

УДК 594.1

ПЕРЛОВИЦЫ АМУРА ПОДСЕМЕЙСТВА NODULARIINAE (BIVALVIA, UNIONIDAE)

© 2012 г. В. В. Богатов

Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток 690022, Россия

e-mail: vibogotov@rambler.ru

Поступила в редакцию 23.03.2011 г.

На основе модифицированного компараторного метода проведена ревизия амурских Nodulariinae (рода *Nodularia* и *Middendorffinaia*). Установлено, что в бассейне Амура род *Nodularia* представлен тремя видами: *N. middendorffi*, *N. amurensis* и *N. schrencki*. Синонимами названий видов *N. schrencki* и *N. middendorffi* оказались соответственно названия *N. abbreviata* syn. n. и *N. lebedevi* syn. n. Кроме того, синонимом названия подрода *Nodularia* стало название *Amurunio* syn. n. Раковины, которые ранее считались *N. flavoviridis*, идентифицированы как *N. schrencki*. Состав рода *Middendorffinaia* представлен четырьмя видами: *M. mongolica*, *M. ussuriensis*, *M. ochotica* (первое указание для бассейна Амура) и *M. alimovi* sp. n. Синонимом названия вида *M. ussuriensis* оказалось название *M. arsenievi* syn. n.

Ключевые слова: Бассейн Амура, Bivalvia, *Nodularia*, *Middendorffinaia*, таксономическая ревизия.

В 1987 г. Старобогатов и Затравкин (Затравкин, Богатов, 1987) из подсемейства Unioninae (Bivalvia, Unionidae) выделили новое подсемейство Nodulariinae, указав в его составе два дальневосточных рода – *Nodularia* Conrad 1853 и *Middendorffinaia* Moskvicheva et Starobogotov 1973, таксономический состав которых ранее был установлен Москвичевой и Старобогатовым (Москвичева, 1973; Москвичева, Старобогатов, 1973). Однако первичное описание Nodulariinae оказалось недостаточным для достоверного сопоставления диагноза этого подсемейства с диагнозом Unioninae. Именно поэтому большинство малакологов до последнего времени не признавали существование не только Nodulariinae, но и родов *Nodularia* и *Middendorffinaia*, которые чаще всего ими рассматривались как синонимы рода *Unio* Philippon 1788 (Graf, 2007).

Недавно у видов, относящихся к родам *Nodularia* и *Middendorffinaia*, были обнаружены хорошо выраженные папиллы, проходящие по краю выводного сифона, а на его внутренней поверхности – овалы наросты эпидермиса (Bogotov, 2009). Поскольку у европейских и азиатских Unionidae эти признаки отсутствуют, то, по-видимому, можно говорить о справедливости предпринятого ранее Старобогатовым и Затравкиным объединения *Nodularia* и *Middendorffinaia* в отдельное подсемейство Nodulariinae. Учитывая же известные различия между представителями *Nodularia* и *Middendorffinaia* в форме раковины, замка и макушечной скульптуры (Старобогатов и др. 2004), необходимо признать и самостоятельность об-

суждаемых двух родов. Проведенные в последние годы таксономические исследования морфологии раковин крупных двустворчатых моллюсков выявили серьезные недостатки компараторного метода, с помощью которого отечественные малакологи до недавнего времени осуществляли идентификацию видов Unioniformes, в том числе видов родов *Nodularia* и *Middendorffinaia*. Нами проведена модификация компараторного метода и осуществлена ревизия трех родов Anodontinae (*Colletopterum* Bourguignat 1880, *Kunashiria* Starobogotov in Zatravkin 1983 и *Sinanodonta* Modell 1944), а также приморских Nodulariinae, что позволило исправить ранее допущенные таксономические ошибки (Богатов, Старобогатов, 1992; Богатов, Колпаков, 2003; Богатов и др., 2005; Богатов, 2007; Саенко и др., 2009). В настоящей работе приведены результаты ревизии амурских Nodulariinae.

МЕТОДЫ

Используемый для видовой идентификации крупных двустворчатых моллюсков компараторный метод, позволяющий с помощью бинокуляра и рисовального аппарата сравнивать прорисованные на бумаге внешние контуры фронтальных сечений раковин, имеет серьезные недоработки, которые приводят не только к таксономическим ошибкам, но и к неоправданному описанию новых видов. Форма кривизны фронтального сечения створок многими малакологами считается видоспецифичной (Логвиненко, Старобогатов,

1971; Shikov, Zatravkin, 1991; Скарлато и др., 1990; Старобогатов и др. 2004; Богатов, 2007; и др.). Однако в природе видимый контур раковины часто не соответствует “идеальной форме” логарифмической спирали из-за образующихся в процессе роста дефектов: например, вдавлений (наблюдаются чаще всего в районе годовых колец) или локальных выпуклостей. Поэтому оценка тождественности полученных контуров должна осуществляться в разумных пределах, по крайней мере, с учетом возможных дефектов раковины. Особенно осторожно в связи с этим необходимо оценивать форму контуров у молодых особей. При применении компараторного метода по отношению к перловицам справедливо декларировалось, чтобы контур сечения раковины проходил через макушку и точки внешней поверхности створки, максимально удаленные от комиссуральной плоскости в разные моменты времени образования раковины. Одновременно каждую створку под микроскопом необоснованно требовалось устанавливать по линии, проходящей через нижние края передних и задних зубов (Shikov, Zatravkin, 1991; Скарлато и др., 1990). Учитывая, что зубы по отношению один к другому и к продольной оси раковины могут находиться под разными углами, соответственно под разными углами к продольной оси раковины могли находиться и линии, по которым устанавливались створки. Таким образом, при видовой идентификации моллюсков часто сравнивались несопоставимые участки створок. Более того, оказалось недопустимым сравнение разноразмерных створок даже при одинаковом положении зубов, так как в процессе роста моллюсков боковая поверхность задней части раковины по сравнению с ее передней частью дальше отодвигается от комиссуральной плоскости. Следовательно, если раковину устанавливать по линии, проходящей через нижние края передних и задних зубов, то по мере увеличения размеров раковин их внешний контур будет сдвигаться к заднему краю створки. Необходимо также отметить, что ранее прорисовка фронтальных контуров осуществлялась, как правило, без достаточного учета изъеденности раковины, а начальная точка, от которой разворачивалась спираль контура, определялась приблизительно, что лишь усиливало возможность ошибки при оценке видовой принадлежности моллюсков.

В процессе дальнейшей работы (Богатов, Старобогатов, 1992; Старобогатов и др., 2004; Богатов и др., 2005; Богатов, 2007; и др.) было подтверждено, что при аллометрическом росте унионид (рост с изменением формы тела) одним из наиболее устойчивых морфологических признаков раковины является форма контура ее поперечного сечения, которое проходит через макушку и точки внешней поверхности створки, максимально удаленные в разные моменты времени образования

раковины от комиссуральной плоскости (максимально выпуклый контур). Для зарисовки такого контура створку под микроскопом устанавливали передним концом вверх в положение, при котором полярные оптические оси микроскопа лежали бы в комиссуральных плоскостях разного времени образования (подобные комиссуральные плоскости очерчены линиями нарастания). Для этого створку независимо от расположения зубов отклоняют назад от ее продольной оси до исчезновения из поля зрения закилевого поля и устанавливают в позиции, когда расходящиеся от макушки линии роста раковины принимают форму почти прямых линий. За начальную точку контура принимается точка схождения линий роста раковины, причем у створок с изъеденной макушкой данную точку находят путем дорисовки сохранившихся линий роста до момента их схождения. При сравнении контуров корродированных раковин совмещают только начальную точку разворачивания спирали и исключительно некорродированные участки створок. Именно в этом положении достигается корректное сопоставление рисунков контуров от разных моллюсков.

Материалом для нашего исследования послужила коллекция дальневосточных перловиц, хранящаяся в Зоологическом институте РАН, а также собственные сборы. Всего было просмотрено около 1500 раковин моллюсков. Номера в скобках при описании материала соответствуют номерам проб по систематическому каталогу Зоологического института РАН. При наличии в пробах непарных створок количество раковин указано в виде дроби: над чертой – количество полных раковин, под чертой – количество отдельных створок. Значения отношений основных промеров раковины характеризуют половозрелых особей без явных признаков уродливых наростов и имеющих, как правило, средние размеры. Результаты промеров молодых и старых раковин в этом случае не учитывались, что связано с аллометрическим ростом исследуемых моллюсков.

До последнего времени считалось, что в бассейне Амура род *Nodularia* представлен шестью видами, пять из которых относятся к подроду *Nodularia* s. str.: *N. (N.) middendorffii* (Westerlund 1890), *N. (N.) amurensis* (Mousson 1887), *N. (N.) flavoviridis* Haas 1910, *N. (N.) abbreviata* (Westerlund 1897), *N. (N.) schrencki* (Westerlund 1897), а один вид – к подроду *Amurunionia* Zatravkin et Starobogotov 1984: *N. (A.) lebedevi* Zatravkin et Starobogotov 1984. Род *Middendorffinaia* в Амуре представлен 3 видами, относящимися к подроду *Middendorffinaia* s. str.: *M. (M.) mongolica* (Middendorff 1851), *M. (M.) ussuriensis* Moskvicheva et Starobogotov 1973 и *M. (M.) arsenievi* Moskvicheva et Starobogotov 1973. Кроме того, из р. Кухтуй (среднее Приохотье), имевшей, по-видимому, в прошлом связь с бассейном Палео-Амура, недавно был обнаружен

M. (M.) ochotica Bogatov 2000, обитающий совместно с *M. (M.) mongolica* (Богатов, 2000).

В результате применения модифицированного компараторного метода было установлено, что в бассейне Амура род *Nodularia* представлен всего тремя видами: *N. middendorffii*, *N. amurensis* и *N. schrencki*. Синонимами названий видов *N. schrencki* и *N. middendorffii* оказались соответственно названия *N. abbreviata* syn. n. и *N. lebedevi* syn. n. Кроме того, синонимом названия подрода *Nodularia* стало название *Amurunio* syn. n. Раковины, которые ранее считались *N. flavoviridis*, идентифицированы как *N. schrencki*.

Состав рода *Middendorffinaia* представлен четырьмя видами: *M. mongolica*, *M. ussuriensis*, *M. ochotica* (первое указание для бассейна Амура) и *M. alimovi* sp. n. Синонимом названия вида *M. ussuriensis* оказалось название *M. arsenievi* syn. n.

Ниже приведены описание нового вида, а также уточненные диагнозы представителей амурских *Nodulariinae* и ключи для их определения.

Подсемейство *Nodulariinae*

Замок раковины состоит из кардинальных и латеральных зубов. По краю выводного сифона имеются папиллы, а на его внутренней поверхности — овалы наросты эпидермиса. Макушечная скульптура часто незаметна, а если заметна, то близ макушки представлена вложенными друг в друга широкими иногда прерывистыми W-образными валиками, переходящими книзу в многократно прерванные волнистые валики, или волнистыми короткими валиками и/или мелкими бугорками, часто заходящими на боковую поверхность створки (рис. 1а, 1б). Если скульптура представлена широкими W-образными валиками, то задние V-образные части этой фигуры обычно крупнее соответствующих передних частей и удаляются от макушки, примыкая к линии килевого перегиба (рис. 1а).

Род *Nodularia* Conrad 1853

Подрод *Nodularia* s. str.

Amurunio Zatr. et Star. in Zatr. et Bog. 1987
syn. n. (пояснение см. ниже).

Типовой вид *Unio douglasiae* Griffith et Pidgeon 1833.

Раковина удлинненно-овальная. Задний край раковины вытянут в клюв вдоль продольной оси створки. Самая задняя точка раковины расположена близ середины ее высоты или выше, однако у крупных особей может опускаться книзу. Кардинальные зубы (в правой створке 1, в левой 2) относительно уплощенные, зазубренные на вершинах, расположены на одной слабо выгнутой линии с длинными и почти прямыми латераль-

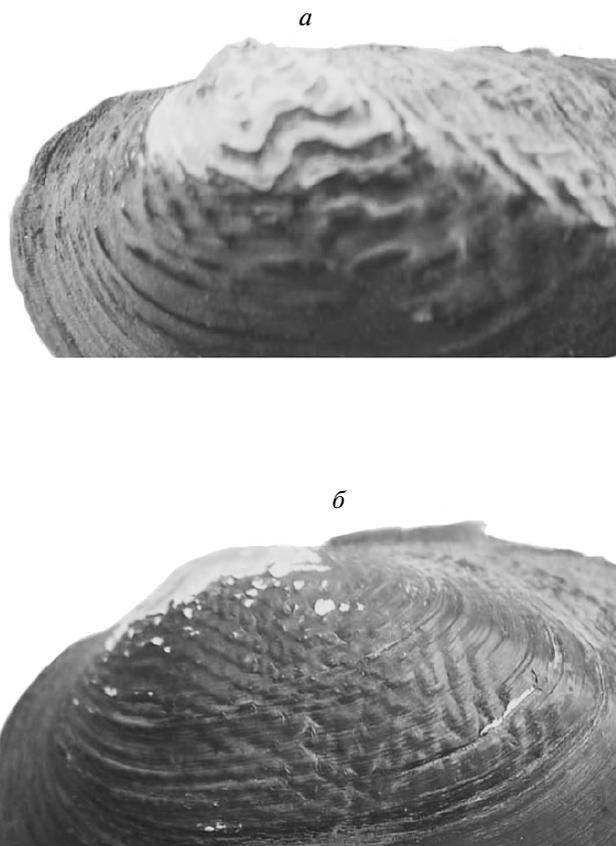


Рис. 1. Макушечная скульптура *Nodulariinae*: а — *Nodularia*, б — *Middendorffinaia*.

ными зубами. Макушечная скульптура часто незаметна, а если заметна, то близ макушки обычно представлена широкими иногда прерывистыми W-образными валиками, переходящими книзу в узкие и многократно прерванные волнистые валики и/или бугорки (рис. 1а). У южноазиатских видов скульптура в виде коротких, но крупных волнистых валиков заходит на большую часть боковой поверхности створки. Папиллы по краю выводного сифона хорошо выражены.

Nodularia middendorffii (Westerlund 1890)

(рис. 2, 1–3, 10г; рис. 3)

Unio pictorum var. *longirostris*: Middendorf 1851, Taf. 28, Fig. 1–3; *Unio middendorffii* Westerlund, 1890: 113; *Nodularia middendorffii*: Москвичева, 1973, с. 1460–1461, рис. 1, е–з; Затравкин, Богатов, 1984, с. 47–49, рис. 11, а–в; Старобогатов и др., 2004, с. 33, табл. 15, 1–2; *N. lebedevi* Zatravkin et Starobogatov: Затравкин, Старобогатов, 1984, с. 1787–1788, рис. 5–8, syn. n.; *Nodularia* (*Amurunio*) *lebedevi* Zatravkin et Starobogatov: Затравкин, Богатов, 1987, с. 60–61, рис. 12, з–д; Старобогатов и др., 2004, с. 33, табл. 14, 7–8.

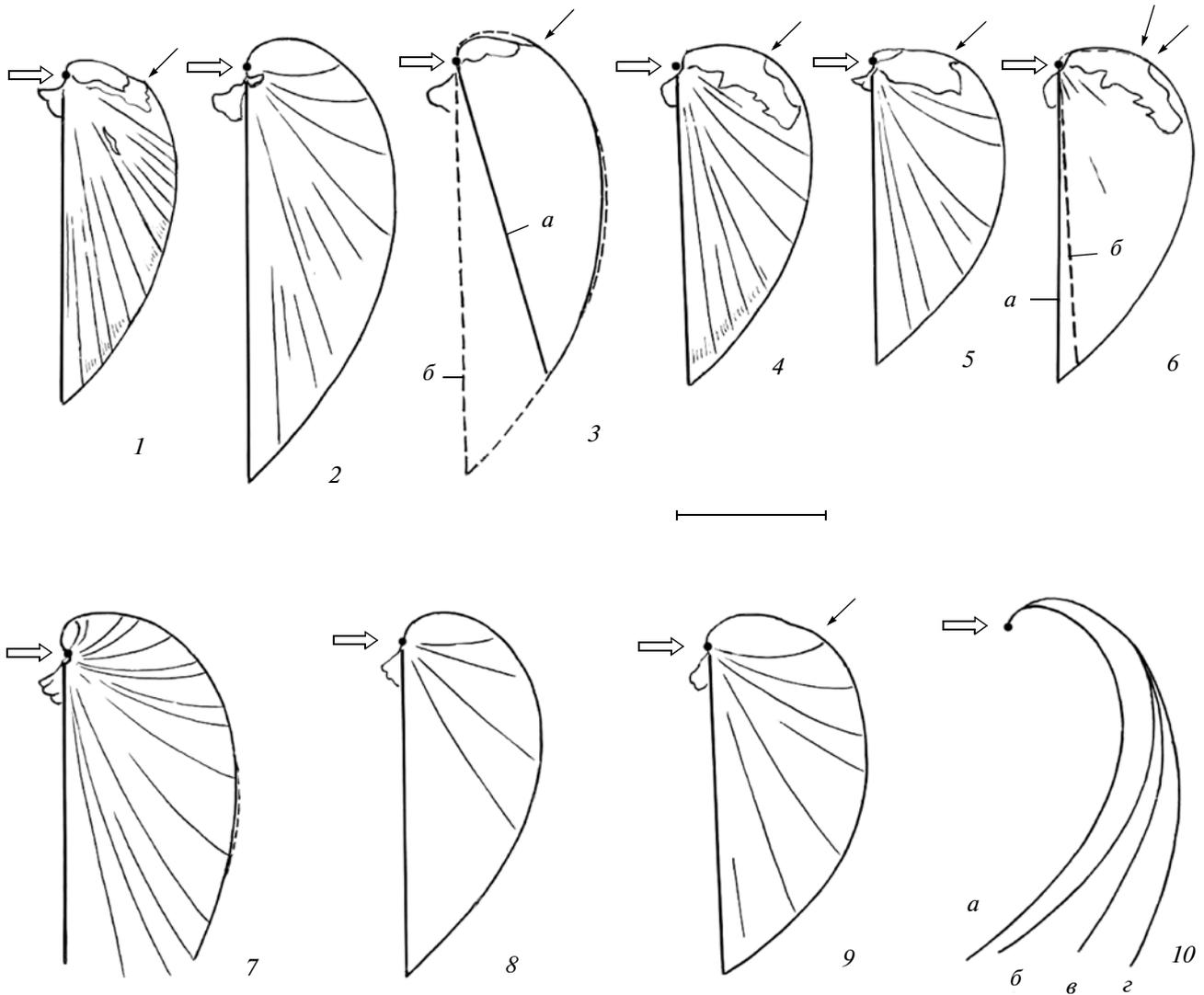


Рис. 2. Вид спереди (1–9) и внешние контуры максимально выпуклых сечений раковин (10) из рода *Nodularia*: 1 – лектотип *N. middendorffi*, 2 – голотип *N. lebedevi*, 3 – лектотип *N. middendorffi* (а) и голотип *N. lebedevi* (б), 4 – лектотип *N. schrencki*, 5 – лектотип *N. abbreviata*, 6 – лектотипы *N. schrencki* (а) и *N. abbreviata* (б), 7 – *N. flavoviridis* из оз. Буй-Нур (№ 1 по каталогу ЗИН), 8 – *N. schrencki* из р. Амур, ранее определенная как *N. flavoviridis* (№ 9 по каталогу ЗИН), 9 – *N. amurensis* из р. Амур (№ 1 по каталогу ЗИН), 10 – *N. flavoviridis* (а), *N. amurensis* (б), *N. schrencki* (в), *N. middendorffi* (г). Стрелками показаны границы корродированных и не корродированных участков раковины, двойными стрелками – точки развертывания спиралей. Масштаб 1 см.

Материал. Поскольку типы *N. middendorffi* одновременно входят в состав паралектотипов *N. schrencki* (Москвичева, 1973), то в данном разделе первые цифры в скобках обозначают номера типовой серии *N. middendorffi*, а вторые – номера типовой серии *N. schrencki*. Исключение составляют паралектотипы *N. middendorffi* под № 7, которые не входят в состав паралектотипов *N. schrencki*.

Лектотип (№ 1 и 15) из р. Нерча у Нерчинска (сбор Сензинова, 1848 г.) выделен И.М. Москвичевой (1973). Среди паралектотипов к *N. middendorffi* относятся: 14/19 из 15/19 экз. (№ 2 и 16) из

того же сбора, что и лектотип (1 экз. из этого сбора, имеющий на внутренней стороне створки надпись “№ 3”, определен как *N. amurensis*); 6 экз. (№ 3 и 17) из того же сбора; 0/2 из 0/6 экз. (№ 4 и 18), собранных Раде в р. Онон у Чиндакской крепости (4 отдельные левые створки определены, как *N. schrencki*); 1 из 2-х экз. (№ 5 и 8), собранных Мааком в 1855 г. в р. Нерча у Нерчинска (другой экземпляр из этого сбора, имеющий на внутренней стороне створки надпись “3”, определен как *N. schrencki*); 1 экз. (№ 6 и 4), собранный Мааком в 1855 г. в р. Амур; 1/2 из 2/8 экз. (№ 7), собранных Миддендорфом в 1843–44 гг. в р. Нерча у Нерчин-

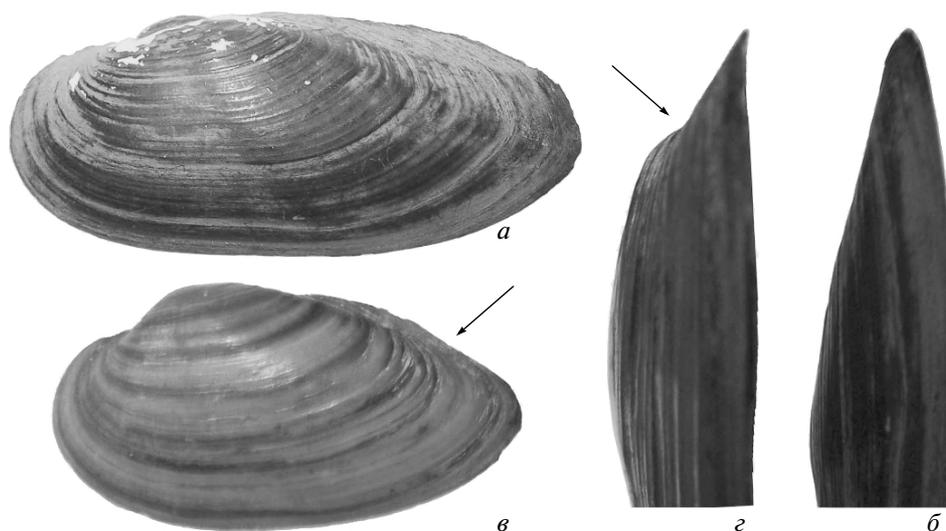


Рис. 3. Лектотип *N. middendorffi* (а, б) и голотип *N. lebedevi* (в, г). Стрелками показан участок продолжительной остановки роста раковины.

ска, причем 1 полный экз. был изображен Миддендорфом (Middendorff 1851, Taf. 28, Fig. 1–3) под названием *Unio pictorum* var. *longirostris*, о чем на внутренней стороне створок имеются надписи “... ориг. к Taf XXVIII fig 1–3...”, а 2 отдельные левые створки имеют на внутренней стороне обозначения “0” и “1”, соответственно (остальные 1/6 экз. из этого сбора определены как *N. schrencki*); 2 из 4 экз. (№ 13 и 7) из устья р. Уссури, сбор Маака, 1855 г. (другие 2 экз. из данного сбора, имеющие на внутренней стороне створок надписи “№3” и “№4”, определены как *N. amurensis*).

К *N. middendorffi* относится также голотип *N. lebedevi* Zatr. et Star. (собран Беловым летом 1979 г. во внутреннем озере на о-ве Сахалин против Амурска), максимально выпуклое сечение которого оказалось неотличимо от такового лектотипа *N. middendorffi* (рис. 2, 1–3). *N. lebedevi* был описан Затравкиным и Старобогатовым в 1984 г. по одному экземпляру. В последующем характерная для данного экземпляра овально-клиновидная форма раковины (рис. 3в) послужила для Затравкина и Старобогатова основанием для обозначения *N. lebedevi* в качестве типового вида нового подрода *Amurunio* Zatr. et Star. in Zatr. et Vog. 1987. Однако при изучении голотипа *N. lebedevi* оказалось, что овально-клиновидная форма его раковины не может считаться систематическим признаком, т.к. была сформирована за счет продолжительной остановки роста заднего края раковины примерно на четвертом году жизни моллюска. В результате в задней четверти боковой поверхности створки образовался четкий выступ (рис. 3г). Изложенное позволяет заключить, что голотип *N. lebedevi* представляет собой уродливый экземпляр *N. middendorffi*, а название под-

рода *Amurunio* является синонимом названия подрода *Nodularia* s. str.

З а м е ч а н и е. От всех видов рода отличается самой плоской раковиной и почти не выступающими над контуром створки макушками. Отношение выпуклости раковины к ее высоте и длине обычно не выходит за пределы 0.60–0.72 и 0.26–0.32, соответственно.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Бассейн Амура.

***Nodularia schrencki* (Westerlund 1897)**

(рис. 2, 4–5, 10в)

Unio schrencki Westerlund, 1897: 131; *Unio abbreviatus* Westerlund, 1897: 132; *Unio douglasiae* var. *schrencki*: Жадин, 1952, с. 298; *Unio douglasiae* var. *abbreviatus*: Жадин, 1952, с. 298; *Nodularia schrencki*: Москвичева, 1973, с. 1461–1462, рис. 1, л–м; Затравкин, Богатов, 1987, с. 53–55, рис. 11, з–и;



Рис. 4. Голотип *Middendorffinaia alimovi* sp. n.

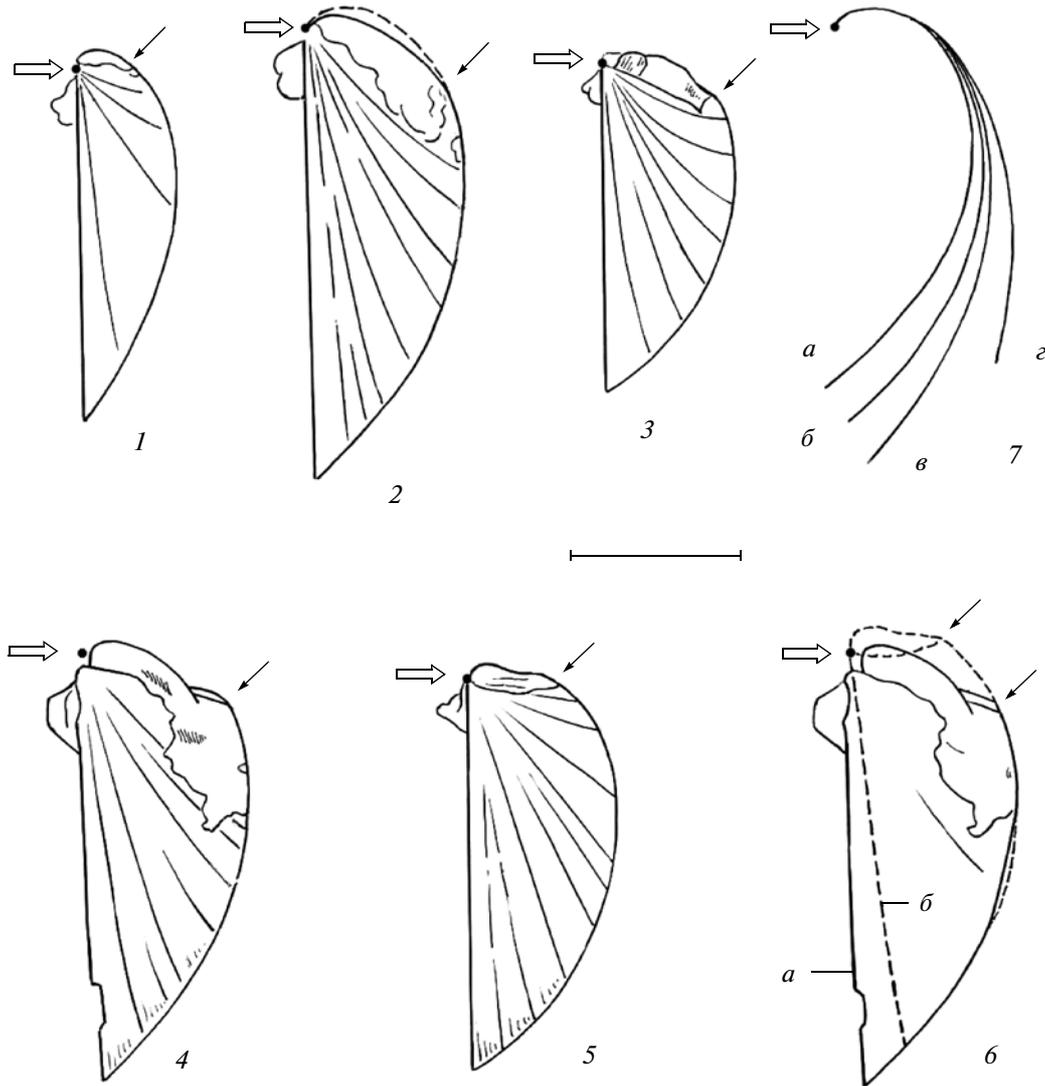


Рис. 5. Вид спереди (1–6) и внешние контуры максимально выпуклых сечений раковин (7) из рода *Middendorffinaia*: 1 – голотип *M. alimovi* sp. n., 2 – *M. mongolica* из р. Арсеньевки (№ 1 по каталогу ЗИН), 3 – голотип *M. ochotica*, 4 – голотип *M. ussuriensis*, 5 – голотип *M. arsenievi*, 6 – голотипы *M. ussuriensis* (а) и *M. arsenievi* (б), 7 – *M. ochotica* (а), *M. ussuriensis* (б), *M. mongolica* (в), *M. alimovi* sp. n. (г). Стрелками показаны границы корродированных и не корродированных участков раковины, двойными стрелками – точки разветвления спиралей. Масштаб 1 см.

Старобогатов и др., 2004, с. 34, табл. 16, 8–10; *Nodularia abbreviata*: Москвичева, 1973, с. 1461, рис. 1, и–к, syn. n.; Затравкин, Богатов, 1987, с. 49–51, рис. 11, з–д; Старобогатов и др., 2004, с. 34, табл. 16, 6–7; *Nodularia flavoviridis*: Москвичева, 1973, с. 1462 (partim); Затравкин, Богатов, 1987, с. 55–57 (partim); Старобогатов и др., 2004, с. 34 (partim).

М а т е р и а л. Все типы *N. schrencki*, за исключением номеров 19 (сбор представлен левой створкой, которая определена как *N. amurensis*) и 20, одновременно входят в типовую серию *N. middendorffi*, нумерация которой обозначена в данном абзаце второй цифрой в скобках.

Лектотип (№ 1 и 8) из р. Амур (сбор Маака, 1855 г.) выделен И.М. Москвичевой (1973). Из паралектотипов *N. schrencki* к этому виду относятся: 14/1 экз. (№ 2 и 9), плюс 9 экз. (№ 3 и 10) из того же сбора, что и лектотип; 2 экз. (№ 5 и 11) из р. Уссури близ устья р. Чирки, сбор Маака, 1859 г.; 1 из 2 экз. (№ 8 и 5) из р. Нерча у Нерчинска, сбор Маака, 1855 г. (имеет длину 69.57 мм и надпись “3” на внутренней стороне створки); 4 экз. (№ 9 и 14), плюс 9 экз. (№ 10 и 15), плюс 6 из 7 экз. (№ 11 и 16) из р. Уссури у Шереметьево, сбор Шренка, 1855 г. (1 экз. из данного сбора определен как *N. amurensis*); 4 экз. (№ 12 и 17) с острова у устья Амура, сбор Шренка, 1954 г.; 3 экз. (№ 13 и 18) из р. Уссури у Хорчаки и 8 экз. (№ 14 и 19) из р. Амур

против с. Синда, сбор Шренка, 1855 г.; 0/4 (левые створки) из 0/6 экз. (№ 18 и 4) из р. Онон у Чиндакской крепости, сбор Раде, 1856 г.; 1/2 экз. (№ 20) из Южно-Уссурийского края у с. Григорьевское, сбор Пальчевского, 1890 г.

К *N. schrencki* относится типовая серия *N. abbreviata*. Все типы *N. abbreviata* одновременно входят в типовую серию *N. middendorffi*, нумерация которой обозначена в данном абзаце второй цифрой в скобках: лектотип (№ 1 и 20) из р. Амур собран на правом берегу напротив Николаевска Шренком (1854 г.); паралектотипы: 6/2 экз. (№ 2 и 21) из того же сбора, что и лектотип; 1 экз. (№ 3 и 22) из реки Амур у устья Уссури (сбор Шренка, 1855 г.); 1 экз. (№ 4 и 23) из р. Уссури у Ноора (сбор Шренка, 1855 г.); 11/5 из 12/5 экз. (№ 5 и 24) из того же сбора (1 полный экз., имеющий на внутренних частях створок надпись буквы “Г”, определен как *N. amurensis*).

К *N. schrencki* также относятся 1/6 из 2/8 экз. паралектотипов *N. middendorffi* (№ 7), собранных Миддендорфом в 1843–1844 гг. в р. Нерча у Нерчинска.

Кроме того, к *N. schrencki* относятся около 180 экз. из 14 проб, хранящихся под названием *N. schrencki*, около 600 экз. из 54 проб, хранящихся под названием *N. abbreviata*, и около 100 экз. из 29 проб, хранящихся под названием *N. flavoviridis*.

Контуры максимально выпуклого сечения лектотипа *N. schrencki* оказались сходными с аналогичными контурами лектотипа и большинства паралектотипов *N. abbreviata* (рис. 2, 4–6), а также подавляющего большинства раковин, хранившихся в коллекции ЗИН под названиями *N. abbreviata* и *N. flavoviridis*. В то же время установлено, что раковины *N. flavoviridis* из типового местообитания (оз. Буй-Нур, Монголия) заметно отличаются от всех рассмотренных амурских раковин не только заостренной формой макушки и кривизной максимально выпуклого сечения, но и наличием у взрослых особей выраженного зияния между вершиной макушки и синулусом (рис. 2, 7, 10а). Очевидно, что отмеченные таксономические ошибки обусловлены некорректным применением компаративного метода для створок с сильно изъеденной макушкой и разным углом наклона передних и задних зубов по отношению друг к другу и к продольной оси раковины. Таким образом, в соответствии с порядком старшинства пригодных названий название *N. abbreviata* следует считать синонимом *N. schrencki*, а название *N. flavoviridis*, примененное к части амурских раковин, — ошибочным определением (*misidentification*).

З а м е ч а н и е. От всех видов рода отличается относительно высокой (отношение высоты раковины к ее длине около 0.5) умеренно выпуклой раковиной и широкими заметно выступающими над контуром створки макушками. Соотношения

выпуклости раковины к ее высоте и длине находятся в пределах 0.75–0.87 и 0.32–0.38, соответственно.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Бассейн Амура.

Nodularia amurensis (Mousson 1887)

(рис. 2, 9, 10б)

Unio pictorum var. *amurensis* Mousson, 1887: 35, 26, pl. I, fig 8; *Unio douglasiae*: Жадин, 1952, с. 298 (partim); *Nodularia amurensis*: Москвичева, 1973, с. 1460, рис. 1, *z-d*; Затравкин, Богатов, 1987, с. 51–53, рис. 11, *e-ж*; Старобогатов и др., 2004, с. 33, табл. 15, 6–7.

М а т е р и а л. Около 200 экз. из 60 проб, хранящиеся под названием *N. amurensis*. Кроме того, к этому виду отнесен один из паралектотипов *N. middendorffi* (№ 2), собранный Сензиновым в 1848 г. в р. Нерча у Нерчинска и имеющий длину 76.97 мм и надпись “№ 3” на внутренней стороне створки, и один из паралектотипов *N. abbreviata* (№ 5), имеющий длину 62.98 мм и надпись “г” на внутренней стороне створки. К *N. amurensis* также отнесены паралектотипы *N. schrencki*: 3 экз. (№ 6), собранные Мааком в 1859 г. в р. Уссури близ устья р. Чирки; 2 из 4 экз. (№ 7) собранные Мааком в 1855 г. из устья р. Уссури (другие 2 экз. из данного сбора, имеющие на внутренней стороне створок надписи “№1” и “№2” определены как *N. middendorffi*); 1 из 7 экз. (№ 11), собранный Шренком в р. Уссури у Шереметьево и имеющий на внутренних сторонах створок надпись “№ 1”; 1 левая створка (№ 19), собранная Пальчевским в 1890 г. в Южно-Уссурийском крае.

З а м е ч а н и е. В рамках изученных экземпляров *N. amurensis* возможно имеются 2 формы — почти цилиндрическая и цилиндрическая. Однако плохая сохранность раковин, их сильная изъеденность и наличие многочисленных уродливых наростов на боковой поверхности створок не позволили достоверно различить эти формы.

От всех видов рода отличается наиболее выпуклой, почти цилиндрической и относительно более низкой раковиной (отношение высоты раковины к ее длине 0.40–0.45), а также отношениями выпуклости раковины к ее высоте и длине, которые находятся в пределах 0.87–0.98 и 0.35–0.39, соответственно. Кроме того, этот вид имеет очень широкие, но слабо выступающие макушки.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Река Амур, бассейны р. Уссури и оз. Ханка.

Род *Middendorffinaia*

Подрод *Middendorffinaia* s. str.

Типовой вид *Unio mongolicus* Middendorff 1851.

Раковина почти овальная. Задний край раковины опущен книзу. Кардинальные зубы (в пра-

вой створке 1 часто треугольно конический, в левой 2: передний зуб обычно узко треугольный, задний широко треугольный) утолщенные зазубренные, расположены, как правило, под заметным углом к длинным несколько изогнутым латеральным зубам. Макушечная скульптура представлена узкими спрямленными или короткими волнистыми валиками и/или мелкими бугорками, расположенными обычно в шахматном порядке и часто заходящими на боковую поверхность створки (рис. 1б). Папиллы по краю выводного сифона выражены умеренно.

Middendorffinaia alimovi Bogatov sp. n.

(рис. 4; 5, 1, 7e)

М а т е р и а л. Среди сборов, хранящихся в ЗИН РАН под названием *M. mongolica*, обнаружены экземпляры, отличающиеся от *M. mongolica* заметно более плоской раковиной (номера 5, 6, 7, 8 и 10 по систематическому каталогу). Все эти экземпляры отнесены к новому для науки виду *Middendorffinaia alimovi* sp. n.

В качестве голотипа обозначен экземпляр из коллекции Зоологического института РАН, имеющий размеры (мм): длина раковины 42.98, высота у лигамента 22.7, выпуклость двух створок 12.34. На этикетке надпись: “*Middendorffinaia mongolica* (Midd.). Опр. И. Москвичева. Сбор Ю.М. Лебедев, 12.IX.1975, р. Арги, напротив оз. Орлиное, басс. верх. Зеи. №7 (№ 145–1976)”.

К паратипам данного вида относятся: 5 экз. и две разные сворки из того же сбора; 6 экз. из р. Арги, нижнее течение (басс. верх. р. Зеи), Хабаровский край, сбор Сапаева, лето 1971; 1 экз. из р. Арги, (басс. верх. Зеи), сбор Москвичевой, 03.09.1975; 1 экз. из р. Арги у Школьного зимовья, сбор Москвичевой, 25.08.1975; 1 экз. из р. Чирка, устье р. Белой, Большехехцирский заповедник, Хабаровский край, сбор Долгих, 22.06.1988.

О п и с а н и е. Г о л о т и п: раковина овальная, светло-коричневая, очень плоская, относительно высокая. Отношение высоты раковины к ее длине 0.53, а отношение выпуклости раковины к ее высоте и длине 0.53 и 0.27, соответственно. Самая задняя точка раковины находится заметно ниже ее высоты. Макушки не выступающие, отстоят от переднего края раковины на 0.2 ее длины. Макушечная скульптура слабо выражена и представлена мелкими бугорками, расположенными близ макушки. Передние зубы насеченные, задние – длинные, пластинчатые. Перламутр голубой.

З а м е ч а н и е. От всех видов подрода отличается самой плоской раковиной и не выступающими макушками. Отношение выпуклости раковины к ее высоте и длине не выходит за пределы 0.52–0.64 и 0.27–0.30, соответственно.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Средний Амур, бассейн р. Зеи.

Э т и м о л о г и я. Вид назван в честь выдающегося отечественного гидробиолога академика Александра Федоровича Алимова.

Middendorffinaia mongolica (Middendorff 1851)

(рис. 5, 2, 7e)

Unio mongolicus Middendorff, 1851: 272, Taf. XLII, Fig. 7–8; *Unio douglassiae* var. *mongolicus*: Жадин, 1952: 298; *Middendorffinaia mongolica*: Москвичева, Старобогатов, 1973, с. 26–28, рис. 3, a–d; Затравкин, Богатов, 1987, с. 29–31, рис. 6; Старобогатов и др., 2004, с. 31, табл. 13, 1–2.

М а т е р и а л. Известно, что единственный экземпляр из горного ручья близ с. Горбицы (восток Читинской обл.), по которому Миддендорф описал *Unio mongolicus*, утрачен. В то же время в материалах, собранных И.М. Леванидовой на юге Хабаровского края в нижнем течении р. Хор (Протока Полевая, 25.08.1949 г.) и затем переданных в Зоологический институт РАН, Я.И. Старобогатов обнаружил створку, очень точно соответствующую первоописанию и изображению *U. mongolicus*. Это явилось основанием считать экземпляр из р. Хор принадлежащим к данному виду (Москвичева, Старобогатов, 1973). Кроме того, Старобогатовым и Москвичевой среди амурских *Middendorffinaia* были обнаружены еще 2 экз. этого вида: один собран 25 июня 1927 г. И.И. Соколовым в р. Арсеньевке (бывшая Даубихе) близ Яковлевки (коллекция ЗИН, № 1), а другой – в июле 1933 г. экспедицией Дальневосточного филиала АН СССР в р. Сунгач (коллекция ЗИН, № 3). Проведенное нами исследование контуров максимально выпуклых сечений у перечисленных выше экземпляров подтвердило их принадлежность к одному виду. В то же время полученные для данных раковин контуры их максимально выпуклых сечений разошлись с таковыми у других экземпляров, хранящихся в коллекции ЗИН под названием *M. mongolica*, за исключением 2 экз. (№ 9) из р. Большая Уссурка у пос. Рошино, сбор Богатова, 17. VIII. 1988 г. К *M. mongolica* также отнесены: 1 экз., собранный Тиуновой в р. Кухтуй, севернее г. Охотска 10–12 августа 1998 г. и 6 экз., собранных Барабанщиковым в р. Усури, зал. Красный, в 1 км выше устья р. Кабарги 27. V. 2003 (коллекция Биолого-почвенного института ДВО РАН).

З а м е ч а н и е. От всех видов подрода отличается узкими макушками, умеренно-выпуклой раковиной и отношениями выпуклости раковины к ее высоте и длине, которые находятся в пределах 0.65–0.68 и 0.32–0.33, соответственно. Отношение высоты раковины к ее длине около 0.5. У экземпляров из р. Усури хорошо выражена маку-

шечная скульптура, представленная чередующимися узкими спрямленными и волнистыми валиками, заходящими на большую часть боковой поверхности створки.

Распространение. Известен из верховьев Амура (Читинская обл.), бассейнов оз. Ханка, р. Усури и из р. Кухтуй (среднее Приохотье).

***Middendorffinaia ochotica* Bogatov 2000**

(рис. 5, 3, 7a)

Middendorffinaia ochotica Bog.: Богатов, 2000, с. 861–862, рис. а–г; Старобогатов и др. 2004, с. 31, табл. 13, 3–4.

Материал. Вид описан по одному экземпляру из р. Кухтуй, севернее г. Охотска, сбор Тиуновой, 10–12 августа 1998 г. (коллекция ЗИН, № 1), и найден вместе с экземпляром *M. mongolica*. При просмотре типовой коллекции *M. ussuriensis* установлено, что 4 экз. из р. Пашина, хранящиеся под № 4 (басс. р. Усури, Хабаровский край, сбор Москвичевой, 17.09.1971 г.), имеют более выпуклую по сравнению с голотипом *M. ussuriensis* раковину, которая оказалась сходна по кривизне максимально выпуклого сечения с голотипом *M. ochotica*. Эти раковины мы также относим к *M. ochotica*.

Замечание. От всех видов подрода отличается наиболее выпуклой и относительно более низкой раковиной (отношение высоты раковины к ее длине 0.37–0.48), а также отношениями выпуклости раковины к ее высоте и длине, которые находятся в пределах 0.78–0.87 и 0.37–0.42, соответственно. Кроме того, от *M. alimovi* и *M. mongolica* отличается широкими макушками.

Распространение. Известен из р. Кухтуй (среднее Приохотье) и из бассейна р. Усури.

***Middendorffinaia ussuriensis* Moskvicheva et Starobogatov 1973**

(рис. 5, 4–6, 7б)

Middendorffinaia ussuriensis Moskv. et Star.: Москвичева, Старобогатов, 1973, с. 28–9, рис. 3, и–л; Затравкин, Богатов, 1984, с. 31–33, рис. 7, а–в; Старобогатов и др., 2004, с. 31, табл. 13, 5–6; *M. arsenievi* Moskv. et Star.: Москвичева, Старобогатов, 1973, с. 29–30, рис. 3, м–п, суп. п.; Затравкин, Богатов, 1984, с. 33–35, рис. 7, г–з; Старобогатов и др. 2004, с. 31–32, табл. 13, 7–8.

Материал. Всего 26 экз. Типовая серия *M. ussuriensis* (4 экз.) за исключением 4 экз. паратипов из р. Пашина (сбор Москвичевой, 17.09.1971 г., № 4), отнесенных нами к *M. ochotica*: 1 экз. из р. Даубихе у с. Яковлевка, сбор Резвого, 24. VI. 1927 г. (голотип, № 1); 2 экз. из того же сбора (паратипы, № 2); 1 экз. из того же места, сбор Резвого, 28. VI. 1927 г. (паратип, № 3); вся типовая

серия *M. arsenievi* (10 экз.): 1 экз. из р. Пашина у с. Дормидонтовка, басс. Усури, сбор Москвичевой, 17. IX. 1971 (голотип, № 1); 3 экз. из того же сбора (паратипы, № 2); 1 экз. из того же места, сбор Москвичевой, 19. IX. 1971 (паратип, № 3); 1 экз. из р. Усури в 38 км ниже устья р. Бикин, сбор ДВФ АН СССР, 21. VI. 1933 г. (паратип, № 4); 3 экз. из р. Славянка в 5 верстах от Спасска, Приморский край (бывш. Усурийский край), сбор Резвого, 5. VII. 1927 г. (паратипы, № 5); 1 экз. из р. Даубихе у с. Яковлевка, сбор Резвого, 24. VI. 1927 (паратип, № 6).

К этому виду отнесены 10 экз., хранящихся в Зоологическом институте РАН под названием *M. ussuriensis*: 1 экз. из 2-й Амбанской протоки басс. р. Хор в 2.5 км от с. Кунгузовка, сбор Москвичевой, 14. VII. 1974 г. (№ 5); 1 экз. из р. Чирка, басс. Усури, Большехехирский заповедник, сбор Долгих, 14.07.85 г. (№ 6); 1 экз. из р. Малиновка близ устья, басс. Усури, сбор Богатова, 18. VIII. 1988 г. (№ 7); 3 экз. из р. Большая Уссурка у пос. Рошино, сбор Богатова, 17. VIII. 1988 г. (№ 8); 2 экз. р. Чирка, басс. Усури, сбор Москвичевой, 30. V. 1988 г. (№ 9); 2 экз. из того же места, сбор Долгих, 22. VI. 1988 г. (№ 10). К этому же виду отнесен 1 экз. из р. Даубихе у с. Варфоломеевка, сбор Старобогатова, IX, 1956, хранившийся в Зоологическом институте РАН под названием *M. mongolica* (№ 4).

Замечание. Контуры максимально выпуклого сечения голотипа *M. ussuriensis* оказались сходными с аналогичными контурами голотипа и паратипов *M. arsenievi* (рис. 5г–5е), а также раковин, хранившихся в коллекции ЗИН под этими названиями и под названием *M. mongolica* из р. Арсеньевка (1 экз.). Очевидно, что отмеченное обстоятельство обусловлено некорректным применением компараторного метода для створок, имеющих сильно изъеденную макушку и разный угол наклона передних и задних зубов по отношению друг к другу и к продольной оси раковины. Кроме того, все известные экземпляры *M. arsenievi* неотличимы от *M. ussuriensis* основными пропорциями раковины. Таким образом, в соответствии с порядком старшинства пригодных названий название *M. arsenievi* следует считать синонимом *M. ussuriensis*.

От *M. ochotica* отличается менее выпуклой и более высокой раковиной (отношение высоты раковины к ее длине 0.48–0.52), а от остальных видов подрода – заметно более широкими макушками, более выпуклой раковиной и отношениями выпуклости раковины к ее высоте и длине (0.69–0.77 и 0.35–0.40, соответственно).

Распространение. Пока известен только из бассейна р. Усури.

Ключ для определения родов и видов амурских Nodulariinae

1(6). Раковина удлинненно-овальная, ее задний край вытянут в клюв, расположенный параллельно продольной оси раковины.....
.....*Nodularia* Conrad 1853.

2(3). Раковина относительно низкая, сильно выпуклая, цилиндрическая или почти цилиндрическая. Ее высота всегда меньше половины длины раковины. Выпуклость двух створок превышает 0.87 ее высоты.....
.....*Nodularia amurensis* (Mousson 1887).

3(2). Раковина относительно высокая, плоская или умеренно выпуклая, ее высота приблизительно равна половине длины раковины или выше. Выпуклость двух створок не превышает 0.85 ее высоты.

4(5). Раковина плоская. Выпуклость двух створок не превышает 0.72 ее высоты. Макушки узкие, почти не выступают над контуром створки.....*Nodularia middendorffi* (Westerlund 1890).

5(4). Раковина умеренно выпуклая. Выпуклость двух створок находится в пределах 0.75–0.86 ее высоты. Макушки широкие, заметно выступают над контуром створки.....
.....*Nodularia schrencki* (Westerlund 1897).

6(1). Раковина почти овальная, ее задний край всегда опущен книзу..... *Middendorffinaia*.

7(8). Раковина сильно выпуклая, ее высота всегда меньше половины длины раковины. Выпуклость двух створок превышает 0.78 ее высоты..... *Middendorffinaia ochotica* Bogatov 2000.

8(7). Раковина очень плоская, плоская или умеренно выпуклая, ее высота приблизительно равна половине длины раковины или выше. Выпуклость двух створок не превышает 0.77 ее высоты.

9(10). Раковина очень плоская. Выпуклость двух створок не превышает 0.64 ее высоты. Макушки у взрослых раковин не выступают над контуром створки
..... *Middendorffinaia alimovi* sp. n.

10(9). Раковина плоская или умеренно-выпуклая. Выпуклость двух створок преимущественно не выходит за пределы 0.65–0.77 ее высоты. Макушки узкие или широкие, у взрослых раковин выступают над контуром створки.

11(12). Раковина плоская. Выпуклость двух створок находится в пределах 0.65–0.68 ее высоты. Макушки узкие
.....*Middendorffinaia mongolica* (Middendorff 1851).

12(11). Раковина умеренно выпуклая. Выпуклость двух створок составляет 0.69–0.77 ее высоты. Макушки широкие.....
.....*Middendorffinaia ussuriensis* Moskvicheva et Starobogatov 1973.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа поддержана РФФИ (09–04–98583) и Отделением биологических наук РАН (09–1–ОБН–01).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Богатов В.В.*, 2000. Первые находки *Middendorffinaia* (*Bivalvia*, *Unionoidea*) в Приохотье // Зоол. журн. Т. 79. № 7. С. 861–862. – 2007. Беззубки рода *Sinanodonta* (*Bivalvia*, *Anodontinae*) бассейна Амура и Приморья // Зоол. журн. Т. 86. № 2. С. 147–153.
- Богатов В.В.*, *Старобогатов Я.И.*, 1992. Перловицы (*Bivalvia*, *Unionoidea*) юга Приморского края // Зоол. журн. Т. 71. № 1. С. 132–136.
- Богатов В.В.*, *Старобогатов Я.И.*, *Прозорова Л.А.*, 2005. Моллюски рода *Colletopterum* (*Anodontinae*, *Bivalvia*) России и сопредельных территорий // Зоол. журн. Т. 84. № 9. С. 1050–1063.
- Богатов В.В.*, *Колпаков Е.В.* 2003. Новые сведения о фауне крупных двустворчатых моллюсков внутренних водоемов северо-восточного Приморья // Бюлл. Дальневосточного малакологического о-ва. Владивосток: Дальнаука. Вып. 7. С. 94–98.
- Жадин В.И.*, 1952. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР // Определители по фауне СССР, изд. Зоол. ин-том АН СССР. Т. 46. М.–Л.: Изд-во АН СССР. 376 с.
- Затравкин М.Н.*, *Богатов В.В.*, 1987. Крупные двустворчатые моллюски пресных и солоноватых вод Дальнего Востока СССР. Владивосток: ДВО РАН. 152 с.
- Затравкин М.Н.*, *Старобогатов Я.И.*, 1984. Новые виды надсемейства *Unionoidea* (*Bivalvia*, *Unioniformes*) Дальнего Востока СССР // Зоол. журн. Т. 63. № 12. С. 1785–1791.
- Логвиненко Б.М.*, *Старобогатов Я.И.*, 1971. Кривизна фронтального сечения створки как систематический признак у двустворчатых моллюсков // Научн. докл. высш. школы. Сер. Биол. науки. Вып. 56. С. 7–10.
- Москвичева И.М.*, 1973. Наяды (*Bivalvia*, *Unionoidea*) бассейна Амура и Приморья // Зоол. журн. Т. 52. № 10. С. 1458–1471.
- Москвичева И.М.*, *Старобогатов Я.И.*, 1973. О восточноазиатских потомидоподобных унионидах (*Bivalvia*) // Бюллетень Моск. об-ва испытателей природы. Отд. биологии. Т. 78. № 2. С. 21–37.
- Саенко Е.М.*, *Богатов В.В.*, *Зайкин Д.В.*, 2009. О систематическом положении дальневосточных родов *Kunashiria* и *Arsenievinaia* (*Bivalvia*, *Unionidae*) Приохотье // Зоол. журн. Т. 88. № 11. С. 1298–1310.
- Скарлато О.А.*, *Старобогатов Я.И.*, *Антонов Н.И.*, 1990. Морфология раковины и макроанатомия // Методы изучения двустворчатых моллюсков. Л.: Зоол. ин-т АН СССР. С. 4–31. (Труды Зоол. ин-та АН СССР. Т. 219).
- Старобогатов Я.И.*, *Прозорова Л.А.*, *Богатов В.В.*, *Саенко Е.М.*, 2004. Моллюски // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредель-

- ных территорий. Т. 6. Моллюски, Полихеты, Немертины. СПб.: Наука. С. 9–491.
- Bogatov V.V.*, 2009. Subfamily Nodulariinae (Unionidae, Bivalvia) from the Russian Far East: myth or reality? // Sociedad Internacional de Malacologia Medica y Aplicada. X International Congress on Medical and Applied Malacology (August 26–29, 2009, Busan, Korea). Busan: The Malacological Society of Korea. P. 70.
- Graf D.L.*, 2007. Palearctic freshwater mussel (Mollusca: Bivalvia: Unionoida) diversity and the Comparatory Method as a species concept // Proceeding of the ANSP. V. 156. P. 71–88.
- Middendorff A.*, 1851. Reise in der äussersten Norden und Osten Sibiriens, II. 1. Mollusken. SPb. P. 163–464.
- Shikov E.V., Zatravkin M.N.*, 1991. The comparative method of taxonomic study of Bivalvia used by Soviet malacologists // Malakologische Abhandlungen. Bd. 15. № 17. P. 149–159.
- Westerlund C.A.*, 1890. Fauna der in der Paläarktischen Region lebenden Binnenconchylien. VII. Malacozoa Acephala. Lund: H. Ohlsson's Buchdr. P. 1–319. — 1897. Beiträge zur Molluskenfauna Russlands // Ежегодн. Зоол. музея Акад. наук. Т. II. Spb. С. 117–143.

PEARL MUSSELS OF THE SUBFAMILY NODULARIINAE (BIVALVIA, UNIONIDAE) IN THE AMUR RIVER BASIN

V. V. Bogatov

Institute of Biology and Soil Sciences, Far East Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690022, Russia
e-mail: vibogatov@rambler.ru

On the basis of the modified comparatory method, the revision of Amur Nodulariinae (genera *Nodularia* and *Middendorffinaia*) was carried out. In the Amur River basin, the genus *Nodularia* was found to be represented by three species: *N. middendorffi*, *N. amurensis*, and *N. schrencki*. Synonyms for *N. schrencki* and *N. middendorffii* species turned out to be *N. abbreviata* syn. n. and *N. lebedevi* syn. n., respectively. In addition, the synonym for the subgenus *Nodularia* became *Amurunio* syn. n. Shells considered earlier as *N. flavoviridis* were identified as *N. schrencki*. The genus *Middendorffinaia* was represented by four species: *M. mongolica*, *M. ussuriensis*, *M. ochotica* (the first indication for the Amur River basin) and *M. alimovi* sp. n. *M. arsenievi* syn. n. became the synonym for *M. ussuriensis*.