

ОСОБЕННОСТИ МОРФОЛОГИИ ГЛОХИДИЕВ ОСТРОВНЫХ
ПОПУЛЯЦИЙ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ БЕЗЗУБОК
(BIVALVIA, ANODONTINAE)

Е.М. Саенко

Биолого-почвенный институт ДВО РАН, пр. 100 лет Владивостоку, 159,
Владивосток, 690022, Россия. E-mail: sayenko@ibss.dvo.ru

Проанализированы морфологические признаки глохидиев дальневосточных *Beringiana* и *Arsenievinaia* из материковой и островной частей ареала и рассмотрена популяционная изменчивость глохидиев южно-курильских *Kunashiria*. Установлено, что материковая и островная популяции одного вида различаются размерами (личинки островных беззубок более крупные) и пропорциями (индексом *H/L*). В пределах рода глохидии островных беззубок крупнее личинок материковых двустворок. Показано, что островная изоляция в первую очередь проявляется на размере прикрепительного аппарата, что предположительно отражает общее направление эволюции глохидиев беззубок.

MORPHOLOGICAL PECULIARITIES OF THE GLOCHIDIA (BIVALVIA,
ANODONTINAE) IN THE RUSSIAN FAR EAST ISLAND POPULATIONS

Е.М. Sayenko

Institute of Biology and Soil Sciences, Russian Academy of Sciences, Far East Branch,
100 let Vladivostoku Avenue, Vladivostok, 690022, Russia. E-mail: sayenko@ibss.dvo.ru

Morphological features of the *Beringiana* and *Arsenievinaia* glochidia from the land and island populations, and *Kunashiria* glochidia from the southern Kurils Islands are analyzed. Island bivalve glochidia is shown to have differ *H/L* ratio and bigger size. Island isolation is supported to affect first of all the glochidial hook as a result of the whole anodontin evolution tendency.

У большинства пресноводных двустворчатых моллюсков, в том числе и у беззубок, жизненный цикл включает своеобразную личинку – глохидий, которая для дальнейшего метаморфоза из личинки в молодую двустворку определенное время паразитирует на рыбе. Такая особенность жизненного цикла привела к выработке как у материнских особей, так и (в большей степени) у личинок ряда приспособлений, в результате чего глохидии оказались морфологически более разнообразны и богаты признаками, чем взрослые моллюски. Так, глохидии беззубок, по сравнению с личинками жемчужниц и перловиц, характеризуются более крупными размерами (от 250 мкм), имеют прикрепительный аппарат в виде крючка, усеянного несколькими рядами крупных шипов и мелкими шипиками вдоль них. Такой тип глохидия называют "анодонтоидный".

Особенности морфологического строения глохидиев пресноводных двустворчатых моллюсков в последнее время вызывают все больший и больший интерес. Не стали исключением и беззубки Дальневосточного региона. Полученные за последнее десятилетие с помощью световой и сканирующей электронной микроскопии данные, как правило, показывали особенности межродовых различий беззубок (см., например: Kwon et al., 1993; Park, Kwon, 1993; Hoggarth, 1999; и др.), однако в силу своей разрозненности часто

не позволяли судить о морфологической изменчивости глохидиальных раковин в пределах рода или вида.

Проведение исследования по межпопуляционной изменчивости глохидиев беззубок Дальневосточного региона интересно тем, что у большинства представителей данной группы моллюсков область распространения включает как материковую часть, так и островную. Можно предположить, что, в отличие от активных мигрантов, у малоподвижных организмов, к которым и относятся пресноводные двустворки, скорость эволюции выше, а ее действие должно в первую очередь отразиться на личинках. Поэтому даже исторически непродолжительная изоляция островных беззубок, скорее всего, скажется на морфологии их глохидиев.

Среди беззубок российского Дальнего Востока объектами подобного исследования могут стать представители *Beringiana Starobogatov in Zatravkin, 1983*, чья область распространения на территории России включает в себя Якутию, Чукотку, Магаданскую область, Камчатку и о-в Парамушир (северные Курильские острова); *Arsenievinaia Zatravkin et Bogatov, 1987*, встречающихся в бассейнах рек восточного склона Сихотэ-Алиня и северного Сахалина; а также *Kunashiria Starobogatov in Zatravkin 1983*, обитающих на южных Курильских островах и южном Сахалине. Представители рода *Kunashiria* известны только с островных территорий: на территории России это южные Курильские острова (Кунашир, Итуруп, Зеленый, Танфильева, Юрий) и южный Сахалин, кроме того, кунаширии известны с островов Хоккайдо и Хонсю, Япония. Однако площадь южных островов Курильской гряды существенно различается (небольшой о-в Зеленый из Малой Курильской гряды имеет всего 51 км² площади, в то время как крупные острова Кунашир и Итуруп – 1490 км² и 3200 км² соответственно), так что и в случае с кунашириями может проявиться морфологическая изменчивость личиночных раковин.

Материал и методы

Видовая принадлежность глохидиев, извлеченных из полужабр моллюска, устанавливалась путем идентификации данной беззубки по раковине (табл. 1). Для определения взрослых раковин использовались как конхологические признаки, характерные для исследуемых видов (см., например, Затравкин, Богатов, 1987), так и данные по кривым фронтального сечения с применением компараторного метода (Логвиненко, Старобогатов, 1971; Скарлато и др., 1990).

Зрелые глохидии фиксировались 75 %-ным этанолом с последующей очисткой в 5%-ном КОН по стандартной методике, предложенной Квон с соавторами (Kwon et al., 1993) для световой микроскопии. В работе используются следующие характеристики: длина глохидия (L), высота глохидия (H), длина крючка (hook), длина лигамента (lig), а также такой общепринятый индекс, как H/L.

Ряд работ по американским и европейским двустворчатым моллюскам показал для некоторых видов зависимость размеров личиночных раковин от размеров материнских особей двустворок (Bauer, 1994; Heard, 1998; Wächtler et al., 2001; и др.). Хотя для дальневосточных беззубок подобных исследований не проводилось, однако, чтобы исключить возможность подобного факта, для исследования отбирались взрослые моллюски одного размера. Кроме того, ранее уже показано, что размерная изменчивость личиночных раковин, взятых у одной материнской особи представителей родов *Beringiana*, *Kunashiria* и *Arsenievinaia*, сравнительно мала и не превышает 20 мкм (Саенко, 2000; Саенко и др., 2001; Sayenko, Ohara, 2001), что также делает данные объекты удобными для подобной работы.

Большинство используемых в работе сборов *Beringiana* и все сборы *Kunashiria* с Курильских островов собраны в ходе Международного курильского проекта (International Kuril Island Project) в 1994-1999 гг.

Материал глохидиев, используемый в работе

Изученные виды	Место сбора	N	n
<i>Beringiana beringiana</i>	Курильские острова, о-в Парамушир, оз. Пернатое; 16.08.1997 г. Сб.: Е.М. Саенко	1	25
	Магаданская обл., бас. р. Кава, протока из оз. Спорное; 06.08.1999 г. Сб.: К.В. Регель.	1	20
<i>B. youkonensis</i>	Камчатка, оз. Азабачье; осень 1988 г. Сб.: М.Б. Шедько.	1	26
<i>B. compressa</i>	Курильские о-ва, о-в Парамушир, оз. Пернатое; 03.08.1996 г. Сб.: Л.А. Прозорова, Е.М. Саенко. (паратип)	1	30
<i>B. kamchatica</i>	Камчатка, оз. Явинское; 28.07.1999 г. Сб.: Е.М. Саенко, Л.А. Прозорова.	1	24
<i>B. chershnevi</i>	Бас. р. Хатырка, оз. Элгергытгын; 09.08.1997 г. Сб.: И.А. Черешнев.	1	15
	Камчатка, оз. Азабачье; 20.07.1998 г. Сб.: М.Б. Шедько.	4	21/21/26/19
<i>Kunashiria haconensis</i>	Курильские острова, о-в Кунашир, оз. Безымянное; 03.08.1994 г. Сб.: В.В. Богатов, Л.А. Прозорова.	2	15/23
	Курильские острова, о-в Кунашир, оз. Лагунное; 31.07.1994 г. Сб.: Л.А. Прозорова.	2	28/23
	Курильские острова, о-в Кунашир, оз. Серебряное; 01.08.1994 г. Сб.: В.В. Богатов.	1	28
	Курильские острова, о-в Кунашир, оз. Алигер; 26.07.1998 г. Сб.: Е.М. Саенко.	1	33
	Курильские острова, о-в Зеленый, оз. Каменское; 06.08.1994 г. Сб.: Л.А. Прозорова, Е.М. Саенко.	1	31
<i>K. japonica</i>	Курильские острова, о-в Кунашир, оз. Алигер; 31.07.1994 г. Сб.: Л.А. Прозорова, Е.М. Саенко.	1	42
	Курильские острова, о-в Кунашир, искусств. оз. у пос. Головинно; 02.08.1994 г. Сб.: В.В. Марченко.	1	20
	Курильские острова, о-в Зеленый, оз. Среднее; 06.08.1994 г. Сб.: Л.А. Прозорова, Е.М. Саенко.	1	30
	Курильские острова, о-в Зеленый, оз. Утиное; 05.08.1994 г. Сб.: Е.М. Саенко, Л.А. Прозорова.	6	55/28/8/29/ 36/31
<i>K. sinanodontoides</i>	Курильские острова, о-в Итуруп, оз. Доброе; 13.08.1994 г. Сб.: В.В. Богатов.	2	12/11
	Курильские острова, о-в Итуруп, оз. Доброе; 15.08.1999 г. Сб.: Т.В. Никулина.	2	19/15
<i>Arsenievinaia sihotealinica</i>	Приморский кр., Дальнегорский р-н, бас. р. Рудная, оз. Васьковское; 19.09.1997 г. Сб.: В.В. Богатов.	4	35/22/31/23
	О-в Сахалин, зал. Сахалинский, оз. Сладкое; 06.09.1994 г. Сб.: О.П. Шульга, В.С. Лабай.	1	16

Примечание. N – количество моллюсков, у которых брали пробы со зрелыми глохидиями; n – количество промеренных глохидиев (перечислено количество промеренных глохидиев для каждого взрослого моллюска отдельно).

Результаты и обсуждение

Полученные данные показывают, что глохидии островных *Beringiana* крупнее глохидиев материковых представителей рода, при этом у *B. compressa* Sayenko et Bogatov 1998 с о-ва Парамушир они самые крупные среди изученных видов рода, отличаясь от парамуширских *B. beringiana* (Middendorff, 1851) большей высотой глохидиальной раковины (табл. 2). Этот вывод подтверждают и данные из литературных источников по *B. beringiana* (табл. 3). Так, глохидии данного вида с Аляски из работ Хоггарта (Hoggarth, 1988, 1999) и Коупа (Cope, 1959), а также с Магадана (см. табл. 2) оказались мельче парамуширской популяции. В то же время количественные характеристики глохидиев аляскинских и магаданских *B. beringiana* лежат в одних тех же пределах значений. Интересен тот факт, что, являясь наиболее крупными в пределах рода, глохидии параму-

ширских популяций *B. beringiana* и *B. compressa* различаются между собой индексами Н/Л – наименее вытянутые дорсо-вентрально личинки у *B. beringiana* (Н/Л = 0,99) и наиболее вытянутые дорсо-вентрально у *B. compressa* (Н/Л = 1,05), – имея при этом крайние значения данного признака в пределах рода.

При анализе глохидиев кунаширий Курильских островов (табл. 2) видно, что выборки с небольшого о-ва Зеленый (которые для данного рода можно условно принять за "островные") имеют более крупные глохидии, чем выборки с таких больших островов, как Кунашир и Итуруп ("материковые"). Для отдельно взятых видов *Kunashiria* данное правило также верно: популяции *K. haconensis* (Ihering, 1893) и *K. japonica* (Clessin, 1874) с о-ва Зеленый имеют более крупные личинки, чем популяции данных видов с о-ва Кунашир. Вообще глохидии *K. japonica* из оз. Среднее (о-в Зеленый) оказались самыми крупными в пределах рода.

Сравнение размерных характеристик глохидиев островной и материковой популяций *Arsenievinaia sihotealinica* (Zatravkin et Starobogatov, 1984) показало, что моллюски на севере о-ва Сахалин (оз. Сладкое) по сравнению с беззубками Приморья (оз. Васьяковское) имеют более крупные личинки (табл. 2). Это подтверждается и данными по глохидиям *A. sihotealinica* из оз. Заповедное (в настоящее время оз. Чухуненко), приведенными в работе А.В. Мартынова и А.В. Чернышева (1992).

Представители дальневосточного рода *Sinanodonta* Modell, 1944 на территории России встречаются только на материковой части региона. Однако из литературных источников можно получить данные по глохидиям *S. woodiana* (= *Anodonta woodiana lauta* Martens, 1877; *A. woodiana lauta tumens* Haas, 1910; *A. woodiana*) из Японии (Inaba, 1941, 1964) и Кореи (Kwon et al., 1993; Park, Kwon, 1993). Оказалось, что высота, а также длина глохидиев островной (японской) популяции вида гораздо больше подобных характеристик личиночных раковин материковой (корейской) популяции (табл. 3). Более того, глохидии островных синанодонт оказались и вертикально более вытянуты (Н/Л = 1,13-1,14 у японских против 1,04 у корейских личинок).

Итак, анализ полученных размерных характеристик показывает, что материковая и островная популяции одного вида существенно различаются размерами – личинки островных беззубок более крупные и нередко существенно различаются пропорциями (индексом Н/Л). Вообще и в пределах рода глохидии островных беззубок крупнее личинок материковых двустворок.

Чем можно объяснить больший размер личиночных раковин у беззубок островных популяций в сравнении с материковыми моллюсками? Возможно, данный факт является отражением общего направления эволюции глохидиев данной группы пресноводных двустворчатых моллюсков. Как уже упоминалось выше, глохидии изученных беззубок относятся к анодонтоидному типу. Согласно Л.А. Антоновой и Я.И. Старобогатову (1988), данный тип можно вывести из унионоидного (среди современных дальневосточных моллюсков он встречается у перловиц, например, представителей родов *Nodularia* Conrad, 1853 и *Lanceolaria* Conrad, 1853), а унионоидный в свою очередь выводят из маргаритифероидного типа (личинки современных жемчужниц, на Дальнем Востоке это представители родов *Kurilinaia* Zatravkin et Bogatov, 1989 и *Dahurinaia* Starobogatov, 1970). Если глохидии маргаритифероидного типа мелкие (не более 50 мкм), без крючка и биссусной нити, то унионоидный тип уже напоминает формой и наличием крючка глохидии анодонтоидного типа, имея, однако, в сравнении с последним мелкие размеры (до 220 мкм) и только небольшие шипы на прикрепительном аппарате (рис. 1). Как видно, общая тенденция направлена на увеличение размеров глохидия и появление прикрепительного аппарата (крючка), покрытого макрошипами.

Преимущества таких изменений очевидны. Если глохидии без крючка способны в подавляющем большинстве прикрепиться только к жабрам рыбы, то личинки с крючком в норме прикрепляются не только к жабрам, но также к телу, плавникам и даже глазам рыбы (Hoggarth, Gaunt, 1988; Wächtler et al., 2001).

Таблица 2

Конхологические признаки глохидиев беззубок (мкм)

Виды	H	L	lig	hook	H/L
<i>Beringiana beringiana</i>					
оз. Пернатое (Парамушир)	$\frac{285,6-314,2}{305,6 \pm 9,49}$	$\frac{299,9-321,3}{307,0 \pm 7,35}$	$\frac{214,2-249,9}{233,6 \pm 8,86}$	$\frac{92,8-107,1}{98,7 \pm 5,12}$	$\frac{0,96-1,05}{0,99 \pm 0,03}$
оз. Спорное, бас. р. Кава (Магаданская обл.)	$\frac{271,3-292,7}{279,7 \pm 7,34}$	$\frac{271,3-307,0}{279,7 \pm 9,46}$	$\frac{199,9-214,2}{208,9 \pm 8,55}$	$\frac{71,4-100,0}{90,9 \pm 8,86}$	$\frac{0,95-1,03}{1,0 \pm 0,02}$
<i>Beringiana youkonensis</i>					
оз. Азабачье (Камчатка)	$\frac{285,6-307,0}{296,3 \pm 7,75}$	$\frac{264,2-307,0}{290,7 \pm 9,37}$	$\frac{199,9-221,3}{211,9 \pm 6,90}$	$\frac{85,7-100,0}{92,2 \pm 5,02}$	$\frac{0,95-1,05}{1,0 \pm 0,02}$
<i>Beringiana compressa</i>					
оз. Пернатое (Парамушир)	$\frac{299,9-335,6}{316,6 \pm 9,14}$	$\frac{292,7-321,3}{302,3 \pm 7,22}$	$\frac{214,2-249,9}{223,0 \pm 8,41}$	$\frac{85,7-107,1}{100,0 \pm 6,26}$	$\frac{1,0-1,1}{1,05 \pm 0,03}$
<i>Beringiana chereshevi</i>					
оз. Элергытгын, бас. р. Хатырка	$\frac{292,7-321,3}{307,0 \pm 7,83}$	$\frac{292,7-314,2}{301,2 \pm 6,70}$	$\frac{221,3-228,5}{225,3 \pm 3,58}$	*	$\frac{0,98-1,05}{1,01 \pm 0,02}$
оз. Азабачье (Камчатка)	$\frac{274,9-307,0}{293,8 \pm 7,30}$	$\frac{264,2-307,0}{287,3 \pm 9,31}$	$\frac{192,8-221,3}{212,7 \pm 6,56}$	$\frac{85,7-100,0}{94,5 \pm 4,78}$	$\frac{0,99-1,05}{1,02 \pm 0,02}$
<i>Beringiana kamchatica</i>					
оз. Явинское (Камчатка)	$\frac{292,7-314,2}{312,8 \pm 7,53}$	$\frac{292,7-321,3}{306,0 \pm 7,33}$	$\frac{214,2-235,6}{222,2 \pm 5,97}$	*	$\frac{0,98-1,05}{1,02 \pm 0,02}$
<i>Kunashiria haconensis</i>					
оз. Алигер (Кунашир)	$\frac{271,3-299,9}{286,1 \pm 6,81}$	$\frac{274,9-292,7}{283,1 \pm 4,38}$	$\frac{199,9-221,3}{210,9 \pm 7,04}$	$\frac{85,7-107,1}{95,3 \pm 8,07}$	$\frac{0,97-1,05}{1,01 \pm 0,02}$
оз. Безымянное (Кунашир)	$\frac{264,2-303,5}{286,2 \pm 11,77}$	$\frac{271,3-299,9}{287,0 \pm 8,81}$	$\frac{207,1-235,6}{218,2 \pm 6,81}$	$\frac{64,3-114,2}{87,4 \pm 11,53}$	$\frac{0,93-1,03}{1,0 \pm 0,03}$
оз. Лагунное (Кунашир)	$\frac{257,0-285,6}{274,5 \pm 7,44}$	$\frac{249,9-285,6}{270,2 \pm 6,11}$	$\frac{192,8-214,2}{204,5 \pm 6,68}$	$\frac{71,4-92,8}{83,8 \pm 6,20}$	$\frac{0,99-1,06}{1,02 \pm 0,02}$
оз. Серебряное (Кунашир)	$\frac{271,3-285,6}{279,7 \pm 4,91}$	$\frac{271,3-285,6}{279,9 \pm 4,65}$	$\frac{207,1-214,2}{209,8 \pm 3,63}$	*	$\frac{0,95-1,03}{1,0 \pm 0,02}$
оз. у п. Головнино (Кунашир)	$\frac{264,2-285,6}{279,4 \pm 6,53}$	$\frac{271,3-285,6}{277,9 \pm 8,56}$	$\frac{199,9-214,2}{207,8 \pm 3,85}$	$\frac{71,4-85,7}{84,8 \pm 4,62}$	$\frac{0,95-1,03}{1,0 \pm 0,02}$
оз. Каменское (Зеленый)	$\frac{278,5-314,2}{292,4 \pm 9,0}$	$\frac{278,5-299,9}{286,7 \pm 5,64}$	$\frac{207,1-228,5}{216,8 \pm 6,26}$	*	$\frac{0,98-1,05}{1,01 \pm 0,02}$
<i>Kunashiria japonica</i>					
оз. Алигер (Кунашир)	$\frac{264,2-299,9}{284,7 \pm 9,24}$	$\frac{264,2-292,7}{278,5 \pm 7,59}$	$\frac{199,9-235,6}{214,8 \pm 9,01}$	$\frac{82,1-100,0}{92,9 \pm 5,85}$	$\frac{1,0-1,08}{1,03 \pm 0,02}$
оз. Среднее (Зеленый)	$\frac{278,5-321,3}{289,8 \pm 10,56}$	$\frac{271,3-285,6}{279,0 \pm 4,86}$	$\frac{207,1-228,5}{215,3 \pm 5,17}$	$\frac{85,7-107,1}{96,6 \pm 5,63}$	$\frac{1,0-1,09}{1,03 \pm 0,02}$
оз. Утиное (Зеленый)	$\frac{264,2-314,2}{284,2 \pm 11,58}$	$\frac{257,1-299,9}{279,1 \pm 10,79}$	$\frac{199,9-221,3}{211,4 \pm 7,72}$	$\frac{84,3-107,1}{98,1 \pm 4,19}$	$\frac{0,95-1,08}{1,01 \pm 0,03}$
<i>K. sinanodontoides</i>					
оз. Доброе (Итуруп)	$\frac{264,2-307,0}{281,3 \pm 10,74}$	$\frac{271,3-285,6}{277,6 \pm 5,62}$	$\frac{214,2-221,3}{215,5 \pm 2,56}$	$\frac{71,4-96,4}{84,1 \pm 6,36}$	$\frac{0,95-1,03}{1,0 \pm 0,03}$
<i>Arsenievinaia sihotealinica</i>					
оз. Васьяковское (Приморье)	$\frac{278,5-292,7}{286,5 \pm 5,93}$	264,2**	$\frac{210,6-214,2}{212,4 \pm 2,08}$	$\frac{71,4-107,1}{85,4 \pm 10,89}$	1,05**
оз. Сладкое (Сахалин)	$\frac{285,6-307,0}{296,2 \pm 5,55}$	$\frac{278,5-299,9}{290,3 \pm 6,45}$	$\frac{207,1-228,5}{214,1 \pm 4,48}$	$\frac{78,6-107,1}{94,6 \pm 9,13}$	$\frac{0,98-1,06}{1,02 \pm 0,02}$

* – Отсутствие промеров из-за деформации крючков.

** – Единичные промеры без вычисления среднего арифметического.

Примечание. Над чертой – пределы изменчивости (min-max) каждого признака, под чертой – среднее арифметическое со стандартным отклонением.

Конхологические признаки глохидиев беззубок, мкм (литературные данные)

Виды	H	L	lig	Автор
<i>Beringiana beringiana</i> Аляска	$\frac{284-293}{290 \pm 3,4}$	$\frac{286-292}{289 \pm 2,3}$	$\frac{209-214}{211 \pm 2,4}$	По: Hoggarth, 1988, 1999
	275-300	275-300	-	По: Cope, 1959
<i>Arsenievinaia sihotealinica</i> Приморье	292-298	292-298	-	По: Мартынов, Чернышев, 1992
<i>Sinanodonta woodiana</i> Япония	277-303	243-268	180-202	По: Inaba, 1941, 1964
Корея	270	260	200	По: Park, Kwon, 1993

Примечание. Над чертой – пределы изменчивости (min-max) каждого признака, под чертой – среднее арифметическое со стандартным отклонением.

Подтверждением предположения о направлении эволюции может служить тот факт, что у глохидиев всех без исключения изученных популяций крючок превышает своими размерами прикрепительный аппарат личинок материковых беззубок (табл. 2), т.е. в первую очередь изменения коснулись именно крючка. Развитие мощного прикрепительного аппарата, возможно, и является причиной общего направления эволюции на увеличение размеров глохидия.

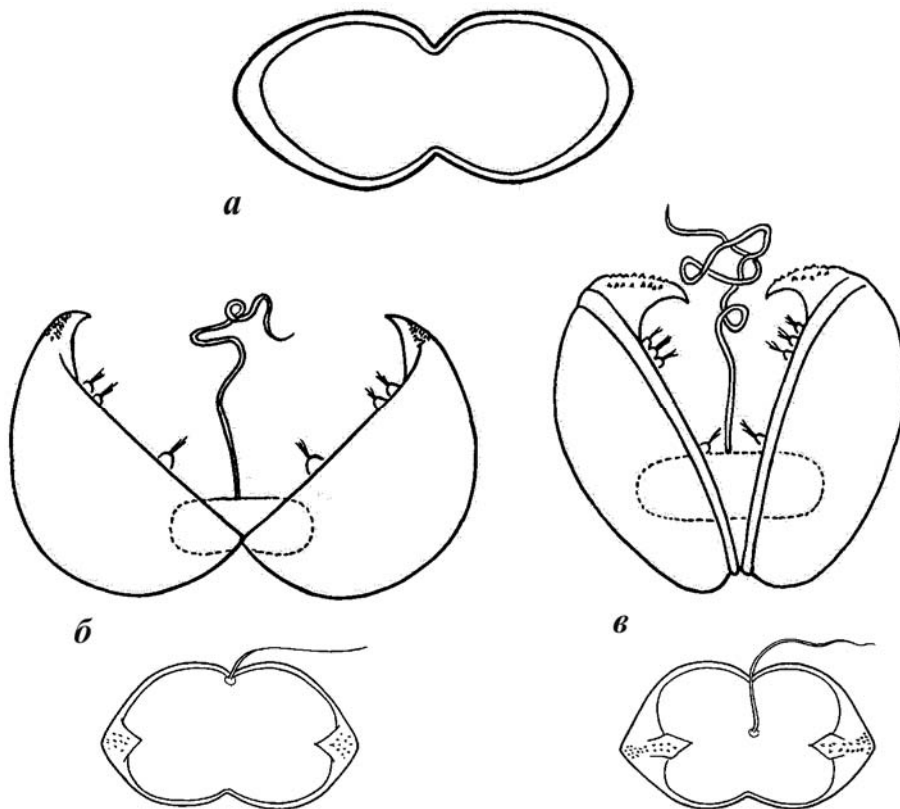


Рис. 1. Типы глохидиев: а – маргаритифероидный, б – униоидный, в – аноднтоидный

Благодарности

Работа поддержана International Programs Division and Biological Sciences Directorate (Biotic Surveys and Inventories Program) of the U.S. National Science Foundation, гранты No.DEB-9400821, DEB-9505031, Theodore W. Pietsch, principal investigator; Japan Society for the Promotion of Science, грант № BSAR-401, Kunio Amaoka, principal investigator.

Литература

- Антонова Л.А., Старобогатов Я.И. Родовые различия глосидиев наяд (*Bivalvia Unionoidea*) фауны СССР и вопросы эволюции глосидиев // Систематика и фауна брюхоногих, двустворчатых и головоногих моллюсков. Л.: Наука, 1988. . С. 129–154. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 187).
- Затравкин М.Н., Богатов В.В. Крупные двустворчатые моллюски пресных вод Дальнего Востока СССР. Владивосток: ДВО АН СССР, 1987. 153 с.
- Логвиненко Б.М., Старобогатов Я.И. Кривизна фронтального сечения створки как систематический признак у двустворчатых моллюсков // Науч. докл. высшей школы. Сер. "Биол. науки". 1971. № 5. С. 7–10.
- Мартынов А.В., Чернышев А.В. Новые и редкие виды пресноводных двустворчатых моллюсков Дальнего Востока СССР // Зоол. журн. 1992. Т. 71, № 6. С. 18–23.
- Саенко Е.М. Морфологические различия глосидиев некоторых видов унионид (*Bivalvia, Unionidae*) российского Дальнего Востока: Автореф. докладов. 4 (13)-е Совещ. по изучению моллюсков (наземных, пресноводных и морских). Моллюски: проблемы систематики, экологии и филогении. СПб.: ЗИН РАН, 2000. С. 126–127.
- Саенко Е.М., Шедько М.Б., Холин С.К. К морфологии и биологии глосидиев моллюсков рода *Beringiana* (*Bivalvia, Unionidae*) Камчатки и Северных Курил // Вестн. зоологии. 2001. Т. 35, № 4. С. 59–68.
- Скарлато О.А., Старобогатов Я.И., Антонов Н.И. Морфология раковины и микроанатомия // Методы изучения двустворчатых моллюсков. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1990. Т. 219. С. 4–31.
- Bauer G. The adaptive value of offspring size among freshwater mussels (*Bivalvia, Unionoidea*) // J. Animal Ecol. 1994. V. 63. P. 933–944.
- Cope O.B. New parasite records from stickleback and salmon in an Alaska stream // Trans. Amer. Microscope Soc. 1959. V. 78. P. 157–162.
- Heard W.H. Brooding patterns in freshwater mussels // Malacol. Rev. *Bivalvia*, Suppl. I. 1998. N 7. P. 105–121.
- Hoggarth M.A. The use of glochidia in the systematics of the Unionidae (Mollusca: Bivalvia). Ph. D. dissertation, Ohio State University, Columbus, 1988. 240 p.
- Hoggarth M.A., Gaunt A.S. Mechanics of glochidial attachment (Mollusca: Bivalvia: Unionidae) // J. Morph. 1988. V. 198. P. 71–81.
- Hoggarth M.A. Descriptions of some of the glochidia of the Unionidae (Mollusca: Bivalvia) // Malacologia. 1999. V. 41, N 1. 118 p.
- Inaba S. A preliminary note on the glochidia of Japanese freshwater mussels // Annot. Zool. Japon. 1941. V. 20, N 1. P. 14–23.
- Inaba S. Morphological and ecological studies on the glochidia larvae of the Unionidae // Sci. Rep. Fac. Liberal Arts and Education, Gifu University. 1964. V. 3. P. 275–307.
- Kwon O.-K., Park G.-M., Lee J.-S., Song H.-B. Scanning electron microscope studies of the minute shell structure of glochidia of three species of Unionidae (*Bivalvia*) from Korea // Malacol. Rev. 1993. V. 26, N 1–2. P. 63–70.
- Park G.-M., Kwon O.-K. A comparative study of morphology of the freshwater Unionidae glochidia (*Bivalvia: Palaeoheterodonta*) in Korea // Korean J. Malacol. 1993. V. 9, N 1. P. 46–62.
- Sayenko E.M., Ôhara M. The minute shell structure of the glochidia of three species of Unionidae (*Bivalvia*) from the Kuril Islands // Ruthenica. 2001. V. 11, N 1. P. 47–50.
- Wächtler K., Mansur M.C.D., Richter T. Larval types and early postlarval biology in naiads (Unionoidea) // Ecology and evolution of the freshwater mussels Unionoidea. Ecological Studies. V. 145. Springer Verlag Berlin Heidelberg, 2001. P. 93–125.