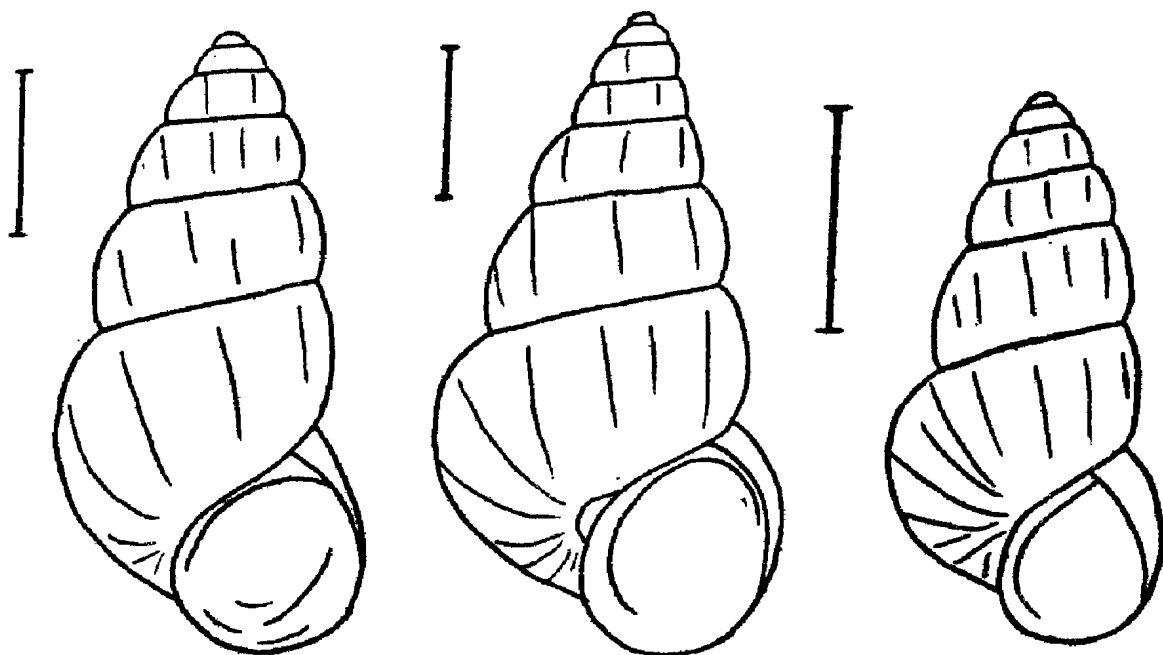


Рис. 74. Раковина *Hydrobia procerula* Paladilhe. Линейка — 1 мм

Рис. 75. Раковина *Hydrobia mabilli* (Bourguignat). Линейка — 1 мм

Рис. 76. Раковина *Hydrobia asculina* (Bourguignat). Линейка — 1 мм

но соответствуют первоописанию, промерам и изображению этого вида (Paladilhe, 1869). Вид был известен из многих пунктов акватории под названием *H. salinasii* (Calc. et Arag.) (Голиков, Старобогатов, 1972). Настоящий *H. salinasii* (с очень плоскими оборотами), несомненно, относящийся к другому роду — *Peringia*, в Черном море пока не обнаружен, хотя этого можно ожидать, так как в Средиземном море (Палермо) этот вид вполне обычен. От предыдущего вида отличается уплощенными оборотами, более мелкими размерами, узким пупком и тонким краем устья.

Распространение. Встречен вдоль всех берегов Черного моря. В Азовском пока не обнаружен.

Экология. Обитает на водорослях и морских травах на разнообразных грунтах.

***Hydrobia mabilli* (Bourguignat, 1876) (рис. 75)**

Bourguignat, 1876: 67, N 83 (*Paludestrina*); Locard, 1893: 97, fig. 99 non *Hydrobia mabilleana* Paladilhe, 1867: 46, pl. 20, fig. 19–21; Germain, 1931: 651, fig. 710.

Раковина стройная, высоко-коническая, с 6–7 умеренно выпуклыми оборотами, разделенными глубоким, слабо прижатым швом. Последний оборот составляет немного более половины (0,56) высоты раковины. Устье широкое, овальное, сверху слабо суженное, с сомкнутым краем. Пупок довольно широкий. Периостракум светлый, рогово-зеленоватый.

Размеры. ВР — 4,6; ШР — 2,2 мм.

Описание сделано по нескольким экземплярам из северной части Азовского моря.

Замечания к диагностике. Обладает правильно коническим завитком с почти прямой тангент-линией. Азовоморские экземпляры точно соответствуют первоописанию и промерам раковин (Bourguignat, 1876).

Распространение. Для Азово-Черноморского бассейна впервые указан нами (Анистратенко, 1991). Обнаружен пока только в северной части Азовского моря. Несомненно, обитает и в Черном море, но не обнаружен, вероятно, из-за редкости и отождествления с другими видами рода. Общее распространение — Атлантика (на север до Англии), Средиземное (Locard, 1893), Черное и Азовское моря.

Экология. Встречается на мелководье среди растительности.

Hydrobia aciculina (Bourguignat, 1876) (рис. 76)

Bourguignat, 1876: 72, N 90 (*Paludestrina*); Locard, 1893: p. 1–2; – *ventrosa* Милашевич, 1916: 58, табл. 2, фиг. 28–35 (part.); Голиков, Старобогатов, 1972: 106, табл. 3, рис. 23.

Раковина очень стройная, высоко-башневидная, почти цилиндрическая, с 6–7 довольно выпуклыми, закругленными оборотами, разделенными глубоким, слегка прижатым швом. Последний оборот занимает немного более (0,55) половины раковины. Устье довольно широкое, округло-овальное, с тонким сомкнутым краем. Пупок узкий, щелевидный, часто закрытый. Периостракум желтовато-зеленый или бурый.

Размеры. ВР – 2,6–4,0; ШР – 1,2–1,8 мм.

Описание сделано по нашим экземплярам из Березанского лимана (около 700 экз.), из Северо-Западного Причерноморья (наши сборы), с ЮБК, побережья Кавказа, из пролива Босфор, с побережья Ливии, Франции (Прованс) (коллекция ЗИН РАН).

Изменчивость. Часто наблюдается варьирование скорости смещения оборотов вдоль оси. Иногда обороты смещены относительно друг друга так сильно, что они оказываются почти разделенными (скалярность).

Замечания к диагностике. Наши экземпляры четко соответствуют первоописанию и промерам раковин этого вида (Bourguignat, 1876). От всех других видов рода отличается самой стройной (почти цилиндрической) раковиной.

Распространение. В исследованной акватории обнаружен во многих пунктах побережья.

Экология. Как правило обитает на водной растительности и преимущественно песчаных грунтах. Обычно образует массовые скопления. Средиземное и Черное моря. В Азовском море пока не обнаружен.

Hydrobia macei Paladilhe, 1867 (рис. 77)

Paladilhe, 1867: 90, t. 19, pl. 21, fig. 17–19; Locard, 1893: 100 (*Paludestrina*); – *acuta* (Drap.) var. *macei* (Palad.) – Germain, 1931: 648 (*Paludestrina*).

Раковина яйцевидно-коническая, пирамидальная, крепкая, матовая, с заостренной вершиной. Оборотов 6–7, умеренно выпуклых, по периферии несколько уплощенных, разделенных малоуглубленным швом. Последний оборот вздутый, составляет около 0,6 высоты раковины. Устье широкое, овальное, вверху суженное, несколько скошенное, с тонким краем. Пупок довольно широкий, в виде щели. Окраска от серой до буро-коричневой.

Размеры. ВР – 4,2–5,4; ШР – до 2,8 мм.

Описание сделано по экземплярам из Тендровского залива и Азовского моря (более 50 экз.).

Замечания к таксономии и диагностике. Экземпляры из наших сборов в точности соответствуют первоописанию, промерам и изображениям этого вида (Paladilhe, 1867, t. 19, pl. 21, fig. 17–19). Этот вид, безусловно, обнаруживался и ранее, но не отличался от сходных или принимался за форму их изменчивости. От других видов рода отличается самой короткой раковиной.

Распространение. Для Черного и Азовского морей вид впервые указан нами (Анистратенко, 1991). Обнаружен в северо-западной части Черного моря и в южной части Азовского.

Общее распространение. Средиземное, Черное и Азовское моря.

Экология. Обитает на мелководье.

Hydrobia euryomphala (Bourguignat, 1876) (рис. 78)

Bourguignat, 1876: 77, N 77 (*Paludestrina*); Locard, 1893: 103; – *acuta* Germain, 1931: 647–648, fig. 718.

Раковина пирамидально-коническая, крепкая, с 6 умеренно выпуклыми, закругленными оборотами, разделенными углубленным, прижатым швом. Последний оборот взду-

102

тый, занимает несколько более половины (0,6) высоты раковины. Устье широкое, овально-округлое, вверху суженное, с тонким, сомкнутым краем. Пупок широкощелевидный, иногда узкий. Поверхность слабо блестящая, рогово-коричневая.

Размеры. ВР — 3,5–4,2; ШР — до 2,5 мм.

Описание сделано по экземплярам из Тендровского и Ягорлыцкого заливов (наши сборы), Италии (коллекция ЗИН РАН)

Изменчивость незначительная. Касается степени выраженности линий нарастания, окраски и толщины последнего оборота.

Замечания к диагностике. Наши экземпляры точно соответствуют первоописанию и промерам раковин этого вида (Bourguignat, 1876). Отличается от предыдущего вида более стройной раковиной, более округлым устьем и более широким пупком.

Распространение. Для Черного и Азовского морей вид впервые указан нами (Анистратенко, 1991). Общее распространение — Средиземное и Черное моря (северо-западная часть). В Азовском море пока не найден.

Экология. Обитает на мелководье.

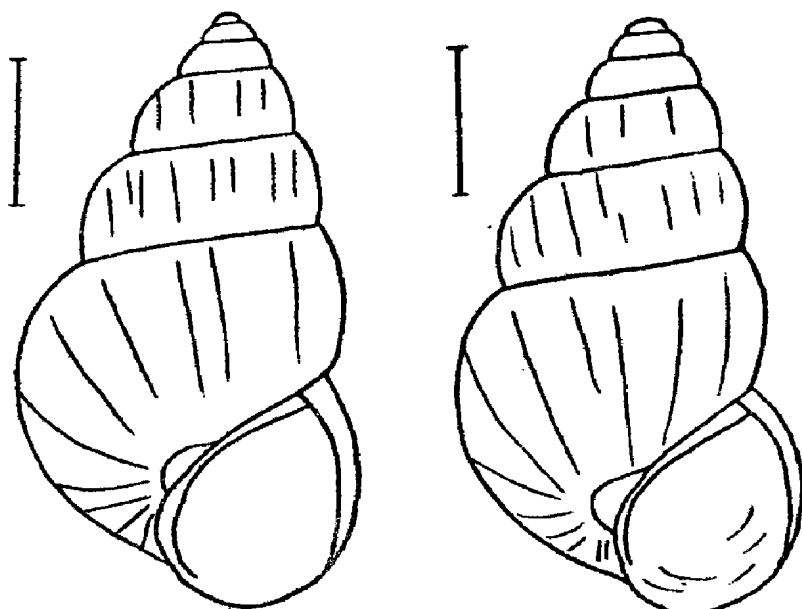


Рис. 77. Раковина *Hydrobia macei* Paladilhe. Линейка — 1 мм

Рис. 78. Раковина *Hydrobia euryomphala* (Bourguignat). Линейка — 1 мм

РОД PSEUDOPALUDINELLA BOURGUIGNAT IN MABILLE, 1877

Типовой вид — *Paludestrina leneumicra* Bgt., 1876 — обозначен нами (Анистратенко, 1991).

Раковина коническая или башневидная, с довольно вздутыми оборотами и глубоким швом. Устье овальное или округлое, изредка с уголком вверху. Пупок узкощелевидный.

Из гидробиид фауны Украины к этому роду мы относим 7 видов. Еще несколько средиземноморских видов здесь пока не обнаружены. Жизненный и половой циклы псевдопалудинелл сходны в общих чертах с таковыми у гидробий. Главное различие состоит в отсутствии у *Pseudopaludinella* стадии плавающей личинки — для них характерно прямое развитие, когда из яйца вылупляется маленький, но вполне сформировавшийся моллюск.

Таблица для определения азово-черноморских видов рода *Pseudopaludinella*

- | | | |
|---------|---|-----------------------|
| 1 (6). | Раковина стройная, конически-башневидная, высота ее превосходит ширину не менее чем в 2,1 раза. | |
| 2 (3). | Высота последнего оборота составляет не менее 0,58 высоты раковины | <i>P. cissana</i> |
| 3 (2). | Высота последнего оборота составляет не более 0,55 высоты раковины. | |
| 4 (5). | Обороты завитка уплощенные на периферии, подшовная ступенька выразительная | <i>P. areolarum</i> |
| 5 (4). | Обороты завитка закругленные, подшовная ступенька сглаженная | <i>P. pontieuxini</i> |
| 6 (1). | Раковина низко-коническая, высота ее превосходит ширину не более чем в 1,9 раза. | |
| 7 (8). | Тангент-линия совершенно прямая | <i>P. cygnea</i> |
| 8 (7). | Тангент-линия слабо выгнутая. | |
| 9 (10). | Последний оборот занимает не более 0,6 высоты раковины. | <i>P. maritima</i> |
| 10 (9). | Последний оборот занимает не менее 0,65 высоты раковины. | |

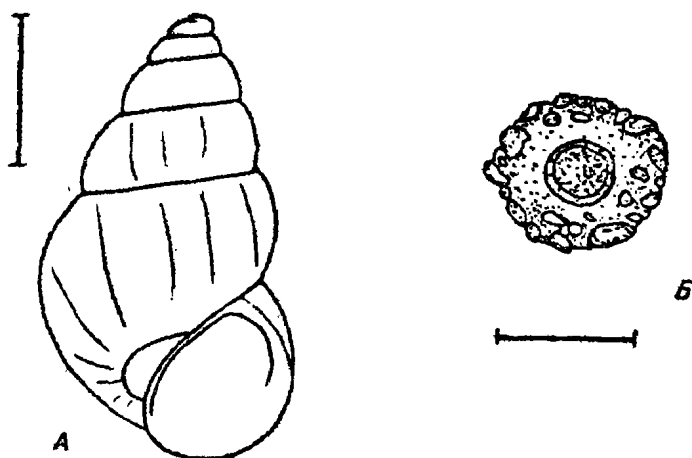


Рис. 79. *Pseudopaludinella leneumicra* (Bourguignat):
А — раковина (линейка — 1 мм); Б — кладка
Pseudopaludinella sp. (по Чухчин, 1984, линейка —
0,5 мм)

- 11 (12). Обороты завитка равномерно вздутые, раковина удлинено-яйцевидная *P. leneumicra*
12 (11). Обороты завитка уплощенные, раковина овально-яйцевидная . . . *P. paludinelliformis*

***Pseudopaludinella leneumicra*
(Bourguignat, 1876) (рис. 79)**

Bourguignat, 1876: 79, N 99 (*Paludestrina*); Locard, 1893: 105; — *maritima* Милашевич, 1916: 60, табл. 2, фиг. 34–36 (*Hydrobia*) (part.); — *leneumicra* Голиков, Старобогатов, 1972: 105, табл. 3, рис. 20 (*Hydrobia*) (part.).

Раковина небольшая, яйцевидная, полупрозрачная, с 5–6 мало вздутыми, быстро нарастающими оборотами, разделенными

углубленным, прижатым швом. Последний оборот занимает 0,67 высоты раковины. Устье широкое, округло-овальное, вверху угловатое. Пупок почти полностью закрыт отверстием колумеллярного края, изредка щелевидный. Окраска зеленовато-буроватая.

Размеры. ВР — 3,0–3,5; ШР — 1,6–1,8 мм.

Описание сделано по экземплярам из Севастополя.

Изменчивость имеет обычный для гидробинд характер — сравнительно слабое варьирование шага оборотов вдоль оси и более изменчивые формы устья, закругленность или слабая ступенчатость оборотов и т.п. Всего просмотрено около 100 экз. из Тендровского залива, Севастополя, с побережья Кавказа и Азовского моря (южная часть) — наши сборы; Франции (Прованс), Италии (озеро возле Монте-Гаргано), Ливии (Киренаика) — коллекция ЗИН РАН.

Замечания к диагностике. Наши экземпляры в точности соответствуют первоописанию и промерам раковин этого вида (Bourguignat, 1876)

Распространение. Средиземное, Черное и Азовское моря.

Экология. Обычно встречается на растительности до глубины 15–20 м, часто в огромном количестве. Кладки у этих моллюсков так же, как у гидробий, представляют собой слизистые комочки, облепленные детритом, но каждая кладка содержит только одно (редко два) крупное яйцо, диаметром 0,20 мм (рис. 79, Б). Яйца окружены прозрачной оболочкой, диаметр яйца вместе с оболочкой 0,26 мм. Из кладки выходит молодь, диаметр ракушечки которой 0,23 мм. Молодь *Pseudopaludinella*, как и у *Hydrobia*, появляется летом, и до конца года моллюски подрастают до 2–3 мм. Размножаться моллюски начинают в возрасте около года при размерах 2,5–3,0 мм (Чухчин, 1976б).

***Pseudopaludinella arenarum* (Bourguignat, 1876)
(рис. 80)**

Bourguignat, 1876: 77, N 97 (*Paludestrina*); Locard, 1893: 104; — *maritima* Милашевич, 1916: 60, табл. 2, фиг. 34–36 (*Hydrobia*) (part.); — *ventrosa* Ильина, 1966: 96, табл. 4, фиг. 8–35 (*Hydrobia*) (part.); — *arenarum* Голиков, Старобогатов, 1972: 106, табл. 3, рис. 21 (*Hydrobia*) (part.).

Раковина овально-башневидная, крепкая, с 6–7 заметно выпуклыми закругленными оборотами, образующими у глубокого, прижатого шва небольшую ступеньку. Последний оборот составляет более половины (0,53) высоты раковины. Устье широкое, овально-яйцевидное, с тонким, сомкнутым краем, на базальной стороне несколько отвернутое наружу. Пупок щелевидный. Перистома светлого-розового или буроватого цвета.

Размеры. ВР — 5,1–5,5; ШР — 2,3–2,5 мм.

Описание сделано по экземплярам из Тендровского залива.

Изменчивость. Изученный материал (несколько сотен экземпляров из Тендровского залива, Азовского моря (восточная часть) — наши сборы; Куяльницкого лимана, ЮБК, Греции, Ливии, Франции, Сицилии — коллекция ЗИН РАН) позволяет утверждать,

что наиболее изменчивым признаком раковин данного вида оказывается степень закругленности оборотов, глубина и отчетливость шва и ширина пупка. Такие важные (и, по мнению многих исследователей, сильно варьирующие) признаки, как форма раковины, число оборотов при одинаковых размерах, меняются крайне незначительно. Вероятно, вывод о высокой изменчивости раковин этого и других видов "гидробий" основан на изучении раковин, принадлежащих разным видам.

З а м е ч а н и я к д н а г н о с т и к е и т а к с о н о м и и. Наши экземпляры полностью соответствуют первоописанию и промерам раковин этого вида (Bourguignat, 1876). От всех понто-азовских видов рода отличается наиболее стройной раковиной.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Широко распространенный и давно известный (иногда под другими названиями) в Черном и Азовском морях вид. Нами обнаруживался практически вдоль всего побережья Черного и Азовского морей в пределах Украины, а также вблизи Кавказского берега Черного моря (Анистратенко, 1991).

Э к о л о г и я. Обитает среди водной растительности на каменистых и заиленных грунтах. Судя по нашим находкам, весьма эвригалинный вид — обитает как в полносолевых, так и в опресненных районах акватории.

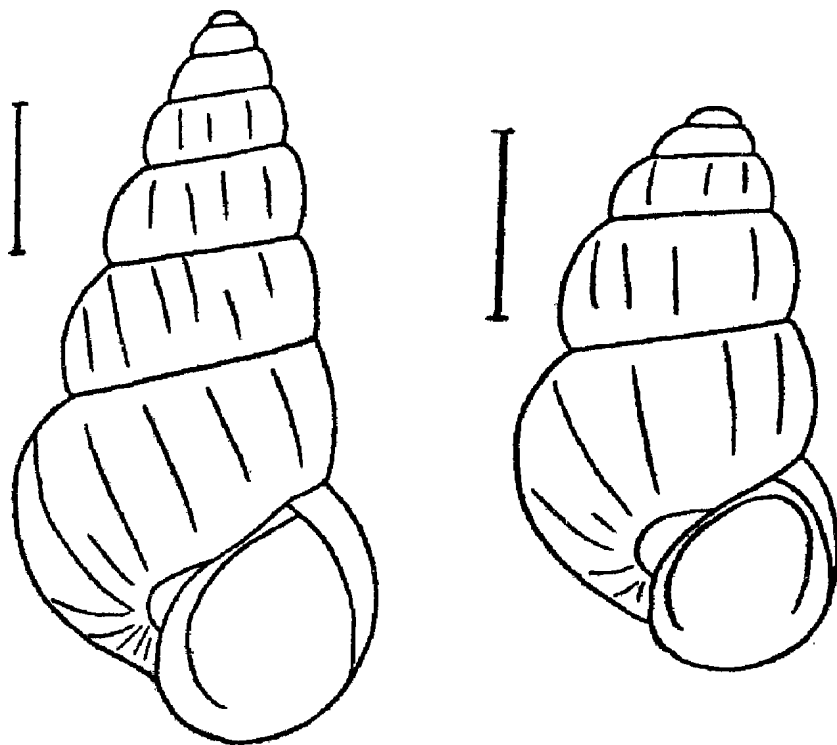


Рис. 80. Раковина *Pseudopaludinella arenarum* (Bourguignat). Линейка — 1 мм

Рис. 81. Раковина *Pseudopaludinella maritima* Milaschewitch (лектотип). Линейка — 1 мм

***Pseudopaludinella maritima* (Milaschewitch, 1916)
(рис. 81)**

Милашевич, 1916: 60, табл. 2, фиг. 34–36 (*Hydrobia*) (part.); — *ventrosa* Ильина, 1966 96, табл. 4, фиг. 8–35 (*Hydrobia*) (part.); — *leneumicra* Голиков, Старобогатов, 1972: 106, табл. 3, рис. 20, 21 (*Hydrobia*) (part.); — *arenarum* 1972: 106, табл. 3, рис. 21 (*Hydrobia*) (part.).

Раковина небольшая, коротко-коническая, крепкая, с 5–5,5 вздутыми оборотами, разделенными глубоким, прижатым швом. Вершина притупленная, последний оборот занимает чуть более половины (0,58) высоты раковины. Устье широкое, яйцевидное, вверху суженное, с сомкнутым краем. Пупок открытый, в виде щели. Окраска роговая.

Р а з м е р ы. ВР — 3,1; ШР — 1,65 мм. К.О.Милашевич (1916) приводит такие размеры: ВР — 4,5; ШР — 2 мм.

О п и с а н и е сделано по нескольким экземплярам — 1 из Севастополя (наш сбор), лектотип и 5 паралектотипов из Феодосии (коллекция ЗИН РАН).

Об изменчивости, из-за ограниченности материала, судить трудно.

З а м е ч а н и я к д н а г н о с т и к е и т а к с о н о м и и. Данный вид описан в 1916 г. из Черного моря и, несомненно, попадался исследователям впоследствии, но не отличался от *P.leneumicra* или *P.arenarum* (Голиков, Старобогатов, 1972). Из типовой серии "*P.maritima*", хранящейся в ЗИН РАН с этикеткой "*P.arenarum*", проба № 7, нами выде-

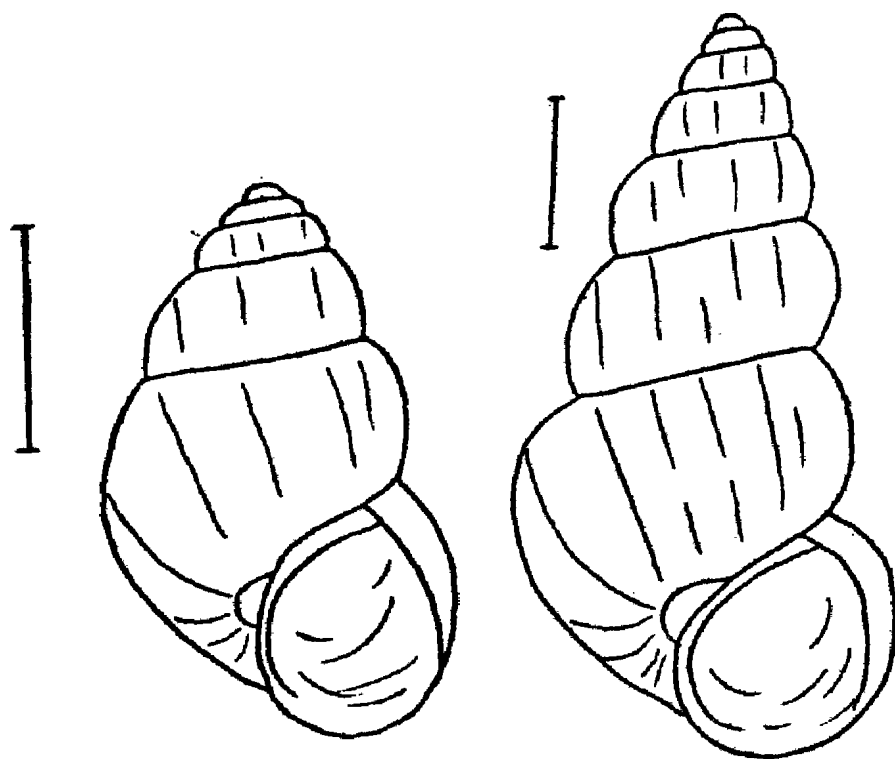


Рис. 82. Раковина *Pseudopaludinella paludinelliformis* (Bourguignat).
Линейка — 1 мм

Рис. 83. Раковина *Pseudopaludinella pontieuxini* (Radoman). Л.
нейка — 1 мм

лен лектотип (хранится под № 1 по систематическому каталогу ЗИН РАН) и 2 паралектотипа *P. maritima*. Еще 3 паралектотипа хранятся там же в пробе № 14 под названием "*H. lepeumista*". Размеры лектотипа: ВР — 3,35; ШР — 1,75; ВПО — 2,0; ВУ — 1,25; ШУ — 0,9 мм (рис.81). Весь этот материал собран К.О.Милашевичем в Феодосии. Единственный наш экземпляр из Севастополя соответствует всей типовой серии этого вида. От других видов рода отличается укороченно-конической раковиной, а от близкого *P. paludinelliformis* — более вздутыми оборотами.

Распространение. Судить о распространении данного вида, даже в пределах Черного моря, пока трудно, поскольку все его немногочисленные находки ограничены ЮБК.

Данных по экологии нет.

Pseudopaludinella paludinelliformis (Bourguignat, 1876) (рис. 82)

Bourguignat, 1876: 72, N 89 (*Paludestrina*); Locard, 1893: 104.

Раковина мелкая, низко-коническая, вздутая, с притупленной вершиной и сравнительно коротким завитком. Оборотов 5, слабо выпуклых, разделенных мелким швом. Последний оборот расширенный, занимает почти 2/3 высоты раковины. Устье широкое, округло-овальное, вверху суженное. Устьевой край тонкий, сомкнутый. Пупок узкий, щелевидный, часто закрытый. Поверхность матовая, буро-роговая.

Размеры. ВР — 2,6; ШР — 1,5 мм. Ж.Бургинья (Bourguignat, 1876) приводит такие размеры: ВР — 2,0; ШР — 1,25 мм.

Описание сделано по экземплярам из Березанского лимана (около 10 экз. — наш сбор).

Из-за ограниченности материала об изменчивости судить сложно.

Замечания к диагностике и таксономии. Наши экземпляры четко соответствуют первоописанию и промерам раковин (Bourguignat, 1876). Из всех понтоазовских видов рода обладает самой короткой раковиной, самыми уплощенными оборотами и мелким швом.

Распространение. Для фауны Черного моря впервые указан нами (Анистратенко, 1991). Общее распространение — Средиземное и Черное моря. В Азовском море пока не найден.

Экология. Встречается единичными особями на мелководье на заиленных грунтах.

Pseudopaludinella pontieuxini (Radoman, 1973) (рис. 83)

Radoman, 1973: 285 (*Hydrobia*), 1977: 210, taf. 22, fig. 19, 20 (*Ventrosia*).

Раковина овально-башневидная, прочная, с 6—7 выпуклыми, закругленными оборотами, образующими у глубокого, прижатого шва сглаженную ступеньку. Последний оборот занимает чуть более половины (0,52) высоты раковины. Устье широкое, овальное, вверху

слегка суженное, с тонким сомкнутым краем. Пупок широкощелевидный. Окраска светло-роговая, иногда рыжеватая.

Размеры. ВР — 5,0–5,2; ШР — 2,3–2,5 мм.

Описание сделано по экземплярам (более 50) из Тендровского залива, Азовского моря (наши сборы) и Новороссийска (коллекция ЗИН РАН)

Изменчивость. Варьируют шаг оборотов вдоль оси, ширина пупка и окраска раковины.

Замечания к диагностике и таксономии. Наши экземпляры точно соответствуют первоописанию, изображению и промерам этого вида (Radoman, 1973, 1977). От сходного *P. arepaugum* отличается несколько менее стройной раковиной, более выпуклыми оборотами и более выгнутой тангент-линией.

Распространение. Впервые в пределах Украины отмечен нами (Анистратенко, 1991) Вид описан с Румынского побережья Черного моря. Найден нами только в Тендровском заливе и в Азовском море. Вероятно, обитает и в Средиземном море.

Экология. Судя по местонахождениям, предпочитает неполносоленые участки акватории. На мелководье среди растительности иногда встречается в массе.

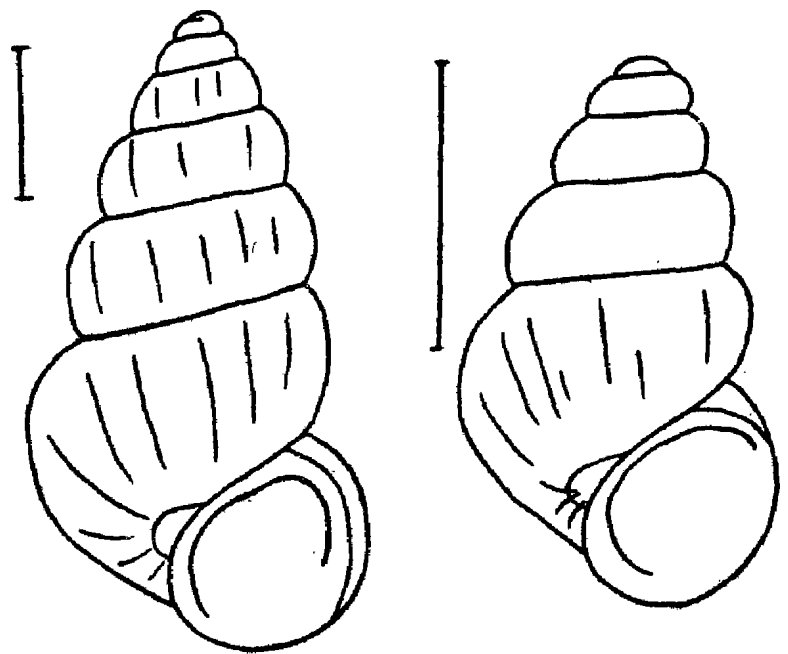


Рис. 84. Раковина *Pseudopaludina cissana* (Radoman). Линейка — 1 мм

Рис. 85. Раковина *Pseudopaludina cygnea* Anistratenko (голотип). Линейка — 1 мм

Pseudopaludina cissana (Radoman, 1973) (рис. 84)

Radoman, 1973: 286 (*Hydrobia*), 1977: 259, taf. 22, fig. 17, 18 (*Ventrosia*).

Раковина стройная, башневидная, прочная с 6–7 выпуклыми оборотами, разделенными глубоким, сильно прижатым швом. Последний оборот занимает около 0,6 высоты раковины. Устье довольно широкое, овально-округлое, сверху слабо суженное, с тонким, сомкнутым краем. Пупок широкий, щелевидный. Перيوстракум рогового цвета.

Размеры. ВР — 4,3–4,5; ШР — 2,0–2,3 мм.

Описание сделано по экземплярам (около 100) из Тендровского залива и Азовского моря (южная часть) — наши сборы.

Изменчивость. Заметно варьирует форма устья, толщина раковины в районе последнего и предпоследнего оборотов, глубина шва варьирует слабее. Пупок бывает широкощелевидным или полностью закрытым.

Замечания к диагностике и таксономии. Новый для Черного и Азовского морей вид. Наши экземпляры точно соответствуют первоописанию, промерам и изображениям этого вида (Radoman, 1973, 1977). От предыдущего вида отличается несколько менее стройной раковиной.

Распространение. Для фауны Черного и Азовского морей указан впервые нами (Анистратенко, 1991) Вид описан из Адриатического моря, известен в Эгейском. Вероятно, обитает и в западной части Средиземноморского бассейна.

Экология. Судя по нашим находкам и литературным данным (Radoman, 1973), предпочитает воды с неполноморской соленостью. Обитает преимущественно на мелководье.

Pseudopaludinella cygnea Anistratenko, 1992
(рис. 85)

Анистратенко, Присяжнюк, 1992: 17.

Раковина стройная, овально-башневидная, с 5—7 довольно выпуклыми оборотами, разделенными умеренно глубоким, несколько прижатым швом. Последний оборот равномерно расширенный, занимает 0,62 высоты раковины. Поверхность гладкая, с тонкими линиями нарастания. Устье округло-овальное, с равномерно утолщенными краями, его высота составляет 0,40 высоты раковины. Пупок в виде неширокой щели. Окраска от белой до светло-коричневой.

Размеры. Голотип: ВР — 2,0; ШР — 1,1; ВПО — 1,25; ВУ — 0,8; ШУ — 0,6 мм; Об — 5. Паратип: 2,1; 1,15; 1,3; 0,8; 0,6; 5,1 соответственно.

Описание сделано по экземплярам типовой серии (голотип и 3 паратипа) из Каркинитского залива Черного моря (заповедник "Лебяжий острова", пос. Портовое Раздольненского р-на Республики Крым). Сбор В.В.Анистратенко, 04.07 1990 г. Название вида происходит от лат. "cygnus" — лебедь.

Изменчивость. За недостаточностью материала судить об изменчивости данного вида трудно. Заметим, что у изученных экземпляров различается окраска поверхности раковины.

Замечания к диагностике. От других видов рода отличается очень стройным завитком раковины с совершенно прямой тангент-линией.

Распространение. Вид известен пока только из типового местонахождения.

Экология. Обнаружен на мелководье (до 0,5 м) на песчаном грунте с наилком.

РОД CASPIOHYDROBIA STAROBOGATOV, 1970

Типовой вид — *Pyrgohydrobia eichwaldiana* Golikov et Starobogatov, 1966.

Раковина средних размеров, высоко-коническая, почти башневидная, гладкая, с сильно вздутыми оборотами, разделенными глубоким швом. Периостракум бесцветный, прозрачный. Устье овальное с неутолщенными краями. Пупок открытый. По форме раковины виды этого рода очень сходны с гидробиями и отличаются, пожалуй, только более вздутыми, закругленными оборотами, бесцветным периостракумом и слабой выемкой в верхней части устья (если смотреть в профиль).

До сих пор род *Caspiohydrobia* относился к семейству Pyrgulidae (Старобогатов, 1970; Голиков, Старобогатов, 1972; Анистратенко, 1991). Полученные нами данные об устройстве половой системы нескольких видов этих моллюсков (Ситникова, Старобогатов, Анистратенко, 1992) четко свидетельствуют о принадлежности рода к семейству Hydrobiidae.

Мужской половой аппарат (рис. 86, А, Б) обычного для гидробионидов типа. Простата массивная, почковидная, состоящая из многочисленных тонких дивертикулов, впадающих независимо друг от друга в семяпровод. Пенис клиновидный, изогнутый, имеет в средней части выступ, не снабженный, однако, специальной железой. Семявыносящий проток у входа в пенис тонкий, в средней части резко извитой, а в концевой трети суженный и открывающийся строго терминально.

Женский половой аппарат (рис. 86, В, Г) с расширенным и сильно извитым ренальным яйцеводом. Семяприемник один, маленький, на коротком протоке, впадающем в ренальный яйцевод несколько выше слияния последнего с протоком бурсы. Бурса с обширным овальным резервуаром и довольно длинным протоком, ведущим от правой стенки резервуара к паллиальному яйцеводу. Последний представлен двумя следующими друг за другом железами, соединенными общей полостью с тонкостенным ресничным вентральным каналом. Половое отверстие помещается субтерминально.

Мужской половой аппарат *Caspiohydrobia* устроен почти так же, как у *Ventrosia*, и заметно отличается по форме пениса от такового *Hydrobia* (см. Radoman, 1983); женский отличается от *Ventrosia* только сильно расширенным и очень извитым ренальным яйцеводом и очень маленьким, почти не обособленным резервуаром семяприемника, а от *Hyd-*
108

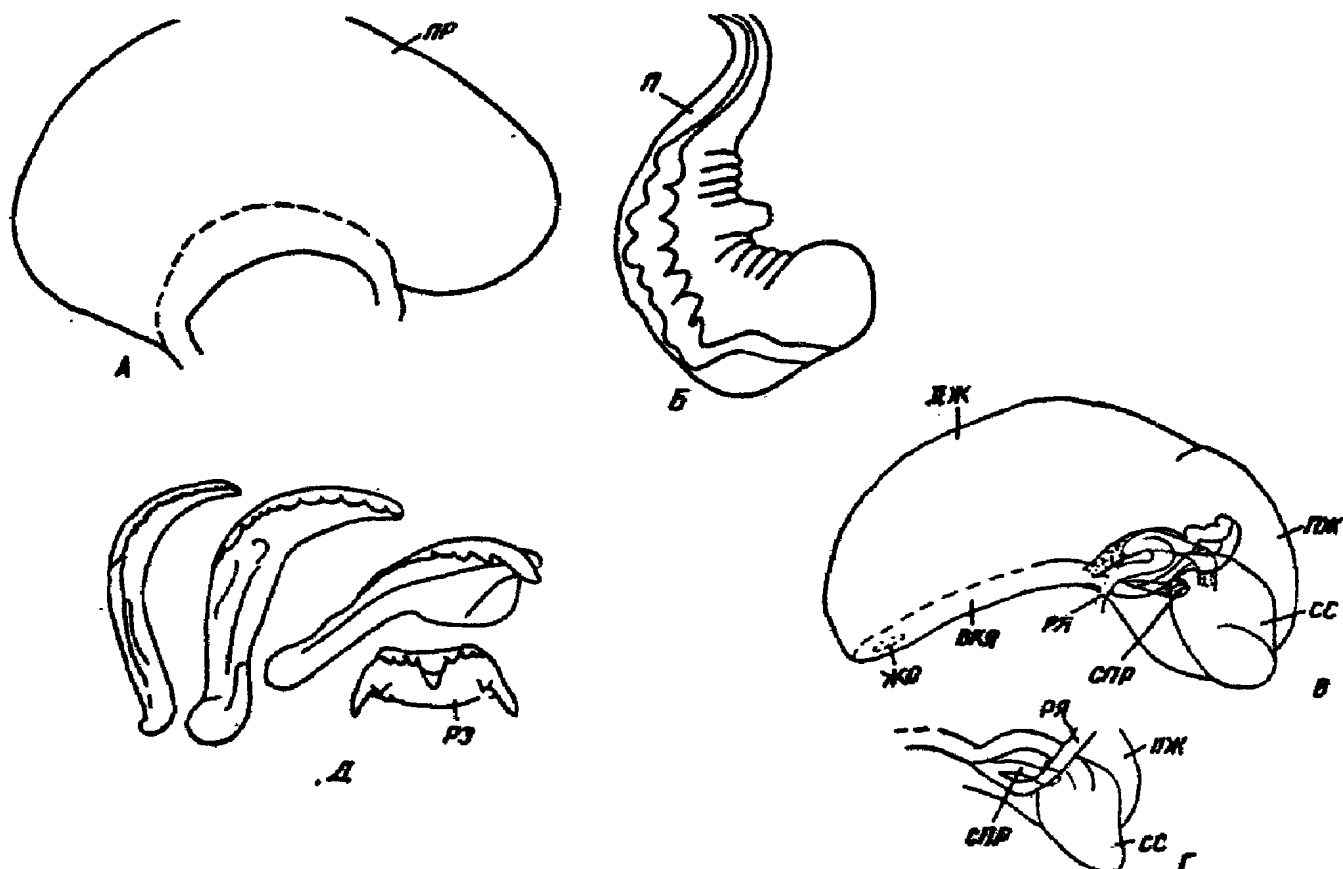


Рис. 86. Схема устройства половой системы и радулы *Caspiohydrobia*:
 А — простата; Б — копулятивный аппарат (показан семяпроводящий канал) *C. husainovae* Star.; В — половая система самки *C. sidorovi* Star. et Andr.; Г — участок гонодукта самки *C. husainovae*, где впадают протоки совокупительной сумки (бурсы) и семяприемника;
 Д — половина радулярного ряда *C. sidorovi* (рисунки по Ситникова и др., 1992).

gobia — заметно более коротким ренальным яйцеводом (см. Radoman, 1893) Кроме того, о принадлежности *Caspiohydrobia* к семейству Hydrobiidae свидетельствует наличие пары базальных зубчиков на рахидальном зубе их радулы (рис. 86, Д).

Род содержит значительное число видов (особенно в Каспии) В Азово-Черноморских лиманах обитают два вида, один из которых — эндемик бассейна.

Таблица для определения азово-черноморских видов рода *Caspiohydrobia*

- | | | |
|--------|--|------------------------|
| 1 (2). | Раковина высоко-коническая, высота ее превышает ширину не более чем в 2,1 раза | <i>C. eichwaldiana</i> |
| 2 (1). | Раковина башневидно-коническая, высота ее превышает ширину не менее чем в 2,3 раза | <i>C. conchica</i> |

Caspiohydrobia eichwaldiana (Golikov et Starobogatov, 1966) (рис. 87)

— *pusilla* Eichwald, 1830: 219 (*Paludina*), 1841: 204, t. 38, fig. 12, 13 non Basterot, 1825; — *ventrosa* Милашевич, 1916: 58, табл. 2, фиг. 28–33 (*Hydrobia*) (part.); — *ventrosa* var. *evanescens* Колесников, 1947: 106, рис. 5 (*Hydrobia*) non *H. evanescens* Guerne, 1880; — *eichwaldiana* Голиков, Старобогатов, 1966: 353, рис. 1, 4 (*Pyrgohydrobia*); — *eichwaldiana* Голиков, Старобогатов, 1972: 98, табл. 2, рис. 13.

Раковина белая, блестящая, высоко-коническая, с 6–7 выпуклыми, закрученными оборотами, разделенными глубоким швом. Высота раковины превышает ее ширину почти в 2 раза. Последний оборот занимает около 0,6 высоты раковины. Устье округло-овальное. Высота раковины превышает высоту устья в 2,5 раза. Пупок открытый, щелевидный.

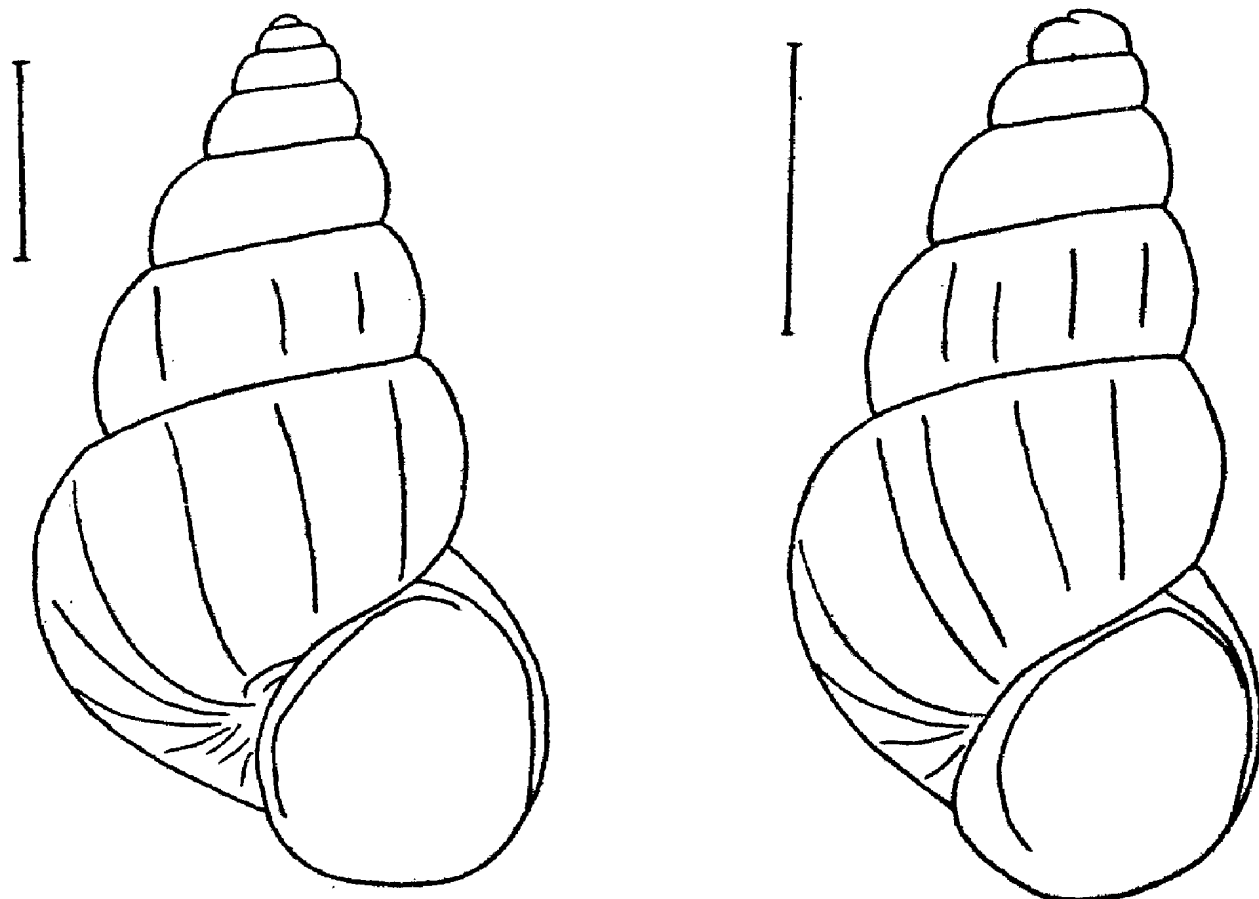


Рис. 87. Раковина *Caspiohydrobia eichwaldiana* (Golikov et Starobogatov) (голотип).
Линейка — 1 мм

Рис. 88. Раковина *Caspiohydrobia convexa* (Logvinenko et Starobogatov in Golikov et
Starobogatov) (голотип). Линейка — 1 мм

Размеры. ВР — 4,3–4,5; ШР — 2,1–2,2 мм.

Описание сделано по экземплярам (более 100) из низовьев Днестра (коллекция ЗИН РАН).

Изменчивость касается прежде всего толщины стенок раковины, ее блеска и формы устья — от почти круглого до заметно вытянутого. Шаг оборотов вдоль оси меняется крайне незначительно.

З а м е ч а н и я. Эндемик Азово-Черноморского бассейна. В Каспии обитает сходный, но, несомненно, отдельный вид, вероятно, нуждающийся в описании (Анистратенко, 1991).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Вид описан из Куяльницкого лимана. Обитает в осолоненных участках лиманов Черного и Азовского морей (Голиков, Старобогатов, 1966, 1972; Логвиненко, Старобогатов, 1969).

Caspiohydrobia convexa (Logvinenko et Starobogatov in Golikov et
Starobogatov, 1966)
(рис. 88)

— *convexa* Логвиненко, Старобогатов, 1966: 353, рис. 1, 2, 3 (*Pyrgohydrobia*).

Раковина башневидно-коническая, белая, с 7 выпуклыми оборотами, разделенными глубоким, прижатым швом. Высота раковины превышает ее ширину примерно в 2,2 раза. Последний оборот занимает несколько более половины высоты раковины. Устье округло-овальное. Высота раковины больше высоты устья в 2,5–2,7 раза. Пупок открытый.

Размеры. ВР — 3,1–4,5; ШР — 1,4–2,1 мм.

Описание сделано по экземплярам типовой серии (5 экземпляров — коллекция ЗИН РАН).

Изменчивость. Изученный материал (вся типовая серия, включающая 5 экз. и более 20 экз. из низовьев Днестра) недостаточен, чтобы уверенно судить о степени варьирования раковин данного вида, однако, можно заметить, что изменчивость невелика и касается толщины раковины в районе устья и большей или меньшей глубины шва.

Замечания к диагностике. От *C. eichwaldiana* отличается заметно более стройным завитком.

Распространение. Вид описан из южной части Каспийского моря. В пределах Украины обнаруживался в осолоненных участках лиманов Черного и Азовского морей (Голиков, Старобогатов, 1972)

Достоверных данных по экологии нет.

СЕМЕЙСТВО PYRGULIDAE BRUSINA, 1881

(=*Micromelanitidae* Thiele, 1928).

Раковина яйцевидная, коническая, башневидная или шиловидная, гладкая, со спиральным килем или тонкой сетчатой скульптурой, реже — с осевыми ребрами. Пупок узкий, щелевидный или совсем закрыт. Устье овальное, в нижней части выдвинутое вперед. Крышечка конхиолиновая, малооборотная. Радикальный зуб радулы широкий, основание его без зубчиков или с 2—3 мелкими зубчиками. Инициальный и маргинальный зубы с мелкими зубчиками. Ренальный яйцевод в виде длинной неправильно изогнутой трубки. Паллиальный яйцевод с двумя последовательно расположенными железами. Канал для выведения яиц отделен складкой. Настоящего семяприемника нет (имеется только расширение ренального яйцевода). Совокупительная сумка имеется (рис. 89, А, Б). Простата в виде компактной округлой массы дивертикулов. Копулятивный аппарат без дополнительных желез, с коротким отростком (рис. 89, В). Животные раздельнополые.

Богатое видами и родами семейство, приуроченное к подземным водам, источникам и гигантским озерам Европы и Передней Азии. В Понто-Азовской акватории обитают представители двух родов.

Данные по анатомии этих животных, приводимые различными авторами (Кожов, 1951; Radoman, 1955, 1983; Fretter, Patil, 1958; Fretter, Graham, 1963 и др.), убедительно свидетельствуют о принадлежности азово-черноморских и каспийских *Turricaspiia* и *Caspiia* к семейству Pyrgulidae, четко отграниченному от Hydrobiidae. Мы придерживаемся номенклатуры и группировки видов в роды и подроды, принятой в работах Я.И. Старобогатова с соавт. (Голиков, Старобогатов, 1966; Логвиненко, Старобогатов, 1969; Голиков, Старобогатов, 1972; Алексенко, Старобогатов, 1987).

Оба рода относятся (Radoman, 1983) к подсемейству *Turricaspiinae* W.Dybowski et Grochmalicki, 1917.

Таблица для определения азово-черноморских родов семейства Pyrgulidae

- | | | |
|--------|--|---------------------|
| 1 (2) | Раковина маленькая, высота ее у взрослых особей не более 3,0 мм. Скульптура из тонких спиральных и осевых ребрышек, придающих поверхности сетчатый вид. Иногда присутствуют только 1—2 спиральных ребрышка | <i>Caspiia</i> |
| 2 (1). | Раковина относительно крупная, высота ее у взрослых особей не менее 4,0 мм. Поверхность раковины покрыта тонкими линиями нарастания или со спиральным пластинчатым килем | <i>Turricaspiia</i> |

РОД TURRICASPIA W.DYBOWSKI ET GROCHMALICKI, 1915

Типовой вид — *Micromelania turricula* Clessin et W.Dybowski in W.Dybowski, 1888.

Раковина коническая, башневидная или шиловидная, относительно крупная, гладкая или с килем. Пупок узкощелевидный или закрытый. Устье овальное с выемкой в верхней части (если смотреть в профиль).

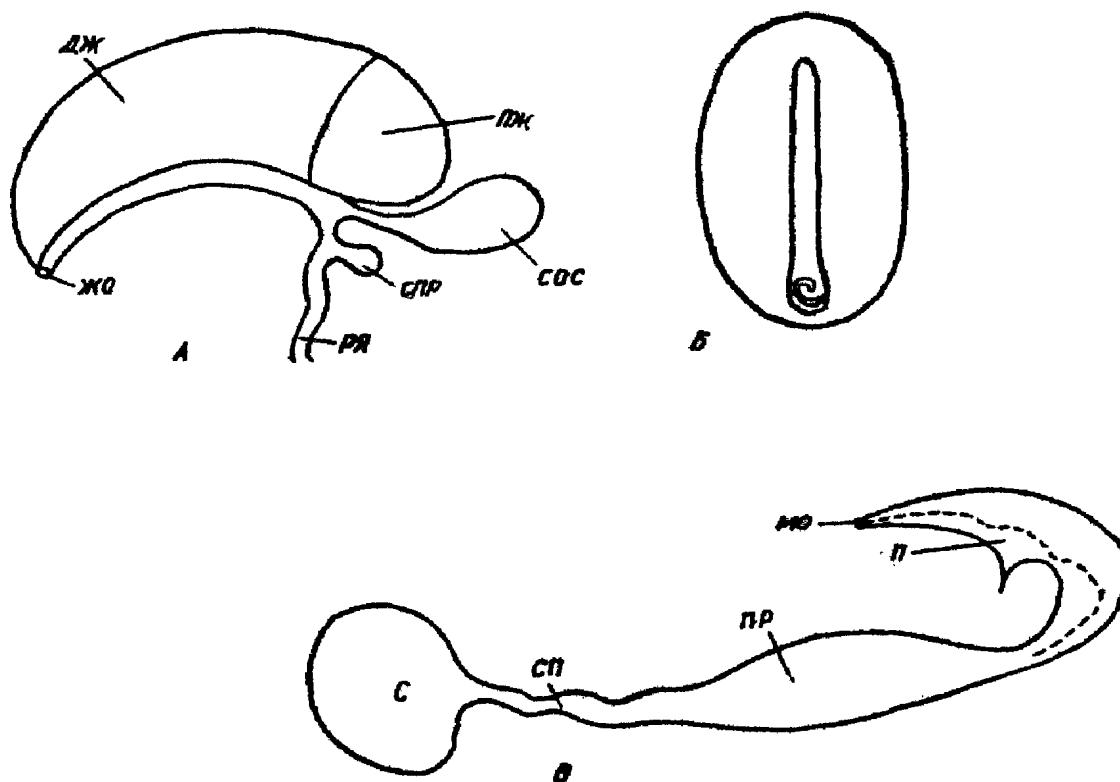


Рис. 89. Схема устройства половой системы самки (А, Б) и самца (В) *Turricaspiia* sp.: Б — поперечный разрез дистальной части палпального яйцевода самки (по Чухчин, 1984)

Большое число видов известно из четвертичных отложений Понто-Каспия; множество видов, сгруппированных в 8 подродов, обитает ныне в Каспийском море (Логвиненко, Старобогатов, 1969). В Азово-Черноморском бассейне отмечено 4 подрода с 16 рецетными видами и подвидами, из которых 13 эндемичны для акватории.

Таблица для определения азово-черноморских подродов рода *Turricaspiia*

- | | | |
|--------|---|---------------------|
| 1 (2). | Раковина яйцевидная или овально-коническая. Высота раковины не более чем в 2 раза превышает ее ширину | <i>Clessiniola</i> |
| 2 (1). | Раковина удлинненно-коническая или башневидная. Высота раковины не менее чем в 2,1–2,2 раза (обычно больше) превосходит ее ширину. | |
| 3 (4). | Раковина взрослых особей имеет не более 7 оборотов и высота ее при этом, как правило, до 6 мм | <i>Охуругула</i> |
| 4 (3). | Раковина взрослых особей имеет более 7 оборотов и высота ее при этом не менее 6,5 мм. | |
| 5 (6). | Раковина стройная, высота ее, как правило, в 2,4 и более раз превосходит ширину. Обороты обычно слабо выпуклые или уплощенные | <i>Laevicaspiia</i> |
| 6 (5). | Раковина менее стройная, высота ее превосходит ширину не более чем в 2,4 раза. Обороты довольно выпуклые | <i>Caspiella</i> |

ПОДРОД CASPIELLA THIELE, 1928

Типовой вид — *Rissoa conus* Eichwald, 1838.

Раковина удлинненно-яйцевидно-коническая или яйцевидная. Пупок закрытый, изредка в виде щели. Устье овальное, высота последнего оборота составляет более 0,5 высоты раковины.

В Азово-Черноморских лиманах и низовьях крупных рек бассейна обитают 5 видов и подвигов; все они эндемики этой акватории.

*Таблица для определения азово-черноморских видов
и подвидов подрода Turricaspia (Caspella)*

- 1 (4). Раковина с заметно выпуклыми оборотами. Высота ее при 7 оборотах не превышает 7 мм.
- 2 (3). Последний оборот занимает немногим более 1/2 высоты раковины *T. himanica*
- 3 (2). Последний оборот занимает около 2/3 высоты раковины *T. boltowskoji boltowskoji*
- 4 (1). Раковина с уплощенными оборотами. Высота ее при 7 оборотах не менее 7,3 мм.
- 5 (8). Высота раковины превосходит высоту устья не более чем в 3 раза.
- 6 (7). Устье овально-округлое, высота раковины при 7,5 оборотах не более 7,6 мм
. *T. conus lindholmiana*
- 7 (6). Устье яйцевидное, высота раковины при 7,5 оборотах не менее 8,5 мм
. *T. derbentina borysthonica*
- 8 (5). Высота раковины превосходит высоту устья не менее чем в 3,2 раза *T. azovica azovica*

***Turricaspia (Caspella) boltowskoji boltowskoji*
(Golikov et Starobogatov, 1966) (рис. 90)**

— *boltowskoji* Голиков, Старобогатов, 1966: 357, рис. 2,4 (*Purgula*); — *boltowskoji*
Голиков, Старобогатов, 1972: 100, табл. 3, рис. 2.

Раковина овально-конусовидная, стройная, с 7 выпуклыми закрученными оборотами, разделенными довольно глубоким швом. Высота раковины превышает ее ширину в 2,1–2,3 раза. Последний оборот составляет около 2/3 высоты раковины. Скульптура из тонких линий нарастания. Устье овальное, несколько скошенное. Высота раковины больше высоты устья в 2,2–2,7 раза. Пупок закрытый.

Размеры. ВР — 5,3–5,8; ШР — 2,3–2,7 мм.

Описание сделано по экземплярам типовой серии — голотип и все (2) паратипы (коллекция ЗИН РАН).

Замечания. Эндемик Азово-Черноморского бассейна. Каспийский подвид — *T. b. yibovum* (пока еще не описан) имеет меньшее число оборотов и более мелкие размеры.

Распространение. Таганрогский залив, откуда подвид описан (Голиков, Старобогатов, 1966), и низовья Днепра (Алексенко, Старобогатов, 1987).

Экология. Плотность поселения моллюсков этого вида в дельте Днепра составляет 3–4 экз./м², биомасса — 0,045–0,13 г/м² (Алексенко, 1992).

***Turricaspia (Caspella) azovica azovica* (Golikov
et Starobogatov, 1966) (рис. 91)**

— *azovica* Голиков, Старобогатов, 1966: 357, рис. 2,7 (*Purgula*); — *azovica* Голиков, Старобогатов, 1972: 102, табл. 3, рис. 7.

Раковина стройная, удлинненно-яйцевидная с 7 уплощенными оборотами, разделенными неглубоким швом. Высота раковины превышает ее ширину в 2,4 раза. Последний оборот занимает несколько более 1/2 высоты раковины. Скульптура из четких линий нарастания. Устье овальное, сильно скошенное к оси раковины. Высота раковины превосходит высоту устья в 3,2–3,4 раза. Пупок закрытый.

Размеры. ВР — до 7,6; ШР — до 3,1 мм.

Описание сделано по голотипу и нескольким экземплярам из Днепровско-Бутского лимана (коллекция ЗИН РАН).

Замечания. Эндемик Азово-Черноморского бассейна. Обладает самой стройной раковиной в подрode и резко выступающим устьем. Каспийский подвид — *T. a. bogosarpia* (пока еще не описан) имеет меньшее число оборотов и более мелкие размеры.

Распространение. Низовья Днепра, Днестровский лиман (Алексенко, Старобогатов, 1987) и Таганрогский залив, откуда подвид описан (Голиков, Старобогатов, 1966).

Экология. Плотность поселения моллюсков этого вида в дельте Днепра составляет 2–60 экз./м², биомасса — 0,06–0,6 г/м² (Алексенко, 1992).

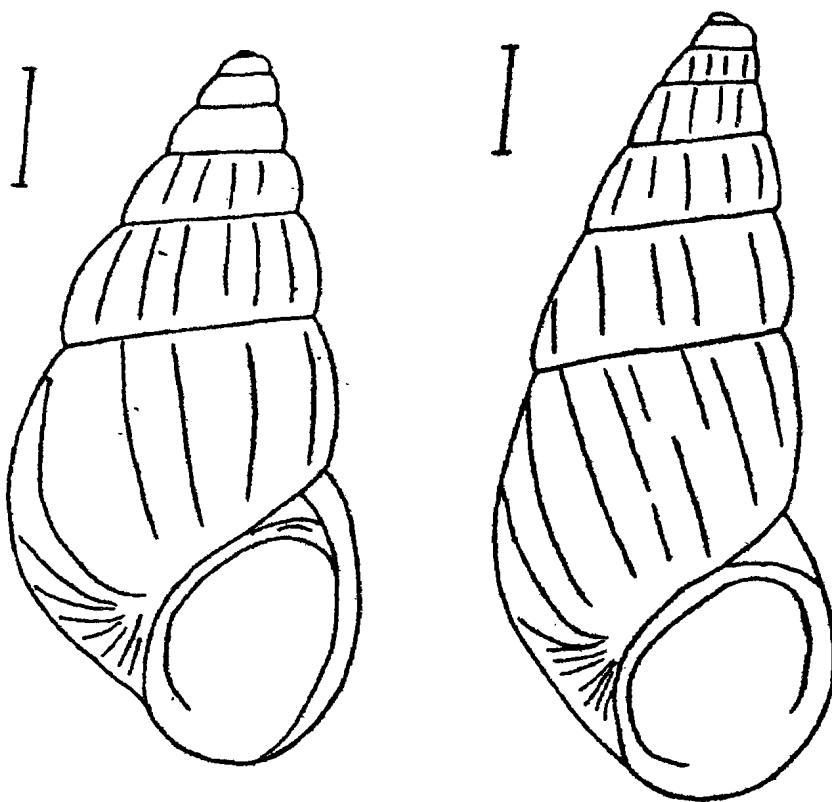


Рис. 90. Раковина *Turricaspia (Caspiella) boltowskoji boltowskoji* (Golikov et Starobogatov) (голотип). Линейка — 1 мм

Рис. 91. Раковина *Turricaspia (Caspiella) azovica azovica* (Golikov et Starobogatov) (голотип). Линейка — 1 мм

Turricaspia (Caspiella) limanica
(Golikov et Starobogatov, 1966)
(рис. 92)

— *limanica* Голиков, Старобогатов, 1966: 357, рис. 2, 6 (*Pyrgula*); — *limanica* Голиков, Старобогатов, 1972: 103, табл. 3, рис. 10.

Раковина стройная, удлиненно-овальная, с 7–7,5 довольно выпуклыми, закрученными оборотами, разделенными умеренно глубоким, несколько прижатым швом. Высота раковины превышает ее ширину в 2,3 раза. Последний оборот составляет чуть более половины высоты раковины. Скульптура из тонких линий нарастания. Устье овальное, с утолщенной губой. Высота раковины больше высоты устья почти в 3 раза. Пупок закрытый.

Размеры. ВР — до 6,7; ШР — до 2,8 мм.

Описание сделано

по голотипу (коллекция ЗИН РАН) и нескольким экземплярам из оз. Ялпуг (наш сбор).

З а м е ч а н и я. Эндемик Азово-Черноморского бассейна. По облику раковины вид сходен с *T. b. boltowskoji*, от которого отличается меньшей относительной высотой последнего оборота и выступающим устьем.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Низовья Днепра, Днепровско-Бугский и Днестровский лиманы (Голиков, Старобогатов, 1966; Алексенко, Старобогатов, 1987), оз. Ялпуг (наши данные).

Э к о л о г и я. Плотность поселения моллюсков этого вида в дельте Днепра составляет 22–179 экз./м², биомасса — 0,5–1,58 г/м² (Алексенко, 1992).

Turricaspia (Caspiella) conus lindholmiana
(Golikov et Starobogatov, 1966) (рис. 93)

— *linda* Миланевич, 1916: 63, табл. 2, фиг. 37–39 (*Micromelania*) (part.); — *lindholmiana* Голиков, Старобогатов, 1966: 357, рис. 2, 5 (*Pyrgula*); — *lindholmiana* Голиков, Старобогатов, 1972: 103, табл. 3, рис. 11.

Раковина коническая, стройная, с 7–7,5 уплощенными оборотами, разделенными неглубоким швом. Высота раковины превышает ее ширину в 2,3 раза. Последний оборот с несколько угловатой периферией, составляет около 0,6 высоты раковины. Скульптура из частых линий нарастания. Устье овально-округлое. Высота раковины больше высоты устья почти в 3 раза. Пупок закрытый.

Размеры. ВР — до 7,4; ШР — до 3,2 мм.

О п и с а н и е сделано по экземплярам типовой серии (10 экз.), в том числе голотипу (коллекция ЗИН РАН).

З а м е ч а н и я. Эндемик Азово-Черноморского бассейна. От сходных видов подрода хорошо отличается правильно конической раковиной и слегка угловатым последним оборотом. Каспийский подвид *T. c. conus* (Eichw.) имеет меньшее число оборотов и меньшие размеры раковин взрослых особей.

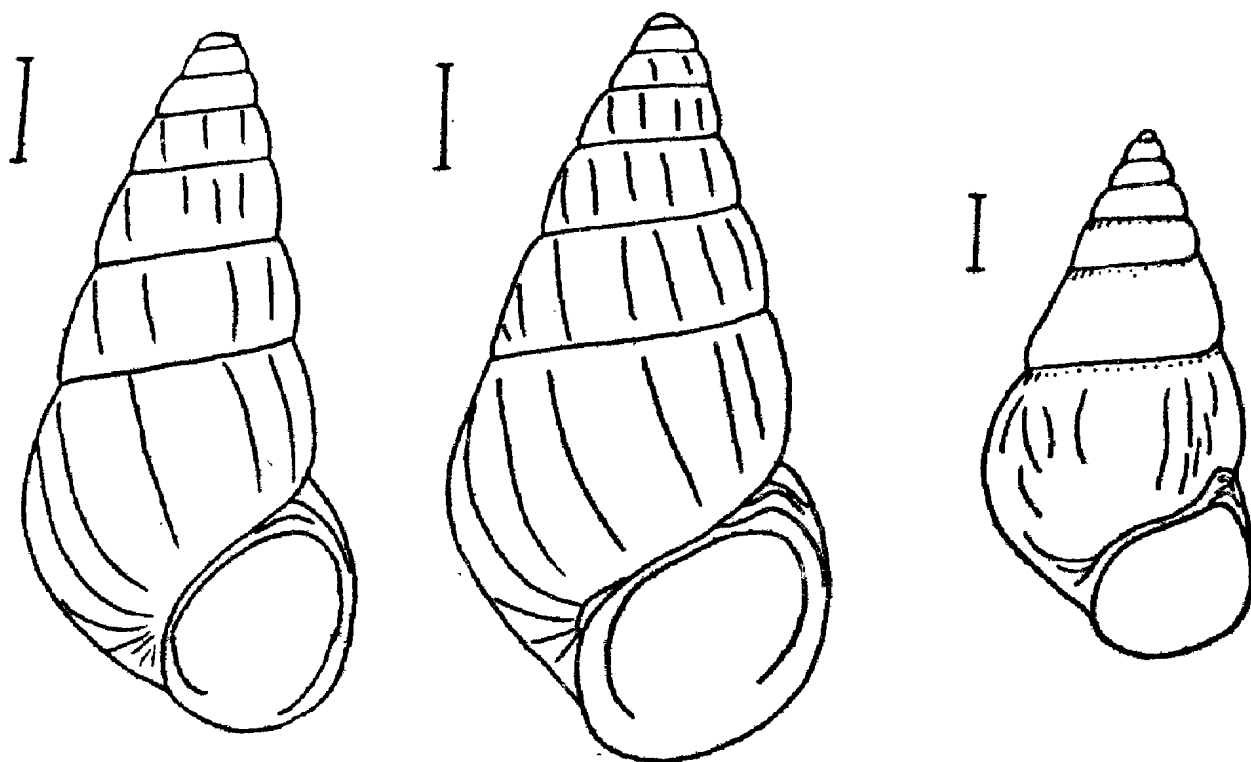


Рис. 92. Раковина *Turricaspia (Caspiella) limanica* (Golikov et Starobogatov) (голотип). Линейка — 1 мм

Рис. 93. Раковина *Turricaspia (Caspiella) conus lindholmiana* (Golikov et Starobogatov) (голотип). Линейка — 1 мм

Рис. 94. Раковина *Turricaspia (Caspiella) derbentina borysthenea* Alexenko et Starobogatov (голотип). Линейка — 1 мм

Распространение. Низовья Дона, Днепра, лиманы Северо-Западного Причерноморья (Голиков, Старобогатов, 1966; Алексенко, Старобогатов, 1987; наши данные).

Экология. Приурочен к заиленным пескам. Плотность поселения моллюсков этого вида в дельте Днепра составляет 60–86 экз./м², биомасса — 0,9–1,0 г/м² (Алексенко, 1992).

***Turricaspia (Caspiella) derbentina borysthenea*
Alexenko et Starobogatov, 1987 (рис. 94)**

— *derbentina borysthenea* Алексенко, Старобогатов, 1987: 34–35, рис. 6.

Раковина яйцевидно-коническая, стройная, с 7–7,5 плоскими оборотами, разделенными мелким швом с небольшим устьем. Высота раковины превышает ее ширину примерно в 2,2 раза. Последний оборот составляет чуть более половины (0,6) высоты раковины. Скульптура только из линий нарастания. Устье яйцевидное, в верхней части суженное. Высота раковины больше высоты устья почти в 3 раза. Пупок закрытый.

Размеры. ВР — 7,4–8,9; МР — 3,4–4,0 мм.

Описание сделано по экземплярам типовой серии (5 экз.) из коллекции ЗИН РАН.

Замечания. Эндемик Черноморского бассейна. Отличается почти плоскими оборотами и резким изгибом колумеллярного края устья. Каспийский подвид *T. d. derbentina* (Logv. et Star.) отличается меньшими размерами и меньшим числом оборотов у взрослых особей.

Распространение. Пока известен только из низовий Днепра и Днепровского лимана, откуда описан (Алексенко, Старобогатов, 1987).

Экология. Плотность поселения моллюсков этого вида в дельте Днепра составляет 3–9 экз./м², биомасса — 0,04–0,23 г/м² (Алексенко, 1992).

ПОДРОД *LAEVICASPIA* W. DYBOWSKI
ET GROCHMALICKI, 1917

Типовой вид — *Rissoa caspia* Eichwald, 1838.

Раковина багневидная, высокая, неправильно исчерченная, утолщенная. Пупок закрыт, изредка щелевидный.

В Азово-Черноморских лиманах и низовьях крупных рек обитают 5 видов и подвигов; все они эндемики данной акватории.

Таблица для определения азово-черноморских видов
и подвигов подрода *Turricaspia* (*Laevicaspia*)

- | | | |
|--------|--|----------------------------------|
| 1 (6). | Высота раковины взрослых особей не более чем в 2,5 раза превышает ширину. | |
| 2 (5). | Высота раковины превосходит высоту устья не более чем в 2,7 раза. | |
| 3 (4). | Последний оборот составляет около 0,6 высоты раковины | <i>T. meneghiniana ukrainica</i> |
| 4 (3). | Последний оборот составляет почти 2/3 высоты раковины | <i>T. milashevitchi</i> |
| 5 (2). | Высота раковины превосходит высоту устья не менее чем в 2,8–3 раза | <i>T. grigorievi</i> |
| 6 (1). | Высота раковины взрослых особей не менее чем в 2,7 раза превышает ширину. | |
| 7 (8). | Высота раковины превосходит высоту устья не более чем в 3 раза | <i>T. ostroumowi</i> |
| 8 (7). | Высота раковины превосходит высоту устья не менее чем в 3,5 раза | <i>T. lincta</i> |

Turricaspia (*Laevicaspia*) *lincta* (Milaschewitch,
1908) (рис. 95)

— *lincta* Милашевич, 1908: 991; 1916: 63, табл. 2, фиг. 37–39 (*Micromelania*) (part.); — *caspia lincta* Ильина, 1966: 103–104, табл. 5, фиг. 1, 2, 4–12 (*Micromelania*) (part.); — *caspia lincta* Голиков, Старобогатов, 1966: 358, рис. 2, 12 (*Pyrgula*); — *caspia lincta* Голиков, Старобогатов, 1972: 104, табл. 3, рис. 18 (*Turricaspia*) (part.); — *lincta* Алексенко, Старобогатов, 1987: 37.

Раковина овально-багневидная, стройная, с 8–8,5 умеренно вздутыми оборотами, разделенными довольно глубоким швом. Высота раковины превосходит ее ширину в 2,7 раза. Последний оборот составляет почти половину высоты раковины. Скульптура только из четких, частых линий нарастания. Устье овальное, несколько скошенное. Высота раковины больше высоты устья в 3,5–3,7 раза. Пупок закрыт.

Размеры. ВР — до 10,5; ПР — до 4,0 мм.

Описание сделано по лектотипу (коллекция ЗИН РАН) и более 30 экз. из Днепровско-Бугского лимана и оз. Ялпуг (наш материал).

Замечания. Эндемик Северо-Западного Причерноморья.

Распространение. Широко распространен в низовьях крупных рек, лиманах и прибрежных озерах Северо-Западного Причерноморья (Голиков, Старобогатов, 1966, 1972; Алексенко, Старобогатов, 1987; наши данные).

Экология. Максимальная соленость, при которой вид встречается в Днепровско-Бугском лимане, — 8,0 ‰. Плотность поселения моллюсков этого вида в дельте Днепра составляет 2–48 экз./м², биомасса — 0,06–0,32 г/м²; в Днепровском лимане 7 экз./м² и 0,075 г/м² (Алексенко, 1992).

Turricaspia (*Laevicaspia*) *ostroumowi* (Golikov
et Starobogatov, 1966) (рис. 96)

— *lincta* Милашевич, 1908: 991, 1916, с. 63, табл. 2, фиг. 37–39 (*Micromelania*) (part.); — *caspia lincta* Ильина, 1966: 103–104, табл. 5, фиг. 1, 2, 4–12 (*Micromelania*) (part.); — *ostroumowi* Голиков, Старобогатов, 1966: 358, рис. 2, 13 (*Pyrgula*); — *ostroumowi* Голиков, Старобогатов, 1972: 104, табл. 3, рис. 17 (*Turricaspia*).

Раковина удлинненно-овальная, стройная, с 7–7,5 уплощенными оборотами, разделенными мелким швом. Высота раковины превосходит ее ширину в 2,7–2,8 раза. Последний оборот составляет около 0,6 высоты раковины. Скульптура только из линий нарастания.

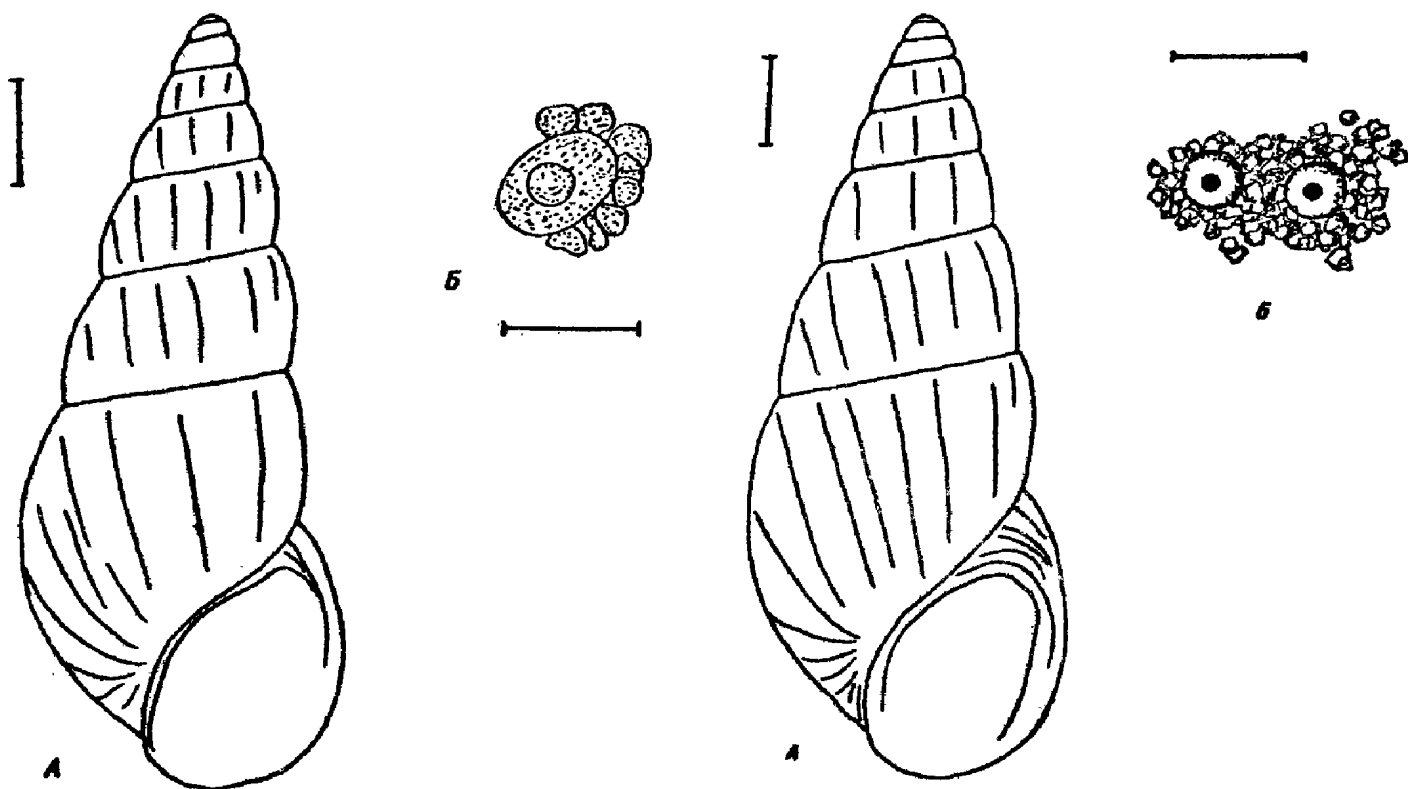


Рис. 95. *Turrिकासpia (Laevिकासpia) lincta* (Milaschewitch):

А — раковина (лектотип, линейка — 1 мм); Б — кладка *T. (Laevिकासpia)* sp. (по Чухчин, 1984, линейка — 0,5 мм)

Рис. 96. *Turrिकासpia (Laevिकासpia) ostroumovi* (Golikov et Starobogatov):

А — раковина (голотип); Б — кладка, Линейка — 1 мм

Устье овальное, с утолщенной губой. Высота раковины превышает высоту устья почти в 3 раза. Пупок закрытый.

Размеры. ВР — 9–10; ШР — 3,2–3,5 мм.

Описание сделано по голотипу (коллекция ЗИН РАН) и 3 экз. из Днепровско-Бугского лимана и оз. Ялпуг (наши сборы).

Замечания. Эндемик Северо-Западного Причерноморья. Более всего сходен с *T. lincta*, от которого отличается менее выпуклыми оборотами и относительно более высоким устьем.

Распространение. Соленые озера и лиманы северо-западного берега Черного моря (Голиков, Старобогатов, 1966, 1972; Алексенко, Старобогатов, 1987; наши данные).

Экология. Плотность поселения моллюсков этого вида в дельте Днепра составляет 4–542 экз./м², биомасса — 0,07–7,16 г/м²; в Днепровском лимане — 3 экз./м² и 0,05 г/м². Вид приурочен к заиленным пескам с довольно высоким содержанием органического вещества в придонном слое воды. Максимальная соленость, при которой моллюски обитают в Днепровско-Бугском лимане, — 2,4 ‰ (Алексенко, 1992). Кладка состоит из 2 мелких, округлых, слегка сплюснутых яйцевых капсул диаметром 0,35 мм, облепленных песчинками (рис. 96, Б). Внутри капсулы хорошо видно очень крупное (более 2/3 диаметра капсулы) светло-желтое яйцо.

***Turrिकासpia (Laevिकासpia) milaschewitchi* (Golikov et Starobogatov, 1966) (рис. 97)**

— *lincta* Миласевич, 1916: 63, табл. 2, фиг. 37–39 (*Micromelania*) (part.); — *caspia lincta* Ильина, 1966: 103–104, табл. 5, фиг. 1, 2, 4–12 (*Micromelania*) (part.); — *milaschewitchi* Голиков, Старобогатов, 1966: 359, рис. 2, 15 (*Pyrgula*); — *milaschewitchi* Голиков, Старобогатов, 1972: 102, табл. 3, рис. 9 (*Turrिकासpia*).

Раковина башневидно-коническая, стройная, с 7 умеренно выпуклыми, закругленными оборотами, разделенными неглубоким швом. Высота раковины превосходит ее ширину в 2,2–2,3 раза. Последний оборот занимает около 0,62 высоты раковины. Скульптура

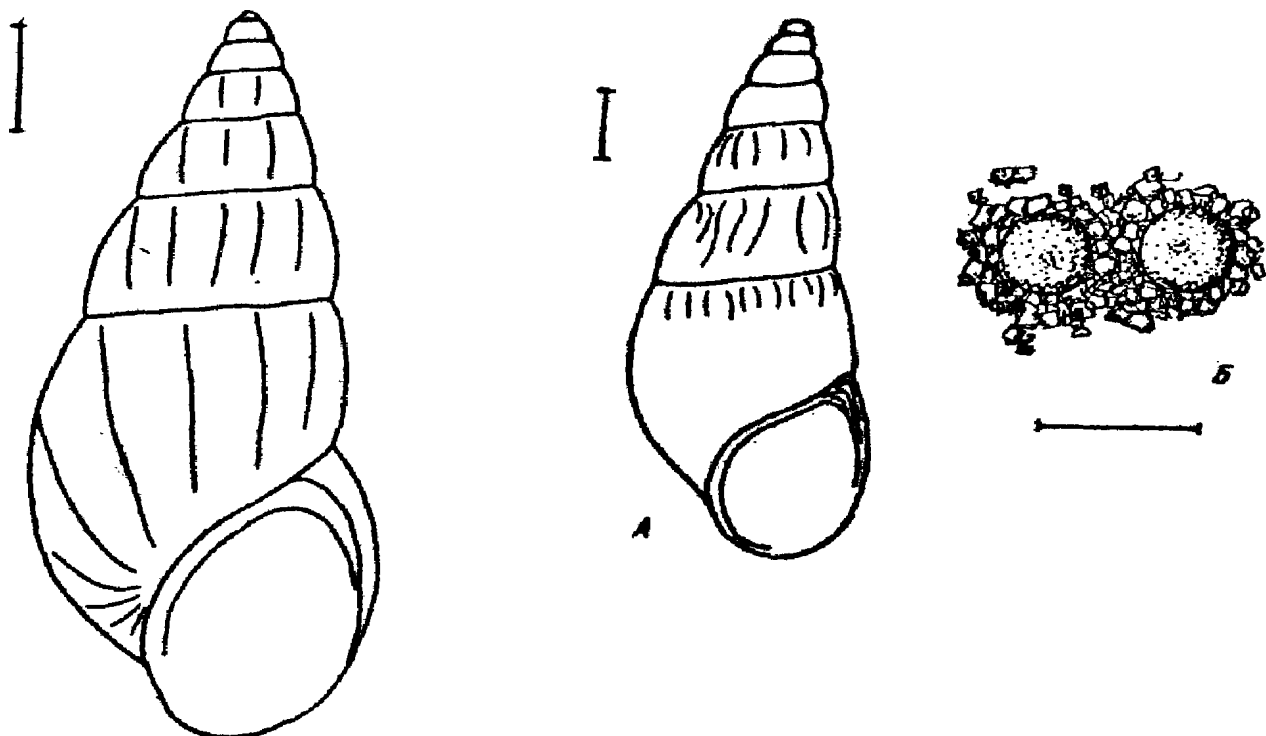


Рис. 97. Раковина *Turricaspia (Laevicaspia) milachewitchi* (Golikov et Starobogatov) (голотип). Линейка — 1 мм

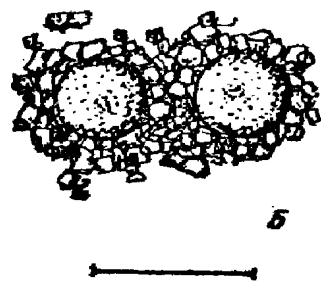
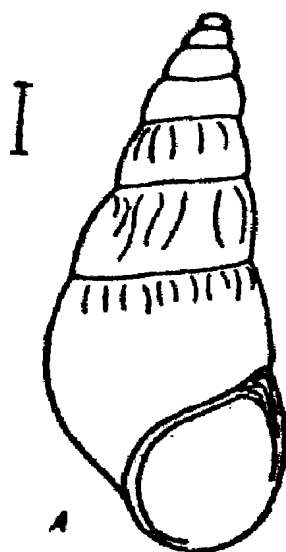


Рис. 98. *Turricaspia (Laevicaspia) grigorievi* Alexenko et Starobogatov: А — раковина (голотип) (по Алексенко, Старобогатов, 1987); Б — кладка. Линейка — 1 мм

только из четких линий нарастания. Устье овальное, вверху суженное. Высота раковины больше высоты устья в 2,4–2,5 раза. Пупок закрытый.

Размеры. ВР — 6,5–6,9; ШР — до 3,0 мм.

Описание сделано по голотипу и нескольким экземплярам из Таганрогского залива (коллекция ЗИН РАН).

Замечания. Эндемик Азово-Черноморского бассейна. От близкого *T. meneghiniana ucrainica* отличается менее стройной раковиной и относительно более высоким последним оборотом.

Распространение. Прибрежные озера, лиманы северо-западной части Черного моря и Таганрогский залив (Голиков, Старобогатов, 1966, 1972; Алексенко, Старобогатов, 1987).

Экология. Плотность поселения моллюсков этого вида в дельте Днепра составляет 3–31 экз./м², биомасса — 0,04–0,25 г/м² (Алексенко, 1922).

Turricaspia (Laevicaspia) grigorievi Alexenko et Starobogatov, 1987 (рис. 98)

Алексенко, Старобогатов, 1987: 35, рис. 7.

Раковина высоко-коническая, стройная, с 7–8 слабо вздутыми оборотами, разделенными мелким швом. Высота раковины превосходит ее ширину в 2,2–2,4 раза. Последний оборот занимает около 0,6 высоты раковины. Скульптура из тонких линий нарастания. Устье яйцевидное, с закругленным уголком вверху. Высота раковины больше высоты устья почти в 3 раза. Пупок закрытый.

Размеры. ВР — до 7,5; ШР — до 3,5 мм.

Описание сделано по голотипу, нескольким экземплярам из низовьев Днепра (коллекция ЗИН РАН) и 4 экз. из оз. Ялпуг (наш сбор).

Замечания. Вероятно, эндемик Северо-Западного Причерноморья. Наиболее сходен с *T. ostroumowi*, от которого отличается менее стройной раковиной, более выпуклыми оборотами и более широким устьем.

Распространение. Пока известен из низовьев Днепра (откуда описан), Днепро-Днестровского лиманов (Алексенко, Старобогатов, 1987) и оз. Ялпуг.

Экология. Плотность поселения моллюсков этого вида в дельте Днепра составляет 13–728 экз./м², биомасса — 0,19–6,51 г/м²; в Днепро-Днестровском лимане — 2 экз./м² и 0,025 г/м². Вид приурочен к заиленным пескам с довольно высоким содержанием органического вещества в придонном слое воды; максимальная соленость, при которой моллюски встречаются в Днепро-Днестровском лимане, — 2,4 ‰ (Алексенко, 1992). Кладка состоит из 2 мелких, совершенно круглых яйцевых капсул диаметром 0,45 мм, облепленных песчинками (рис. 98, Б). Капсула непрозрачная, внутри неясно просвечивает светло-желтое яйцо диаметром около 0,15 мм.

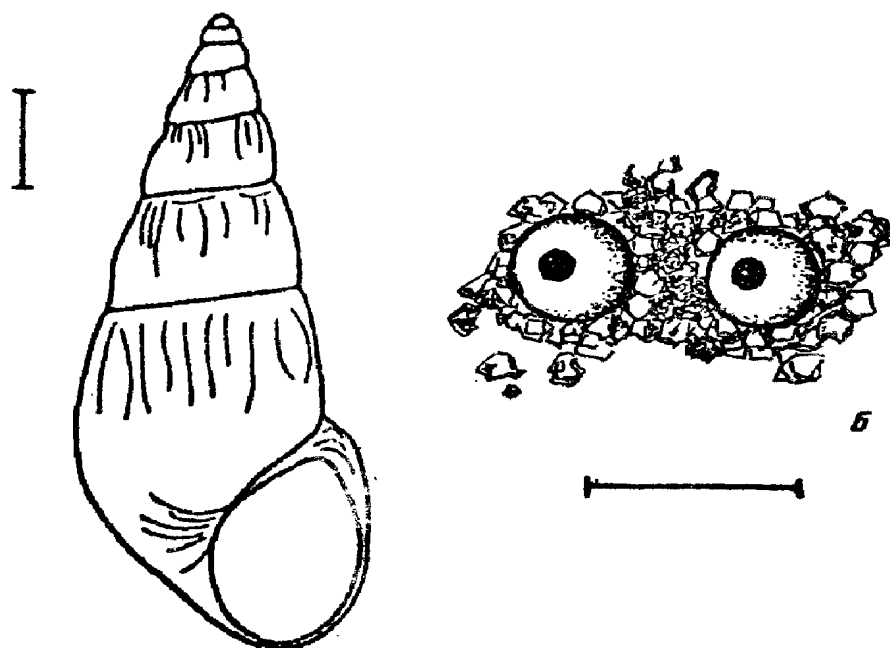


Рис. 99. Раковина *Turricaspi (Laevicaspi) meneghiniana ukrainica* Alexenko et Starobogotov:

А — раковина (голотип) (по Алексенко, Старобогатов, 1987);
Б — кладка. Линейка — 1 мм

***Turricaspi (Laevicaspi) meneghiniana ukrainica*
Alexenko et Starobogotov, 1987 (рис. 99)**

Алексенко, Старобогатов, 1987: 35, рис. 9.

Раковина башневидная, стройная, с 7–7,5 уплощенными оборотами, разделенными неглубоким швом. Высота раковины превосходит ее ширину в 2,2–2,5 раза. Последний оборот занимает около 0,6 высоты раковины. Скульптура из тонких линий нарастания. Устье овальное. Высота раковины больше высоты устья в 2,5–2,7 раза. Пупок в виде щели.

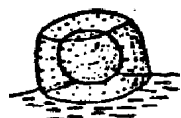
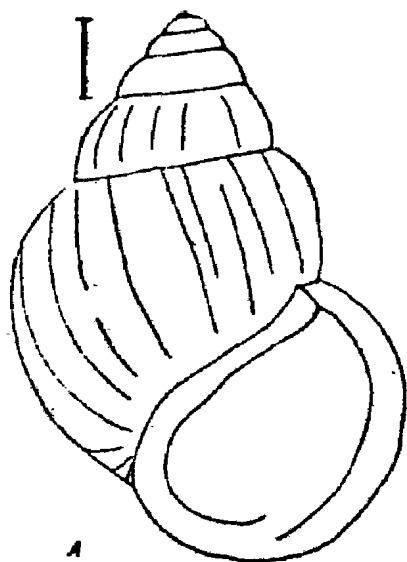
Размеры. ВР — 7–7,5; ШР — до 3,0 мм.

Описание сделано по типовой серии вида — 20 экз. из низовьев Днепра (коллекция ЗИН РАН), нескольким экземплярам из Днепро-Днестровского лимана (коллекция ИГН АН Украины) и 1 экз. из оз. Ялпуг (наш сбор).

Замечания. Эндемик Северо-Западного Причерноморья. Очень сходен с каспийским подвидом *T. m. meneghiniana* (Issel), от которого отличается меньшими размерами взрослых особей. От *T. milachewitchi* отличается более стройной раковиной и уплощенными оборотами.

Распространение. Пока известен из низовьев Днепра (откуда описан), Днепро-Днестровского и Днестровского лиманов (Алексенко, Старобогатов, 1987) и оз. Ялпуг.

Экология. Плотность поселения моллюсков этого вида в дельте Днепра составляет 3–76 экз./м², биомасса — 0,081–0,55 г/м². Максимальная соленость, при которой моллюски встречаются в Днепро-Днестровском лимане, — 8,0 ‰ (Алексенко, 1992). Кладка обычно состоит из 2 мелких, округлых, слегка сплюснутых яйцевых капсул диаметром 0,50 мм, облепленных песчинками (рис. 99, Б). Изредка кладка содержит 1 яйцевую капсулу. Внутри капсулы хорошо просматривается сравнительно не крупное (до 1/3 диаметра капсулы) яйцо.



ПОДРОД CLESSINIOLA LINDHOLM, 1924

Типовой вид — *Paludina variabilis* Eichwald, 1838.

Раковина яйцевидно-коническая, белая, гладкая, толстостенная. Обороты умеренно выпуклые или уплощенные. Высота последнего оборота составляет около $2/3$ высоты раковины. Пупок центрический, реже закрыт отверстием колумеллярного края устья.

В Азово-Черноморских лиманах и низовьях крупных рек бассейна обитает 4 вида подрода, из которых один — *T. bogensis* (Kuster), вероятно, эндемичен для данной акватории. Остальные виды обитают также и в Каспийском море (Логвиненко, Старобогатов, 1969).

Рис. 100. *Turricaspia (Clessiniola) variabilis* (Eichwald):

А — раковина (линейка — 1 мм); Б — кладка *T. (Clessiniola) sp.* (по Чухчин, 1984, линейка — 0,5 мм)

**Таблица для определения
азово-черноморских видов
подрода *Turricaspia (Clessiniola)***

- | | | |
|-------|---|----------------------|
| | 1(2). Раковина не крупная (при 6 оборотах высота ее не превышает 6 мм). Апикальный угол не более 53° | <i>T. bogensis</i> |
| 2(1). | Раковина довольно крупная (при 6 оборотах высота ее не менее 6,5 мм). Апикальный угол не менее 55° | |
| 3(6). | Последний оборот составляет не более 0,75 высоты раковины. | |
| 4(5). | Апикальный угол не превышает 60° | <i>T. triton</i> |
| 5(4). | Апикальный угол не менее 65° | <i>T. variabilis</i> |
| 6(3). | Последний оборот составляет не менее 0,78 высоты раковины | <i>T. martensii</i> |

***Turricaspia (Clessiniola) variabilis*
(Eichwald, 1838) (рис. 100)**

Eichwald, 1838: 151; 1841: 202, табл. 38, фиг. 6, 7 (*Paludina*); — *variabilis* Жадин, 1952: 255, рис. 199 (*Clessiniola*); — *variabilis* Голиков, Старобогатов, 1966: 356, рис. 2, 2 (*Pyrgula*); — *variabilis* Голиков, Старобогатов, 1972: 101, табл. 3, рис. 5.

Раковина яйцевидной формы, крепкая, с 6–7 умеренно выпуклыми оборотами, разделенными неглубоким швом. Высота раковины превышает ее ширину в 1,6–1,8 раза. Последний оборот занимает 0,73–0,74 высоты раковины. Скульптура только из линий нарастания. Устье овальное, с несколько утолщенным наружным краем. Высота раковины больше высоты устья в 2 раза. Пупок прикрыт отверстием устья.

Размеры. ВР — 7,5–8,0; ШР — до 5 мм.

Описание сделано по нескольким десяткам экземпляров из Днепровско-Бугского лимана (наши сборы и коллекция ЗИН РАН). Несколько субфоссильных раковин найдено нами на мелководье в окр. пос. Оленевка (мыс Тарханкут).

Замечания. От остальных видов подрода легко отличим самой относительно широкой раковиной и правильно коническим завитком.

Распространение. Широко распространен в Каспии, лиманах и низовьях рек бассейна Черного и Азовского морей (Голиков, Старобогатов, 1966; Логвиненко, Старобогатов, 1969; Алексенко, Старобогатов, 1987; наши данные).

Экология. В Днепровско-Бугской устьевой области частота встречаемости *T. variabilis* 2,4 %, плотность поселения — 5 экз./м², а биомасса — 0,3 г/м². Максимальные разовые показатели для этого вида (плотность — 260 экз./м², биомасса — 16,2 г/м²) отмечены в районе Кушоруба на глубине 1,7 м на песке с небольшим количеством битой ракушки. В восточной части Днепровского лимана плотность поселения *T. variabilis* составляет около 35 экз./м², биомасса — 1,1 г/м² (Алексенко, 1992).

Turricaspia (Clessiniola)
martensii (Clessin
 et W.Dybowski in W.Dybowski,
 1888) (рис. 101)

Clessin et W.Dybowski in W.Dybowski, 1888 (*Clessinia*); — *triton* Логвиненко, Старобогатов, 1969: 377, рис. 367, 1 (*Pyrgula*) (part.); — *variabilis* Логвиненко, Старобогатов, 1969: 377, рис. 367, 2 (*Pyrgula*) (part.); — *triton* Голиков, Старобогатов, 1972: 101, табл. 3, рис. 4 (*Turricaspia*) (part.); — *variabilis* Голиков, Старобогатов, 1972: 101, табл. 3, рис. 5 (*Turricaspia*) (part.).

Раковина удлинненно-коническая с 6—7 слабо выпуклыми оборотами, разделенными мелким, слегка прижатым швом. Высота раковины превосходит ее ширину в 1,7 раза. Последний оборот составляет около 0,8 высоты раковины. Скульптура представлена тонкими линиями нарастания. Устье яйцевидное, с явственным сужением вверху. Высота раковины больше высоты устья в 2 раза. Пупок узкий, щелевидный.

Размеры. ВР — 6,5—7; ШР — до 4 мм.

Описание сделано по 10 экз. из Днепровско-Бугского лимана (сбор Т.Л.Алексенко), оз. Ялпуг (наш сбор) и 1 экз. из Миусского лимана (коллекция ЗИН РАН).

Замечания. От *T. variabilis* отличается более стройным завитком.

Распространение. Северо-Западное Причерноморье и Северо-Восточное Приазовье.

Экология. Плотность поселения моллюсков этого вида в Днепровском лимане составляет около 50 экз./м², биомасса — 4,85 г/м² (Алексенко, 1992).

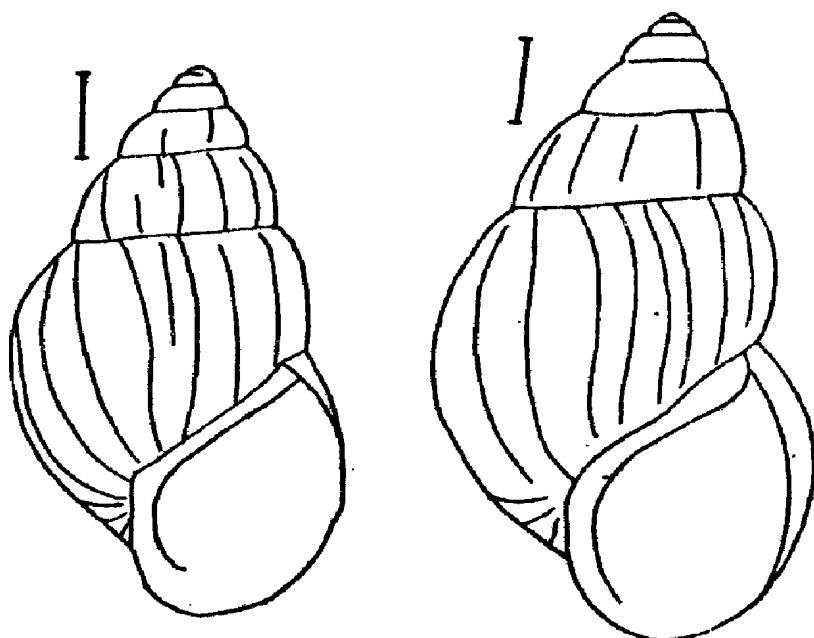


Рис. 101. Раковина *Turricaspia (Clessiniola) martensii* (Clessin et W.Dybowski). Линейка — 1 мм

Рис. 102. Раковина *Turricaspia (Clessiniola) triton* (Eichwald). Линейка — 1 мм

Turricaspia (Clessiniola) triton (Eichwald, 1838) (рис. 102)

Eichwald, 1838: 151 (*Paludina*); — *variabilis* Ильина, 1966: 107—108, табл. 6, фиг. 1—10 (*Clessiniola*) (part.); — *triton* Логвиненко, Старобогатов, 1969: 377, рис. 367, 1 (*Pyrgula*) (part.); — *triton* Голиков, Старобогатов, 1972: 101, табл. 3, рис. 4 (*Turricaspia*) (part.).

Раковина удлинненно-овальная, с 6—7 умеренно выпуклыми, закругленными оборотами, разделенными неглубоким, слегка вдавленным швом. Высота раковины превосходит ее ширину в 1,5—1,6 раза. Последний оборот составляет около 0,7 высоты раковины. Скульптура из тонких линий нарастания. Устье яйцевидное, наружный край его слабо утолщен. Высота раковины больше высоты устья в 1,7—1,8 раза. Пупок прикрыт отворотом устья.

Размеры. ВР — 7,8—9; ШР — 5—5,5 мм.

Описание сделано с использованием более 10 экз. из Днепровско-Бугского лимана, нескольких субфоссильных раковин из окрестностей пос. Оленевка — мыс Тарханкут (наши сборы) и пробы (5 экз.) из Миусского лимана (коллекция ЗИН РАН).

Замечания. От *T. martensii* и *T. variabilis* отличается заметно более стройным завитком и несколько большими размерами взрослых особей.

Распространение. Лиманы и предустьевые участки крупных рек Черного мо-

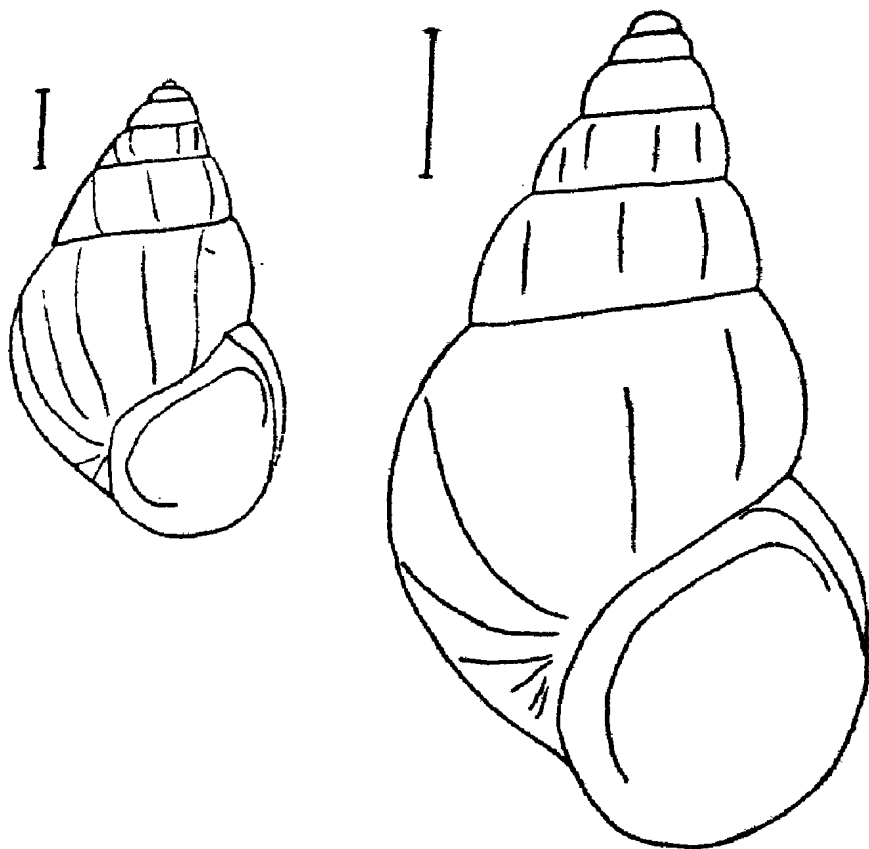


Рис. 103. Раковина *Turricaspia* (*Clessiniola*) *bogensis* (Kuster).
Справа — голотип *T.* (*Clessiniola*) "*pseudotriton*" Линейка — 1 мм

ря. В Азовском море отмечается впервые. В Каспийском море повсеместен (Голиков, Старобогатов, 1966, 1972).

Экология. Вид явно приурочен к песчаным донным отложениям. По плотности поселений и биомассе доминирует среди пиргулид подрода *Clessiniola* центрального района Днепровского лимана. Максимальные показатели обилия этого моллюска отмечены в районе с. Геройск на песке с ракушкой на глубине 1 м: плотность — 1200 экз./м², биомасса — 67,6 г/м². Средние показатели обилия значительно ниже: плотность — 24 экз./м², биомасса — 1,4 г/м². В восточном районе Днепровского лимана плотность поселения *T. triton* составляет около 107 экз./м², биомасса — 4,22 г/м², частота встречаемости — 18,9 % (Алексенко, 1992). Четкой приуроченности к солености не обнаружено. В экспериментах вы-

живаемость более 50 % при $t = 21-22^{\circ} \text{C}$ в течение первых 10 дней — в растворах до 8 ‰. Максимальная соленость, при которой встречается данный вид в природе, — 8,0 ‰ (Алексенко, 1992).

Turricaspia (*Clessiniola*) *bogensis* (Kuster,
1852) (рис. 103)

Kuster, 1852 (*Pahudina*) (part.); — *variabilis* Ильина, 1966: 107–108, табл. 6, фиг. 1–10 (*Clessiniola*) (part.); — *pseudotriton* Голиков, Старобогатов, 1966: 356–357, рис. 2,3 (*Pyrgula*); — *pseudotriton* Голиков, Старобогатов, 1972: 101, табл. 3, рис. 3 (*Turricaspia*).

Раковина овально-конусовидная, стройная, с 6–6,5 слабо выпуклыми оборотами, разделенными мелким швом. Высота раковины превосходит ее ширину почти в 2 раза. Последний оборот составляет около 0,7 высоты раковины. Скульптура из тонких линий нарастания. Устье овальное, вверху суженное. Высота раковины больше высоты устья приблизительно в 2,2 раза. Пупок узкий, щелевидный.

Размеры. ВР — до 6; ШР — до 3 мм.

Описание сделано по более чем 10 экз. из Днепровско-Бугского лимана (сбор Т.А.Алексенко) и окрестностей пос. Оленевка — мыс Тарханкут (наш сбор).

Замечания. Вероятно, эндемик Северо-Западного Причерноморья. От других видов подрода отличается наиболее удлиненной раковиной и мелкими размерами взрослых особей.

Распространение. Пока известен только из Днепровского лимана (Голиков, Старобогатов, 1966) и пунктов, отмеченных выше.

Экология. Плотность поселения моллюсков этого вида в дельте Днепра составляет 3–4 экз./м², биомасса — 0,04–0,13 г/м² (Алексенко, 1992).

ПОДРОД OXYPYRGULA LOGVINENKO
ET STAROBOGATOV, 1969

Типовой вид — *Pyrgula pseudospica* Logvinenko et Starobogatov, 1969.

Раковина коротко-башневидная, гладкая, тонкостенная. Обороты выпуклые или несколько уплощенные. Последний оборот составляет около половины высоты раковины. В соленых озерах дельты Дуная и низовьях Днепра обитает 2 эндемичных вида под-рода.

Таблица для определения черноморских видов
подрода *Охуругула*

- | | | |
|--------|--|-----------------------|
| 1 (2). | Раковина коротко-башневидная, ее высота превосходит высоту устья не более чем в 3 раза . . . | <i>T. chersonica</i> |
| 2 (1). | Раковина овально-башневидная, ее высота превосходит высоту устья не менее чем в 3,2 раза . . . | <i>T. ismailensis</i> |

Turricaspia (Oxypyrghula) ismailensis (Golikov
et Starobogatov, 1966) (рис. 104)

Голиков, Старобогатов, 1966: 358, рис. 2, 11 (*Pyrgula*); Голиков, Старобогатов, 1972: 102, табл. 3, рис. 6.

Раковина овально-башневидная, стройная, с 6–6,5 выпуклыми, закругленными оборотами, разделенными слегка вдавленным швом. Высота раковины превышает ее ширину в 2,2–2,4 раза. Последний оборот составляет около 0,6 высоты раковины. Скульптура только из линий нарастания. Устье округло-овальное. Высота раковины больше высоты устья в 3,4 раза. Пупок узкий, щелевидный.

Размеры. ВР — до 5,5; ШР — до 2,3 мм.

Описание сделано по голотипу (коллекция ЗИН РАН).

Замечания. Эндемик Северо-Западного Причерноморья.

Распространение. Пока известен только из дельты Дуная, озер Ялпуг и Кутурлуй (Голиков, Старобогатов, 1966, 1972).

Данных по экологии нет.

Turricaspia (Oxypyrghula) chersonica Alexenko
et Starobogatov, 1987 (рис. 105)

Алексенко, Старобогатов, 1987: 35–36, рис. 10.

Раковина коротко-башневидная, стройная, с 6–7 выпуклыми оборотами, разделенными глубоким швом. Высота раковины превышает ее ширину в 2,2 раза. Последний оборот составляет около 0,6 высоты раковины. Скульптура только из тонких линий нарастания. Устье овальное. Высота раковины больше высоты устья в 3 раза. Пупок узкий, щелевидный.

Размеры. ВР — 5,3; ШР — 2,4 мм.

Описание сделано по голотипу и 1 паратипу (коллекция ЗИН РАН).

Замечания. Эндемик Северо-Западного Причерноморья. От близкого *T. ismailensis* отличается более выпуклыми оборотами, менее стройной раковинной и слегка вогнутой тангент-линией.

Распространение. Несколько экземпляров известны пока только из типового местонахождения — дельты Днепра (Алексенко, Старобогатов, 1987).

Экология. Плотность поселения моллюсков этого вида в дельте Днепра составляет 3 экз./м², биомасса — 0,03 г/м² (Алексенко, 1992).

РОД CASPIA CLESSIN
ЕТ W.DUBOWSKI, 1888

Типовой вид — *Caspiæ baerii*
Clessin et W.Dybowski in W.Dybowski,
1888.

Раковина очень маленькая, коротко-башневидная или яйцевидно-коническая, сравнительно толстостенная, с 4—5 оборотами, с подшовным спиральным ребром или сплошь покрываемая спиральными и осевыми ребрышками. Последний оборот занимает больше половины высоты раковины. Пупок открытый, иногда почти полностью закрыт.

Три подрода, из которых в Азово-Черноморском бассейне обитают представители одного. Как недавно выяснилось (Алексенко, Старобогатов, 1987), все азово-черноморские виды рода *Caspiæ* следует относить к подроду *Clathrocaspiæ* Lindholm, а не к номинативному подроду. В Азово-Черноморском бассейне отмечено 4 рецентных вида и подвида; все они — эндемики данной акватории.

Наибольшие количества моллюсков рода *Caspiæ* встречаются в местах образования полей поселений дрейссены. Здесь частота их встречаемости достигает 80 % и более. Так, например, в условиях нижнего Днепра каспии являются типичными "дрейсенофилами" (Алексенко, 1992).

Таблица для определения азово-черноморских видов
и подвидов подрода *Caspiæ* (*Clathrocaspiæ*)

- | | | |
|--------|---|-----------------------------------|
| 1 (4). | Раковина овально-коническая или яйцевидная. Высота раковины превышает ее ширину не более чем в 1,7—1,8 раза. | |
| 2 (3). | Раковина яйцевидная, высота ее превышает высоту устья в 2—2,1 раза. Последний оборот составляет около 3/4 высоты раковины | <i>C. logvinenkoi</i> |
| 3 (2). | Раковина овально-коническая, высота ее превышает высоту устья в 2,4—2,5 раза. Последний оборот составляет около 2/3 высоты раковины | <i>C. knipowitchi knipowitchi</i> |
| 4 (1). | Раковина удлинненно-овальной формы, стройная. Высота раковины превышает ширину не менее чем в 1,9—2,1 раза. | |
| 5 (6). | Раковина со слабо выпуклыми оборотами. Последний оборот составляет более 0,6 высоты раковины | <i>C. makarovi makarovi</i> |
| 6 (5). | Раковина с довольно вздутыми оборотами. Последний оборот составляет 0,56—0,58 высоты раковины | <i>C. gmelini stanislavi</i> |

Caspiæ (*Clathrocaspiæ*) *knipowitchi knipowitchi*
Makarov, 1938 (рис. 106)

— *gmelini* var. *knipowitchi* Макаров, 1938: 1058; *knipowitchi* Голиков, Старобогатов, 1966: 354, рис. 1, 6 (*Pyrgula*); Логвиненко, Старобогатов, 1969: 379, рис. 367, 8;
— *knipowitchi* (Мак.) — Голиков, Старобогатов, 1972: 99, табл. 2, рис. 17 (*Caspiæ*).

Раковина овально-коническая, с 4—4,5 умеренно выпуклыми, закрутленными оборотами, разделенными слегка прижатым швом. Высота раковины превышает ее ширину

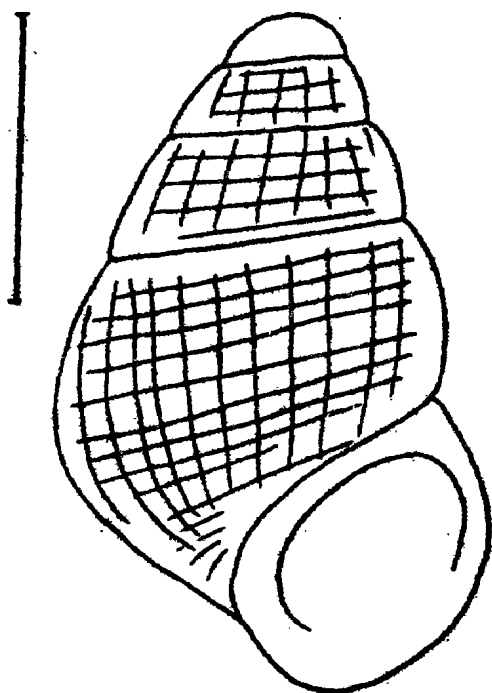


Рис. 106. Раковина *Caspia (Clathrocaspia) knipowitchi knipowitchi* Makarov.
Линейка — 1 мм

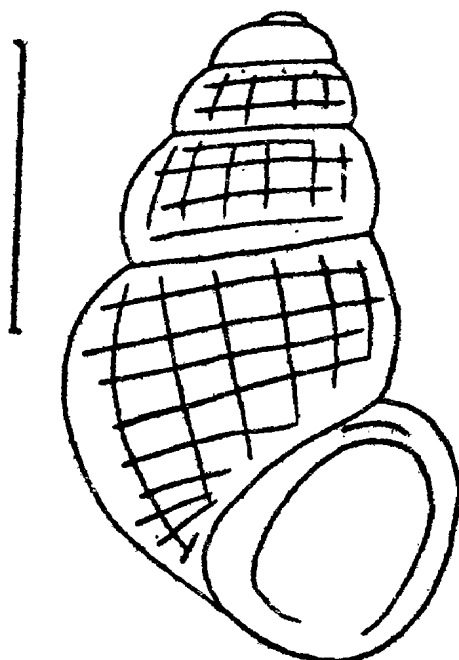


Рис. 107. Раковина *Caspia (Clathrocaspia) makarovi makarovi* (Golikov et Starobogatov). Линейка — 1 мм

примерно в 1,6 раза. Последний оборот занимает около $\frac{2}{3}$ высоты раковины. Скульптура из четких линий нарастания, пересекающихся многочисленными спиральными ребрышками наподобие решетки. Устье округло-овальное, выступающее. Высота раковины превышает высоту устья в 2,5 раза. Пупок закрытый, иногда щелевидный.

Размеры. ВР — 2,2–2,3; ШР — до 1,3 мм.

Описание сделано по нескольким экземплярам из дельты Дона (коллекция ЗИН РАН) и Днепровско-Бугского лимана (сбор Т.Л.Алексенко).

Замечания. Эндемик азово-черноморской акватории.

Распространение. Обитает в опресненных участках лиманов Черного моря и в дельте Дона (Голиков, Старобогатов, 1966, 1972; Алексенко, Старобогатов, 1987). Описан из устья Днестра (Макаров, 1938).

Экология. Четкой приуроченности моллюсков этого вида к солености не обнаружено. Плотность поселения в дельте Днепра составляет 6–190 экз./м², биомасса — 0,006–0,17 г/м² (Алексенко, 1992).

Caspia (Clathrocaspia) makarovi makarovi
(Golikov et Starobogatov, 1966) (рис. 107)

— *gmellini* Макаров, 1938: 1058; — *gmellini alushtensis* Голиков, Старобогатов, 1966: 354, рис. 1, 8 (*Pyrgula*); — *gmellini alushtensis* Голиков, Старобогатов, 1972: 100, табл. 2, рис. 19 (*Caspia*); Алексенко, Старобогатов, 1987: 33.

Раковина стройная, конусовидно-овальная, с 4–5 выпуклыми оборотами, разделенными неглубоким швом. Высота раковины превышает ее ширину почти в 2 раза. Последний оборот занимает около $\frac{2}{3}$ высоты раковины. Скульптура из нитевидных спиральных ребрышек и тонких линий нарастания. Устье овальное, выступающее, в верхней части заостренное. Высота раковины превышает высоту устья примерно в 2,5 раза. Пупок узкощелевидный или закрытый.

Размеры. ВР — 2,4; ШР — до 1,3 мм.

Описание сделано по голотипу и около 10 экз. из низовьев Днепра (коллекция ЗИН РАН).

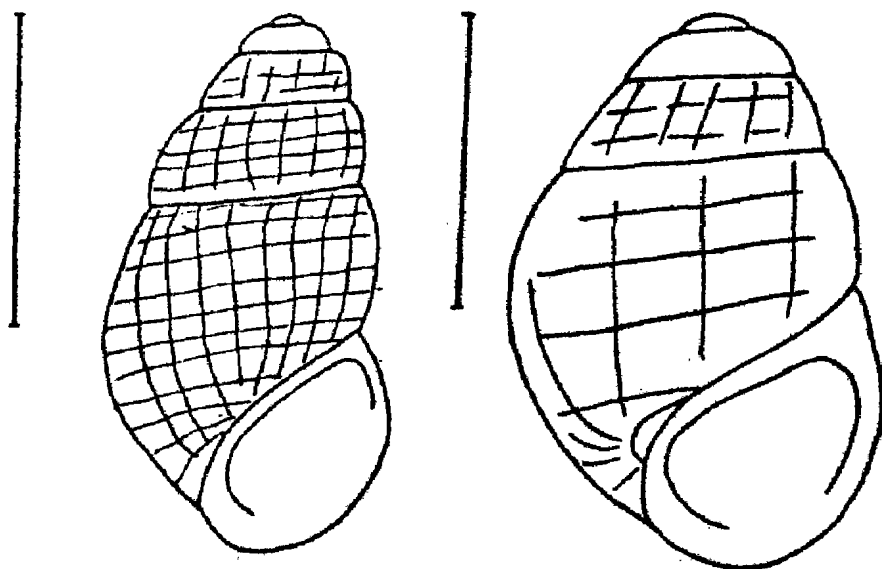


Рис. 108. Раковина *Caspia (Clathrocaspia) gmelini stanislavi* Alexenko et Starobogatov. Линейка — 1 мм

Рис. 109. Раковина *Caspia (Clathrocaspia) logvinenkoi* (Golikov et Starobogatov) (голотип). Линейка — 1 мм

моллюсков этого вида в дельте Днепра составляет 3–373 экз./м², биомасса — 0,003–0,443 г/м² (Алексенко, 1992).

***Caspia (Clathrocaspia) gmelini stanislavi* Alexenko et Starobogatov, 1987 (рис. 108)**

Алексенко, Старобогатов, 1987: 33, рис. 1.

Раковина яйцевидно-коническая, с 5 довольно выпуклыми оборотами, разделенными мелким швом. Высота раковины превосходит ее ширину чуть более чем в 2 раза. Последний оборот занимает 0,57 высоты раковины. Скульптура из четких спиральных и более сглаженных осевых ребрышек. Устье овальное, вверху несколько суженное. Высота раковины превышает высоту устья в 2,7 раза. Пупок закрытый.

Размеры. ВР — 2,4–2,5; ШР — до 1,2 мм.

Описание сделано по всем экземплярам типовой серии — более 40 экз. (коллекция ЗИН РАН).

Замечания. Эндемик Азово-Черноморского бассейна. От двух предыдущих видов отличается более стройной раковиной и более выпуклыми оборотами.

Распространение. Низовья Днепра и Днепровский лиман (Алексенко, Старобогатов, 1987). Известен пока только из типового местонахождения.

Экология. Плотность поселения моллюсков этого вида в дельте Днепра составляет 3–90 экз./м², биомасса — 0,003–0,18 г/м² (Алексенко, 1992).

***Caspia (Clathrocaspia) logvinenkoi* (Golikov et Starobogatov, 1966) (рис. 109)**

Голиков, Старобогатов, 1966: 354, рис. 1, 7 (*Pyrghula*).

Раковина яйцевидная, с 4 умеренно выпуклыми, закругленными оборотами, разделенными мелким швом. Высота раковины превышает ее ширину в 1,5 раза. Последний оборот занимает около 3/4 высоты раковины. Скульптура из четких линий нарастания, пересекающихся уплощенными спиральными ребрышками. Устье овальное, не выступающее. Высота раковины превышает высоту устья в 2 раза. Пупок закрытый.

Размеры. ВР — 1,8; ШР — 1,2 мм.

З а м е ч а н и я. Эндемик Азово-Черноморского бассейна.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Приустьевые участки Дона, Днепра, Днестра и лиманы Северо-Западного Причерноморья (Голиков, Старобогатов, 1966, 1972).

Э к о л о г и я. Обитает на небольших (до 3 м) глубинах, на заиленных песках с примесью ракуши (Алексенко, Старобогатов, 1987). Четкой приуроченности к солености не обнаружено, зато отмечена приуроченность к местам с довольно высоким содержанием органического вещества в придонном слое воды. Плотность поселения

Описание сделано по голотипу (коллекция ЗИН РАН).

З а м е ч а н и я. Вероятно, эндемик Азово-Черноморского бассейна. Среди азово-черноморских каспий обладает самым низким завитком и наиболее мелкой раковиной.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Известен только из типового местонахождения — дельты Дона (Голиков, Старобогатов, 1966, 1972).

СЕМЕЙСТВО BELGRANDIELLIDAE RADOMAN, 1983

Radoman, 1983 (*Belgrandiellinae*); Lanzaïdae Starobogotov, 1983.

Раковина яйцевидно-коническая, цилиндрическая, коническая, высоко-коническая или башневидная, маленькая, бесцветная, с оттянутым назад верхним краем устья и выдающимся вперед нижним краем (смотреть сбоку!), поверхность ее гладкая или с осевыми ребрышками. Устье овальное, с закругленным парието-палатальным углом. Крышечка конхиолиновая, прозрачная, с малым числом оборотов спирали и с закругленным углом вверху. Дистальная железа паллиального яйцевода состоит из небольшого числа крупных дивертикулов и занимает от 1/3 до 2/3 паллиального яйцевода. Семяприемник имеется. Простата в виде овального тела, пенис без отростков.

Кроме типового рода (*Belgrandiella* Wagner, 1927) в состав семейства входит 5–7 родов; из них в фауне Украины обнаружены представители одного рода — *Paladilhiosis*, который ранее (Старобогатов, 1970) относился к семейству *Pugulidae*.

РОД PALADILHIOPSIS PAVLOVICH, 1913

Типовой вид — *Paladilhia robiciana* Clessin, 1882.

Раковина высоко-коническая или цилиндрическая, с узкой пупочной щелью или без пупка, гладкая с выпуклыми оборотами. Устье овальное, с сомкнутым краем. Крышечка конхиолиновая, малоспиральная. Рахидальный зуб радулы с парой базальных зубчиков, инициальный зуб сросшийся с первым латеральным — "подставкой", маргинальные с мелкими зубчиками по режущему краю (см. рис. 110, Б). Дистальная железа паллиального яйцевода составлена 6 крупными дивертикулами и занимает около половины всей железированной части. Бурса очень крупная, мешковидная, по размерам резервуара равная половине железированной части, семяприемник один на длинном протоке. Расширение ренального яйцевода сравнительно небольшое, веретеновидное. Пенис очень слабо сужается от основания к вершине, а затем резко сужается в длинный узкий вырост, на конце которого открывается семяпровод (рис. 110, В, Г).

Представители рода — обитатели пещерных вод. Для Украины имеется указание (Soos, 1940, цит. по Grosse, 1956) на нахождение одного вида.

Paladilhiosis carpathica L. Soos, 1940 (рис. 110, А)

Soos L., 1940: 140–154, 37.

Раковина мелкая, хрупкая, очень стройная, высоко-башневидная, почти цилиндрическая. Оборотов 6–7, сильно выпуклых, разделенных глубоким, несколько скошенным швом. Последний оборот довольно крупный, занимает 1/2 высоты раковины. Поверхность гладкая, покрыта тончайшими линиями нарастания. Устье овальное, вверху слабо суженное, по всему краю тонкое. Колумеллярный отворот очень тонкий.

Р а з м е р ы (по рисунку). ВР₁ — 3,25; IIIР — 1,27; ВПО — 1,64; ВУ — 1,1; IIIУ — 0,67 мм.

З а м е ч а н и я к д и а г н о с т и к е. От европейского вида *P. husmanni* Boettger

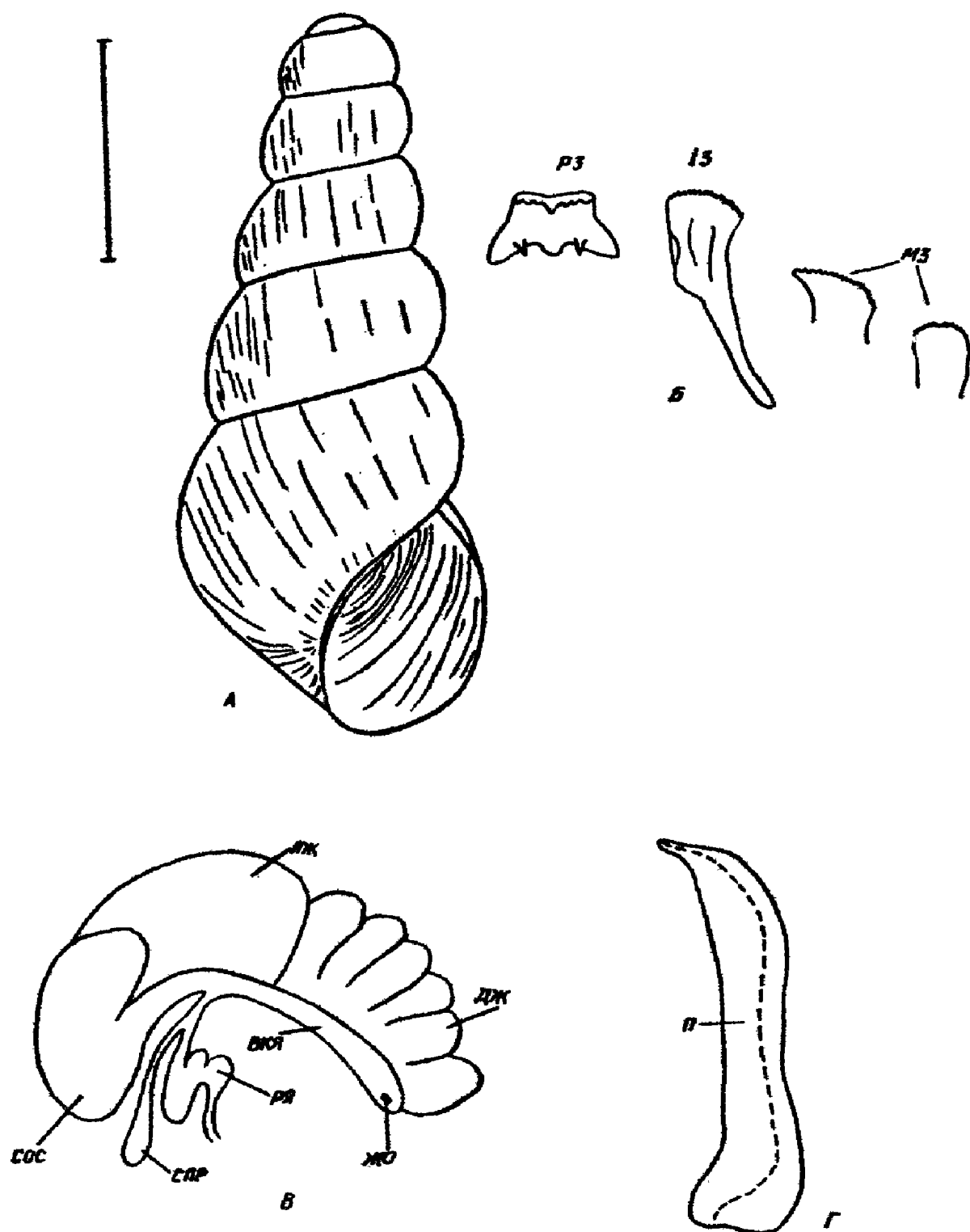


Рис. 110. А — раковина *Paladilhropsis carpathica* (L. Soos) (линейка — 1 мм); Б — половина радулярного ряда зубов *P. robiciana* Clessin; В, Г — схема устройства половой системы самки (В) и дистальная часть копулятивного аппарата самца (Г) *P. robiciana* (А — Rotundos, 1943, цит. по: Grossu, 1956; Б–Г — по Vole, 1970).

отличается более вздутыми оборотами и более глубоким, заметно скошенным швом. От *P. eiseri* (Fuchs) отличается значительно более стройной раковиной и вытянутым ус-
тьем.

Распространение. На территории Украины вид обнаружен (Soos, 1940, цит. по Grossu, 1956) пока только в пещерах Говерлы (Ивано-Франковская обл.).

Экология. Обитает в пещерах и подземных водоемах.

СЕМЕЙСТВО LITHOGLYPHIDAE MÜHLFELDT, 1821

Clessin, 1884: 464 *Paludinidae* (part.); Bakowski, 1892: 192 *Paludinidae* (part.); Geyer, 1927: 163 *Hydrobiidae* (part.); Germain, 1931: 601 *Bythinellidae*; Жадин, 1933: 144; 1952: 221 *Hydrobiidae* (part.); Frömming, 1956: 225 (как *Lithoglyphinae*); Soós, 1956: 29; *Hydrobiinae* (part.); Grossu, 1956: 91 *Hydrobiidae* (part.); Старобогатов, 1970: 36; 1977: 154; Radoman, 1973: 13; 1983: 161; Акрамовский, 1976: 95; Piechocki, 1979: 76.

Типовой род — *Lithoglyphus* Hartmann, 1821.

Раковина башневидная, яйцевидная, кубаревидная, овально-шаровидная или дисковидная, с полностью закрытым или щелевидным пупком, очень твердостенная, гладкая, слабо блестящая. Крышечка конхиолиновая спиральная, с эксцентрическим ядром.

Голова более или менее вытянута в длину, щупальца цилиндрические, на конце заостренные. Рахидальный зуб радулы с большим базальным зубцом.

Животные раздельнополые. Развитие прямое, осуществляется в яйцевых капсулах.

Семейство объединяет около 20 рецентных и 2 ископаемых рода. Оно сформировалось (Старобогатов, 1970) в солоноватых водах Европы и в неогеновое время расселилось по территории Южной Европы, Передней и Средней Азии. В Украине представлено единственным родом, представители которого обитают в пресных и солоноватых (в том числе и подземных) водах.

РОД LITHOGLYPHUS HARTMANN, 1821

Clessin, 1884: 499; 1887: 659; Westerlund, 1886: 84; Bakowski, 1892: 199; Germain, 1931: 656; Жадин, 1926: 103; 1933: 153; 1952: 237; Frömming, 1956: 225; Grossu, 1956: 107; Soós, 1956: 34; Старобогатов, 1970: 36; 1977: 155; Radoman, 1973: 14; 1983: 162; Piechocki, 1979: 83; Алексенко, Левина, Старобогатов, 1990: 9.

Типовой вид — *Paludina naticoides* C. Pfeiffer, 1828.

Раковина яйцевидно-коническая, яйцевидная или почти шаровидная, твердостенная. Поверхность тускло блестящая, неравномерно исчерченная линиями нарастания. Перистракум зеленовато-серый, оливковый или светло-бурый. Шов слабо углубленный. Устье округло-овальное. Парieto-палатальный угол прямой или тупой. Парietальная губа отчетливая. Пупок щелевидный или полностью прикрыт расширением колумеллярного края. Крышечка с 2–3 оборотами спирали.

Рахидальный зуб радулы с крупным и острым центральным зубцом и несколькими мелкими боковыми. По бокам его основания расположены 2 ряда мелких зубчиков. Латеральные и маргинальные зубы длинные, узкие, дуговидно изогнутые, с мелкими зубчиками (рис. 111, В).

Половая система самок (рис. 111, А) с коротким гоноперикардиальным протоком. Имеются белковая и капсульная железы, семяприемник и совокупительная сумка. У видов подрода *Prasinoglyphus* бурса сидит непосредственно на яйцевом, а у *Lithoglyphus* s. str. соединена с ним коротким протоком. Совокупительный орган треугольный или конический (рис. 111, Б).

Простата крупная, почковидная. Кладки обычно содержат по одной яйцевой капсуле. Синкапсулы гелеобразные, плотные, желтоватые.

Ареал рода — реки Азово-Черноморского бассейна (кроме Турции, Закавказья и, возможно, юга Болгарии), дельта Волги, Прибалтика, исключая Скандинавию, Германию и север Франции.

Установлено (Алексенко и др., 1990), что род включает 6 рецентных видов, относящихся к двум подродам (*Prasinoglyphus* и *Lithoglyphus* s. str.), из которых в фауне Украины представлен второй.

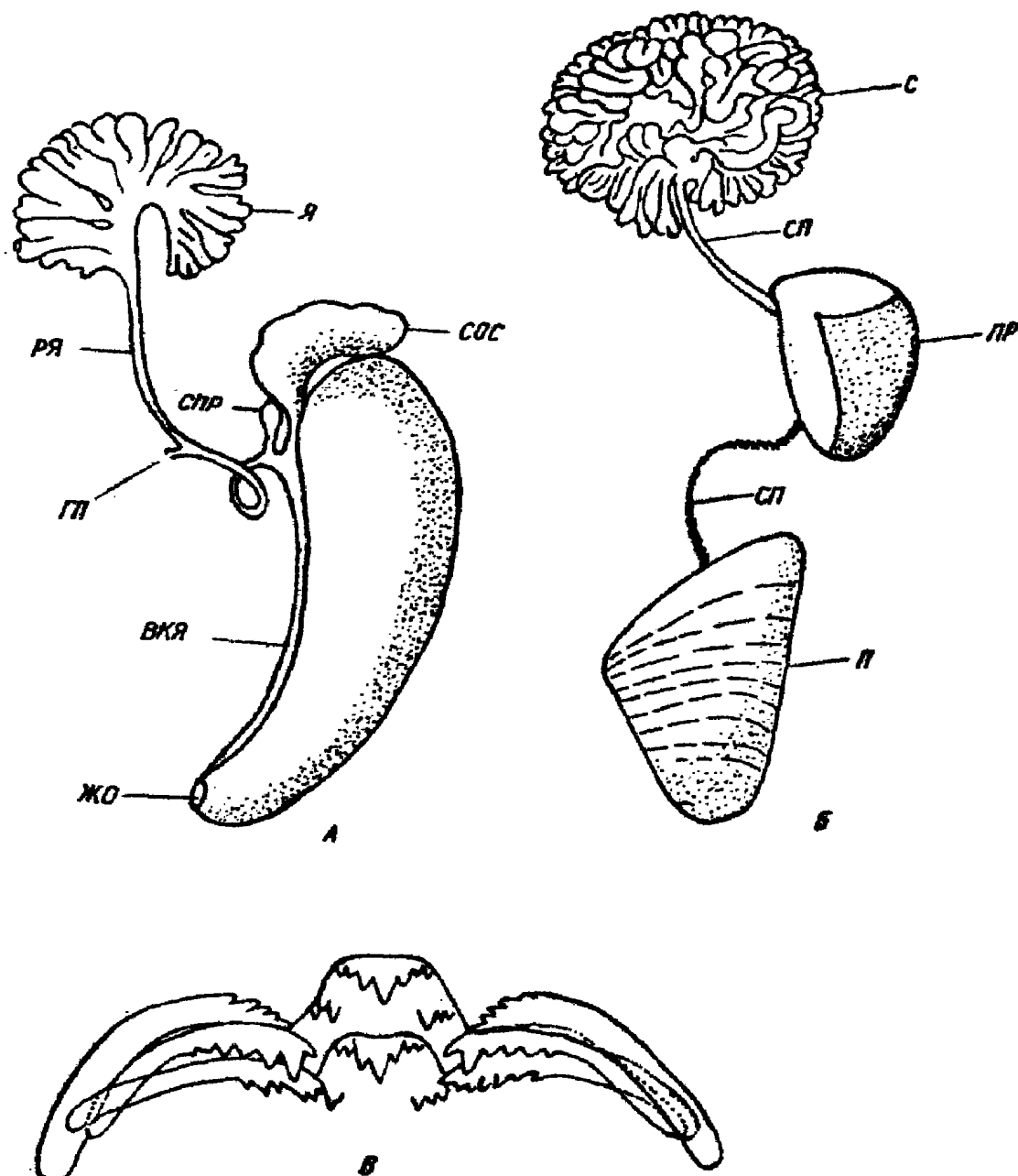


Рис.111. *Lithoglyphus naticoides* (C. Pfeiffer):
А, Б – схема устройства половой системы самки (А) и самца (Б); В – один поперечный ряд зубов радулы

ПОДРОД LITHOGLYPHUS S. STR.

Clessin, 1887: 661; Алексенко, Левина, Старобогатов, 1990: 10.

Раковина почти шаровидная. Отношение ВР/ПР составляет преимущественно 0,96–1,13, лишь у *L. pyramidatus* 1,18–1,24.

Поверхность бесцветная или слабо пигментированная. Шов никогда не бывает очень глубоким. Устье почти полукруглое. Паритетальная губа четко выражена. Колумеллярный край сильно изогнут. Пушок полностью закрыт.

Подрод включает 3 вида. Все они встречаются на территории Украины.

Таблица для определения видов и подвидов подрода *Lithoglyphus* s. str.

- 1 (2). Завиток высокий. Раковина овально-шаровидная. Отношение ВР/ПР не менее 1,1. Верхушечный угол близок к прямому или острый *L. (Lithoglyphus) pyramidatus*

- 2(1). Завиток более низкий. Раковина шаровидная. Отношение ВР/ШР не более 1,1. Верхушечный угол тупой.
- 3(4). Скорость нарастания образующей кривой высокая (определять компараторным методом!). Завиток очень низкий: его высота составляет меньше 1/2 высоты устья, при этом отношение ширины предпоследнего и последнего оборотов (без устья) не более 0,4 *L. (Lithoglyphus) apertus*
- 4(3). Скорость нарастания образующей кривой гораздо меньше.
- 5(4). Отношение ширины предпоследнего и последнего оборотов (без устья) не менее 0,43. Верхушечный угол ненамного больше прямого ($92-95^\circ$). Завиток довольно высокий: его высота превышает 0,4 высоты раковины . . . *L. (Lithoglyphus) naticoides naticoides*
- 6(5). Отношение ширины предпоследнего и последнего оборотов (без устья) составляет 0,39–0,4. Верхушечный угол тупой ($110-120^\circ$). Завиток относительно низкий: его высота колеблется в пределах 0,3–0,4 высоты раковины *L. (Lithoglyphus) naticoides berolinensis*

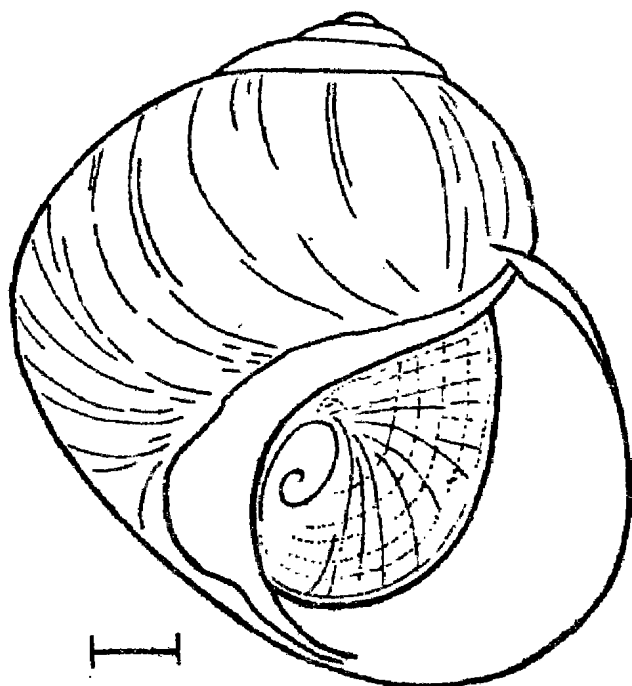


Рис. 112. Раковина *Lithoglyphus naticoides naticoides* (C. Pfeiffer). Линейка – 1 мм

***Lithoglyphus naticoides naticoides*
(C. Pfeiffer, 1828) (рис. 112)**

Jachno, 1870: 92; Hazay, 1881: 38; Clessin, 1884: 500; 1887: 660; Westerlund, 1886: 85; Bakowski, 1892: 200; Жадин, 1926: 103; 1933: 154; 1952: 238; Germain, 1931: 656; Frankenberger, 1954: 361; Frömming, 1956: 225; Grossu, 1956: 107; Soós, 1956: 36; Старобогатов, 1970: 155; Piechocki, 1979: 84; Bole, 1982: 157; Radoman, 1983: 162; Falniowski, 1987: 102; Алексенко, Левина, Старобогатов, 1990: 12.

Раковина шаровидная, крепкая, с сероватым перниостракумом. Поверхность тонко и неравномерно исчерчена, слабо блестящая. Отношение ВР/ШР составляет около 1:1,1. Завиток из 4,5 довольно быстро нарастающих оборотов, его высота составляет 0,25 высоты раковины и не превышает 0,5 высоты устья. Тангент-линия слабо выгнутая или почти прямая. Обороты довольно выпуклые, часто ступенчатые, разделенные неглубоким швом. Последний оборот без устья шире предпоследнего примерно в 2,3 раза, ниже шва он иногда угловато изломанный, высота его составляет около 2/3 высоты раковины. Отворот колумеллярного края широкий, полностью закрывающий пупок. Устье полукруглое или полукругло-лицевидное, его наружный край прямой, острый.

Размеры. ВР – 11,2; ШР – 10 мм.

Описание составлено по экземплярам из Днестра, его притоков (Серет, Збруч, Гнезdechная), Латорицы, Ужа и Днепра (наши сборы), а также по экземплярам коллекции ЗИН РАН из окрестностей Харькова.

Изменчивость. Проявляется в шаге образующей кривой вдоль оси (Алексенко и др., 1990) и в относительной высоте завитка (Falniowski, 1987). Кроме того, варьируют толщина раковины, форма устья, которое бывает более или менее полукруглым, степень блеска поверхности и ее исчерченности линиями нарастания.

Распространение. Впервые для Украины указан Г.Бельке (Belke, 1853). Наиболее широко распространенный моллюск подрода, отсутствует только в горной и предгорной зонах Карпат. Обнаружен в Полесье (Полянский, 1932; А.П.Стадниченко, Ю.А.Стадниченко, 1984), в лесостепной (Krynicky, 1837; Belke, 1853, и др.) и степной (Жадин, 1929; Лубянов, 1954, и др.) зонах.

Акклиматизирован в Крыму (Пузанов, 1960), а в последние десятилетия через Волго-Донской канал он проник в дельту Волги (Пирогов, 1974). Общее распространение – бассейны рек, впадающих с запада и севера в Черное и Азовское моря, дельта Волги.

Таблица 1. Частота встречаемости (%), плотность поселения (экз./м²) и биомасса (г/м²) *Lithoglyphus naticoides naticoides* на различных донных отложениях

Отложения	%	экз./м ²	г/м ²
Каменные	27,8	35	1,25
Галечные и галечные с наилком	11,0	6,5	0,19
Песчано-илистые	27,8	4749,0	31290,34
Глинистые с наилком	16,7	192,7	3,85
Илистые	16,7	76,3	1,70

Таблица 2. Плотность популяции (экз./м²) и биомасса (г/м²) *Lithoglyphus naticoides naticoides*

Водоем, место сбора	экз./м ²	г/м ²
Днестр		
г. Залещики (Т.)	19	0,76
с. Звенячий (Ч.)	26	1,30
с. Атаки (Ч.)	89	1,78
Серет		
пгт Микулинцы (Т.)	2	0,04
г. Чортков (Т.)	20	0,60
Збруч		
пгт Подволочиск (Т.)	1115	23,0
пгт Сатанов (Т.)	57	1,14
Гнезденная		
г. Тереховля (Т.)	2	0,06
Латорица		
г. Мукачево (З.)	40	2,40
Уж		
г. Ужгород	1	0,02
Канал "Уж-Невицкое водохранилище"		
с. Оноковцы (З.)	11	0,33
Горынь		
с. Тучин (Р.)	22237	156420,00
с. Козлин (Р.)	399	7,98
с. Шубково (Р.)	122	2,44
г. Дубровица (Р.)	29	0,58
пгт Степань (Р.)	149	2,98
с. Горыньград (Р.)	133	2,66
Гнидава		
г. Луцк	51	1,53
Днепр		
г. Канев (Чк.)	183	5,48

Примечание. Здесь и в табл. 3, 4 приняты следующие сокращения названий областей: Т. — Тернопольская, З. — Закарпатская, Р. — Ровненская, Ч. — Черновицкая, Чк. — Черкасская, В. — Волынская, Ж. — Житомирская, Льв. — Львовская.

плотным гелеобразным (иногда почти кожистым) синкапсулярным матриксом желтоватого цвета; длина их 0,8 — 1 мм. Как правило, кладки прикрепляются к раковинам моллюсков той же популяции, иногда других видов гастропод или к раковинам двустворок. В мае — июне популяции этого вида пополняются сеголетками. Отмирание старых особей наиболее интенсивно в конце июня и вплоть до сентября. Во 2-, 3-й декадах ноября при температуре воды 4–8 °С моллюски уходят на зимовку в более глубокие (0,6 — 1,0 и даже 1,5 м) участки водоема, где зарываются в толщу мягких донных отложений. Иногда зимовка проходит под камнями.

Моллюск принимает участие в жизненных циклах 10 видов трематод, мариты которых паразитируют у рыб, околотовдных и водоплавающих птиц. Зараженность его в Украине в среднем составляет 22,8 ± 1,4 % (табл. 3).

Встречаемость *Sanguinicola* sp. у этого моллюска составляет 30 % (Полесье — 25, Лесо-

Экология. Умеренно реофильный вид. Обитает в больших и малых реках Днепро-вского каскада, в каналах, плавневых озерах и лиманах. Встречается на водной растительности и различного типа грунтах (табл. 1) на глубинах 0,15–1,3 м.

Обитает при солености 0,6–3 ‰ (оптимально — 1 ‰).

Антропогенное загрязнение рек Украины приводит к резкому сокращению или полному отмиранию популяций этих моллюсков. Данные по биомассе и плотности популяций *L. naticoides naticoides* некоторых водоемов Украины приведены в табл. 2.

По способу питания данный вид — моллюск-собирающий и отчасти фильтратор. Питается диатомовыми и нитчатыми водорослями, в пищевом комке его обнаруживают обломки и целые хитиновые покровы веслоногих, ветвистоусых и ракушковых ракообразных, спиккулы пресноводных губок (Piechowski, 1979; Falniowski, 1987). Интенсивное питание приходится на период с апреля по октябрь — ноябрь в диапазоне температуры воды — 8–10–23 °С, когда моллюск находится вне состояния зимней спячки. С середины — конца апреля половозрелые особи приступают к размножению. Половозрелость наступает на втором году жизни при высоте раковины 5–5,5 мм (Piechowski, 1979). Спаривающиеся особи и свежеснесенные кладки обнаруживались нами до 1-й — 2-й декад июня. Кладки полушаровидные и полуяйцевидные, с

Таблица 3. Зараженность (%) *Lithoglyphus naticoides naticoides* партенитами трематод в реках

Река, место сбора	Экстенсивность инвазии	Количество видов трематод
Полесская лесная зона		
Горынь		
г. Столин (Беларусь)	35,20 ± 4,5	3
с. Козлин (Р.)	22,40 ± 5,93	3
пгт Степань (Р.)	6,38 ± 3,56	1
с. Горыньград (Р.)	7,90 ± 2,86	3
с. Шубково (Р.)	8,00 ± 4,04	2
с. Тучин (Р.)	27,90 ± 4,80	4
Гнидава		
г. Луцк (В.)	40,00 ± 5,60	2
Днепр		
г. Канев (Чк.)	60,60 ± 5,80	2
Серет		
г. Чертков (Т.)	76,00 ± 8,54	2
Збруч		
пгт Подволочиск (Т.)	12,50 ± 11,69	1
Закарпатье		
Латорица		
г. Мукачево (З.)	64,44 ± 7,13	4

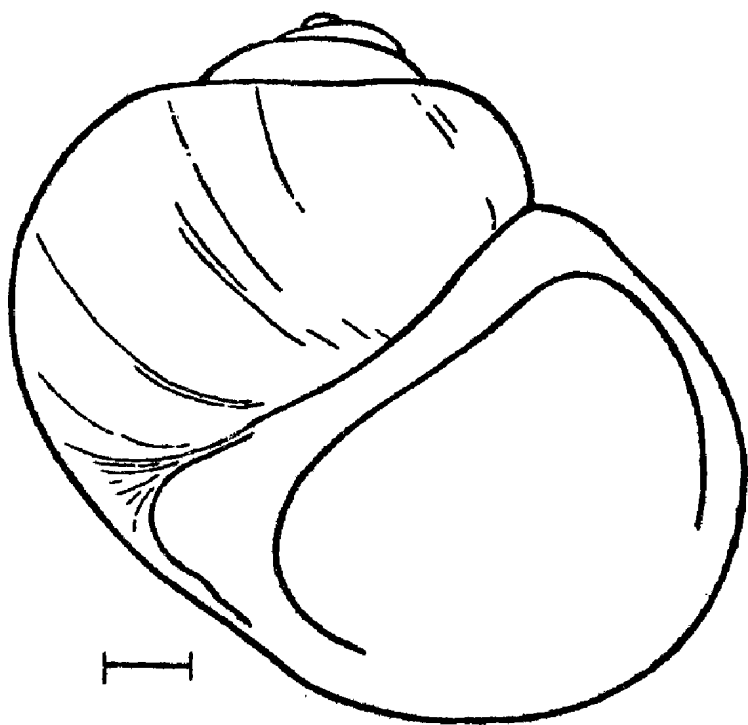


Рис. 113. Раковина *Lithoglyphus naticoides berolinensis* Westerlund. Линейка — 1 мм

степь — 5 %), а *Aporhalus mühlengi* (Jäg.) — 5 %. Экстенсивность инвазии его партенитами сангвиникол варьирует от $6,4 \pm 3,6$ (р. Горынь, пгт Степань Ровенской обл.) до $64,0 \pm 9,6$ % (р. Серет, г. Чортков Тернопольской обл.), а *A. mühlengi* $25,4 \pm 9,6$ % (Днепр, г. Канев Черкасской обл.).

***Lithoglyphus naticoides berolinensis* Westerlund,
1886 (рис. 113)**

— *naticoides* var. *berolinensis* Westerlund, 1886: 85; Алексенко, Левина, Старобогатов, 1990: 13.

Раковина шаровидная, прочная серовато-роговая, тонко и довольно густо исчерченная неправильно расположенными линиями нарастания, слабо блестящая. Отношение ВР/ШР не превышает 1,1 (обычно 1,02 — 1,07). Завиток из 4—5 быстро нарастающих, довольно выпуклых ступенчатых оборотов. Тангент-линия прямая. Верхушечный угол тупой ($110-120^\circ$). Шов относительно глубокий. Последний оборот (без устья) шире предпоследнего в 2,5 раза. Колумеллярный отворот изогнутый, широкий, полностью прикрывающий пупок.

Устье полукруглое с прямым и острым свободным краем. Парieto-палатальный угол тупой ($125-127^\circ$). Крышечка прочная.

Размеры. ВР — до 7,5; ШР — до 7 мм.

Описание сделано по экземпляру, обозначенному как лектотип подвида (Алексенко и др., 1990). Хранится в коллекции ЗИН РАН под № 1 по систематическому каталогу. Используются также экземпляры из Рейна и Западной Двины (хранятся там же).

Изменчивость. Как и у номинативного подвида, проявляется в шаге образующей кривой вдоль оси и в относительной высоте завитка. Лектотип и рейнские экземпляры имеют более низкий завиток (ВЗ/ВР 0,26—0,27), а особи из Западной Двины — более высокий (ВЗ/ВР 0,29—0,36). Варьируют также окраска раковины (чисто серых тонов или с желтизной), ее блеск и степень исчерченности.

Замечания к диагностике. От номинативного подвида отличается меньшим шагом вдоль оси, более низким завитком и более шаровидной формой раковины. Сравнимые подвиды отличаются и значениями верхушечных углов: у *L. berolinensis* — $110-120^\circ$, а у *L. n. naticoides* — $79-100^\circ$.

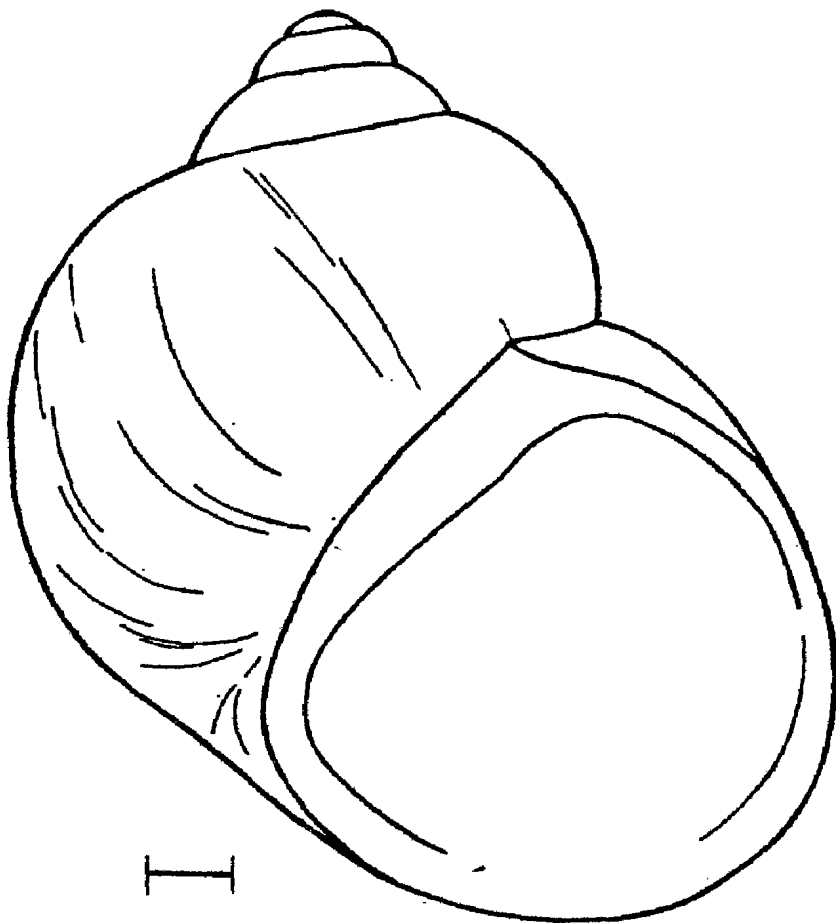


Рис. 114. Раковина *Lithoglyphus pyramidatus* Mollendorff. Линейка — 1 мм

Lithoglyphus pyramidatus Mollendorff, 1873 (рис. 114)

Mollendorff, 1873: 59, fig. 20; Жадин, 1952: 238; — *naticoides fuscus* Vole, 1982: 159 (part.); — *fuscus* Radoman, 1983: 163; Алексенко, Левина, Старобогатов, 1990: 14.

Раковина вытянуто-шаровидная, твердостенная, сероватая или оливково-серая, с грубой неправильной исчерченностью, слабо блестящая. Отношение ВР/ШР в среднем 1,18—1,24. Завиток конический, образованный 4 выпуклыми, быстро нарастающими, ступенчатыми оборотами, разделенными весьма глубоким швом. Тангент-линия прямая. Верхушечный угол острый ($78-88^\circ$). Колумеллярный отворот умеренно широкий, полностью прикрывающий пупок. Устье скошенно-полукруглое или почти полукруглое, с прямым и острым свободным краем. Парieto-палатальный угол тупой ($105-115^\circ$). Крышечка прочная.

Размеры. ВР — до 8,5; ШР — до 7,6 мм. Описание сделано по нашим экземплярам из устья Днепра (г.Голая Пристань Херсонской обл.) и Збруча (пгт Подволочиск Тернопольской обл.), а также по экземплярам из коллекции ЗИН РАН (Днепр, г.Херсон, гидропарк, сбор Я.И.Старобогатова).

Изменчивость. Проявляется в окраске (сероватых или зеленоватых тонов), большей или меньшей грубости исчерченности поверхности раковины и в характере блеска (тусклый или глянцевый).

Замечания к диагностике. От *L. naticoides* хорошо отличается более удлиненной формой завитка (отношение ВЗ/ВУ у *L. pyramidatus* превышает 0,5, а у *L. naticoides* никогда не достигает таких значений). У описываемого вида скорость нарастания образующей кривой самая низкая в подроде, а величина шага кривой вдоль оси колеблется очень незначительно (Алексенко и др., 1990). Кроме того, от описанных выше таксонов литоглифов данный вид отличается острым верхушечным углом.

Распространение. До последнего времени во всех сборах с территории Украины он идентифицируется как *L. fuscus* C. Pfeiffer, 1828. Впервые для этого региона приведен Ю.Семашко (Siemaszko, 1849) из Днепра у Киева. Распространен по всей Украине, за

Распространение. Полагают (Алексенко и др., 1990), что формирование этого подвида связано с проникновением в Прибалтику *L. naticoides* в рiss-вюрмскую эпоху. Здесь и произошло обособление *L. n. bogolinensis*. Первоначально он был приурочен в своем распространении к бассейнам Западной Двины, Немана и Вислы. В дальнейшем этот моллюск широко распространился по Западной Европе (Польша, Германия, север Франции).

В Украине *L. n. bogolinensis* не обнаружен, но возможность его нахождения не исключена на крайнем северо-западе Украинского Полесья в реках бассейна Балтийского моря.

Экология. Умеренно реофильный моллюск, обитающий в реках, их рукавах, каналах и озерах. Роль его в жизненных циклах трематод не выяснена.

исключением Республики Крым (куда, возможно, проникнет по Северо-Крымскому каналу) и горной зоны Карпат (Полищук, 1975; Стадниченко, 1982; Алексенко и др., 1990). Северной границей его распространения, по устному сообщению Я.И. Старобогатова, являются верховья Днестра (Смоленская обл.). За пределами Украины отмечался еще в дельте Волги. Общее распространение — европейское.

Экология. Обитает в реках, их рукавах и старицах, в водохранилищах Днепровского каскада. Умеренно реофильный вид.

***Lithoglyphus apertus* (Kuster, 1852)**
(рис. 115)

— *naticoides* var. *apertus* Hazay, 1881: 38; — *naticoides* var. *apertus* Westerlund, 1886: 85; — *naticoides* var. *aperta* Clessin, 1887: 661; Grossu, 1956: 108; — *naticoides* var. *aperta* Soos, 1956: 36; Алексенко, Левина, Старобогатов, 1990: 12.

Раковина шаровидная, очень твердая, сероватая или серо-оливковая, грубо неравномерно исчерченная, слабо блестящая. Отношение ВР/ШР в среднем 0,97—1,03. Завиток из 5 выпуклых, очень быстро нарастающих, ступенчатых оборотов, разделенных глубоким швом. Высота завитка меньше половины устья. Тангент-линия почти прямая. Верхушечный угол тупой (108—120°). Последний оборот без устья шире предпоследнего в 2,5 раза, ниже шва он нередко угловато изломан. Колумеллярный отворот широкий, полностью закрывающий пупок. Верхняя часть изогнутого колумеллярного края прикрыта губой. Устье вытянуто-полукруглое, скошенное, с прямым и острым свободным краем. Parieto-палатальный угол тупой (более 120°). Крышечка прочная.

Размеры. ВР — до 12; ШР — до 11,6 мм.

Описание сделано по экземплярам из Килийского рукава Дуная (г. Вилково Одесской обл.), Днестровского лимана и устья Днестра (коллекция ЗИН РАН).

Изменчивость. Варьируют шаг образующей кривой вдоль оси, окраска (от серой до зеленоватой), характер исчерченности и выраженности блеска поверхности раковины. Кроме того, в различных участках ареала разнятся максимальные размеры раковин. Так, в средней части Дуная высота раковины этого вида достигает 12 мм, в то время как в низовьях Дуная, Днестра, Днепра и Южного Буга она значительно меньше (Алексенко и др., 1990).

Замечания к диагностике. От *L. naticoides* хорошо отличается большей шириной последнего оборота по отношению к предпоследнему. От *L. rugamidatus* четко ограничивается меньшей высотой завитка и более быстрым нарастанием оборотов. От обоих видов отличается наибольшим верхушечным углом.

Распространение. Ареал охватывает среднее и нижнее течение Дуная, низовья Днестра, Днепра и Южного Буга. Для Украины впервые указан К.О. Милашевичем (1908) из Цареградского гирла Дуная.

Экология. Обитает в крупных реках, их рукавах, а также в Днестровском лимане. Отмечен в оз. Сасык после опреснения его дунайскими водами (Алексенко и др., 1990). Умеренно реофильный вид. В Украине самые плотные поселения образует в дельте Дуная и устьевых участках других рек (Алексенко и др., 1990).

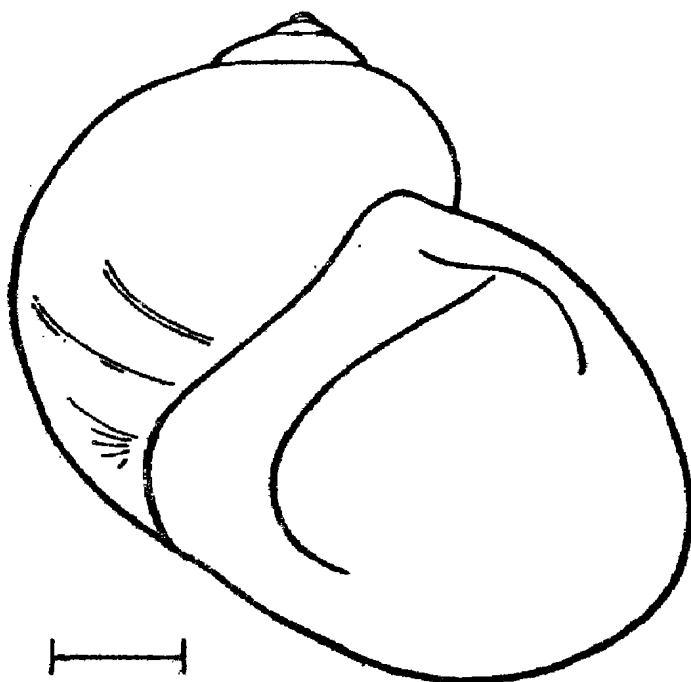


Рис. 115. Раковина *Lithoglyphus apertus* (Kuster).
Линейка — 1 мм

НАДСЕМЕЙСТВО VITHYNIOIDEA GRAY, 1857

Группа объединяет формы, имеющие лентовидную простату и дополнительные железы в половом аппарате самцов.

В Украине обитают представители двух семейств.

Таблица для определения семейств *Bithynioidea*

- | | | |
|--------|--|-------------|
| 1 (2). | Раковина средних размеров, коническая, овально-коническая или яйцевидная. Крышечка обызвествленная | Bithyniidae |
| 2 (1). | Раковина мелкая, удлинённо-овальная или бочонковидная, почти цилиндрическая или цилиндрическая. Крышечка необызвествленная | Amnicolidae |

СЕМЕЙСТВО BITHYNIDA GRAY, 1857

Peristomiens Moquin – Tandon, 1855: 513 (part.); *Bithyniinae* Clessin, 1884: 469; 1887: 622; *Bithyniinae* Bakowski, 1892: 192; *Bithynellidae* Locard, 1893: 71 (part.); *Hydrobiidae* Geyer, 1927: 163 (part.); *Bithynellidae* Germain, 1931: 601; *Hydrobiidae* Жадин, 1952: 221 (part.); *Bithyniinae* Grossu, 1956: 109; Старобогатов, 1970: 26; 1977: 159; Акрамовский, 1976: 93; Piechocki, 1979: 86.

Раковина коническая, яйцевидная, башневидная, бочонковидная или кубаревидная, более или менее твердостенная, с открытым или, реже, с закрытым пупком. Поверхность гладкая или со спиральной скульптурой, блестящая, глянцевая или матовая. Устье округлое, овальное или яйцевидное. Крышечка обызвествленная. У некоторых представителей семейства (подрод *Boeoeolona*) отчетливо выражен половой диморфизм, проявляющийся в том, что самцы имеют более стройную раковину, чем самки.

Щупальца нитевидные, у их оснований расположены глаза. Передняя часть головы вытянута в короткое рыльце. Нога короткая, спереди широкая, сзади суженная. Центральный зуб радулы трапециевидный (рис. 116, Б), с зазубренным режущим краем и крупным средним зубцом. Раздельнополые животные. Откладывают одиночные яйцевые капсулы, которые, полимеризуясь, образуют ложные синкапсулы (Круглов, 1990).

Богатое видами семейство, известное с карбона или с юры. Распространено в Евразии, Африке и Австралии (Старобогатов, 1970). В Украине эта группа представлена 5 родами, все они принадлежат к подсемейству *Bithyniinae* Gray, 1857.

ПОДСЕМЕЙСТВО BITHYNIINAE GRAY, 1857

Clessin, 1884: 469; 1887: 622; Germain, 1931: 36; Жадин, 1933: 155; 1952: 245; Soos, 1956: 36; Старобогатов, 1970: 26; Старобогатов, Ситникова, 1983: 21; Старобогатов, Затравкин, 1987: 151.

Раковина яйцевидно-коническая, коническая или овально-коническая, преимущественно гладкая, без спиральной скульптуры и без признаков полового диморфизма. Гермафродиты со сменой пола или раздельнополые организмы (точнее, те, у которых смена пола не установлена, — устное сообщение Г.В.Березкиной и Я.И.Старобогатова)

Таблица для определения родов *Bithyniinae*¹

- | | | |
|--------|--|------------------|
| 1 (4). | Крышечка с отчетливым тупым углом вверх и крупным спиральным ядром. | |
| 2 (3). | Обороты завитка умеренно выпуклые. Пупок щелевидный, узкий. Спираль ядра крышечки образует один полный оборот | Digutskium |
| 3 (2). | Обороты завитка сильно выпуклые, но не ступенчатые. Пупок щелевидный, широкий. Спираль ядра крышечки образует 0,85 оборота | Paraelona |
| 4 (1). | Крышечка без угла вверх и с очень маленьким спиральным ядром. | |
| 5 (6). | Парието-палатальный угол устья неясный, закругленный | Codiella |
| 6 (5). | Парието-палатальный угол устья отчетливо выражен. | |
| 7 (8). | Обороты завитка уплощенные или слабо выпуклые, разделенные неглубоким швом. Пупок полностью закрытый | Bithynia s. str. |
| 8 (7). | Обороты завитка сильно выпуклые, ступенчатые, разделенные очень глубоким швом. Пупок открытый, щелевидный | Opistorchophorus |

¹ При составлении этой таблицы использованы критерии, разработанные Г.В.Березкиной и Я.И.Старобогатовым.

РОД BITHYNIA LEACH IN ABEL, 1818

Moguin-Tandon, 1855: 513; *Bithynia* Clessin, 1884: 470; 1887: 622; Westerlund, 1886: 13; Bakowski, 1892: 195; Locard, 1893: 71; Жадин, 1952: 246; Ellis, 1926: 82; Geyer, 1927: 164; Germain, 1931: 603; Grossu, 1956: 109; Старобогатов, 1970: 26; 1977: 159; Акрамовский, 1976: 94; Piechocki, 1979: 86.

Типовой вид — *Helix tentaculata* Linne, 1758.

Раковина яйцевидно-коническая, коническая, овально-коническая или кубаревидная, крепкая, гладкая или слабо исчерченная линиями нарастания. Высота завитка, как правило, превышает высоту устья. Ядро крышечки маленькое, спиральное, занимает центральное положение. Пупок закрытый. Центральный зуб радулы с крупным срединным зубцом и 6–10 более мелкими зубчиками по бокам режущего края. Латеральные зубы дугообразные, с многочисленными мелкими зубчиками (рис. 116, Б).

Половая система самцов с плоской лентовидной простатой. На совокупительном органе имеется длинный и толстый цилиндрический отросток (рис. 116, Д), внутри которого проходит проток дополнительной железы, лежащей под кожей у основания совокупительного органа.

Кладки шнуровидные, с тесно лежащими яйцевыми капсулами (2–7 десятков), расположенными в 2–3 ряда.

Род известен с юры. Представители рода группируются в 3 подрода, 2 из них отмечены в фауне Украины.

Таблица для определения подродов *Bithynia*

- | | | |
|--------|---|------------------|
| 1 (2). | Тангент-линия раковины прямая | Bithynia s. str. |
| 2 (1). | Тангент-линия раковины выгнутая | Milletelona |

ПОДРОД BITHYNIA S. STR.

Старобогатов, 1970: 26.

Раковина коническая, кубаревидная, или яйцевидно-коническая. Обороты более или менее уплощенные. Шов неглубокий. Верхушка довольно острая.

Распространение европейско-западносибирское. В Украине обитают 3 вида подрода.

Таблица для определения видов подрода *Bithynia* s. str.

- | | | |
|--------|---|---|
| 1 (2). | Раковина очень стройная. Высота завитка составляет не менее 0,56 высоты раковины и превышает высоту устья не менее чем в 1,4 раза | B. (<i>Bithynia</i>) <i>producta</i> |
| 2 (1). | Раковина менее стройная. Высота завитка равна или чуть более 0,5 высоты раковины и превышает высоту устья не более чем в 1,3 раза | |
| 3 (4). | Высота устья, как и высота завитка, составляет 0,5 высоты раковины | B. (<i>Bithynia</i>) <i>curta</i> |
| 4 (3). | Высота устья менее 0,5 высоты раковины, а высота завитка превышает 0,5 высоты раковины | B. (<i>Bithynia</i>) <i>tentaculata</i> |

Bithynia (*Bithynia*) *tentaculata* (Linne, 1758) (рис. 116, А)

Linnaeus, 1758: 774 (*Helix*); — *jaculata* O.F.Müller, 1774: 185 (*Nerita*); Moguin-Tandon, 1855: 528; Hazay, 1881: 38; Clessin, 1884: 470; 1887: 623; Westerlund, 1886: 15; Bakowski, 1892: 196; Locard, 1893: 71; Жадин, 1952: 246; Ellis, 1926: 82; Geyer, 1927: 164; Germain, 1931: 604; Grossu, 1956: 110; Старобогатов, 1977: 159; Piechocki, 1979: 87.

Раковина яйцевидно-коническая, крепкая, полупрозрачная, светло-роговая или коричнево-роговая. Поверхность слабо блестящая, неравномерно исчерченная, с грубыми ли-

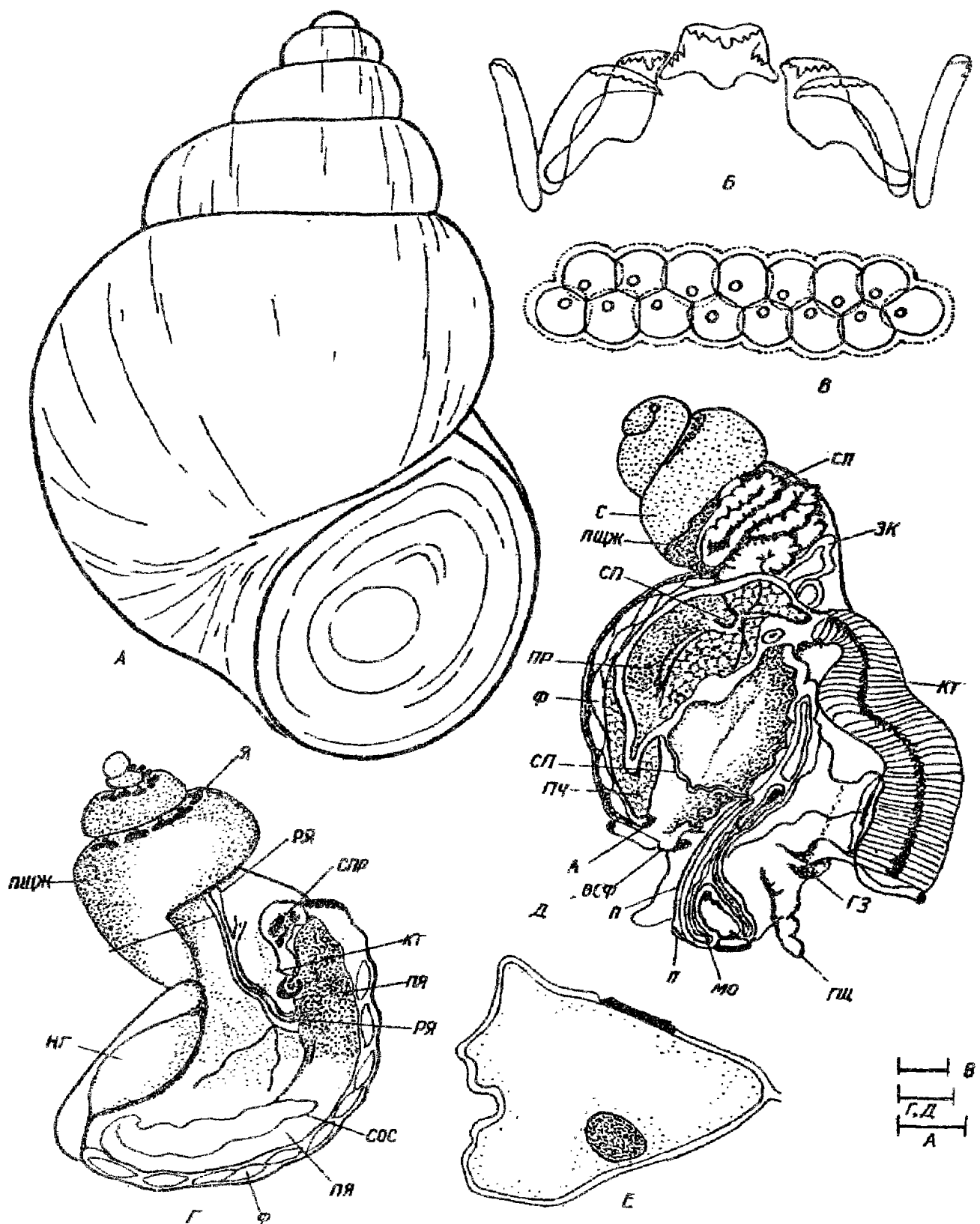


Рис. 116. *Bithynia tentaculata* (L.):

А — раковина; Б — радула; В — кладка; Г, Д — внутреннее строение самки (Г) и самца (Д); Е — яйцевая капсула (Г и Д — по Fretter, Graham, 1963 с изменениями) Линейки — 1 мм

ниями приостановки роста. Оборотов 5–6, уплощенных, медленно возрастающих, разделенных неглубоким, слабо скошенным швом. Высота завитка составляет чуть больше $1/2$ высоты раковины и превышает высоту устья в 1,1–1,3 раза. Тангент-линия прямая. Верхушечный угол почти прямой. Последний оборот крупный, занимает более 0,5 высоты раковины, но относительно неширокий — 0,8 его высоты, слабо вздутый. Устье овально-яйцевидное, вверху угловатое, его высота составляет около 0,4 высоты раковины. Парieto-палатальный угол тупой. Крышечка с острыми краями, концентрическая, с небольшим центральным ядром. Пупок закрытый.

Размеры. ВР — 12–14; ШР — 7–8,5.

Описание сделано по нашим экземплярам из р. Гуйвы (с. Малая Пятигорка Житомирской обл.), оз. Черного (г. Шацк Вольнской обл.), Западного Буга (г. Каменка-Бугская Львовской обл.), р. Случь (пгт Березно Ровенской обл.).

Изменчивость. Проявляется в окраске раковины, степени блеска ее поверхности и относительной вздутости последнего оборота. Слабо варьирует отношение ВР/ШР.

Распространение. Наиболее широко распространенный в Украине вид подрода. Отмечен во всех природно-географических зонах региона за исключением горной части Карпат и, вероятно, Республики Крым, где он однажды был указан (Krynicky, 1837), но с тех пор не отмечался. Общее распространение — европейско-западносибирское.

Экология. Обитает на мелководье в проточных и непересыхающих стоячих водоемах, лиманах. Выносит осолонение воды до 17 ‰. Встречается на дне и на растительности (предпочтительно высшей). Обитает на разнообразных грунтах — от торфяного ила до каменистых перекатов Днестра (Ярошенко, 1957).

Наиболее обычен при скорости течения до 0,2 м/с. Умеренно оксифильный вид, однако при сильном дефиците кислорода встречается единичными экземплярами. Данный вид не способен к повышению уровня потребления кислорода при понижении его концентрации в воде (Berg, Oskelmann, 1959). Плохо выдерживает и тепловое загрязнение среды (Владимиров, 1983). Плотность популяций данного вида в разных водоемах Украины, по нашим данным, колеблется от 1 до 400 экз./м² (биомасса от 0,2 до 5,53 г/м²).

Моллюск — собиратель и отчасти фильтратор, потребляющий диатомовые водоросли и мелкий растительный детрит (Lilly, 1953, и др.). Из состояния зимней спячки моллюск выходит в конце марта — начале апреля, мигрируя при этом с глубины 1,0—1,5 м в прибрежное мелководье. При температуре воды 10 °С приступает к размножению. Кладки имеют вид длинного тяжа с тесно лежащими яйцевыми капсулами (рис. 116, В). Длина кладок, по нашим материалам, — 19,80 ± 1,99, ширина — 3,10 ± 0,12 мм; количество яйцевых капсул — 16 — 62, по А. Пехоцкому (Piechowski, 1979), — 6 — 98. Кладки прикрепляются к нижней стороне листовых пластинок высших водных растений, к стеблям, камням. Эмбриональное развитие, по нашим наблюдениям в лабораторных условиях, при температуре 16 °С завершается за 16 сут. В начале мая появляется множество выпшедших из кладок моллюсков. До начала июля соотношение особей прошлогодней генерации и сеголеток составляет около 3 : 1, в дальнейшем происходит быстрое отмирание старых особей и в попу-

Таблица 4. Зараженность (%) *Bithynia tentaculata* паренитами трематод в водоемах различных природно-географических зон Украины

Водоем, место сбора	Экстенсивность инвазии	Количество видов трематод
<i>Полесская лесная зона</i>		
оз. Черное		
пгт Шацк (В.)	11,1	1
Припять		
с. Самойловка (В.)	4,6	1
Затон	37,0 ± 9,3	3
Припять		
пгт Ратно (В.)	18,1 ± 11,5	1
р. Иква		
г. Дубно (Р.)	36,0 ± 9,6	2
р. Горынь		
г. Дубовица (Р.)	1,96	1
р. Турия		
г. Ковель (В.)	21,9 ± 3,4	4
р. Случь		
пгт Березно (Р.)	49,8 ± 5,8	4
<i>Лесостепь</i>		
Западный Буг		
г. Сокаль (Льв.)	35,7 ± 9,0	6
г. Буск (Льв.)	14,3 ± 13,20	1
г. Каменка-Бугская	8,3 ± 5,9	1
р. Рата		
г. Великие Мосты	21,1 ± 4,8	4
р. Солокия		
г. Червоноград (Льв.)	22,5 ± 6,8	2
р. Верещица		
с. Ивана Франко (Льв.)	12,5 ± 11,68	1
с. Страдч (Льв.)	42,8 ± 13,2	4
р. Стрыпа		
г. Зборов (Т.)	100	2
<i>Прикарпатье</i>		
Днестр		
г. Залещики (Т.)	1,5	1
с. Звениччи (Ч.)	16,9 ± 6,2	1

Примечание. Наблюдается возрастная динамика инвазии: зараженность моллюсков с высотой раковины 4—6 мм составляет (р. Солокия, г. Червоноград Львовской обл.) 3,5 ± 2,1, а с высотой 10—12 мм — 39,5 ± 5,5 % (Стадниченко, 1974).

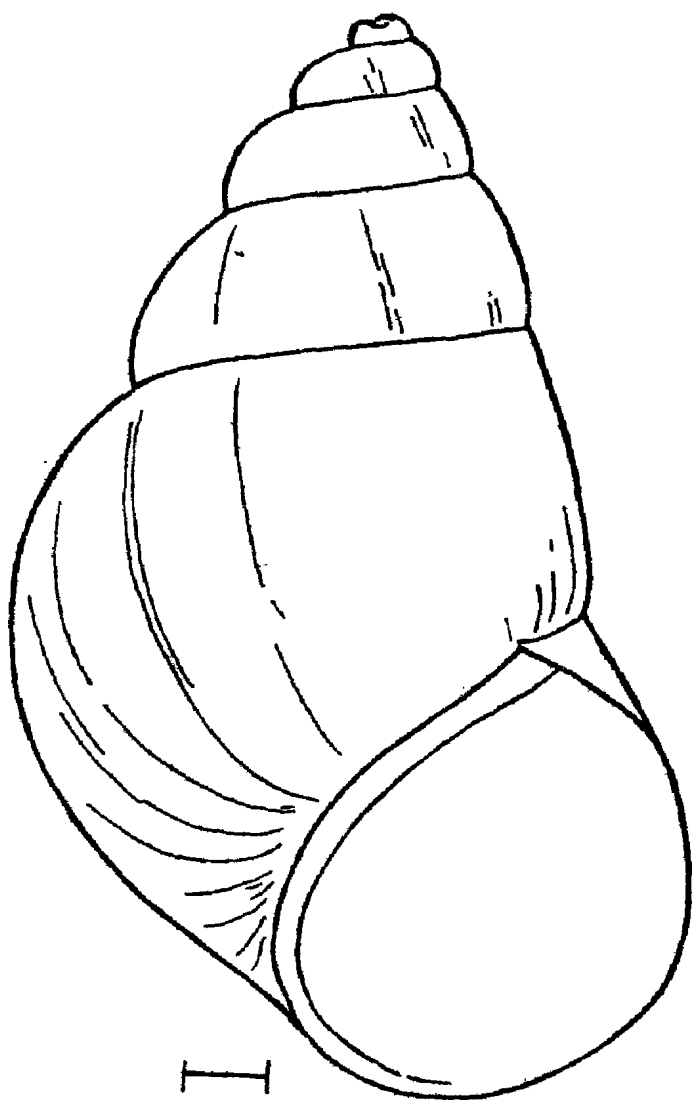


Рис. 117. Раковина *Bithynia producta* Moquin-Tandon. Линейка — 1 мм

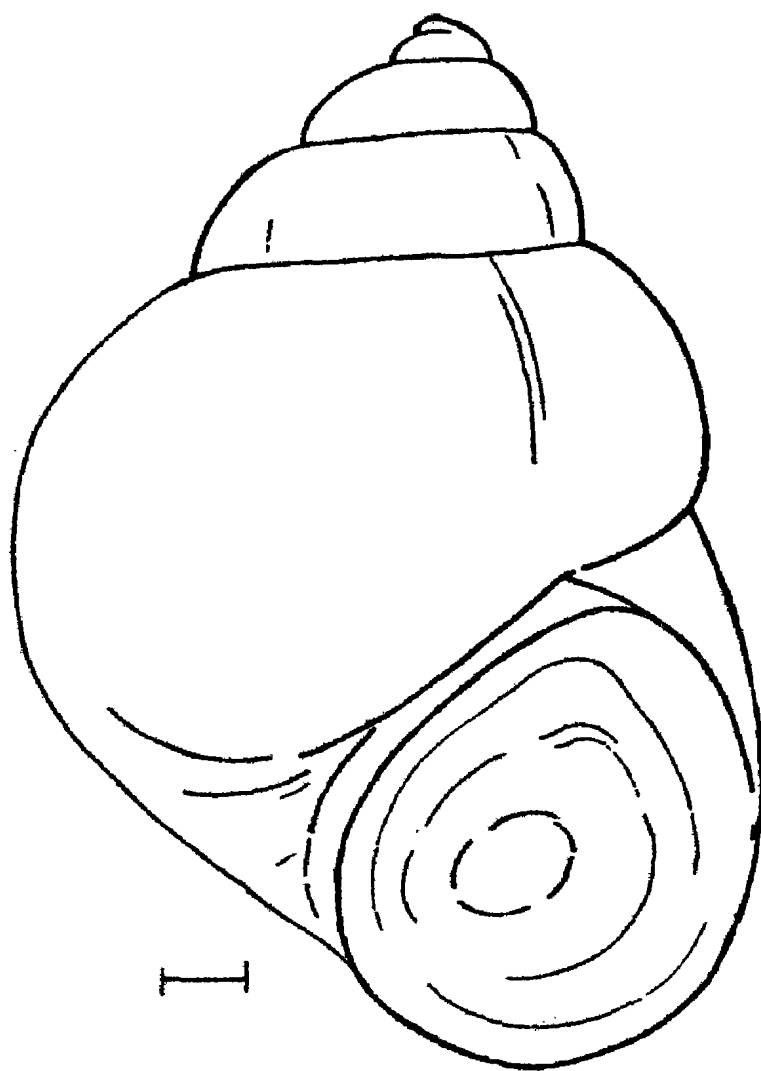


Рис. 118. Раковина *Bithynia curta* Moquin-Tandon. Линейка — 1 мм

ляции доминируют сеголетки, отрожденные в мае — июне. Суточный прирост сеголеток составляет 1–7,1 %, быстрее всего рост происходит в 1-й месяц жизни моллюсков.

С конца июля — начала августа ставшие половозрелыми сеголетки приступают к размножению, тогда как старые особи продолжают выпадать из состава популяции. К началу октября выметывание кладок прекращается и в конце октября или в начале ноября (в зависимости от температурных условий года) моллюски мигрируют на глубину, где и зимуют, зарывшись в донные отложения.

Продолжительность жизни *B. tentaculata* в Западной и Средней Европе — около двух лет (Lilly, 1953, и др.).

В Украине моллюск участвует в жизненных циклах свыше 20 видов трематод, марты которых паразитируют в основном в рыбах и околотовдных птицах. Экстенсивность инвазии моллюсков трематодами довольно высока (табл. 4).

***Bithynia (Bithynia) producta* Moquin — Tandon,
1855 (рис. 117)**

— *tentaculata producta* Moquin — Tandon, 1855: 528; — *tentaculata* var. *producta* Clessin, 1884: 471; — *tentaculata* var. *producta* Westerlund, 1886: 14; Locard, 1893: 72; — *tentaculata* f. *producta* Geyer, 1927: 164; — *tentaculata* var. *producta* Germain, 1931: 605; — *tentaculata* var. *producta* Жадин, 1952: 246; — *tentaculata* f. *producta* Grossu, 1956: 111; — *tentaculata* f. *producta* Piechocki, 1979: 87.

Раковина коническая, светло-роговая, или коричневатая, крепкая, полупрозрачная, слабо блестящая, с тонко и неравномерно исчерченной поверхностью. Оборотов 5–6 (иногда до 7), уплощенных, довольно быстро нарастающих, разделенных неглубоким, слабо

скошенным швом. Высота завитка составляет 0,6 высоты раковины и превышает высоту устья в 1,4 раза. Тангент-линия прямая. Верхушечный угол около 70° . Последний оборот крупный, занимает около 0,6 высоты раковины. Устье яйцевидное, вверху угловатое, его высота составляет 0,4 высоты раковины. Парieto-палатальный угол тупой. Пупок закрытый.

Размеры. ВР — 15–18; ШР — 8–9 мм.

Описание сделано по нашим экземплярам из оз. Черного (Волинская обл.), р. Горынь (г. Дубровица Ровенской обл.) и р. Жерев (Народичский р-н Житомирской обл.). Использованы также материалы из р. Птичь (Беларусь) — коллекция ЗИН РАН.

Изменчивость. Касается в основном окраски, характера и степени исчерченности раковины. Слабо варьирует верхушечный и парieto-палатальный углы, а также отношения ВЗ/ВР и ВУ/ВР.

Замечания к диагностике. От *B. tentaculata* отличается более стройной раковинной, меньшим верхушечным углом, менее расширенным последним оборотом и более выпуклыми оборотами завитка.

Распространение. В Украине известен из Полесья (наши данные), Лесостепи и Степной зоны (Полицук, 1975). Общее распространение — европейско-западносибирское.

Экология. Встречается совместно с предыдущим видом единичными экземплярами.

***Bithynia (Bithynia) curta* Moquin-Tondon,
1855 (рис. 118)**

— *tentaculata curta* Moquin-Tondon, 1855: 528; Westerlund, 1886: 15.

Раковина яйцевидно-коническая, светло-роговая или коричневатая, довольно твердостенная, полупрозрачная, со слабо блестящей, тонко неравномерно спирально исчерченной поверхностью. Оборотов 4–5, уплощенных, медленно нарастающих, разделенных умеренно глубоким, слабо скошенным швом. Высота завитка составляет $1/2$ высоты раковины и превышает высоту устья в 1,1 раза. Тангент-линия прямая. Верхушечный угол около 80° . Последний оборот крупный, занимает 0,8 высоты раковины. Устье округлое, вверху слабо угловатое, его высота составляет около 0,5 высоты раковины. Парieto-палатальный угол тупой ($115 - 120^\circ$).

Размеры. ВР — 11,4; ШР — 7,3 мм.

Описание сделано по экземпляру из коллекции ЗИН РАН.

Замечания к диагностике. От других видов подрода отличается наименьшими значениями основного индекса раковины (ВР/ШР) — около 1,5. От *B. tentaculata*, кроме того, отличается более низким завитком, более округлым и более крупным устьем и более вздутыми оборотами.

Распространение. Европейско-западносибирский вид. В Украине пока не отмечен, но нахождение его здесь вполне возможно.

Экология. Встречается совместно с другими видами подрода.

ПОДРОД MILLETELONA BERIOZKINA ET STAROBOGATOV SUBGEN. NOV.

Типовой вид — *Paludina decipiens* MШet, 1843.

Раковина яйцевидно-коническая, с выгнутой тангент-линией.¹

***Bithynia (Milletelona) decipiens* Millet,
1843 (рис. 119)**

Locard, 1893: 72; 1894: 83.

Раковина яйцевидно-коническая, серовато-роговая, твердостенная, полупрозрачная, со слабо блестящей, тонкой неравномерно исчерченной поверхностью, местами с грубыми ли-

¹ Диагноз подрода составлен Г.В.Березкиной и Я.И.Старобогатовым.

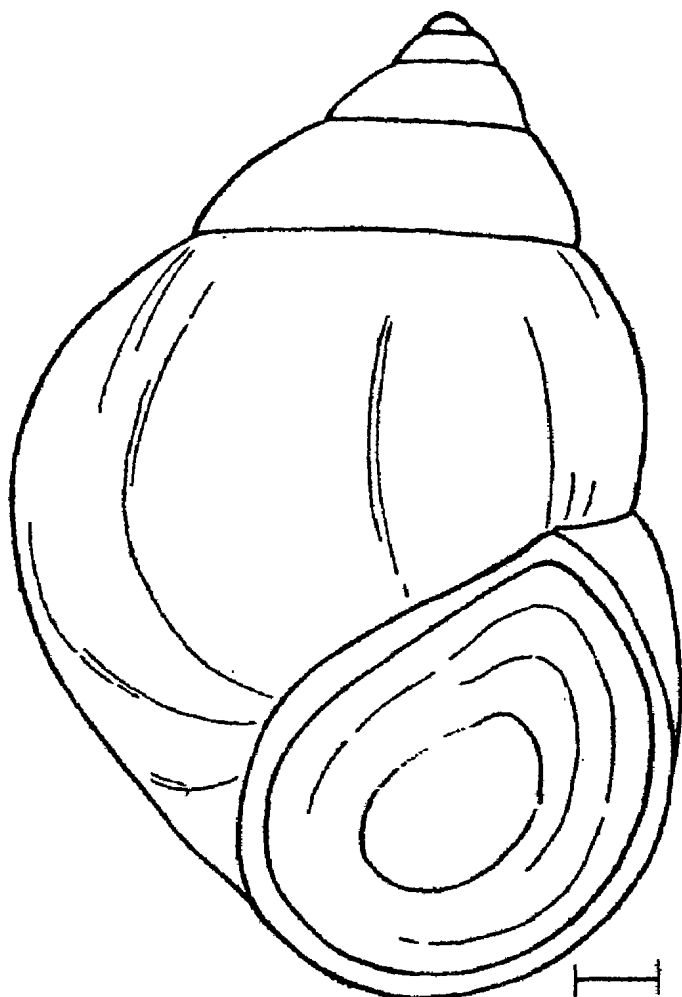


Рис. 119. Раковина *Bithynia decipiens* Millet. Линейка — 1 мм

ниями приостановки роста. Завиток из 4–5 слабо выпуклых, медленно нарастающих оборотов, разделенных неглубоким швом. Высота завитка составляет около половины высоты раковины и превышает высоту устья в 1,1 раза. Тангент-линия слабо выгнутая. Верхушечный угол около 82° . Высота последнего оборота составляет 0,8 высоты раковины. Устье округло-яйцевидное, его высота несколько менее $1/2$ высоты раковины. Parieto-палатальный угол тупой — $102 - 107^\circ$.

Размеры. ВР — 7–10; МР — 4–6 мм.

Описание сделано по нашим экземплярам из р. Мыка (Радомышль Житомирской обл.), а также по экземплярам из Грузии (ботсад, Тбилиси), собранным Л.Ткаченко (определение Я.И.Старобогатова).

Распространение. Впервые отмечается для фауны Украины. Общее распространение такое же, как у *B. tentaculata*.

Экология. Обнаружен в зарослевом биотопе р. Мыка на растительности и на песчано-илистых отложениях дна на глубине 0,3–0,6 м. Плотность поселения — 1,5 экз./м².

РОД DIGYRCIDUM LOCARD, 1882¹

Locard, 1882: 224.

Типовой вид — *Bithynia bourguignati* Paladilhe, 1869: 225 (syn.: *Digyrckidum bourguignati* (Paladilhe) Locard, 1893: 75).

Раковина яйцевидно-коническая, средних для семейства размеров (при 5–6 оборотах 10–15 мм), с умеренно выпуклыми оборотами, разделенными довольно глубоким швом. Тангент-линия всей раковины слегка выгнутая, тангент-линия завитка прямая. Пупок в виде узкой щели. Устье с тупым парието-палатальным углом и несколько утолщенными парietальным и колумеллярным краями. Крышечка с хорошо выраженным тупым углом вверху и очень крупным спиральным ядром. Спираль его образует один полный оборот, и ее максимальный диаметр составляет 1,3 мм; размер эмбриональной крышечки около 1,4 мм.

Распространение. Европейское. В Украине представлен 1 видом.

Digyrckidum bourguignati (Paladilhe, 1869) (рис. 120)

— *bourguignati* Palad., 1869: 225, pl. 19, fig. 1–3 (*Bithynia*); — *potamica* Locard, 1893: 73 (*Bithynia*).

Раковина буровато-желтая, яйцевидно-коническая, с крупным последним оборотом, составляющим чуть меньше 0,75 ее высоты. Обороты предшествующие последнему, обра-

¹ Диагноз рода составлен Г.В.Березкиной и Я.И.Старобогатовым.

зуют правильно коническую часть завитка. Устье овальное, с несколько утолщенным парietальным и колумеллярным краями. Палатальный и базальный его края практически не утолщены. Крышечка со спрямленным парietальным краем, ясно выраженным тупым углом и крупным спиральным ядром. Линии нарастания на концентрической части крышечки резкие.

Размеры. ВР — 12; ШР — 7,3 мм.

Описание сделано Г.В.Березкиной и Я.И.Старобогатовым по материалам из р. Красной (с. Триполье Киевской обл.), хранящимся в ЗИН РАН.

Замечания к диагностике (по Г.В.Березкиной и Я.И.Старобогатову). Этот вид был описан по единственному экземпляру с юго-востока Франции (Перпиньян). В дальнейшем он не отмечался, поскольку на особенности крышечки никто не обращал внимания, а в целом раковина похожа на *Bithynia tentaculata sensu lato*. Спираль на крышечке иногда бывает приподнята в виде тонкого спирального гребешка — в этом случае она хорошо заметна, однако если она не приподнята, то ее можно не заметить.

Экземпляры, обнаруженные нами в р. Мыка (пгт Радомышль Житомирской обл.), отличаются серовато-роговой окраской раковины.

Распространение. В Украине отмечен пока только в бассейне Среднего Днепра. Общее распространение — европейское.

Экология. Прибрежно-фитофильный вид; встречается на водной растительности и на иловатых донных отложениях.

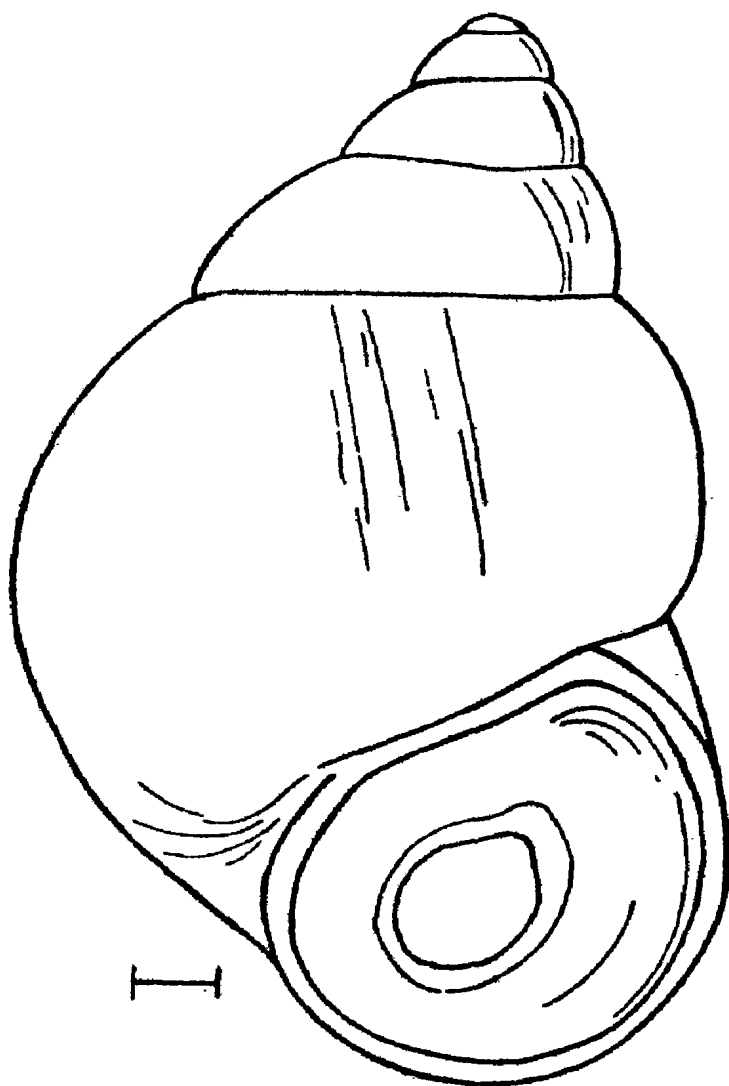


Рис. 120. Раковина *Digyscidum bourguignati* (Paldilhe). Линейка — 1 мм

РОД CODIELLA MONTEROSATO IN LOCARD, 1894

Старобогатов, Затравкин, 1987: 151.

Типовой вид — *Turbo leachi* Sheppard, 1823.

Раковина овально-коническая или башневидная, довольно тонкостенная, прозрачная или полупрозрачная. Поверхность гладкая, тонко исчерченная, светло-роговая или серо-коричневая. Завиток острый. Обороты сильно вздутые, но не ступенчатые. Шов глубокий. Высота завитка больше высоты устья. Устье почти круглое. Крышечка сверху не угловатая, с очень маленьким, спиральным ядром. Пупок в виде узкой щели.

Род объединяет 2 рецентных вида. Оба они отмечены в фауне Украины. Распространение — европейское.

Таблица для определения видов рода *Codiella*

- | | | |
|-------|---|-------------------|
| 1(2). | При 4–5 оборотах высота раковины не превышает 4,5 мм. Устье овальное. Высота завитка меньше или равна ширине последнего оборота без устья | <i>C. celtica</i> |
| 2(1). | При 4–5 оборотах высота раковины не менее 4,5 мм. Устье округлое. Высота завитка больше ширины последнего оборота без устья | <i>C. leachi</i> |

Codiella leachi (Sheppard,
1823) (рис. 121)

Moquin-Tandon, 1855: 527 (*Bithynia*);
Westerlund, 1886: 17 (*Bithynia*); Ger-
main, 1931: 606 (*Bithynia*); Старобо-
гатов, 1977: 159 (*Bithynia*); Старо-
богатов, Затравкин, 1987: 151.

Раковина овально-коническая или башневидно-овальная, желтовато-рого-
вая, относительно тонкостенная, полу-
прозрачная, с мягко блестящей поверх-
ностью, тонко, неравномерно исчер-
ченная, с грубыми линиями приостановки роста. Завиток из 5–6 сильно
выпуклых, ступенчатых, медленно на-
растающих оборотов, разделенных
глубоким, вдавленным швом. Высота
завитка составляет 0,5–0,6 высоты ра-
ковины и превышает высоту устья в
1,1–1,6 раза. Тангент-линия прямая.
Верхушечный угол прямой или чуть
больше прямого (88–99°). Послед-
ний оборот занимает 0,7–0,8 вы-
соты раковины, у основания он
отчетливо вздутый. Устье почти
округлое (отношение ШУ/ВУ 0,85–
0,97), некрупное (ВУ/ВР состав-
ляет 0,4–0,5), со слабо утолщен-
ными краями. Парieto-палатальный угол тупой. Крышечка тонкая, с острыми краями.

Рис. 121. *Codiella leachi* (Sheppard):
А – раковина (линейка – 1 мм); Б – кладка (по
Bondesen, 1950)

Размеры. ВР – 5–7; ШР – 4–4,5 мм.

Описание. сделано по экземплярам из Западной Европы и из бассейна Балтийского моря (коллекция ЗИН РАН).

Изменчивость. Варьируют более всего форма раковины – от овально-конической (более низкой), до башневидно-конической (более высокой) – и соответственно отношение ширины раковины к ее высоте (1,1–1,6). Несколько изменчивы значения верхушечного угла и вздутость последнего оборота.

Распространение. Западная Европа (севернее Альп), включая бассейн Балтийского моря и верховье Волги.

Почти все многочисленные указания об обнаружении *C. leachi* на территории Украины, несомненно, основаны на ошибочном определении материала. Поскольку данный вид принадлежит к фауне Балтийской зоогеографической провинции, наиболее правдоподобными следует считать указания его нахождения в бассейне рек Балтийского моря – Западный Буг, Сан (Bakowski, 1892). Не исключена возможность обитания *C. leachi* в верховьях Припяти, так как она соединена системой каналов с Западным Бугом. На территории Беларуси (в среднем течении Припяти) вид обнаружен И. Адамовичем (Adamowicz, 1939). Нами выявлен в верховьях Западного Буга (г. Буск Львовской обл.).

Экология. Обитает в придаточной системе основного русла рек, в рукавах, зато-
нах, старицах, меледок в литорали озер, в каналах, на заливных лугах. Предпочитает мягкие, заиленные грунты, хотя встречается и на песчаных, а также каменистых грунтах (Pieschowski, 1979). Обычно обитает в зарослях водных макрофитов. Летом предпочитает мелководья (0,2 – 1 м), зимой мигрирует на глубины 1,5–2 м. Избегает участков с течением больше 0,25 м/с и с ощутимыми волнениями воды.

Моллюск – собиратель и отчасти фильтратор. Питается водными макрофитами, детритом и планктоном (Frömming, 1956). В популяциях *C. leachi* заметно преобладают самки – до 80 % численности (Fretter, Graham, 1964). Кладки (рис. 121, Б) шнуровидные с плотно

прилегающими друг к другу яйцевыми капсулами (4–30 экз.). Длина яйцевой капсулы — 1,0, ширина — 0,9 мм. Эмбриональное развитие при 19–23 °С завершается за 20–24 сут (Frömming, 1956). Половозрелость наступает в 4-месячном возрасте. Продолжительность жизни в естественных условиях — 1 год, в лабораторных — до 2 лет.

Нами у *C. leachi* обнаружены партениты 5 видов трематод. Экстенсивность инвазии $19,4 \pm 3\%$. Имеющиеся в литературе сведения о *C. leachi* как облигатном промежуточном хозяине трематоды *Opisthorchis felinus* (Rev.) не соответствуют действительности, так как ареалы этого моллюска и упомянутой трематоды не совпадают.

Моллюск входит в пищевой рацион некоторых рыб — угря, линя (Piechowski, 1979).

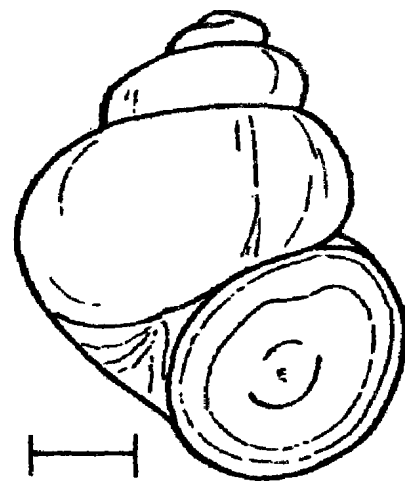


Рис. 122. Раковина *Codiella celtica* (Paladilhe). Линейка — 1 мм

***Codiella celtica* (Paladilhe, 1870)
(рис. 122)**

— *leachi* var. *kickxi* Westerlund, 1886: 17 (*Bithynia*); — *kickxi* Locard, 1894: 88 (*Bithynia*); — *leachi* var. *kickxi* Жадин, 1952: 247 (*Bithynia*).

Раковина яйцевидно-коническая, светло-роговая, желтоватая, реже — коричневатая, тонкостенная, прозрачная, с блестящей поверхностью, тонко и неравномерно исчерченной. Завиток из 4–5 выпуклых, но не ступенчатых, умеренно быстро нарастающих оборотов, разделенных глубоким, почти нескошенным швом. Высота завитка составляет 0,5 высоты раковины и примерно равна высоте устья. Тангент-линия выгнутая. Верхушечный угол почти прямой (93–97°). Последний оборот вздутый, его высота составляет 0,8 высоты раковины. Устье округло-овальное (ШУ/ВУ около 0,8), довольно крупное (ВУ/ВР — 0,5–0,54). Парieto-палатальный угол тупой (138–142°), закругленный, неясный.

Размеры. ВР — 4,5; ШР — 3 мм.

Описание сделано по экземплярам из Швеции (этикетка: "*Bithynia leachi* N 1") — коллекция ЗИН РАН.

Изменчивость. Касается окраски раковины, степени ее прозрачности, относительной высоты устья.

Замечания к диагностике. От *C. leachi* отличается меньшими размерами раковины (4,5 мм против 6,5–7 мм), более тонкостенной раковиной и более крупным и овальным устьем.

Распространение. Европейское — бассейн Балтийского моря. В Украине пока не отмечен, но не исключена возможность его нахождения на ее крайнем северо-западе — на Малом и Вольнском Полесье в бассейнах Сана, Западного Буга и верховьев Припяти.

Экология. Не изучена. Встречается единичными экземплярами совместно с предыдущим видом.

**РОД OPISTHORCHOPHORUS BERIOZKINA
ET STAROBOGATOV GEN. NOV.**

Типовой вид — *Paludina troscheli* Paasch, 1842.

Раковина средних для семейства размеров (при 5–6 оборотах 10–15 мм), кубаревидная, коническая или высоко-коническая с сильно выпуклыми ступенчатыми оборотами, разделенными очень глубоким швом. Тангент-линия всей раковины слабо выгнутая, тангент-линия завитка прямая. Пупок в виде широкой щели. Устье с заметным тупым парieto-палатальным углом, парietальный его край слабо утолщен, колумеллярный утолщен более сильно. Крышечка овальная, с тупым, несколько закругленным углом вверх, рез-

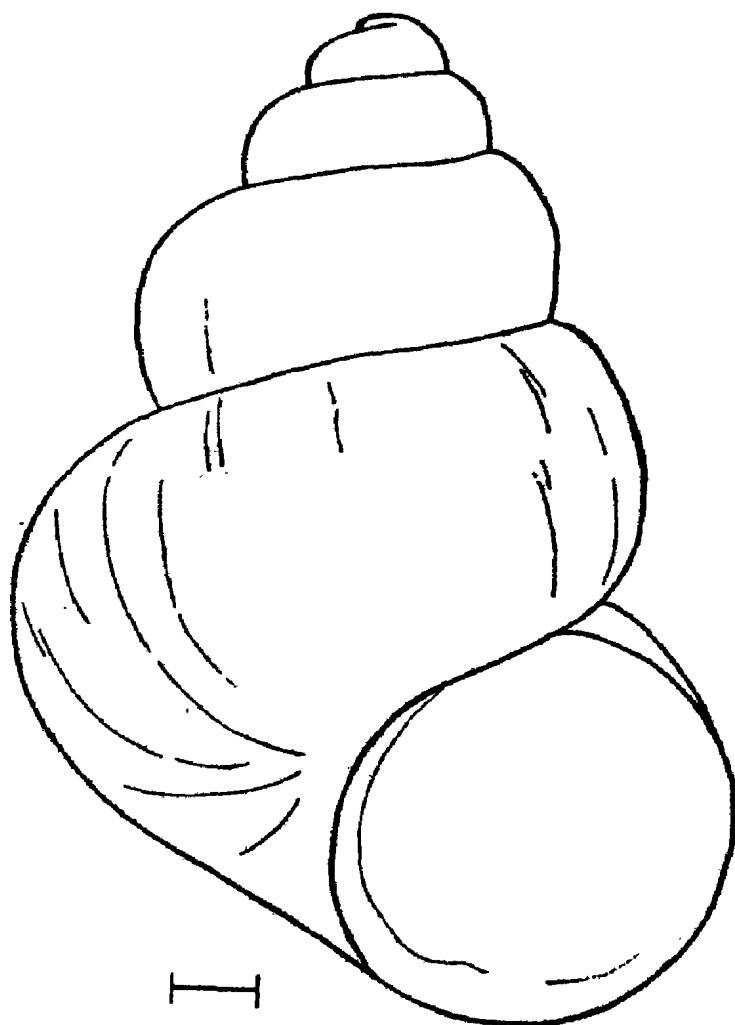


Рис. 123. Раковина *Opisthorchophorus troscheli* (Paasch). Линейка — 1 мм

кими линиями нарастания в концентрической части и очень маленьким спиральным ядром. Спираль образует 0,75 оборота, и ее максимальный диаметр составляет 0,6 мм. Размер эмбриональной крышечки около 1 мм.

Диагноз рода и таблица для определения видов составлены Г.В.Березкиной и Я.И.Старобогатовым.

Таблица для определения видов *Opisthorchophorus*

- | | |
|--------|--|
| 1 (4). | Верхушечный угол не превышает 65° |
| 2 (3). | Высота завитка несколько превышает ширину последнего оборота без устья (1,07–1,15 ширины), а высота устья не превышает 0,68 ее |
| | <i>O. troscheli</i> |
| 3 (2). | Высота завитка примерно равна ширине последнего оборота без устья (0,97–1,02 ширины), а высота устья не меньше 0,71 ширины |
| | <i>O. baudouiniana</i> |
| 4 (1). | Верхушечный угол не меньше 75° |
| 5 (6). | Верхушечный угол не превышает 81° , высота устья составляет не более 0,70 ширины последнего оборота без устья |
| | <i>O. inflatus</i> |
| 6 (5). | Верхушечный угол не меньше 83° , высота устья составляет не меньше 0,75 ширины последнего оборота без устья |
| | <i>O. valvatoideus</i> |

Opisthorchophorus troscheli (Paasch, 1842) (рис. 123)

Westerlund, 1886: 18 (*Bithynia*); — *ventricosa* Clessin, 1887: 624 (*Bithynia*); — *troscheli* Locard, 1894: 83 (*Bithynia*); — *leachi* var. *troscheli* Жадин, 1952: 247 (*Bithynia*) (part.); Старобогатов, 1977: 159 (*Bithynia*); Старобогатов, Затравкин, 1987: 151 (*Codiella*).

Раковина коническая, яйцевидно-коническая, овально-коническая или кубаревидная, светло-роговая, тонкостенная, прозрачная, мягко блестящая, с тонко и неравномерно исчерченной поверхностью. Завиток из 5–6 очень выпуклых, ступенчатых, медленно нарастающих оборотов, разделенных очень глубоким швом. Высота завитка составляет 0,66 высоты раковины и превосходит высоту устья в 2 раза. Тангент-линия выгнутая. Верхушечный угол острый (менее 65°). Последний оборот занимает около 0,7 высоты раковины. Устье почти округлое (ШУ/ВУ составляет 0,95–0,97), относительно небольшое (ВУ/ВР около 0,3). Parieto-палатальный угол тупой (130 – 140°). Крышечка обызвествленная, концентрическая, с центральным ядром.

Размеры. ВР — до 13; ПР — до 7 мм.

О п и с а н и е сделано по экземплярам из р.Верещицы (с. Ивана Франко Львовской обл., наш сбор), и рек Деркул у Харькова и Молочная у Мелитополя (коллекция ЗИН РАН).

И з м е н ч и в о с т ь. Варьируют форма устья, окраска, степень блеска и исчерченности поверхности раковины и верхушечный угол.

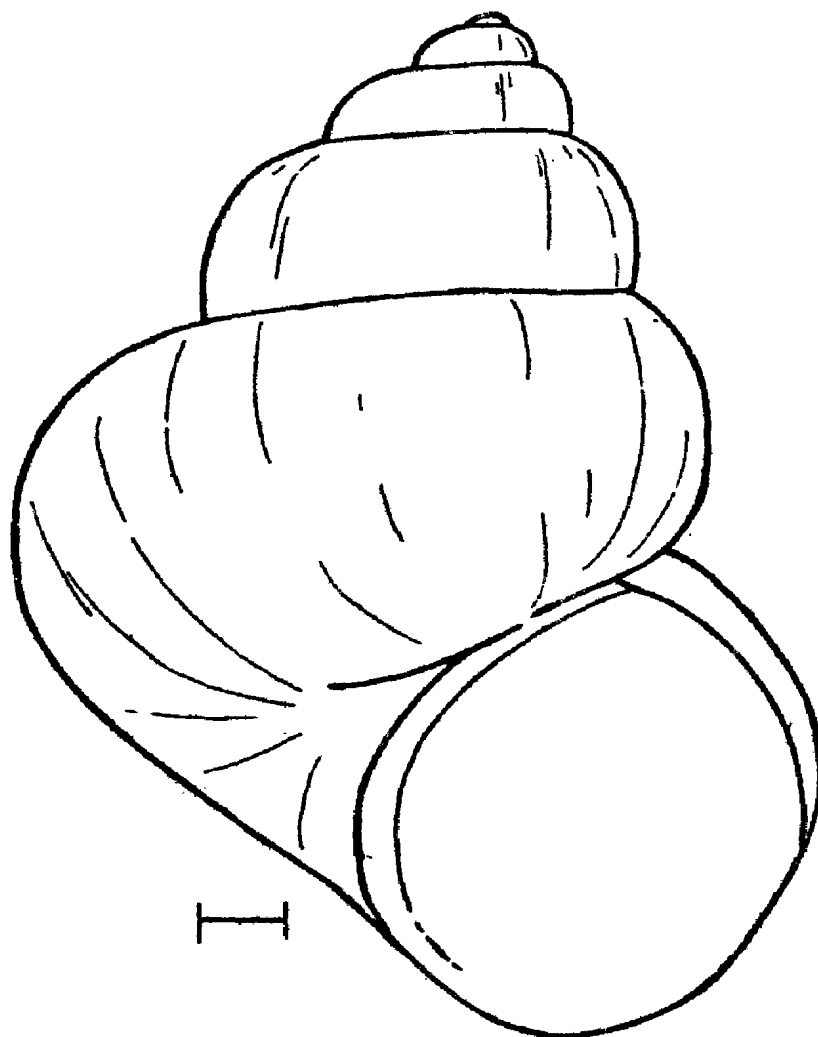
Р а с п р о с т р а н е н и е. Впервые для Украины (Галиция) указан И.Яхно (Jachno, 1870). Известен также из Степной зоны (Затравкин, 1980)

О б щ е е р а с п р о с т р а н е н и е — Европа (кроме севера), на востоке — до Волго-Ахтубинской поймы.

Экология. Стагнофильный вид, обитающий в стоячих, периодически пересыхающих водоемах, в рипали рек, водохранилищ, озер, где наблюдается периодическое колебание уровня воды. Хорошо переносит изменения гидрологических и гидрохимических условий жизни. При пересыхании водоемов моллюски зарываются в грунт на 3—4 см, до последующего обводнения. Популяции данного вида на Украине характеризуются невысокими значениями численности и плотности (0,01 — 1 экз./м²). Роль его в жизненных циклах trematod совершенно не изучена.

***Opisthorchophorus inflatus*
(Hansen, 1845) (рис. 124)**

— *viridis inflata* Moquin — Tandon, 1855: 524 (*Bithynia*); — *ventricosa* Clessin, 1884: 473 (part.); — *leachi inflata* Жадин, 1952: 247 (*Bithynia*); Старобогатов, 1977: 160 (*Bithynia*); Старобогатов, Затравкин, 1987: 151 (*Co-diella*).



Раковина яйцевидно-коническая, светло-роговая, тонкостенная, полупрозрачная, с тонко и неравномерно исчерченной, мягко блестящей поверхностью. Завиток из 5—6 сильно вздутых, ступенчатых, равномерно нарастающих оборотов, разделенных глубоким швом. Высота завитка составляет около 0,6 высоты раковины и у крупных особей превышает высоту устья в 1,1—1,3 раза, тогда как у молодых особей (до 5 мм) высота устья больше высоты завитка. Тангент-линия выгнутая. Верхушечный угол близкий к прямому (более 75°). Последний оборот крупный, вздутый, занимает 0,7 высоты раковины. Устье почти округлое (ПУ/ВУ около 0,9), небольшое (ВУ/ВР около 0,5). Parieto-палатальный угол около 130°.

Размеры. ВР — 15; ПР — 9 мм.

Описание сделано по нашим экземплярам из рек Думна (пгт Новый Ярычев Львовской обл.) и Турия (г.Ковель Вольнской обл.), а также по экземплярам из Днепра у Киева (коллекция ЗИН РАН).

Замечания к диагностике. От предыдущего вида отличается значением отношения ВЗ/ВУ, более овальной формой устья и тем, что у молодых (до 5 мм) особей описываемого вида высота устья превосходит высоту завитка, а у *O. troscheli* они одинаковы (Старобогатов, 1977).

Распространение. В Украине встречается повсеместно, за исключением горной зоны Карпат и Республики Крым. Несомненно, многие указания на обнаружение "видов" битинид предыдущими исследователями фауны Украины относятся и к этому виду. Общее распространение — Европа (кроме севера и северо-востока) и Казахстан.

Экология. Тельматофил. Обитает в периодически пересыхающих летом и промерзающих зимой пойменных водоемах астатического типа. Нередок в луговых канавах, лужах, мелиоративных каналах, пересыхающих болотах и мочажинах. Предпочитает

Рис. 124. Раковина *Opisthorchophorus inflatus* (Hansen).
Линейка — 1 мм

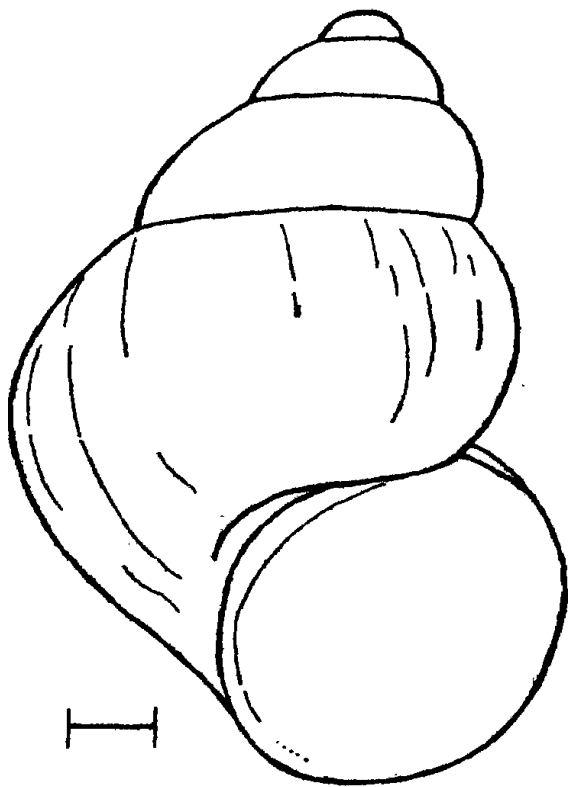


Рис. 125. Раковина *Opisthorchophorus baudonianus* (Gassies). Линейка — 1 мм

песчано-илистые донные отложения. Легко переносит пересыхание водоемов, зарываясь при этом в донные отложения на глубину до 5–6 см или укрываясь под отмершей растительностью. Изредка встречается в постоянных водоемах на участках, близких по условиям к периодическим водоемам (болота, сильно заросшие ручьи, затоны, старицы рек). Плотность популяций этого вида широко варьирует по сезонам года, достигая минимума в половодья из-за "вымывания" животных из их биотопов, а максимума — в период, близкий к пересыханию водоемов. Период размножения короткий — от пробуждения от зимней спячки до пересыхания водоема.

Моллюск — облигатный промежуточный хозяин трематоды *Opisthorchis felinus* (Rev.). Интенсивность инвазии (р. Ворскла, г. Кобеляки Полтавской обл.) — 1,4 %. Поскольку *O. inflatus* встречается в Украине чаще, чем *O. troscheli*, и численность его значительно выше, именно первый вид, вероятно, играет ведущую роль в распространении описторхозной инвазии в этом регионе.

***Opisthorchophorus baudonianus* (Gassies, 1867)**
(рис. 125)

Westerlund, 1886: 18 (*Bithynia*); — *baudoni* Locard, 1893: 74 (*Bithynia*).

Раковина яйцевидно-коническая, желтовато-светло-роговая, тонкостенная, полупрозрачная, с тонко и неравномерно исчерченной, мягко блестящей поверхностью. Завиток из 4–5 выпуклых, ступенчатых, довольно быстро нарастающих оборотов, разделенных глубоким швом. Высота завитка занимает около 0,6 высоты раковины и примерно в 1,4 раза превышает высоту устья. Тангент-линия слабо выгнутая. Верхушечный угол острый; не более 65° . Последний оборот крупный, слабо вздутый, занимает 0,8 высоты раковины. Устье округлое, небольшое (высота его не более 0,5 высоты раковины), колумеллярный край утолщен и слабо изогнут в задней части. Парieto-палатальный угол около 130° .

Размеры. ВР — 8–12; ШР — 6–7 мм.

О п и с а н и е сделано по экземплярам из Западной и Средней Европы (коллекция ЗИН РАН).

И з м е н ч и в о с т ь. Касается окраски раковины, относительных размеров ее устья и завитка, выпуклости оборотов.

З а м е ч а н и я к д и а г н о с т и к е. От *O. troscheli* отличается менее вздутым, но более высоким последним оборотом и несколько большим верхушечным углом. От *O. inflatus* отличается меньшим значением отношения ВУ/ВР — 0,4 против 0,5.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Европа, кроме севера. В Украине пока не отмечен, но нахождение его здесь вполне возможно.

Э к о л о г и я. Не изучена.

***Opisthorchophorus valvatooides* Beriozkina**
et Starobogatov sp. n. (рис. 126)

Раковина серая, кубаревидная, с крупным последним оборотом, составляющим более 0,75 ее высоты. Устье овальное, с явственным тупым парieto-палатальным углом. Парie-

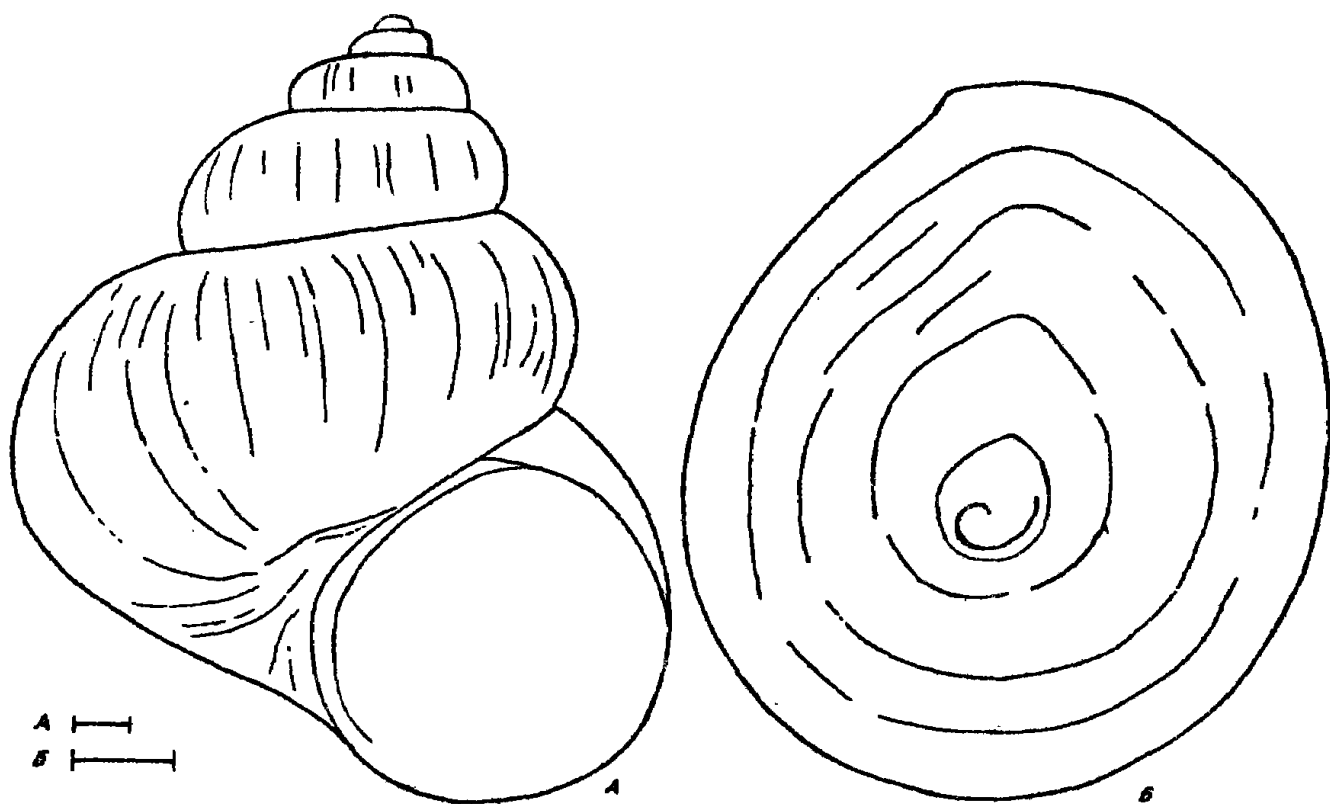


Рис. 126. *Opisthorchophorus valvatoides* Beriozkina et Starobogotov sp. n.
А — раковина; Б — крышечка. Рисунок Я.И. Старобогатова. Линейка — 1 мм

тальное утолщение края устья слабое, колумеллярное заметно сильнее. Крышечка со спрямленным парietальным краем, плавно переходящим в палатальный, образующий плавную дугу. Спиральное ядро маленькое, слабо заметное.

Описание составлено Г.В. Березкиной и Я.И. Старобогатовым. Голотип имеет этикетку: "Саратовская губ., Балашовский уезд, Сергиевка, Березовая вершина. Собрал Силантьев 3 июня 1890 г."

Размеры нескольких экземпляров (мм) из типового местонахождения:

	ВР	МР	ВУ	МУ	ВПО	ВЗ	ШПОбу	Об
Голотип	11,0	8,2	5,2	4,2	8,4	6,0	6,8	5,2
Паратипы	9,1	6,5	4,6	3,4	6,8	5,1	5,5	5,0
	8,0	6,3	4,2	3,2	6,5	4,2	5,2	4,5
	7,6	6,1	4,0	3,2	6,2	4,0	5,0	4,15
	6,5	5,6	3,8	2,9	5,1	2,8	4,2	3,9

Распространение. По-видимому, распространен по югу Европы, доходя на севере до долины Оки. В Украине не обнаружен, но нахождение его здесь весьма вероятно.

Экология. Как полагают авторы, описавшие этот вид, он обитает в пересыхающих водоемах речных пойм.

РОД *PARAELONA* BERIOZKINA ET STAROBOGATOV GEN. NOV.

Типовой вид — *Bithynia majewskii* Frauenfeld, 1862.

Раковина серая, относительно некрупная для семейства (при 4–5 оборотах не более 8 мм), почти шаровидная, яйцевидная, коническая, яйцевидно-коническая или высококоническая, с сильно выпуклыми, но не ступенчатыми оборотами, разделенными умеренно глубоким швом. Пупок в виде широкой щели. Устье с заметным тупым, иногда почти прямым парието-палатальным углом и утолщенным парietальным и колумеллярным краями, причем последний утолщен несколько сильнее. Крышечка овальная, с отчетливым, тупым углом вверху и крупным спиральным ядром. Спираль образует 0,85 оборота. Ее максимальный диаметр — 0,75 мм. Размер эмбриональной крышечки — 0,86 мм.

Замечания. Виды этого рода очень похожи на виды *Gabbiella* из подсемейства

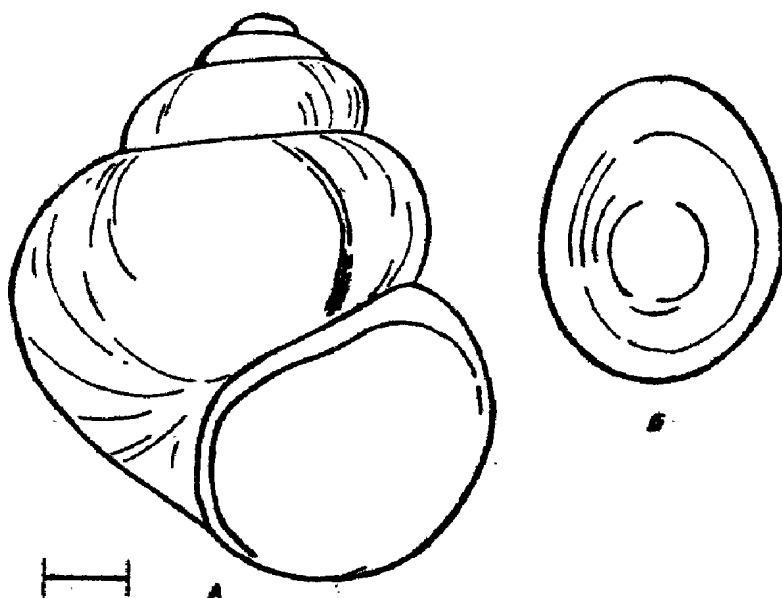


Рис. 127. *Paraelona majewskii* (Frauenfeld):
А — раковина; Б — крышечка. Линейка — 1 мм

Mysorellinae Annandale, 1920=Parafossarulinae Starobogatov, 1987, однако в отличие от *Gabbiella* у них не наблюдается полового диморфизма в раковине.

Диагноз рода, замечания и определительная таблица составлены Г.В.Березкиной и Я.И.Старобогатовым.

*Таблица для определения видов
рода Paraelona*

- | | | |
|--------|---|--------------------------------|
| 1 (4). | Раковина высоко-коническая; ширина ее не превосходит 0,69 высоты. | <i>P. hellenica</i> |
| 2 (3). | Тангент-линия завитка прямая | <i>P. majewskii</i> |
| 3 (2). | Тангент-линия завитка отчетливо выгнутая, так что касательная к любым двум последовательным оборотам лежит вне остальных | <i>P. milachevitchi</i> sp. n. |
| 4 (1). | Раковина яйцевидно-коническая или кубаревидная; ширина ее не менее 0,72 высоты. | <i>P. sphaerica</i> |
| 5 (6). | Тангент-линия завитка отчетливо выгнутая | <i>P. fauseki</i> sp. n. |
| 6 (5). | Тангент-линия завитка прямая. | |
| 7 (8). | Тангент-линия всей раковины прямая. Возвышающаяся над устьем часть последнего оборота составляет 0,5 высоты устья | |
| 8 (7). | Тангент-линия всей раковины выгнутая. Возвышающаяся над устьем часть последнего оборота составляет более 0,5 высоты устья | |

***Paraelona majewskii* (Frauenfeld, 1862)**
(рис. 127)

Westerlund, 1886: 19 (*Bithynia*); Locard, 1894: 89 (*Bithynia*); — *leachi* var. *majewskii* Жадин, 1933: 156; 1952: 247 (*Bithynia*).

Раковина яйцевидно-коническая, светло-желто-роговая, тонкостенная, полупрозрачная, с блестящей и отчетливо неравномерно исчерченной поверхностью. Завиток из 5–6 выпуклых, ступенчатых, равномерно возрастающих оборотов, разделенных глубоким, слабо скошенным швом. Высота завитка составляет около 0,5 высоты раковины и не превышает высоту устья. Тангент-линия завитка выгнутая. Верхушечный угол тупой ($96 - 107^\circ$). Последний оборот крупный, довольно вздутый, занимает около 0,8 высоты раковины, а ширина примерно равна его высоте. Устье округло-овальное, довольно большое — его высота около 0,5 высоты раковины — с острыми краями. Parieto-палатальный угол тупой (около 110°).

Размеры. ВР — 4–4,5; ШР — 3–3,5 мм.

Описание сделано по нашим экземплярам из бассейна р. Уж (с. Ушомир Житомирской обл.), а также по материалам, собранным К.О.Милашевичем (р.Конка, с. Балки Запорожской обл.), хранящимся в ЗИН РАН.

Изменчивость. Касается окраски, интенсивности блеска раковины и относительных размеров устья.

Распространение. В Украине пока известен из зоны Полесья. Общее распространение южно-европейское.

Экология. Немногочисленный прибрежно-фитофильный вид.

***Paraelona sphaerica* (Bourguignat in Locard, 1894) (рис. 128)**

Locard, 1894: 102 (*Bithynia*).

Раковина яйцевидно-коническая, желтовато-роговая, тонкостенная, почти прозрачная, с отчетливо тонко и неравномерно исчерченной, блестящей поверхностью. Завиток из

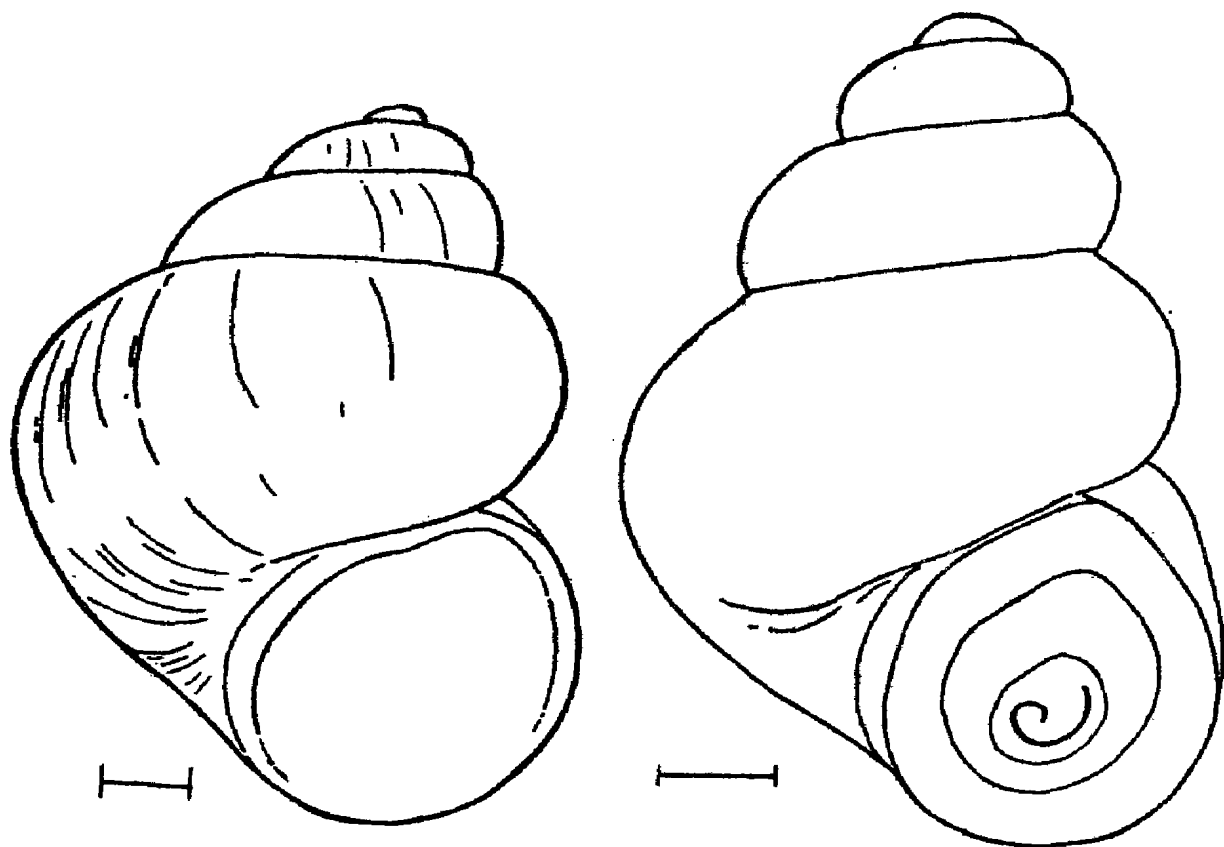


Рис. 128. Раковина *Praelona sphaerica* (Bourguignat in Locard). Линейка — 1 мм

Рис. 129. Раковина *Praelona milachevitchi* Beriozkina et Starobogatov sp. n. Рисунок Я.И. Старобогатова. Линейка — 1 мм

5—5,5 выпуклых, ступенчатых, равномерно нарастающих оборотов, разделенных глубоким, слабо скошенным швом. Высота завитка составляет около 0,6 высоты раковины и превышает высоту устья в 1,2—1,3 раза. Тангент-линия всей раковины прямая. Верхушечный угол $110-116^\circ$. Высота вздутого последнего оборота составляет 0,8 высоты раковины, а ширина — 0,9 его высоты. Устье округло-овальное, небольшое, с острыми краями.

Размеры. ВР — 8; ШР — 5,8 мм.

Описание сделано по экземплярам из с. Кравцово Ставропольского края (сбор В.Фауссека) — коллекция ЗИН РАН, а также по нашим экземплярам из р. Мыка (пгт Радомышль Житомирской обл.) и р. Уж (с. Ушомир той же области).

Замечания к диагностике. От предыдущего вида отличается несколько более стройной раковиной, менее широким последним оборотом и менее крупным устьем.

Распространение. Юго-Восточная Европа.

Экология. Встречается среди растительности на песчано-илистых грунтах. Немногочислен.

***Praelona milachevitchi* Beriozkina
et Starobogatov sp. n. (рис. 129)**

Раковина высоко-коническая, с крупным последним оборотом, составляющим около $\frac{2}{3}$ (0,68) ее высоты. Обороты, предшествующие последнему, образуют яйцевидную часть завитка, так что тангент-линия раковины сильно выгнута. Устье овальное со слабо утолщенным парietальным и более сильно утолщенным колумеллярным краем. Крышечка со спрямленным парietальным краем, дуговидным колумеллярным краем, несколько закругленным тупым углом вверху и относительно крупным спиральным ядром. Линии нарастания на концентрической части крышечки резкие.

Описание сделано Г.В.Березкиной и Я.И.Старобогатовым. Голотип имеет этикетку: "с.Балки Мелитопольского уезда, р.Конка, собрал К.О.Милашевич", даты нет (судя по материалу, моллюски собраны в высохшем состоянии).

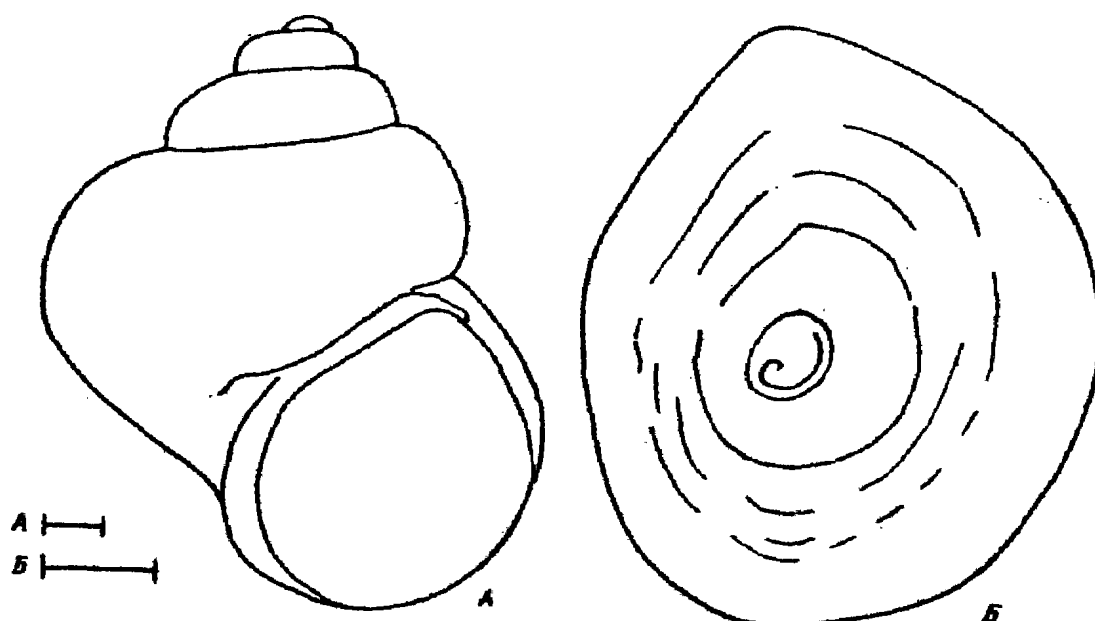


Рис. 130. *Paraelona fausseki* Beriozkina et Starobogotov sp. n.:
А — раковина; Б — крышечка. Рисунок Я.И.Старобогатова. Линейка — 1 мм

Размеры голотипа (мм). ВР — 5,1; ШР — 3,3; ВУ — 2,4; ШУ — 1,8; ВПО — 3,5; ВЗ — 3,0; ШПОбу — 3,0; Об — 4,1.

Замечания к диагностике. От *P. sphaerica* отличается отчетливо выпнутой тангент-линией завитка и большим значением основного индекса раковины (1,5 у описываемого вида и 1,4 у *P. sphaerica*). От *P. majewskii* его можно дифференцировать по таким признакам: 1) по менее крупному последнему обороту, составляющему около 0,68 высоты раковины (у *P. majewskii* — 0,8); 2) по большему значению основного индекса раковины (у *P. majewskii* — всего лишь 1,3).

Распространение. В Украине известен пока только из бассейна Нижнего Днепра.

Экология. Авторы, описавшие этот вид, полагают, что он обитает в сильно пересыхающих водоемах степной и сухостепной зон.

***Paraelona fausseki* Beriozkina
et Starobogotov sp. n. (рис. 130)**

Раковина яйцевидно-коническая, с крупным последним оборотом, составляющим 0,76—0,84 ее высоты. Тангент-линия завитка прямая, что придает ему кубаревидную форму. Устье овальное, с равномерно утолщенным париетальным и колумеллярным краями; палатальный и базальный края не утолщены. Крышечка со спрямленными париетальным и колумеллярным краями, сходящимися друг с другом под тупым закрутленным углом, и с почти прямым углом вверху. Спиральное ядро не крупное. Линии нарастания на крышечке резкие.

Описание сделано Г.В.Березкиной и Я.И.Старобогатовым. Голотип имеет этикетку: "р. Кума у зимней ставки, собрал В.Фausсек", даты нет (1886 г.?). Судя по материалу, моллюски были собраны в высохшем состоянии.

Размеры (мм) нескольких экземпляров из типового местонахождения:

	ВР	ШР	ВУ	ШУ	ВПО	ВЗ	ШПОбу	Об
Голотип	7,5	5,4	4,2	3,0	5,8	3,5	4,6	4,25
Паратипы	6,0	4,8	3,2	2,4	5,0	2,8	3,8	4,1
	5,7	4,7	3,0	2,2	4,6	2,6	3,7	3,9
	5,2	4,1	3,0	2,2	4,0	2,5	3,6	3,8
	4,5	3,9	2,6	1,9	3,8	2,0	3,1	3,7
	4,0	3,6	2,4	1,7	3,2	1,8	2,8	3,6

Замечания к диагностике. От *P. sphaerica* отличается выпнутой тангент-линией раковины и большей возвышающейся над устьем частью последнего оборота, со-

ставляющей у него больше 0,5 высоты устья, тогда как у *P. sphaerica* — только 0,5. От *P. hellenica* его можно дифференцировать по выпнутой тангент-линии завитка (у *P. hellenica* она прямая) и по меньшему значению основного индекса раковины. От *P. milachevitchi* его можно отграничить по иной форме раковины (у *P. fausseki* яйцевидно-коническая, а у *P. milachevitchi* — высоко-коническая), а также по меньшему значению основного индекса раковины. От *P. majewskii* его отличают кубаревидный завиток, угловатая вверху крышечка, несколько большее значение основного индекса раковины (у *P. majewskii* — около 1,3, у *P. fausseki* — немногим более 1,3), меньшее значение индекса ВЗ/ВР (у *P. fausseki* — 0,42, у *P. majewskii* — 0,47) и ВЗ/ВУ (0,78 и 0,89 соответственно).

Экология. Обитает, как и предыдущий вид, в сильно пересыхающих водоемах степной и сухостепной зон.

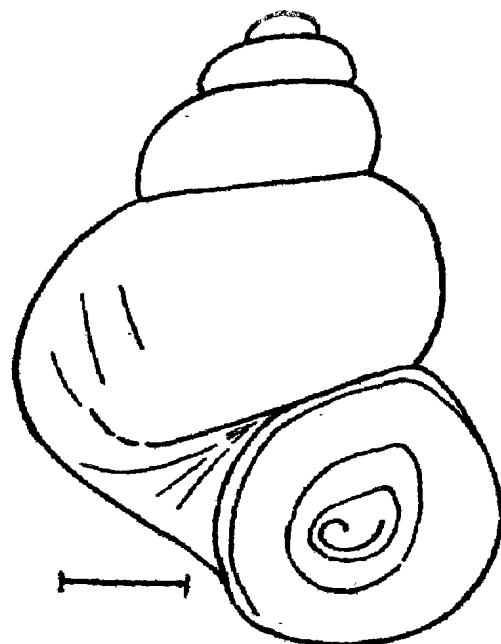


Рис. 131. Раковина *Paraelona hellenica* (Kobelt). Рисунок Я.И. Старобогатова. Линейка — 1 мм

Paraelona hellenica (Kobelt, 1892)
(рис. 131)

Раковина высоко-коническая, светло-роговая, умеренно твердостенная, но полупрозрачная. Поверхность ее слабо блестящая, тонко неравномерно продольно исчерченная. Завиток образован умеренно выпуклыми, быстро возрастающими оборотами. Высота его составляет 0,53 высоты раковины и превышает высоту устья в 1,6 раза. Тангент-линия завитка прямая. Верхушечный угол острый (около 71°). Высота завитка без последнего оборота над устьем составляет 0,27 высоты раковины. Высота последнего оборота значительно превышает 0,5 высоты раковины, а ширина составляет 0,96 его высоты. Шов умеренно глубокий, несколько скошенный. Устье близкое к округлому, вверху с закругленным уголком. Высота его составляет 0,46 высоты раковины. Парieto-палатальный угол тупой (около 110°). Крышечка с острыми краями, концентрическая, с центрически расположенным большим спиральным ядром и отчетливым тупым углом вверху.

Размеры. ВР — 5,8; МР — 4,0 мм.

Описание. сделано по материалам К.О. Милашевича из Нижнего Днепра (р. Конка, с. Балки Запорожской обл.), хранящимся в ЗИН РАН.

Замечания к диагностике. От остальных видов этого рода хорошо дифференцируется по двум признакам: 1) большему значению основного индекса раковины (не менее 1,45) и 2) прямой тангент-линии завитка.

Распространение. В Украине известен пока только из бассейна нижнего Днепра. Общее распространение — европейское.

Экология. Обитает в сильно пересыхающих водоемах.

СЕМЕЙСТВО AMNICOLIDAE TRYON, 1866

Pabulininae Clessin, 1884: 464; *Hydrobiinae* Bakowski, 1892: 197; *Hydrobiidae* Жадин, 1952: 221 (part.); *Amnicolinae* Старобогатов, 1970: 27; Старобогатов, Ситникова, 1983: 21; *Bythinellidae* Radoman, 1983: 168.

Типовой род — *Amnicola* Gould et Haldeman, 1841.

Раковина башневидно-коническая или почти цилиндрическая, умеренно твердостенная или тонкостенная, с открытым щелевидным пупком и небольшим числом выпуклых оборотов. Крышечка необызвестленная, спиральная. Устье небольшое, округлое или овальное.

Нога спереди угловато заостренная, сзади закругленная. Щупальца уплощенные. Средний зуб радулы широкий, с одним или несколькими боковыми и двумя базальными зубцами, его режущий край с крупным зубцом посередине и мелкими зубчиками по бокам. Остальные зубы неправильно-ромбические с многочисленными зубчиками.

Копулятивный орган с крупным железистым придатком.

Семейство известно с карбона (?) или с юры. Большинство видов распространены в Северной Америке. В Европе, в том числе в Украине, обитают представители номинативного подсемейства.

ПОДСЕМЕЙСТВО AMNICOLINAE TRYON, 1866

Hydrobiinae Bakowski, 1892: 197; Старобогатов, Затравкин, 1987: 153.

Раковина башневидно-овальная или цилиндрическая, гладкая или с тонкой неравномерной исчерченностью. Верхушка притупленная. Крышечка полностью или одним из своих краев далеко втянута внутрь раковины.

В фауне Украины обитают представители 2 родов.

Таблица для определения родов подсемейства *Amnicolinae*

- | | | |
|--------|---|----------------------|
| 1 (2). | Раковина башневидно-цилиндрическая. Последний оборот уплощенный. Устье овальное | <i>Bythinella</i> |
| 2 (1). | Раковина башневидно-овальная. Последний оборот выпуклый. Устье округло-овальное | <i>Marstoniopsis</i> |

РОД MARSTONIOPSIS REGTEREN-ALTENA, 1936

Bythinella Clessin, 1884: 480 (part.); *Hydrobia* Жадин, 1933: 145; *Amnicola* Жадин, 1952: 236; Старобогатов, Затравкин, 1987: 153.

Типовой вид — *Hydrobia scholtzi* Schmidt, 1856.

Раковина башневидно-овальная, цилиндрически-коническая или яйцевидно-коническая, тонкостенная, слабо блестящая или матовая, светлоокрашенная. Завиток высокий, с притупленной верхушкой. Шов глубокий. Последний оборот большой, выпуклый. Устье округло-овальное или яйцевидное, с несколько утолщенным колумеллярным краем и беловатой губой. Пупок открытый. Явно выражен половой диморфизм по раковине.

Щупальца короткие и широкие, на концах притупленные. Средний зуб радулы с каждой стороны несет по 2 базальных зубца.

Распространение. Европейское (севернее Альп).

Род представлен двумя видами.

Таблица для определения видов рода *Marstoniopsis*

- | | | |
|--------|---|--------------------|
| 1 (2). | Раковина цилиндрически-коническая. Значение соотношения высота завитка/высота устья составляет не менее 1,35 (обычно 1,37–1,41) | <i>M. steini</i> |
| 2 (1). | Раковина яйцевидно-коническая. Значение соотношения высота завитка / высота устья составляет 1,2–1,3 | <i>M. scholtzi</i> |

Marstoniopsis steini (Martens, 1858) (рис. 132)

— *steini* Clessin, 1884: 480 (*Bythinella*); — Westerlund, 1886: 38 (*Paludineella*);
— *steini* Жадин, 1933: 146 (*Hydrobia*); 1952: 237 (*Amnicola*); Piechocki, 1979: 82.

Раковина цилиндрически-коническая, роговая, коричневато-роговая или коричневая, тонкостенная, полупрозрачная. Поверхность ее очень тонко неравномерно исчерченная (преимущественно продольно), слабо блестящая или почти матовая. Завиток образован 4–154

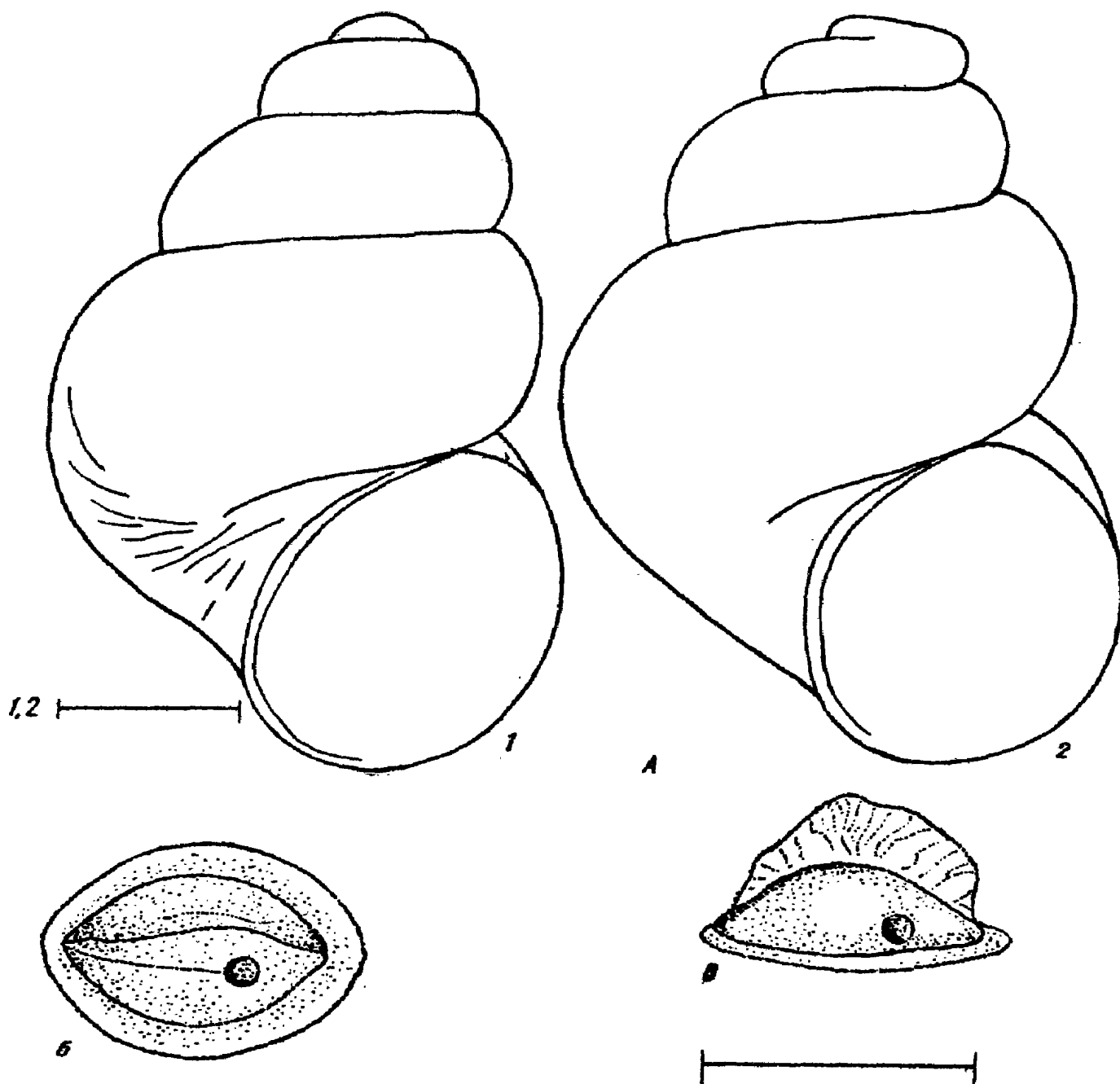


Рис. 132. *Marstoniopsis steini* (Martens):

А — раковина (самец — 1, самка — 2); Б, Б' — кладка: Б — вид сверху, Б' — вид сбоку (А — рисунок Я.И. Старобогатова; Б, Б' — по Bondesen, 1950). Линейка — 1 мм

5 очень выпуклыми, ступенчатыми, медленно и равномерно возрастающими оборотами. Высота его составляет около 0,6 высоты раковины и превышает высоту устья в 1,4 раза. Высота завитка без последнего оборота над устьем составляет около 0,3 высоты раковины. Тангент-линия завитка выгнутая. Первый оборот завитка слегка приглушенный или погруженный. Верхушечный угол тупой ($98-115^\circ$). Шов глубокий, несколько скошенный. Высота последнего оборота составляет 0,7 высоты раковины, а ширина — около 0,9 его высоты. Он довольно выпуклый. Устье яйцевидное (ширина составляет 0,8 его высоты), относительно небольшое (высота его составляет 0,4 высоты раковины). Колумеллярный край несколько утолщен и слабо отогнут. Parieto-палатальный угол тупой (около 140°). Пупок щелевидный, открытый. Крышечка роговая, очень тонкая, глубоко втянутая внутрь раковины.

Размеры. ВР — 3,5; ШР — 2 мм.

О п и с а н и е по экземплярам из Западного Буга (г. Сокаль Львовской обл.), хранящимся в Государственном природоохранном музее АН Украины (Львов), а также по экземплярам из оз. Долосец (верховья Волги), находящимся в ЗИН РАН.

Таблица 5. Основные индексы раковины видов рода *Marstoniopsis*

Индекс	<i>M. steini</i>		<i>M. scholtzi</i>	
	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀
ВР/ШР	1,64	1,49	1,57	1,37
ВЗ/ВР	0,58	0,58	0,56	0,55
ВЗ/ВУ	1,40	1,37	1,26	1,21
ШУ/ЗУ	0,80	0,83	0,76	0,76
ВУ/ВР	0,42	0,42	0,44	0,45
ШПО/ВПО	0,86	0,93	0,90	0,96
ВПО/ВР	0,71	0,73	0,71	0,76

Изменчивость. Проявляется преимущественно в характере первого (эмбрионального) оборота — выступающий или погруженный, в окраске раковины, степени выраженности блеска и исчерченности ее поверхности, а также в относительных размерах высоты завитка и устья.

Замечания к систематике. До последнего времени моллюски рода *Marstoniopsis* из водоемов Украины определялись как *M. steini*. Однако тщательным изучением материалов, хранящихся в ЗИН

РАН, осуществленным Я.И.Старобогатовым, установлено (устное сообщение), что в европейской части этот род представлен двумя самостоятельными видами — *M. steini* и *M. scholtzi*. Следовательно, *A. steini* в том объеме, в каком он принимался большинством украинских исследователей, оказался видом сборным.

Замечания к диагностике. При идентификации *M. steini* необходимо помнить о том, что этот вид, равно как и *M. scholtzi*, характеризуется наличием полового диморфизма по раковине. У самок верхушка раковины сильнее пригнута (рис. 132, 133), а иногда погружена. Относительная ширина последнего оборота у них больше, а значение соотношения высоты завитка и устья меньше, чем у самцов (табл. 5). Разнятся они и значением основного индекса раковины (менее 1,5 у самок, 1,6 и более у самцов).

Распространение. Широко распространенный в Балтийской зоогеографической провинции вид. Ареал его, по мнению Я.И.Старобогатова (устное сообщение), охватывает бассейны Балтийского, Северного морей и Северной Атлантики, а также верховья Волги (до Галичско-Чухломской гряды) и Днепра (до Смоленско-Московской гряды).

Общее распространение. Европа (севернее Альп), на востоке — до Нижнего Новгорода (Старобогатов, Затравкин, 1987).

Экология. Прибрежно-фитофильный вид, поселяющийся на мелководьях (до 1,2 м) с илистыми или иловатыми донными отложениями.

В бассейне Западного Буга (г. Червоноград Львовской обл.) размножающиеся особи встречаются начиная с последней декады апреля — первой декады мая. Кладки моллюсков этого вида (рис. 132, Б, В) описаны П.Бондесеном (Bondesen, 1950).

Marstoniopsis scholtzi (Shmidt, 1856) (рис. 133)

Westerlund, 1886: 38 (*Paludinella*).

Раковина яйцевидно-коническая, роговая, коричневато-роговая или зеленовато-роговая, тонкостенная, полупрозрачная. Поверхность ее крайне тонко редко неправильно исчерченная, слабо блестящая. Завиток образован 4 выпуклыми, медленно возрастающими оборотами. Высота его составляет немногим более 0,5 высоты раковины и превышает высоту устья в 1,2–1,26 раза. Высота завитка без последнего оборота над устьем составляет до 0,3 высоты раковины. Тангент-линия завитка выгнутая. Верхушечный угол тупой (130–140°). Первый оборот завитка слегка пригнут. Шов глубокий, скошенный. Высота последнего оборота составляет 0,7–0,8 высоты раковины, а ширина — 0,9–0,96 его высоты. Он выпуклый. Устье яйцевидное (ширина составляет 0,76 его высоты), относительно небольшое (высота его не достигает 0,5 высоты раковины). Парieto-палатальный угол тупой (99–117°). Пупок щелевидный, открытый. Крышечка тонкая, с острыми краями, глубоко втянута в раковину.

Размеры. ВР — 2,75; ШР — 2,0 мм.

Описание сделано по экземплярам К.А.Вестерлунда из Швеции (Роммебю), хранящимся в ЗИН РАН.

Замечания к диагностике. Характеризуется наличием полового диморфизма по раковине (табл. 5). От *M. steini* может быть ограничен по следующим при-

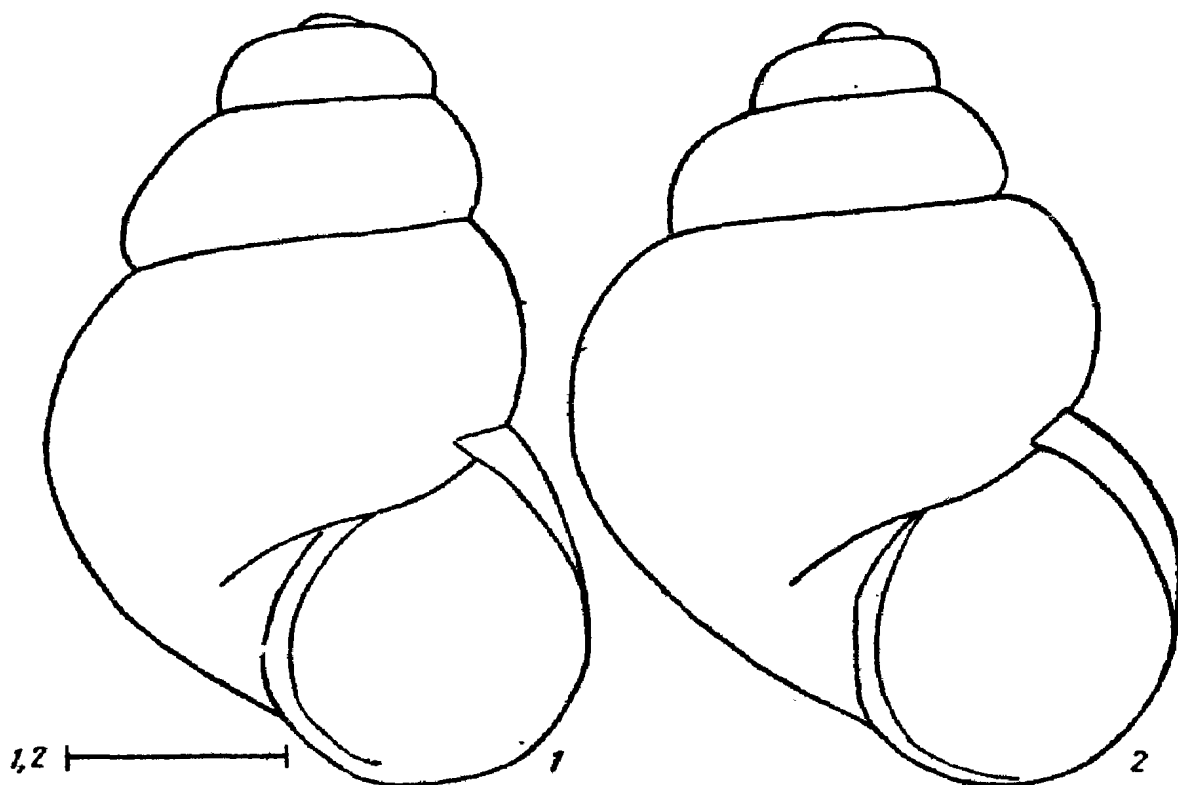


Рис. 133. *Marstoniopsis scholtzi* (Schmidt):

1 — самец; 2 — самка. Рисунок Я.И. Старобогатова. Линейка — 1 мм

знакам: 1) по яйцевидно-конической раковине (у предыдущего вида она цилиндрически-коническая); 2) по менее выпуклому последнему ее обороту; 3) менее притупленной верхушке (у самок); 4) по меньшему значению индекса ВЗ/ВУ (до 1,3 у описываемого вида, более 1,35 — у *M. steini*).

Распространение. По устному сообщению Я.И. Старобогатова, охватывает Балтийскую провинцию. Крайняя восточная точка обнаружения данного вида — оз. Заболотное в бассейне Дубны (север Московской обл.). В Украине распространение его не изучено, поскольку вид если и обнаруживался здесь ранее, то отождествлялся с предыдущим.

Экология. Прибрежно-фитофильный вид.

РОД *BYTHINELLA* MOQUIN-TANDON, 1855

Moquin-Tandon, 1855: 516; Germain, 1931: 610; Старобогатов, 1970: 27; Старобогатов, Затравкин, 1987: 153.

Типовой вид — *Bulimus viridis* Poiret, 1801.

Раковина довольно прочная, полупрозрачная. Завиток высокий, с косо притупленной верхушкой. Устье овальное, нередко слегка оттянутое вправо. Крышечка тонкая, глубоко втянутая в раковину. Пупок открытый. Рыло короткое, посредине вырезанное. Щупальца щетинковидные. Средний зуб радулы с 1—4 боковыми зубцами с каждой стороны и многочисленными зубчиками на режущем крае. Соположительный орган уплощенный, двуветвистый, на конце заостренный. Правая шилообразная его ветвь (истинный пенис) пронизана семяпроводом, а левая ветвь (дополнительный соположительный орган) на конце заметно расширена и утолщена за счет железистого придатка (удлиненной железы). Конечный отдел протока этой железы проходит вдоль левой ветви соположительного органа.

Распространение. Юг Европы от Атлантики до Украинских Карпат включительно. В Украине обитают два вида из номинативного подрода:

ПОДРОД *BYTHINELLA* S. STR.

Старобогатов, 1970: 27.

Раковина башневидно-цилиндрическая, редко — овальная. Устье овальное. Ископаемые виды подрода известны из верхнего мела, палеогена и неогена Южной Европы.

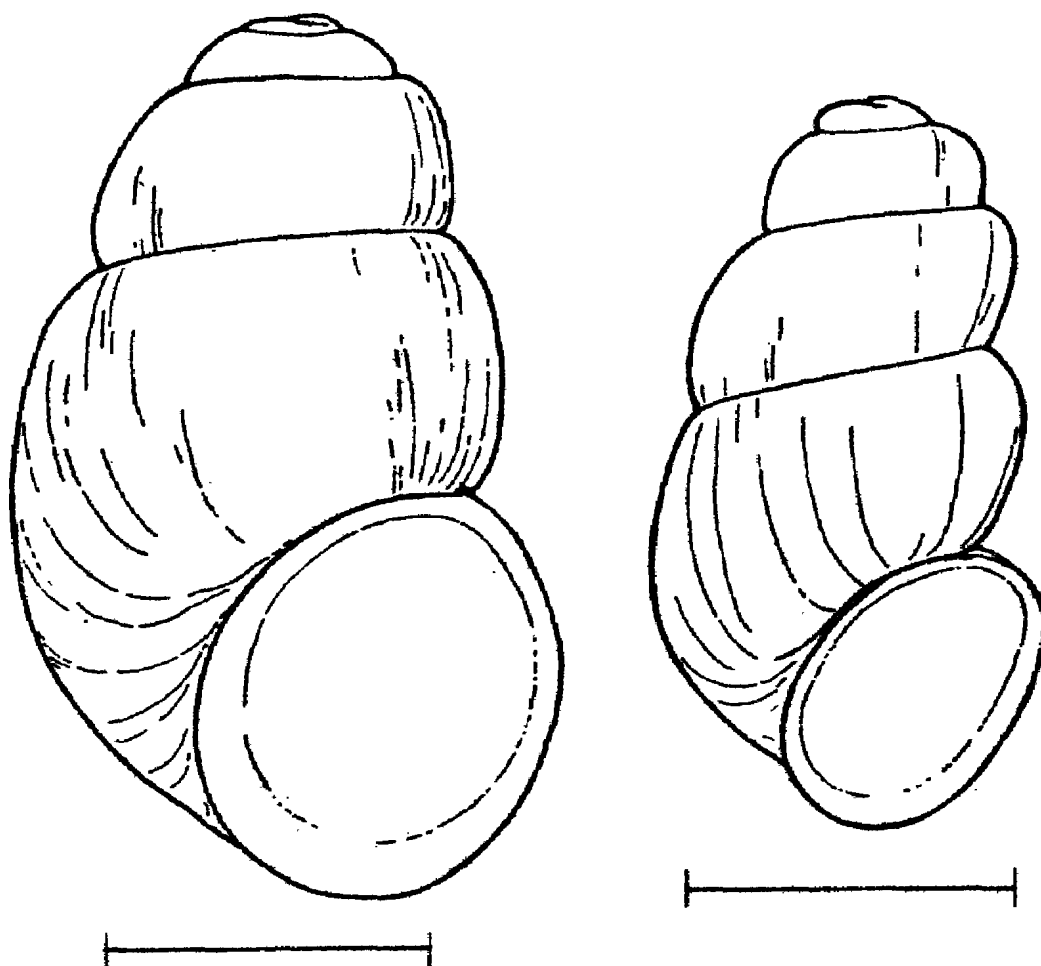


Рис. 134. Раковина *Bythinella austriaca* (Frauenfeld). Линейка — 1 мм

Рис. 135. Раковина *Bythinella hungarica* Hazay. Линейка — 1 мм

*Таблица для определения видов
подрода Bythinella s. str.*

- | | | |
|--------|--|----------------------------------|
| 1 (2). | Высота последнего оборота составляет менее 0,7 высоты раковины. Устье овальное | <i>B. (Bythinella) austriaca</i> |
| 2 (1). | Высота последнего оборота составляет более 0,7 высоты раковины. Устье округло-овальное | <i>B. (Bythinella) hungarica</i> |

***Bythinella (Bythinella) austriaca*
(Frauenfeld, 1856) (рис. 134)**

Clessin, 1884: 486; Geyer, 1927: 165; Жадин, 1952: 228; Старобогатов, Затравкин, 1987: 153.

Раковина башневидно-цилиндрическая (вальковатая), светло-желтая или серовато-зеленая, относительно твердостенная, полупрозрачная, с тонко и неравномерно исчерченной, слабо блестящей поверхностью. Завиток из 4–5 выпуклых, медленно нарастающих оборотов, разделенных глубоким, заметно скошенным швом. Высота завитка составляет 0,6 высоты раковины и превышает высоту устья более чем в 1,5 раза. Тангент-линия слегка выгнутая. Верхушка косо притупленная. Верхушечный угол $74-80^\circ$. Высота последнего оборота составляет около 0,6 высоты раковины, а ширина — 0,75 его высоты. Устье овальное, небольшое (его высота составляет 0,36–0,39 высоты раковины), слегка оттянутое вправо. Колумеллярный край слабо утолщен и отвернут. Парието-палатальный угол тупой — $118-125^\circ$. Пупок очень узкий, щелевидный.

Размеры. ВР — 2,4–3; ШР — 1,4–1,6 мм.

Описание сделано по нашим экземплярам из Черногорья (с. Луги и Усть-Говерла

Закарпатской обл.), Полонинского Хребта (с. Олышаны той же обл.) и Гарган (с. Яблоница Ивано-Франковской обл.).

Изменчивость — значительная. Заметно варьирует отношение ВР/ШР — 1,5–2,0, в связи с чем возможны ошибки при установлении видовой принадлежности этих раковин. Изменчивы также окраска раковины, степень исчерченности ее поверхности и блеска. Иногда предпоследний оборот бывает не вздутым, а уплощенным (Piechocki, 1979; наши данные). У некоторых экземпляров пупок оказывается совершенно закрытым.

Распространение. Европа (Восточные Альпы и Карпаты). В Украине встречается только в горной и редко — в предгорной зоне Карпат.

Экология. Встречается в родниках, ручьях, потоках выше 500 м н. у. м., а по А.Пехоцкому (Piechocki, 1979), — и в озерах. Стенотермный вид — в Карпатских местобитаниях температура воды в летнее время не превышает 10–15°, pH — 7,2–8. Предпочитает каменистые или каменисто-илистые грунты (Piechocki, 1979). Сосредоточен обычно под камнями, реже — на их боковых поверхностях, а также на погруженной водной растительности. Плотность поселения и биомасса широко варьируют. Так, в Олышанском водохранилище на р.Теребля (с. Олышаны) эти показатели 1,5 экз./м² и 0,002 г/м², в роднике с.Усть-Говерла — 305 экз./м² и 0,3 г/м², и в ручье с. Луги (Закарпатская обл.) — 320 экз./м² и 0,64 г/м². Питается моллюск тканями отмерших водных растений, соскабливая их с различных субстратов. Фильтрационный способ питания для этого вида возможен, однако его роль незначительна из-за бедности планктона в местах обитания моллюска. Данный вид является промежуточным хозяином трематод: на полонинах Карпат (Черногора, Свидовец) у него обнаружены партениты из групп вилкохвостых, стилетных и глазастостилетных церкарий (Кузьмович, 1979).

***Bythinella (Bythinella) hungarica* Hazay,
1881 (рис. 135)**

Hazay, 1881: 93; Жадин, 1952: 228; — *austriaca* f. *hungarica* Piechocki, 1979: 78; Старобогатов, Затравский, 1987: 153.

Раковина цилиндрическая, светло-желтая или роговая, довольно твердостенная, прозрачная. Поверхность очень тонко неправильно исчерченная, слабо блестящая или матовая. Завиток из 5,5 умеренно выпуклых, неравномерно возрастающих оборотов, разделенных глубоким швом, который заметно скошен между последним и предпоследним оборотами. Высота завитка составляет 0,6 высоты раковины и превышает высоту устья менее чем в 1,5 раза. Тангент-линия слабо выгнутая. Верхушка косо притупленная. Верхушечный угол 84–88° или прямой. Последний оборот слабо выпуклый, крупный, занимает 0,75–0,8 высоты раковины, а ширина его составляет около 0,75 его же высоты. Устье округло-овальное, небольшое. Колумеллярный край слегка утолщен и отогнут. Парieto-палатальный угол тупой — 135–145°. Пупок узкий, щелевидный.

Размеры. ВР — 3,5; ШР — 2,1 мм.

Описание сделано по нашим экземплярам из Черногорья (с. Луги и Усть-Говерла Закарпатской обл.).

Изменчивость. Выражается в варьировании тех же признаков, что и у *Bythinella austriaca*.

Замечания к диагностике. От предыдущего вида отличается более крупными размерами, большим числом оборотов, более крупным последним оборотом, несколько более тупым верхушечным углом и более округлым устьем.

Распространение. Европа — Восточные Альпы и Карпаты. В Украине отмечен для Черногоры (Bakowski, 1892; Стадниченко, 1967; 1982).

Экология. Встречается совместно с предыдущим видом, обычно на погруженной растительности. В родниковом ручье у с. Усть-Говерла Закарпатской обл. плотность его поселения 20 экз./м².

КРАТКИЙ ОБЗОР ИСКОПАЕМЫХ ВИДОВ ОТРЯДОВ LITTORINIFORMES И RISSOIFORMES

Представители отрядов Littoriniformes и Rissoiformes довольно часто и, как правило, в большом числе встречаются в отложениях неогена Украины. Главным образом это относится к видам второго отряда и особенно тех периодов формирования осадков, когда бассейн, предшествовавший Азово-Черноморскому, был соединен со Средиземным морем и (или) Каспием. А такие периодические обмены водами (и фауной) происходили неоднократно (Андрусов, 1887, 1890, 1906, 1961; Колесников, 1935; Архангельский, Страхов, 1938; Эберзин, 1949; Мордухай-Болтовской, 1960; Зенкевич, 1963; Старобогатов, 1970; Горещкий, 1970; Григорьев, Гожик, 1976; Островский и др., 1977а, б; Тактакишвили, 1977, 1984; Гожик, Присяжнюк, 1978; Невеская и др., 1986, и др.).

Число ископаемых видов моллюсков неогена (о более древних отложениях судить очень сложно) с трудом поддается точному учету. С одной стороны, это связано с обилием публикаций на эту тему (и ряд их практически недоступен), а с другой — крайне затруднительно более или менее точно идентифицировать формы, приводимые палеонтологами в списках вымерших моллюсков с таковыми современной системы.

Здесь мы попытаемся кратко обобщить имеющиеся литературные и некоторые собственные сведения об ископаемых представителях обсуждаемых отрядов. Несомненно, список их будет заведомо неполным. В некоторых случаях виды, достаточно подробно описанные и даже изображенные, не включались в обзор из-за установленного нами тождества их рецентным видам. Из списка также исключены таксоны, обнаруженные в отложениях, находящихся за пределами Украины.

Группировка ископаемых видов по степени их родства достаточно условна, так как об анатомическом устройстве этих видов, разумеется, данных нет.

Отряд Littoriniformes Pchelintsev, 1963

Семейство Melaraphidae Starobogatov et Sitnikova, 1983

Melaraphe praepontica (Andrussov, 1890)

Андрусов, 1961: 85, табл. 4, рис. 6, 7 (*Littorina*)

Верхний миоцен (меотис) Керченского п-ова. По облику и размерам раковины вид, несомненно, относится к группе *Melaraphe*.

Отряд Rissoiformes Slavoshevskaya, 1983

Семейство Rissoidae Gray, 1847

Coelacanthia quadrispinosa Andrussov, 1890

Андрусов, 1890: 296; 1961: 285.

Верхний миоцен (меотис) Керченского п-ова.

Rissoa turricula Eichwald, 1830

Eichwald, 1830: 218.

Верхний миоцен (меотис) Керченского п-ова.

Mohrensternia angulata (Eichwald, 1830)

Eichwald, 1830: 218 (*Rissoa*).

Нижний сармат Подолии.

M. inflata (Andrzejowski, 1835)

M. Hoernes, 1856: 576, tab. 48, fig. 22 (*Rissoa*).

Нижний сармат Подолии. Возможно, этот вид следует относить к подроду *Turboella*, однако, из-за отсутствия оригинального материала, от такого заключения воздержимся.

M. subinflata (Andrussov, 1890)

Андрусов, 1961: 82 (*Rissoa*).

Верхний миоцен (меотис) Керченского п-ова.

M. subangulata (Andrussov, 1890)

Андрусов, 1961: 82 (*Rissoa*).

Верхний миоцен (меотис) Керченского п-ова.

Rissoa (Turboella) hydrobioides (Hilbert, 1897)

Hilbert, 1897: 199, fig. 12—14 (*Mohrensternia*).

Нижний сармат Подолии.

Rissoa (Benzia) grandis (Andrussov, 1911)

Андрусов, 1961: 81 (*Rissoa*).

Средний миоцен (чокрак) Керченского п-ова. По облику раковины вид, несомненно, принадлежит к группе *R. benzi*.

Семейство *Haurakiidae* Slavoshevskaya, 1975

Mutiturbella protogena (Andrussov, 1890)

Андрусов, 1961: 81 (*Rissoa*).

Средний миоцен (чокрак) Керченского п-ова.

Семейство *Hydrobiidae* Trochel, 1857

Pseudopaludinella inflata Anistratenko, 1992

Анистратенко, Присяжнюк, 1992: 17, рис. 1, б.

Голоцен юга Украины.

P. ismailensis Anistratenko, 1992

Анистратенко, Присяжнюк, 1992: 18, рис. 1, в.

Голоцен юга Украины.

Hydrobia uiratamensis Kolesnikov, 1935.

Колесников, 1935: 214, табл. 27, фиг. 9—13.

Нижний и средний сармат Подолии и Керченского п-ова.

H. elongata (Eichwald, 1850)

Эйхвальд, 1850: 131, табл. 10, фиг. 15 (*Rissoa*).

Средний сармат Подолии, Крыма, Керченского п-ова и центрального Предкавказья.

H. substriatula Sinzov, 1880

Синцов, 1880: 13, табл. 8, фиг. 47—49.

Средний сармат Бессарабии.

Не исключено, что данная форма относится к роду *Turricaspia* (*Pyrgulidae*).

H. epikalensis Kolesnikov, 1935

Колесников, 1935: 216, табл. 27, фиг. 22—26.

Нижний сармат Керченского п-ова, западное и центральное Предкавказье. Не исключено, что данная форма принадлежит к роду *Turricaspia*.

H. trochus Andrussov, 1890

Андрусов, 1961: 67, табл. 3, рис. 7.

Верхний миоцен (меотис) Керченского п-ова. Возможно, вид относится к семейству *Pyrgulidae*.

H. ossovinarum Andrussov, 1890

Андрусов, 1961: 68, табл. 3, рис. 5, 6.

Верхний миоцен (меотис) Керченского п-ова. Не исключено, что данный вид относится к семейству *Pyrgulidae*.

H. panticapaes Andrussov, 1890

Андрусов, 1961: 69, табл. 3, рис. 1, 2.

Верхний миоцен (меотис) Керченского п-ова.

H. striatocarinata Andrussov, 1890.

Андрусов, 1961: 68, табл. 4, рис. 5.

Верхний миоцен (меотис) Керченского п-ова.

Семейство Pyrgulidae

Turricaspiia (*Caspiella*) *orthii crimeana* (Golikov et Starobogatov, 1966)

— *crimeana* Голиков, Старобогатов, 1966: 358, рис. 2, 10 (*Pyrgula*); 1972: 103, табл. 3, фиг. 12.

Фазеолиновый ил Черного моря. Номиналитический подвид *T. orthii orthii* (Clessin et Dybowski, 1888) обитает ныне в Каспии.

T. (Caspiella) abichi phaseolinica Starobogatov, 1987

— *kolesnikoviana* Логвиненко, Старобогатов, 1966: 357, рис. 2, 8—9 (*Pyrgula*); 1969: 372, рис. 366, 1. Голиков, Старобогатов, 1972: 102, табл. 3, фиг. 8.

Фазеолиновый ил Черного моря. Номиналитический подвид *T. a. abichi* Logvinenko et Starobogatov, 1969 обитает ныне в южной части Каспия.

T. (Caspiella) lirata marisnigri Starobogatov, 1987

— *elegantula* Голиков, Старобогатов, 1966: 359, рис. 2, 18 (*Pyrgula*); 1972: 104, табл. 3, фиг. 4.

Фазеолиновый ил Крыма. Номиналитический подвид *T. l. lirata* (B. Dybowski et Grochmalicki, 1915) ныне обитает в южном Каспии.

T. (Laevicaspia) iljinae (Golikov et Starobogatov, 1966)

Голиков, Старобогатов, 1966: 358, рис. 2, 14 (*Pyrgula*); 1972: 104, табл. 3, фиг. 9.

Фазеолиновый ил Черного моря.

T. (Laevicaspia) pseudocaspiia (Sinzov, 1912)

Синцов, 1912: 308, табл. 13, фиг. 98—105 (*Hydrobia*).

Средний сармат Подолии, Бессарабии, Керченского п-ова, Предкавказья и Абхазии (Колесников, 1935).

T. (Turricaspiia) spica (Eichwald, 1855)

Eichwald, 1855 (*Paludina*).

Голоцен юга Украины. Ныне обитает в Каспии.

T. (Turricaspiia) borceana (Golikov et Starobogatov, 1966)

Голиков, Старобогатов, 1966: 359, рис. 2, 16 (*Pyrgula*); 1972: 104, табл. 3, фиг. 16.

Фазеолиновый ил Крыма.

T. (Turricaspiia) nevesskae (Golikov et Starobogatov, 1966)

Голиков, Старобогатов, 1966: 359, рис. 2, 17 (*Pyrgula*).

Фазеолиновый ил Крыма.

T. (Turricaspiia) turritissima (Andrussov, 1890).

Андрусов, 1961: 77 (*Micromelania*).

Верхний миоцен (меотис) Керченского п-ова.

T. (Turricaspiia) striata (Andrussov, 1890)

Андрусов, 1961: 78 (*Micromelania*).

Верхний миоцен (меотис) Керченского п-ова.

T. (Turricaspiia) bosphorana (Andrussov, 1890)

Андрусов, 1961: 78 (*Micromelania*).

Верхний миоцен (меотис) Керченского п-ова.

T. (Trachycaspiia) laminatocarinata (Andrussov, 1890)

Андрусов, 1961: 68—69, табл. 3, рис. 4 (*Hydrobia*).

Верхний миоцен (меотис) Керченского п-ова.

T. (Trachycaspiia) purpurina (Andrussov, 1890)

Андрусов, 1961: 72, табл. 3, рис. 3 (*Pyrgula*).

Верхний миоцен (меотис) Керченского п-ова.

T. (Trachycaspiia) sinzowii (Andrussovi, 1890)

Андрусов, 1961: 70, табл. 3, рис. 10, 11 (*Pyrgula*).

Верхний миоцен (меотис) Керченского п-ова.

T. (Trachycaspiа) pagodaefomis (Andrussov, 1890)
Андрусов, 1961: 72–72, табл. 3, рис. 16–18 (*Pyrgula*).

Верхний миоцен (меотис) Керченского п-ова.

T. (Trachycaspiа) marginata (Neumayr, 1875)
Neumayr, 1875: 25, tab. 17, fig. 14 (*Hydrobia*).

Верхний миоцен (меотис) Керченского п-ова.

T. (Trachycaspiа) abberans (Andrussov, 1890)
Андрусов, 1961: 79, табл. 4, рис. 8, 9 (*Micromelania*)

Верхний миоцен (меотис) Керченского п-ова.

T. (Trachycaspiа) carinata (Andrussov, 1890)
Андрусов, 1961: 79 (*Micromelania*).

Верхний миоцен (меотис) Керченского п-ова.

T. (Sectio ?) parastriata Anistratenko nom. nov. pro *Pyrgula striata* Andrussov, 1890 non *Micromelania striata* Andrussov, 1890 — *striata* Андрусов, 1961: 71, табл. 3, рис. 12, 13 (*Pyrgula*).

Верхний миоцен (меотис) Керченского п-ова.

Caspiа (Clathrocaspiа) brotzkajae Starobogatov, 1992
Анистратенко, Присяжнюк, 1992: 18, рис. 2, а.

Голоцен юга Украины. Ныне обитает в южном Каспии.

C. (Clathrocaspiа) valkanovi valkanovi (Golikov et Starobogatov, 1966)
— *baerii valkanovi* Голиков, Старобогатов, 1966: 354, рис. 1, 9 (*Pyrgula*); 1972: 99, табл. 2, фиг. 15.

Фазеолиновый ил Черного моря.

C. (Clathrocaspiа) makarovi aluschtensis (Golikov et Starobogatov, 1966)
— *gmelini aluschtensis* Голиков, Старобогатов, 1966: 354, рис. 1, 8 (*Pyrgula*); 1972: 100, табл. 2, фиг. 19.

Семейство *Amnicolidae* Tryon, 1866.
Amnicola cyclostomoides Sinzov, 1880
Синцов, 1880: 13, табл. 8, фиг. 50–52.

Средний сармат Бессарабии.

A. nympha (Eichwald, 1850)

Эйхвальд, 1850: 135, табл. 10, фиг. 27 (*Paludina*).

Средний сармат Бессарабии, Подолии и Керченского п-ова.

A. zonata (Eichwald, 1850)

Эйхвальд, 1850: 135, табл. 10, фиг. 26 (*Paludina*).

Средний сармат Бессарабии, Подолии и Керченского п-ова.

- Акрамовский Н.Н. Моллюски (Mollusca). — Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1976. — 268 с. — (Фауна АрмССР).
- Алексенко Т.Л. Моллюски Днепровско-Бугской устьевой области и их роль в экосистеме: Дис. ... канд. биол. наук. — Киев, 1992. — 173 с.
- Алексенко Т.Л., Левина О.В., Старобогатов Я.И. Род *Lithoglyphus* (Gastropoda Lithoglyphidae) и его виды в фауне СССР // Вестн. зоологии. — 1990. — № 5. — С. 9–15.
- Алексенко Т.Л., Старобогатов Я.И. Виды *Caspia* и *Turricaspia* (Gastropoda, Pectinibranchia, Pyrgulidae) Азово-Черноморского бассейна // Там же. — 1987. — Вып. 3. — С. 32–39.
- Андрусов Н.И. Геологические исследования в западной половине Керченского полуострова, произведенные летом 1884 г. // Зап. Новорос. о-ва естествоиспыт. — 1887. — Т. 11, вып. 2. — С. 69–147.
- Андрусов Н.И. Керченский известняк и его фауна // Зап. Спб. о-ва. Сер. 2. — 1890, ч. 26. — С. 193–345.
- [Андрусов Н.И.] Andrussov N.I. Die Südrussische Neogenablagerungen. Teil 4. Maotische Stufe // Зап. Спб. минерал. о-ва. — 1906. — Ч. 42. — С. 289–449.
- Андрусов Н.И. Избранные труды. — М.: Изд-во АН СССР, 1961. — Т. 1. — 711 с.
- Анистратенко В.В. Соотношение между кривизной фронтального сечения створок и углом между латеральными зубами некоторых сфериид (*Bivalvia*, *Sphaeriidae*) // Моллюски: Итоги и перспективы их изучения. — Л., 1987. — С. 207–209.
- Анистратенко В.В. Моллюски семейства Truncatellidae (Gastropoda Pectinibranchia) Черного и Азовского морей // Вестн. зоологии. — 1990. — Вып. 4. — С. 67–70.
- Анистратенко В.В. Моллюски группы *Hydrobia sensu lato* Черного и Азовского морей // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. — 1991. — 96, вып. 6. — С. 73–81.
- Анистратенко В.В., Байдашников А.А. Эволюционное значение инверсии завитости раковин у моллюсков // Вестн. зоологии. — 1991. — Вып. 2. — С. 10–14.
- Анистратенко В.В., Присяжнюк В.А. Новые данные о моллюсках голоценовых отложений Черного моря на юге Украины // Там же. — 1992. — № 5. — С. 15–21.
- Анистратенко В.В., Куропатов Л.А. Новые находки малоизвестных черноморских моллюсков // Бюл. Никит. ботан. сада. — 1989. — Вып. 68. — С. 14–16.
- Архангельский А.Д., Страхов Н.М. Геологическое строение и история развития Черного моря. — М.: Изд-во АН СССР, 1938. — 226 с.
- Афанасьева Г.А. О термине "гомеоморфия" // Палеонтол. журн. — 1977. — Вып. 4. — С. 119–122.
- Багдасарян К.Г. Некоторые случаи параллельного развития и конвергенции в истории миоценовых каридий и значение их для построения филогенетической системы // Моллюски, их система, эволюция и роль в природе. — Л.: Наука, 1975. — С. 195–198.
- Байдашников А.А. Наземные моллюски Закарпатской области и их распространение по основным ландшафтам и растительным сообществам // Новые данные по систематике и экологии моллюсков. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР. — 1985. — 135. — С. 44–66.
- Байдашников А.А. Вертикальное распределение наземных моллюсков Украинских Карпат // Вестн. зоологии. — 1989. — № 5. — С. 55–59.
- Березкина Г.В., Старобогатов Я.И. Экология размножения и кладки яиц пресноводных легочных моллюсков // Тр. ЗИН АН СССР, 1988. — 174. — 307 с.
- Владимиров М.З. Влияние сброса подогретых вод Молдавской ГРЭС на состав, биотопическое распределение и развитие моллюсков в Кучурганском лимане-охладителе // Моллюски. Систематика, экология и закономерности распространения. — Л.: Наука, 1983. — С. 240–241.
- Воронцов Н.Н. Постепенное или внезапное видообразование: "или-или" или "и-и"? // Дарвинизм: история и современность. — Л.: Наука, 1988. — С. 87–103.
- Гожиц П.Ф., Присяжнюк В.А. Пресноводные и наземные моллюски миоцена Правобережной Украины. — Киев: Наук. думка, 1978. — 176 с.
- Голиков А.Н., Скарилато О.А. Некоторые вопросы систематики и экологии морских моллюсков и перспективы их изучения // Моллюски. Пути и методы их изучения. — Л.: Наука, 1971. — С. 24–27.
- Голиков А.Н., Старобогатов Я.И. Поито-каспийские брюхоногие моллюски в Азово-Черноморском бассейне // Зоол. журн. — 1966. — 45, вып. 3. — С. 352–362.
- Голиков А.Н., Старобогатов Я.И. К построению системы переднежаберных брюхоногих моллюсков // Моллюски и их роль в экосистемах. — Л.: Наука, 1968. — С. 5–7.
- Голиков А.Н., Старобогатов Я.И. Класс брюхоногие моллюски *Gastropoda* Cuvier, 1797 // Определитель фауны Черного и Азовского морей. — К.: Наук. думка, 1972. — Т. 3. — С. 65–166.
- Голиков А.Н., Старобогатов Я.И. Вопросы филогении и системы переднежаберных брюхоногих моллюсков // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. — 1989 (1988). — 187. — С. 4–77.
- Горецкий Г.И. Аллурвиальная летопись Великого пра-Днепра. — М.: Наука, 1970. — 491 с.
- Григорьев Б.Ф., Гожиц П.Ф. Геологическая история Черного моря и происхождение "каспийской"

фауны открытых лиманов северо-западного Причерноморья // Гидробиол. журн. — 1976. — 17, вып. 5. — С. 5–12.

Давыдов А.Ф., Круглов Н.Д., Старобогатов Я.И. Экспериментальное скрещивание двух форм *Lymnaea stagnalis* и вопросы систематики подрода *Lymnaea* s. str. (Gastropoda Pulmonata) // Зоол. журн. — 1981. — 60, вып. 9. — С. 1325–1338.

Дамьянов С.Г., Лихарев И.М. Сухоземии охлюви // Фауна на България. — София, 1975. — Изд-во БАН. — Т. 4. — 426 С.

Долгих А.В. О зараженности гидробии выпуклой *Hydrobia ventrosa* Тилигульского лимана личинками микрофалид // Вестн. зоологии. — 1969. — Вып. 4. — С. 32–35.

Жадин В.И. Наши пресноводные моллюски. — Муром Б. и., 1926. — 131 с.

Жадин В.И. Материалы по фауне пресноводных моллюсков бассейна р. Северного Донца // Тр. Харк. т-ва дослідників природи. — 1929. — 7. — С. 77–100.

Жадин В.И. Пресноводные моллюски СССР. — Л. Ленснбтехиздат, 1933. — 232 с.

Жадин В.И. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР // Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим институтом АН СССР. — М.; Л. Изд-во АН СССР. — 1952. — Т. 46. — 376 с.

Затравкин М.Н. Гидромалакофауна среднего течения реки Северский Донец // Зоол. журн. — 1980. — 59, вып. 11. — С. 1739–1742.

Земкевич Л.А. Биология морей СССР. — М. Изд-во АН СССР, 1963. — 739 С.

Зімбалева Л.М. Еколого-фауністична характеристика моллюсків у заростях водної рослинності середнього та нижнього Дніпра // Питання екології і ценології водних організмів Дніпра. — К. Вид-во АН УРСР, 1963. — С. 14–19.

Иванов Д.Л. Происхождение и ранние этапы эволюционных преобразований радулярного аппарата // Эволюционная морфология моллюсков (Закономерности морфофункциональных перестроек радулярного аппарата). — Тр. Зоол. музея МГУ. — М. Изд-во МГУ, 1990. — С. 5–37.

Иванов А.В., Полянский Ю.И., Стрелков А.А. Большой практикум по зоологии беспозвоночных (типы: сипункулиды, моллюски, щупальцевые, иглокожие). — М. Высш. шк., 1985. — Ч. 3. — 390 с.

Иванова-Казас О.М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Трохофорные, щупальцевые, щетинкочелюстные, погонофоры. — М. Наука, 1977. — 312 с.

Изагуллаев З.И., Старобогатов Я.И. Род *Melanopsis* (Gastropoda Pectinibranchia) и его представители, обитающие в водоемах СССР // Зоол. журн. — 1984. — 63, вып. 10. — С. 1471–1483.

Ильина Л.Б. История гастропод Черного моря // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. — 1966. — 110. — 210 с.

Калабушкин Б.А. Внутрипопуляционная изменчивость в современной и среднеголоценовой популяции *Littorina squalida* // Журн. общ. биологии. — 1976. — 37, № 3. — С. 369–377.

Кожов М.М. К морфологии и истории байкальских эндемичных моллюсков семейства Baicaliidae // Тр. Байкальск. лимнол. станции. — 1951. — Т. 12. — С. 93–119.

Колесников В.П. Сарматские моллюски. Палеонтология СССР. — М. Изд-во АН СССР. — 1935. — Т. 10. — Ч. 2. — 507 с. + XXXI 11.

Колесников В.П. Таблица для определения каспийских гастропод // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. — Отд. геол. — 1947. — 22. — С. 105–112.

Круглов Н.Д. Адаптивный характер внешних и внутренних структур синкапсул водных гастропод // Материалы Всесоюз. науч.-метод. совещ. зоологов педвузов. — Махачкала: Б. и., 1990. — Ч. 1. — С. 146–149.

Кузьмович Л.П. К изучению моллюсков полонии Украинских Карпат // Моллюски. Основные результаты их изучения. — Л. Наука, 1979. — С. 207–208.

Логвиненко Б.М., Старобогатов Я.И. Тип моллюски Моллюска // Атлас беспозвоночных Каспийского моря. — М. Пищ. пром-сть, 1969 (1968). — С. 308–385.

Логвиненко Б.М., Старобогатов Я.И. Кривизна фронтального сечения створки как систематический признак у двустворчатых моллюсков // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. — 1971. — Вып. 5. — С. 7–11.

Лубянов И.П. Донная фауна реки Молочной // Зоол. журн. — 1954. — 33, вып. 3. — С. 537–544.

Макаров А.К. Распространение некоторых ракообразных (*Mysidacea*, *Cypaea*) и лиманных моллюсков в устьях рек и открытых лиманах северного Причерноморья // Там же. — 1938. — 17, вып. 6. — С. 1055–1062.

Марковский Ю.М. Фауна беспозвоночных низовьев рек Украины. II. Днепровско-Бугский лиман. — Киев: Изд-во АН УССР, 1954. — 207 с.

Милашевич К.О. Моллюски, собранные во время экскурсии С.А.Зернова на миноносце № 264 на р. Дунай с 28 июня по 3 июля 1907 г. // Изв. Императ. Акад. наук СПб. Сер. 6. — 1908. — 2. — С. 991–996.

Милашевич К.О. Список видов моллюсков, собранных С.А.Зерновым в 1908 г. в северо-западной части Черного моря на пароходе "Академик Бэр" // Ежегодник Зоол. Музея АН. — 1909. — 14. — С. 145–166.

Милашевич К.О. Список видов морских моллюсков, собранных во время командировки С.А.Зернова от Зоол. Музея Имп. Акад. наук вдоль южного берега Крыма на пароходе М.Т. и Пр. "Меотия" с 15 авг. по 15 сент. 1909 г. // Там же. — 1912. — 16. — С. 512–527.

Милашевич К.О. Моллюски Черного и Азовского морей // Фауна России и сопредельных стран. Моллюски русских морей. — Пг., 1916. — 1. — 312 с.

Миничев Ю.С., Старобогатов Я.И. Основные особенности эволюции половой системы гастропод // Зоол. журн. — 1971. — 50, вып. 9. — С. 1309–1322.

Миничев Ю.С., Старобогатов Я.И. Подклассы брюхоногих моллюсков и их филогенетические отношения // Там же. — 1979. — 58, вып. 3. — С. 293–305.

Мордужий-Болтовской Ф.Д. Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне. — М.; Л. Изд-во АН СССР. — 1960. — 286 с.

Невесская Л.А., Гончарова И.А., Ильина Л.Б. и др. История неогеновых моллюсков Паратетиса // Тр. Палеонтол. Ин-та АН СССР. — М. Наука, 1986. — 220. — 208 с.

Островский А.Б., Измайлов Я.А., Щеглов А.П. и др. Новые данные о стратиграфии и геохронологии плейстоценовых морских террас Черноморского побережья Кавказа и Керченско-Таманской области // Палеогеография и отложения плейстоцена южных морей СССР. — М. Наука, 1977а. — С.61–68.

Островский А.Б., Измайлов Я.А., Балабанов И.П. и др. Новые данные о палеогидрологическом режиме Черного моря в верхнем плейстоцене и голоцене // Палеогеография и отложения плейстоцена южных морей СССР. — М.: Наука, 1977б. — С. 131–140.

Пирогов В.В. Малакофауна дельты Волги: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Л., 1974. — 19 с.

Полищук В.В. Солоноватоводные и пресноводные моллюски из антропогенных отложений долин рек Ингула, Ингульца, Южного Буга и их связь с современной малакофауной // Моллюски. Их система, эволюция и роль в природе. — Л. Наука, 1975. — С. 198–200.

Полищук В.В., Люрим Л.Б. Про знаходження *Potamopyrgus jenkinsi* (Smith, 1889) (Gastropoda, Mollusca) в Прип'ятському Поліссі // Доп. АН УРСР. Сер. 6. — 1976. — Вип. 4. — С. 364–366.

Полынский Ю. Матеріали до пізнання малакофауни західного Полісся // Зб. фізіогр. коміс. т-ва ім. Т.Г.Шевченка у Львові. — 1932. — Вип. 4/5. — С. 83–100.

Прокудина Л.А. Каталог фауны и флоры Черного моря района Карадагской биологической станции // Тр. Карадаг. биол. станции, 1952. — Вип. 12. — С.116–126.

Пузанов И.И. По нехоженному Крыму. — М. Гос. Изд-во географ. лит., 1960. — 285 с.

Раун Д., Стэнли С. Основы палеонтологии. — М. Мир, 1974. — 390 с.

Садковский А.А. К вопросу о промежуточном положении некоторых черноморских моллюсков между формами атлантическими и средиземноморскими // Тр. Зоол. сектора Груз. отд. Закавказ. филиала АН СССР, 1934. — Т. 1. — С. 61–87.

Синцов И.Ф. Описание новых форм раковин из третичных образований Новороссии. Статья 4. // Зап. Новорос. о-ва естествоиспытателей. — 1880. — 7, вып. 1.

Ситникова Т.Я., Старобогатов Я.И. Объем и систематический статус группы *Architaenioglossa* (Gastropoda Pectinibranchia) // Зоол. журн. — 1982. — 61, вып. 6. — С. 831–842.

Ситникова Т.Я., Старобогатов Я.И., Анистратенко В.В. Анатомия и систематическое положение некоторых мелких *Pectinibranchia* (Mollusca Gastropoda) фауны Европы // Вестн. зоологии. — 1992. — № 5. — С. 3–12.

Славошевская Л.В. Особенности полового аппарата *Rissoacea* и их значение для систематики надсемейства // Моллюски, их система, эволюция и роль в природе. — Л. Наука, 1975. — С. 117–120.

Славошевская Л.В. Организация, размножение и систематическое положение "*Tharriella*" *placoma* (Smith) (Gastropoda Rissooidea) из Японского моря. Морфология, систематика и филогения моллюсков // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. — 1979. — 80. — С. 93–101.

Славошевская Л.В. Организация и систематическое положение *Rissoacea* (Gastropoda, Pectinibranchia) // Моллюски. Систематика, экология и закономерности распространения. — Л. Наука, 1983. — С. 15–18.

Станищенко А.П. Пресноводные брюхоногие моллюски (Gastropoda) западных областей Украины: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Львов, 1967. — 18 с.

Станищенко А.П. К характеристике зараженности пресноводных брюхоногих моллюсков личиночными формами трематод // Вестн. зоологии, 1974. — № 2. — С. 56–60.

Станищенко А.П. Пресноводные моллюски Украинской ССР, их биоценологические связи и воздействие на моллюсков трематод: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Л., 1982. — 44 с.

Станищенко А.П., Станищенко Ю.А. К фауне и экологии пресноводных моллюсков (Gastropoda, Bivalvia) Украинского Полесья // Гидробиол. журн. — 1984. — 20, № 2. — С. 36–40.

Старобогатов Я.И. Практические приемы систематики и вопрос о критерии вида // Зоол. журн. — 1968. — 47, вып. 6. — С. 875–886.

Старобогатов Я.И. Моллюски семейства *Pisidiidae* Байкала. — Отчетная науч. сессия по итогам работ 1968 г. Зоол. ин-та АН СССР: Тез. докл. — Л., 1969. — С. 11–12.

Старобогатов Я.И. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов Земного шара. — Л. Наука, 1970. — 372.

Старобогатов Я.И. Класс брюхоногие моллюски — Gastropoda // Определитель пресноводных беспозвоночных европейской части СССР. — Л. Гидрометеоиздат, 1977. — С. 152–174.

Старобогатов Я.И. // Проблема видообразования. — М., 1985. — 96 с. (Итоги науки и техники ВИНТИ / Сер. Общ. геология; Т. 20).

Старобогатов Я.И. О соотношении между микро- и макроэволюцией // Дарвинизм история и современность. — Л. Наука, 1988. — С. 138–145.

Старобогатов Я.И. Типология радулы. Эволюционные преобразования радул // Эволюционная морфология моллюсков (Закономерности морфофункциональных перестроек радулярного аппарата). — Тр. Зоол. музея МГУ. — М. Изд-во МГУ, 1990. — С. 37–91.

Старобогатов Я.И., Затравкин М.Н. *Bithynioidea* (Gastropoda Pectinibranchia) фауны СССР // Моллюски. Результаты и перспективы их исследований. — Л. Наука, 1987. — С. 150–153.

Старобогатов Я.И., Ситникова Т.Я. Система отряда *Littoriniformes* (Gastropoda Pectinibranchia) // Моллюски. Систематика, экология и закономерности распространения. — Л. Наука, 1983. — С.18–22.

Старобогатов Я.И., Ситникова Т.Я. Новый простой метод приготовления препаратов радулы моллюсков // Новые данные по систематике и экологии моллюсков. — Л., 1985. — С. 20–21.

- Старобогатов Я.И., Толстикова Н.В. Моллюски // Общие закономерности возникновения и развития озер. Методы изучения истории озер. История озер СССР. — Л. Наука, 1986. — С. 156–165.
- Тактакишвили И.Г. К плиоценовой истории моллюсковых фаун Паратетиса. — Тбилиси: Мецниереба, 1977. — 135 с.
- Тактакишвили И.Г. Биостратиграфия плиоцена Западной Грузии. — Тбилиси: Мецниереба, 1984. — 136 с.
- Чухчин В.Д. Пелагические личинки брюхоногих моллюсков Черного моря // Тр. Севастоп. биол. станции. — 1960. — Т. 13. — С. 92–113.
- Чухчин В.Д. Размножение *Littorina neritoides* (L.) (Gastropoda, Prosobranchia) в Черном море // Биология моря. — Киев. — 1974. — Вып. 32. — С. 66–73.
- Чухчин В.Д. Систематическое положение и экология черноморских Hydrobiidae // Моллюски, их система, эволюция и роль в природе. — Л. Наука, 1975. — Сб. 5. — С. 120–122.
- Чухчин В.Д. Систематическое положение и экология черноморских Hydrobiidae // Биология моря. — Киев. — 1976а. — Вып. 36. — С. 65–75.
- Чухчин В.Д. Жизненный цикл и рост *Hydrobia acuta* (Drap.) и *Hydrobia ventrosa* (Mont.) в Черном море // Биология моря. — Киев. — 1976б. — Вып. 37. — С. 85–90.
- Чухчин В.Д. Функциональная морфология *Semisalsa dolinatica* — нового черноморского брюхоногого моллюска // Зоол. журн. — 1976 в. — Вып. 2. — С. 1627–1634.
- Чухчин В.Д. Экология брюхоногих моллюсков Черного моря. — Киев: Наук. думка, 1984. — 176 с.
- Шаронов И.В. Фауна скал и каменистых россыпей в Черном море у Карадага // Тр. Карадаг. биол. станции. — 1952. — Вып. 12. — С. 68–77.
- Шиманский В.Н. О некоторых случаях конвергенции у наутилоидей. Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. геол. — 1958. — 33, вып. 3. — С. 157–158.
- Шмальгаузен И.И. Пути и закономерности эволюционного процесса. — М.: Наука, 1983. — 360 с.
- Шмидт Г.А. Типы эмбриогенеза и их приспособительное значение. — М. Наука, 1968. — 231 с.
- Эберзин А.Г. О происхождении плиоценовых родов кардий в Эвксинском бассейне // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. — 1949. — 20. — С. 209–232.
- [Эйхвальд Э.] Eichwald E. Naturhistorische Skizze von Litthauen, Volhynien und Podolien in geognostischer, mineralogischer, botanischer und zoologischer Hinsicht. — Wilna, 1830. — S. 1–256.
- [Эйхвальд Э.] Eichwald E. Fauna Caspii maris primitae Bull. Soc. Natur. de Moscou, 1838. — 11. — P. 125–174.
- [Эйхвальд Э.] Eichwald E. Zur Naturgeschichte des Kaspischen Meers // Nouv. Mem. Soc. Natur. de Moscou. — 1885. — Т. 10. — S. 283–823.
- Ярошенко М.Ф. Гидрофауна Днестра. — Кишинев: Изд-во Молд. фил. АН СССР, 1957. — 168 с.
- Adamowicz J. Materiały do fauny mięczaków (Mollusca) Polesia // Fragm. faun. Mus. Zool. Pol. — 1939. — 4, N 3. — S. 13–89.
- Adams J. Descriptions of some minute British Shells // Trans. Linnean Soc. London, 1800. — 5. — P. 1–6.
- Ager D.V. Principles of paleontology Intern. ser. Earth Sci. — New York, 1963. — 371 p.
- Anistratenko V.V. New data on fauna and taxonomy of Prosobranch gastropods from Black and Azov seas // Abstracts 11th Intern. Malacol. Congr. (Siena, Italy, 30th Aug. — 5th Sept. 1992). — 1992. — P. 297–298.
- Anistratenko V.V., Starobogatov Ya.I. Molluscs of superfamily Rissooidea from the Black and Azov seas // La Conchyglia (Intern. Shell Mag.). — 1994. — N 271. — P. 41–48.
- Aradas A.A., Maggiore C.P.D.G. Catalogo ragionato delle conchiglie viventi i fossili di Sicilia etc. // Atti. Accad. gioenia sci. nat. Catania, 1844 (1843). — 20 p.
- Barowski J. Mieczaki. — Lwow: Mus. im. Dzieduszyckich, 1892. — 264 S.
- Belke G. Quelques mots sur les slimak et la faune de Kamienetz-Podolski // Bull. Soc. Imp. Natur. de Moscou. — 1853. — 26. — P. 410–437.
- Berg K., Ockelmann K.W. The respiration of freshwater snails // J. Exptl. Biol. — 1959. — 36. — P. 690–708.
- Boeters H.D., Gittenberger E., Subai P. Die Aciculidae (Mollusca: Gastropoda Prosobranchia) // Zool. verh. — 1989. — N 252. — S. 1–234.
- Bole J. Prispevek k poznavanju Anatomije in Taksonomij Podzemeljskin Hidrobiid (Gastropoda, Prosobranchia) // Slovenska Acad. — Ljubljana, 1970. — Classis IV, — XIII/2. — S. 87–111.
- Bole J. Zur Problematik der Gattung Lithoglyphus Hartmann, 1821 (Gastropoda, Lithoglyphidae) // Razpr. Slov. Acad. Znan. Umet. — 1982. — 23, N. 5. — S. 155–169.
- Bondesen P. A comparative morphological-biological analysis of the egg capsules of freshwater pulmonata gastropods // Naturhist. Mus. Aarhus. — 1950. — 208 p.
- Boycott A.E. Parthenogenesis in *Paludetrina jenkinsi* // J. Conchol. — 1919. — 16. — P. 54–61.
- Bourguignat J.R. Species novissimae Molluscorum in Europaeo systemati detectae notis diagnosticis succinctis breviter descriptae. — Lutetiae (=Paris): Bouchard-Huzard, 1876. — 80 p.
- Buckman S.S. The Bajocian of the Mid-Cotteswolds. Appendix to part. 3. 1. Notes on certain Brachiopoda // Quart. J. Geol. Sci. London, 1895. — 51. — P. 445–458.
- Bucquoy E., Dautzenberg P., Dollfus G. Les Mollusques marins du Roussillon. Gastropodes. — Paris, 1882–1886. — Vol. 1. — 570 p.
- Clessin S. Deutsche Excursions-Mollusken-Fauna. — Nurnberg: Bauer und Raspe, 1884. — 663 S.
- Clessin S. Die Mollusken-Fauna Oesterreich, Ungarns und der Schweiz. — Nurnberg: Bauer und Raspe, 1887. — 320 S.
- Climo F.M. Description and affinities of the subterranean molluscan fauna of New Zealand // N. Z. Journ. of Zool. — 1974. — 1, N. 3. — P. 247–284.

Cooper G.A. Homeomorphy in Recent deep-see brachiopods // Smiths. Contrib. Paleobiol. - 1972. - N. 11. - P. 1-16.

Costa E.M. Historia naturalis testaceorum Britanniae, or the British Conchology. - London, 1778. - P.1-254. N. V.

Creeck G.A. The morphology of *Acme fusca* (Montagu) with special reference to the genital system // Proc. Malac. Soc. London, 1953. - 29. - P. 228-240.

Draparnaud J. Ph. R. Histoire naturelle des Mollusques terrestres et fluviatilis de la France. - Paris, L. Colas. - 1805. - Vol. 1. - N 8. - P. 1-164.

Dybowski W. Die Gastropoden-Fauna des Kaspischen Meers // Nach der Sammlung des Akademikers Dr. K. E. V. Baer bearbeitet von Dr. W. Dybowski. - Malak. Blätter, 1888. - N.F. - Bd. 10. - S. 1-29.

Ellis R.A. British Snails. A Guide to the non-Marine Gastropoda of Great Britain and Ireland Pliocene to recent // Oxford: Clarendon press. - 1926. - 275 p.

Falniowski A. Hydrobioidea of Poland (Prosobranchia: Gastropoda) // Sci. Bull. Acad. Min. Met. - Folia Malacologica. - Cracow, 1987. - Bull. 1, N. 1096. - 119 p.

Falniowski A. Przodokrzelne (Prosobranchia, Gastropoda, Mollusca) Polski. 1. Neritidae, Viviparidae, Valvatidae, Bithyniidae, Rissoidae, Aciculidae // Zeszyty Naukowe Univ. Jagiellońskiego CMX 910 Prace Zoolo-giczne, zesz. 35, 1989.

Falniowski A., Steffek J.A. A new species of *Bythiospeum* (Prosobranchia Hydrobioidea Moitessieriidae) from Southern Poland // Folia malacologica, 1989. - 3. - P. 95-101.

Falniowski A., Szarowska M. Shell SEM outer and inner structures and rissacean phylogeny 1: *Bythiospeum neglectissimum* Falniowski et Steffek, 1989 (Gastropoda, Prosobranchia, Rissacea: Hydrobioidea) // Malakol. Abhandlungen Staatl. Museum Dresden, 1991. - Bd. 15. - Hft. 2. - N. 13. - S. 115-123.

Frankenberger Z. Mekkysi - Mollusca // Klic zviřeny CSR. - Praha: Cs. Akad. Ved., 1954. - S. 327-369.

Fretter V., Gracham A. British Prosobranch Molluscs: their functional anatomy and ecology. - London, 1963(1962). - 755 + XVI P.

Fretter V., Gracham A. Reproduction // Physiology of Mollusca. - New York; London: Pergamon press, 1964. - Vol. 1. - P. 127-164.

Fretter V., Patil A.M. A revision of the systematic position of the prosobranch gastropod *Cingulopsis* (*Cingula*) *fulgida* (J.Adams) // Proc. Malacol. Soc. - London, 1958. - 33, N. 3. - P. 114-126.

Fromming E. Biologie der Mitteleuropaischen sus wasserschnecken. - Berlin: Duncker und Humbolt, 1956. - 315 S.

Germain L. Mollusques terrestres et fluviatiles. Fauna de France. - Paris: Lechevalier, 1931. - Fasc. 22. - 897 + XIV pp.

Geyer D. Unsere Land- und Susswasser-Mollusken. - Stuttgart: Lutz, 1927. - 224 S.

Golikov A.N., Starobogotov Ya. I. Systematics of prosobranch gastropods // Malacologia. - 1975. - 15, N. 1. - P. 185-232.

Grossu A.V. Gastropoda Prosobranchia si Opisthobranchia. Fauna Republicii Populare Romine. Mollusca. - Bucuresti, 1956. - Vol. 3. - Fas. 2. - 220 p.

Hazay J. Mollusken-Fauna von Budapest. - Cassel: Fischer, 1881. - 187 p.

Herbich F., Neumayr M. Die Susswasserablagerungen in SO-lichen Siebenburger // Jahrb. geol. Reichsanst. - 1875. - Bd. 25. - S. 25.

Hesse P. Mollusken von Varna und Umgehung // Nachrichtsbl. Deutsch. Malak. Ges. - 1916. - Jhg. 48. - H. 4. - S. 145-157

Jachno J. Materyaly do fauni malakozoologicznej galicyjskiej. - Krakow: Univ. Jagell., 1870. - 104 S.

Jackiewicz M. Badania anatomiczne i histologiczne nad *Acicula polita* (Hartm.) z uwzględnieniem innych gatunkow *Acicula* Hartm. (Mollusca Prosobranchia) // Pr. Komis. Biol. PTPN. - 1967. - 32. - Zesz. 3. - S.167-243.

Jackiewicz M. Nowe stanowiska slimaka *Potamopyrgus jenkinsi* (E.A.Smith, 1889) w Polsce i uwagi o jego rozmieszczeniu // Przegląd Zoolog, 1973. - 17. - Zes. 3. - 364-366.

Jackiewicz M. *Acicula* (*Hyalacme*) *jankowskiana* sp. n. // Bull. Soc. amis. sci. et lett. Pozn. D. - 1979. - 19. - P. 95-98.

Jeffreys J.G. Description and notices of British shells // Ann. Mag. Hist. - 1848. - 2. - P. 345.

Johansson J. Genital organs of two *Alvania* species and comparison with related families (Mollusca Prosobranchia) // Ark. Zool. - 1956. - B. 9. - Haf. 5, N. 16. - P. 377-387.

Kaneva-Abadjieva V. La fauna des Mollusques de la region du Bosphore // Докл. Бълг. АН. - 1959. - 12, № 5. - С. 439-442.

Krull H. Anatomische Untersuchungen an einheimischen Prosobranchieren und Beitrage zur Phylogenie der Gastropoden // Zool. Jahrb. Anat. - 1935. - Bd. 60. - S. 399-464.

Krynicky I.A. Conchylia tam terrestria, quam fluviatilia etc. // Bull. Soc. Imp. Natur. de Moscou. - 1837. - 11. - P. 50-67.

Kuster H.C. Die Gattungen *Paludina*, *Hydrocena* und *Valvata* // Systematische Conchylien-Cabinet. - Nurnberg, 1852. - 86 S. - 14 Taf.

Kuster H.C. Die Gattungen *Truncatella* und *Paludinella* // Martini und Chemnitz. Conch. - Cab. - Nurnberg, 1855. - Bd. 1. - Abt. 23. - 20 S.

Lebour M. The breeding of *Littorina neritoides* // J. Mar. Biol. Assoc. U.K., 1935. - 20, N. 2. - P.373-376.

Lebour M. Notes on the eggs and larvae of some Plymouth prosobranchs // Ibid. - 1936. - 20, N. 3. - P. 547-566.

Lebour M. The eggs and larvae of the British Prosobranchs with special reference to those living in the plancton // Ibid. - 1937. - 22, N. 1. - P. 105-166.

- Lehmann U. Palaontologisches Worterbuch. — Stuttgart, 1964. — 335 S.
- Lilly M.M. The mode of life and structure and functioning of the reproductive ducts of *Bithynia tentaculata* (L.) // Proc. Malacol. Soc. London. — 1953. — 30. — P. 87–100.
- Linnaeus C. Systema Naturae per Regna tria Naturae, secundum classis, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. T. 1. Ed. X, reformata. — Holmiae: Laurentii Salvii, 1758. — 4 + 824 p.
- Linne C. V. Systema Naturae per Regna tria Naturae, secundum classis, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. T. 1; ps. 2. Ed. XII, reformata. — Holmiae: Laurentii Salvii, 1767. — P. 533–1327.
- Locard A. Prodrôme de malacologie française Mollusques terrestres, des eaux douces, et des eaux saumâtres. — Lyon, — Paris, Librairie J. — B. Baillière et fils, 1882. — 462 p.
- Locard A. Les coquilles des eaux douces et saumâtres de France. — Paris, Librairie Baillière, 1893. — 327 p.
- Locard A. Les Bythinia du système Européen. Revision des espèces appartenant à ce genre // Rev. Suisse de Zool. et annales du Musée d'histoire naturelle de Genève. — 1894. — P. 65–134.
- Love R.T. On the genera *Melampus*, *Pedipes* and *Truncatella* with experiments tending to demonstrate the real nature of the respiratory organ in these Mollusca // Zool. Journ. London, 1831. — N. 5. — P. 280–305.
- Loven S. Index molluscorum litora Scandinaviae occidentalis inhabitantium. — Holmiae, 1846.
- Mabille M.J. Catalogue des Paludestrines des Côtes de France // Revue et Magasin de Zoologie pure et Appliquée. — Paris, Librairie Zoologique E. Deyrolle Fils. — 1877. — T. 5. — P. 214–222.
- Michaud A.L.G. Description de nouvelles espèces de coquilles du genre *Rissoa* (Fremenville). Strasbourg, 1832. — Ed. 2.
- Milne-Edwards H. Note sur la classification naturelle chez Mollusques Gastropodes // Ann. Sci. Natur. Ser. 3. — 1848. — 9. — P. 102–112.
- Montagu G. Testacea Britannica, or natural History of British shells. — 1803. — Vol. 1. — P. 1–291.
- Monterosato T.A.Di. Enumerazione e sinonimica delle conchiglie Mediterranee // Giorn. Sci. nat. econ. — Palermo, 1878. — V. 13.
- Moquin-Tandon A. Histoire naturelle des Mollusques terrestres et fluviatiles de France. — Paris: Baillière, 1855. — 646 p.
- Müller O.F. Vermium terrestrium et fluviatilium historia, seu animalium Infusoriorum, Helminthicorum et Testaceorum non marinorum succinata historia. — Holmiae: Haviniae et Lipsiae, 1774. — 214 p.
- Nordsieck F. Die europäischen Meersschnecken (Opisthobranchia mit Pyramidellidae; Rissoacea) vom Eismeer bis Kapverden, Mittelmeer und Schwarzes Meer. — Stuttgart, 1972. — 327 S.
- Paladilhe A. Nouvelles miscellanees malacologiques // Rev. Mag. Zool. — 1867. — 19. — P. 38–53, 88–95; — 1869. — 21. — P. 228–237, 273–284, 316–325, 379–383.
- Palant B., Fishelson L. Littorina punctata (Gmelin) and Littorina neritoides (L.) (Mollusca, Gastropoda) from Israel; ecology and annual cycle of genital system // Israel. J. Zool. — 1968. — 17, N. 2/3. — P. 145–166.
- Patil A.M. The occurrence of a male of the prosobranch *Potamopyrgus jenkinsi* (Smith) var. *carinata* Marshall in the Thames at Sonning Berkshire // Ann. and Mag. Nat. Hist. — 1958. — Ser. 13. — V. 1. — P. 232–240.
- Payraudeau B.C. Catalogue des Annelides et des Mollusques de l'île de Corse. — Paris, 1826. — 218 P.
- Pelseneer P. Essai d'Ethologie Zoologique d'après l'Etude des Mollusques // Acad. R. Belg. Cl. Sci. Publ. Fondation Agathon de Potter, 1935. — 1. — P. 1–662.
- Piechocki A., Mieczaki (Mollusca). — Poznan: Polska Akad. Nauk, 1979. — 187 S. (Fauna Słodkowodna Polski; Z. 7).
- Ponder W.F. A review of the Genera of the Rissoidae (Mollusca: Mesogastropoda: Rissoacea). — Rec. Australian Mus. Suppl. 4. — 1985 (1984). — 221 p.
- Quick H.E. Notes on the anatomy and reproduction of *Paludestrina* (*Hydrobia*) *stagnalis* // J. Conchol. — 1920. — 16. — P. 96–97.
- Radoman P. Morfološko-sistematska istraživanja ohridskih hidrobia. — Srps. Biol. drust. Pos. Izd. — Beograd, 1955. — T. 1. — 106 p.
- Radoman P. New classification of fresh and Brackish water Prosobranchia from the Balkans and Asia Minor // Pos. Izd. Mus. D'Hist. Natur. — Beograd, 1973. — 30 p.
- Radoman P. Some new gastropods representatives from the Brackish waters of the Adriatic and Aegean Seasides // Veliger. — 1974. — 16(3). — P. 283–288.
- Radoman P. Hydrobiidae auf der Balkanhalbinsel und in Kleinasien // Arch. Moll. — 1977(1976). — 107. — S. 203–223.
- Radoman P. Hydrobioidea a superfamily of Prosobranchia (Gastropoda) 1. Sistematika // Serb. Acad. Sci. — Beograd, 1983. — 57. — 256 p.
- Raup D.M. Geometric analysis of shell coiling: general problems // J. Paleontol. — 1966. — 40, N. 5. — P. 1178–1190.
- Ribi G., Arter H. Ausbreitung der Schneckenart *Potamopyrgus jenkinsi* im Zurichsee von 1980 bis 1984 // Vierteljahr. Naturforsch. Ges. Zurich. — 1986. — 131, N. 1. — S. 52–57.
- Robertson R. Archaeogastropod biology and the systematics of the genus *Tricollia* (Trochacea: Tricollidae) in the Indo-West-Pacific. — Monographs of marine Mollusca. — 1985. — N. 3. — 103 p.
- Rotarides M. Eine neue Paladilhiopsis-Art aus einer siebenburg // Hohle, Fragm. Faunistica Hungarica, 1943. — T. VI. — Nr. 1. — P. 25, N. V.
- Rothschild M. Gigantism and variation in *Peringia ulvae* Pennant, 1777 caused by infection with larval trematodes // J. Mar. Biol. Assoc. U. K., 1936. — 20, N. 3. — P. 537–547.
- Shikov E.V., Zatravkin M.N. The comparative method of taxonomic study of Bivalvia used by Soviet malacologists // Malacol. Abh. Staatl. Mus. Tierk. Dresden. — 1991. — Bd. 15. — Hft. 2. — N 17. — S. 149–159.
- Siemaschko J. Bemerkungen über einige Land- und Süsswasser-Mollusken Russlands // Bull. clas. Phys.-Math. Acad. Imp. St. — Pet. — 1849. — 8, N. 15. — S. 225–240.

Smith E.A. Notes on British Hydrobiidae, with description of a supposed new species // *J. Conchol.* – 1889. – 6. – P. 142–145.

Soos L. A contribution to the Mollusc fauna of the North Eastern Carpathians // *Allat. Kozlem.* – 1940. – 37. – P. 140–154.

Soos A. Csigak–Gastropoda. – Budapest: Akad. kiado, 1956. – 80 S. (Fauna Hungariae. T. 19).

Thiriot-Quievreux C. Descriptions de quelques veligères planctoniques de Gastéropodes // *Vie et milieu. A.* – 1967. – 18, N 2. – P. 303–315.

Thorson G. Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates // *Medd. Komm. Danm. Fisk. Havunders. Ser. Plankton.* – 1946. – 4, N. 1. – 524 p.

Wallace C. On the distribution of the sexes of *Potamopyrgus jenkinsi* (Smith) // *J. Mol. Stud.* – 1985. – N. 51. – P. 290–296.

Wenz W. Allgemeiner Teil und Prosobranchia // *Handbuch der Paläozoologie.* – Berlin, 1938–1944. – Bd. 6. Gastropoda. – T. 1–7. – S. 1–1639.

Westerlund C.A. Fauna der in der Palaarktischen Region lebenden Binnenconchylien: VI. Fam. Ampullariidae, Paludinidae, Hydrobiidae, Melanidae, Valvatidae, Neritidae. – Lund: Hakan Ohlsson, 1886. – 156 S.

Westerlund C.A. Malacologische Bemerkungen und Beschreibungen // *Nachrichtsbl. Deutsc. Malak. Ges.* – 1902. – 34. – S. 19–26; 35–47.

АЛФАВИТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ

- abberans, *Micromelania* 163
- Acicula* 36, 48, 49, 52
 - jankowskiana 36, 52, 53-54*,
 - parcelineata 15, 16, 52, 53*
- Aciculidae* 33, 36, 47-48
- Aciculoidea* 47
- Acme* 52
 - oedogyra 51
 - perpusilla 50, 51
 - polita 48, 49
 - similis 50, 51
 - oedogyra var. 60
 - acutum, *Cyclostoma* 98, 99
- Adeorbis* 83
- Alvania* 17, 37, 62, 63
 - cimex 34, 63, 64*
 - europaea 63
 - reticulata 17, 18, 63
 - subobuta 63
- Alvanidae* 12, 63
- Amnicola* 153, 154
 - cyclostomoides 163
 - nympa 163
 - steini 154
 - zonata 163
- Amnicolidae* 6, 31, 36, 136, 153, 163
- Amnicolinae* 153, 154
- Assimineidae* 38, 54, 82
 - azovica, *Pyrgula* 113
- baerii valkanovi, *Pyrgula* 163
- Belgrandiella* 127
- Belgrandiellidae* 97, 127
- Belgrandiellinae* 123
 - benzi, *Paludina* 73, 75
- Bithynia* 15, 30, 32, 136, 137
 - baudoni 148
 - baudoniana 148
 - bourguignati 142
 - curta 137, 140*, 141
 - decipiens 141, 142*
 - inflata 147
 - kichxi 145
 - leachi 144, 145
 - leachi inflata 147
 - leachi var. kichxi 145
 - leachi var. majewskii 150
 - leachi var. troscheli 146
 - majewskii 149, 150
 - potamica 142
 - producta 137, 140*
 - sphaerica 150
 - tentaculata 137, 138*, 139-143
 - tentaculata producta 140
 - tentaculata curta 141
 - tentaculata f. producta 140
 - tentaculata var. producta 140
 - troscheli 146
 - ventricosa 146, 147
 - viridis inflata 147
- Bithyniidae* 5, 6, 18, 28, 31, 136
- Bithyniinae* 136
- Bithynioidea* 36, 82, 83, 135, 136
 - bogensis, *Paludina* 122
 - boltowskoji, *Pyrgula* 113
 - borceana, *Pyrgula* 162
- Boreoelona* 136
 - bosphorana, *Micromelania* 162
- Brochina* 55, 56
 - glabrum 57
 - tenius 17, 19, 34, 57*
- Bythinella* 154, 157
 - austriaca 37, 158*, 159
 - austriaca f. hungarica 159
 - hungarica 158*, 159
 - steini 154
- Bythinellidae* 129, 136, 153
- Caecidae* 15, 17, 30, 31, 34, 54, 55
- Caecoini* 43, 54
- Caecum* 16, 55, 57
 - elegans 17, 19, 34, 55, 56*, 57
 - tenue 57
 - trachea 56
 - trachea elegans 55
 - trachea var. pontica 55
 - trachea var. elegans 55
- carinata, *Micromelania* 163
- Caspia* 111, 124
 - baerii 124
 - brotzkajae 163
 - gmelini var. knipowitchi 124
 - gmelini 125
 - gmelini stanislavi 124, 126*
 - knipowitchi 124
 - knipowitchi knipowitchi 124, 125*
 - logvinenkoi 16, 124, 126*
 - makarovi alushtensis 163
 - makarovi makarovi 124, 125*
 - valkanovi valkanovi 163
 - caspia lincta, *Micromelania* 116, 117
 - caspia lincta, *Pyrgula* 116
- Caspiella* 112, 113
- Caspiohydrobia* 18, 34, 97, 98, 108, 109
 - eichwaldiana 109, 110*, 111
 - convexa 39, 109, 110*
 - husainovae 109
 - sidorovi 109
- Cerithiiformes* 5
- Charistoma* 34, 85

Страницы с описаниями различных таксонов даны полужирным шрифтом, страницы с рисунками приведенных видов обозначены звездочками.

- cimex, Turbo 63
- Cingulopsidae 76
- Cingulopsoidei 43, 54
- Cingulopsoinei 29, 43, 54
- Circuloides 82
- Clathrocaspia 124
- Clessiniola 112, 120, 122
 - variabilis 120-122
- Codiella 136, 143
 - celtica 143, 145*
 - inflata 147
 - leachi 143, 144*, 145
 - troscheli 146
 - communis, Turritella 62
 - convexa, Pyrgohydrobia 110
 - corolla, Melania 90
 - crimeana, Pyrgula 162
- Cyclobranchia 5
- Cyclophoroides 43, 47
 - decipiens, Paludina 141
 - desnoyersii, Paludina 88
- Digyracidum 136, 142
 - bourguignati 142, 143*
- Discopoda 42, 43, 47
 - sichwaldiana, Pyrgohydrobia 108, 109
 - elegantula, Pyrgula 162
- Falniowska 89, 90, 93
 - neglectissima 93, 94*
- Falsihydrobia 57, 59
 - streletzkiensis 60
 - felineus, Opisthorchis 145, 148
 - fragilis, Lymnaea 14
 - fusca, Setia (Rudolfosetia) 76
- Gabbieella 149, 150
- Gastropoda 32
 - gibba, Belgrandia 60
 - glabrata, Melania (Amphimelania) 45
 - glabrum, Caecum (Brochina) 57
 - glabrum, Dentalium 56
 - gmelini ahuschensis, Pyrgula 125, 163
- Haurakia 77
 - hamiltoni 77, 78
- Haurakiidae 27, 28, 38, 39, 54, 63, 77, 89, 161
- Haurakiinae 77
- Hemistomia 90
- Hemistomiidae 90
- Hyalacme 48
- Hydrobia 12, 19, 30-33, 35, 37, 38, 97-100, 104, 108, 154
 - acuta 31, 36, 39, 97, 98, 99, 100*, 102
 - aciculina 97, 99, 101*, 102
 - arenarum 97, 104, 105
 - cissana 107
 - elongata 161
 - enikalensis 161
 - euryomphala 99, 102, 103*
 - evanescens 109
 - laminatocarinata 162
 - leneumicra 97, 104-106
 - mabilii 99, 101*
 - mabilleana 101
 - macei 99, 102, 103*
 - marginata 163
 - maritima 104, 105
 - moitessieri 60
 - ossovinarum 161
 - panticapaea 161
 - pontieuxini 106
 - procerula 99, 100, 101*
 - pseudocaspia 162
 - salinasii 97, 100, 101
 - scholtzi 154
 - steini 154
 - striatocarinata 161
 - substriatula 161
 - trochus 161
 - uiratamensis 161
 - ventrosa 36, 60, 98, 99, 102, 104, 105, 109
 - ventrosa var. evanescens 109
 - jenkinsi 91
- Hydrobiidae 5, 14, 15, 28, 37, 39, 59, 97, 98, 108, 109, 111, 129, 136, 153, 161
- Hydrobiinae 129, 153, 154
- Hydrobioidea 36, 83, 96
 - iljinae, Pyrgula 162
 - induta, Melania (Amphimelania) 44, 46
 - ismailensis, Pyrgula 123
 - jaculata, Nerita 137
 - jankowskiana, Acicula (Hyalacme) 53
 - knipowitchi, Pyrgula 124
 - kolesnicoviana, Pyrgula 162
 - labiosus, Turbo 70
 - lapilla, Nucella 33
- Laevicaspia 112, 116
- Lanzaidae 127
 - leachi, Turbo 143
 - limanica, Pyrgula 114
 - lineta, Micromelania 114, 116, 117
 - lindholmiana, Pyrgula 114
 - lineata, Bulimus 52
- Lithoglyphidae 6, 17, 31, 36, 96, 129
- Lithoglyphinae 129
- Lithoglyphus 34, 35, 129-130
 - acutus 44, 45
 - apertus 35, 131, 135*
 - fuscus 134
 - naticoides naticoides 130, 131*, 132-135
 - naticoides berolinensis 131, 133*, 134
 - naticoides var. berolinensis 133
 - naticoides var. aperta 135
 - naticoides var. apertus 135
 - naticoides fuscus 134
 - pyramidatus 130, 134*, 135
- Littoridiniae 30, 31, 38, 39, 54, 57, 90
- Littorina 160
 - littorea 20, 22, 24, 26, 28, 29
 - neritoides 45
 - obtusata 31
 - praepontica 160
 - saxatilis 30
- Littorinidae 31
- Littoriniformes 5, 14-19, 22-25, 27-32, 34, 36-42, 43, 160
- Littorinoidea 43
- Littorinoidei 43
 - logvinenkoi, Pyrgula 126
- Marstoniopsis 36, 154, 156
 - scholtzi 154, 156, 157*
 - steini 154, 155*, 156, 157
 - martensii, Clessinia 121
- Massotia 63, 64

- lactea 64*, 65
- textilis 64*, 65
- Melaraphe 14, 15, 30, 33, 37, 44
- induta 44, 46, 41*
- neritoides 18, 44, 45*, 46, 47
- praepontica 160
- Melaraphidae 19, 31, 43, 160
- Micromelaniidae 111
- milachewitchi, Pyrgula 117
- Milleteiona 137, 141
- Mohrensternia 72, 73
- angulata 160
- hydrobioides 161
- lineolata 75
- parva 73
- subangulata 161
- subinflata 160
- muhlingi, Apophalus 133
- Mutiturbocella 18, 38, 77, 78, 80-82
- cornea 80*, 81
- inconspicua 39, 78, 80*, 81
- protogena 161
- rufostriata 81, 82
- Mysorellinae 150
- naticoides, Paludina 129
- neglectissimum, Bythiospeum 93
- neritoides, Turbo 45
- Neritopsiformes 5
- nevesskai, Pyrgula 162
- nymphe, Paludina 163
- Onobidae 38, 76
- Opisthorchophorus 136, 145, 146
- baudonianus 146, 148*
- inflatus 146, 147*, 148
- troscheli 146*, 147, 148
- valvatoideus 146, 148, 149*
- Opisthobranchia 42
- ostroumowi, Pyrgula 116
- Oxypyrgula 112, 123
- pagodaeformis, Pyrgula 163
- Paladilhopsia 127
- carpathica 37, 127, 128*
- elseri 128
- husmanni 127
- Paludetrina 58, 98
- aciculina 102
- acuta var. macei 102
- acutum 99
- arenarum 104
- coutagnei 61
- euryomphala 102
- mabilii 101
- macei 102
- moietesperi 60
- moietesperi 58-60
- leneumicra 98, 103, 104
- paludinelliformis 106
- procerula 100
- Paludinella 82
- ellae rufostriata 81, 82
- steini 154
- steini var. scholtzi 156
- Paludiridae 129
- Paludininae 153
- Paraelona 136, 149, 150
- hellenica 150, 153*
- majewskii 150*, 152, 153
- milachewitchi 150, 151*, 153
- sphaerica 150, 151*, 152, 153
- fausseki 150, 152*, 153
- Parafossarulinae 150
- parvus, Turbo 72, 73
- Patefiformes 5
- Pectinibranchia 5, 14, 36, 40, 42
- Peringia 101
- Peristomliens 136
- Persephona 68
- Platyla 15, 34, 36, 48
- polita 15, 17, 36, 48, 50*, 52
- oedogira 17, 48, 50, 51*, 52
- Pleurotomariiformes 5
- plicosa, "Thapsiella" 27, 28
- Pontiturbocella 38, 54, 77, 78, 81, 82
- rufostriata 38, 81, 82*
- Potamopyrgidae 90
- Potamopyrgus 15, 31, 89, 90, 91
- alexenkoae 91, 92*, 93
- jenkinsi 11, 30, 31, 90, 91*, 92, 93
- polistchuki 39, 91, 92*, 93
- Prasinoglyphus 129
- Prosobranchia 42
- Protopoda 42, 62
- Pseudopaludinella 17, 30, 31, 33, 35, 37, 38, 97, 98, 103, 104
- arenarum 103, 104, 105*, 107
- leneumicra 36, 98, 104*
- cissana 36, 39, 98, 103, 107*
- cygnea 103, 107*, 108
- inflata 161
- ismailensis 161
- maritima 103, 105*, 106
- paludinelliformis 104, 106*
- ponticini 103, 106*
- pseudospica, Pyrgula 123
- pseudotriton, Pyrgula 122
- Pulmonata 42
- purpurina, Pyrgula 162
- pusilla, Paludina 109
- Pusillina 37, 38, 77, 78, 81
- dolium 78, 79*
- obscura 68, 78, 79*
- Pusillinae 77, 78, 82
- Pyrgulidae 30, 31, 33-37, 97, 108, 111, 127, 161, 162
- quadrispinosa, Coelacanthia 160
- Rissoa 15, 17, 27, 30, 32-35, 38, 62, 65, 66, 74
- angulata 72, 73*, 160
- caspia 116
- conus 112
- cornea 80
- dolium 78, 79
- elongata 161
- grandis 161
- hydrobioides 161
- inconspicua 77, 80, 81
- inflata 160
- lactea 63-65
- lineolata 75
- membranacea 69-71
- obscura 79
- protogena 161
- pulcherrima 76
- pusilla 78
- subangulata 161
- subinflata 160
- turricula 160
- ventricosa 66

- venusta 32, 69, 71, 72
- Rissoa (Benzia) 66, 72, 73
- benzi 32, 75*, 161
- Rissoa (Lilacinia) 66, 68, 69
- labiosa 34, 68, 69, 70*-72
- rufilabrum 33, 68, 69*, 71
- vicina 69, 71*, 72
- violacea 68
- Rissoa s. str. 66, 67
- euxinica 67*, 68
- splendida 32, 33, 67*-69
- Rissoa (Turboella) 66, 72, 73, 160
- parva 31, 39, 73, 74*, 75
- Rissoelloidei 43
- Rissoidea 28, 30, 31, 38, 39, 63, 65, 66, 76, 77, 89, 160
- Rissoinae 66
- Rissoiformes 5, 15-19, 22-25, 27-32, 34, 36, 37, 39-42, 54, 61, 62, 82, 89, 160
- Rissoidea 19, 21, 28, 30, 62, 63, 89
- Rissoidei 61, 62
- robiciana, Paladilhia 127, 128
- rufostriata, Assiminea 54, 81, 82

- Sanguinicola 132
- Scutibranchia 5
- Semisalsa 30, 57, 59
- dalmatica 57, 59, 60
- graeca 61
- rausiana 60,
- Setia 30, 33, 76
- pulcherrima 15-18, 38, 76, 77*
- valvatoidea 33, 76
- Setiinae 31, 65, 66, 76
- sinzowii, Pyrgula 162
- spica, Paludina 162
- stagnalis, Lymnaea 14
- stagnorum, Helix 98
- striata, Micromelania 162, 163
- striata, Pyrgula 163
- subcarinatus, Helix 83
- subcylindrica, Helix 85, 87

- Tatea 90
- Tateidae 19, 28-30, 39, 89, 90
- Tateoidea 83, 89
- tentaculata, Helix 137
- Terrestribythinella 94
- baidashnikovi 94, 95*, 96
- carpathica 94, 95*, 96
- Terrestribythinellidae 89, 94
- textilis, Turbona (Massotiella) 65
- Thalassobia 30, 35, 38, 58, 59, 60
- contagnei 60, 61, 62*
- moitespiri 57
- moitessieri 30, 39, 57, 58*, 59, 60
- rausiana 60, 61*
- theresa, Fidelis 34, 85
- thomassiana, Rapana 31
- Tornidae 31, 83
- Tornoidea 83
- Tornoidei 29, 61, 62, 82, 83
- Tornus 83
- subcarinatus 15, 37, 83, 84*
- trachea, Dentalium 55
- Tricola 36
- triton, Paludina 121
- triton, Pyrgula 121
- Trochiformes 5
- troscheli, Paludina 145
- Truncatella 15-17, 34, 85
- costulata 87
- desmoyersii 86, 88*,
- laevigata 87
- microlena 86
- minor 86*, 87
- montagui 86, 87
- subcylindrica 85, 86*, 87
- truncatula 86, 87, 88*, 89
- truncatula var. minor 86
- Truncatellidae 28, 29-31, 34, 85
- Truncatelloidea 83, 84
- truncatula, Cyclostoma 87
- turgida, Setia (Pseudosetia) 76
- Turricaspiinae 111
- Turricaspia 15-18, 30, 34, 111, 112, 161, 162
- abberans 163
- abichi abichi 162
- abichi phaseolinica 162
- azovica 113
- azovica azovica 113, 114*
- azovica boreocaspia 113
- bogensis 120, 122*
- boltowskoji 113
- boltowskoji boltowskoji 113, 114*
- boltowskoji subovum 113
- borceana 162
- bosporana 162
- carinata 163
- caspia lincta 116
- conus lindholmiana 113, 114, 115*
- conus conus 114
- chersonica 123, 124*
- derbentina borysthena 113, 115*
- derbentina derbentina 115
- iljinae 162
- ismailensis 123, 124*
- grigorievi 116, 118*
- laminatocarinata 162
- himanica 113, 114, 115*
- lindholmiana 114
- lincta 116, 117*
- lirata lirata 162
- lirata marisnigri 162
- marginata 163
- martensii 120, 121*
- meneghiniana meneghiniana 119
- meneghiniana ukrainica 116, 118, 119*
- milachewitchi 116, 117, 118*, 119
- neveskiae 162
- orthii crimeana 162
- orthii orthii 162
- ostroumovi 116, 117*, 118
- pagodaeformis 163
- parastriata 163
- pseudocaspia 162
- pseudotriton 122
- purpurina 162
- sinzowii 162
- spica 162
- striata 162
- triton 120, 121*
- turritissima 162
- variabilis 120*, 121
- turricula, Micromelania 111
- Turritelloidei 29, 61, 62
- Turritellidae 62
- turritissima, Micromelania 162
- valvatoidea, Cingula 76, 77
- valvatoidea, Cingulopsis 76
- variabilis, Paludina 120
- variabilis, Pyrgula 120, 121
- Ventrosia 97, 98, 108
- Cissana 107
- pontieuxini 106
- stagnorum 98
- viridis, Bulimus 157
- Vivipariiformes 5
- zonata, Paludina 163

СОДЕРЖАНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ	5
СПИСОК ПРИНЯТЫХ СОКРАЩЕНИЙ	6
СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ УКАЗАТЕЛЬ ВИДОВ	7
ОБЩАЯ ЧАСТЬ	11
Материал и методика исследований	11
Морфологическая характеристика моллюсков отрядов Littoriniformes и Rissoiformes	14
Внешнее строение	15
Внутреннее строение	19
Изменчивость морфологических признаков	32
Индивидуальная, возрастная, географическая, патологическая изменчивость	33
Половой диморфизм	36
Экология	36
Гомеоморфия и ее значение для систематики	38
СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ	42
Замечания к системе отрядов Littoriniformes и Rissoiformes	42
Отряд Littoriniformes	43
Отряд Rissoiformes	61
КРАТКИЙ ОБЗОР ИСКОПАЕМЫХ ВИДОВ ОТРЯДОВ LITTORINIFORMES И RISSOIFORMES	160
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	164
АЛФАВИТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ	171

НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ
Інститут зоології ім. І.І.Шмальгаузена

ФАУНА УКРАЇНИ

Том 29

МОЛЮСКИ

Випуск I

Книга 2

АНІСТРАТЕНКО Віталій Вячеславович
СТАДНІЧЕНКО Агнеса Полікарпівна

Літоримоводібні, рессіоподібні

Київ, "Наукова думка", 1994

Російською мовою

Художній редактор *А.В.Косак*
Технічний редактор *Т.К.Валицька*
Корректор *Г.Т.Коровніченко*
Оператор *Л.І.Прокопчук*

Здано до набору 28.07.93. Підп. до друку 22.02.94. Формат 70х108/16. Папір офс. № 2. Гарн. Прес Роман.
Офс. друк. Ум. друк. арк. 15,40. Ум. фарбо-відб. 15,40. Обл.-вид. арк. 17,41. Зам. 4-254

Оригінал-макет підготовлено у видавництві "Наукова думка". 252601 Київ 4, вул.Терещенківська, 3.
Київська книжкова друкарня наукової книги. 252004 Київ 4, вул.Терещенківська, 4.