

АНАЛИЗ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ГЛОХИДИЕВ
БЕЗЗУБОК *ANEMINA*, *BULDOWSKIA* И *AMURANODONTA*
(ANODONTINAE, UNIONIDAE)

Е.М. Саенко, С.В. Шедько

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

Изучена морфология личинок (глохидиев) 3-х дальневосточных родов беззубок (*Anemina*, *Buldowskia* и *Amuranodonta*) с помощью световой и сканирующей электронной микроскопии. Проведен статистический анализ морфометрических признаков глохидиальных раковин по гнездовой схеме дисперсионного анализа. Показано отсутствие четкой межвидовой гетерогенности между изученными выборками глохидиев разных видов/разных родов, принадлежащих разным бассейнам, что может рассматриваться как свидетельство принадлежности беззубок проанализированной группы одному роду.

ANALYSIS OF MORPHOLOGICAL VARIABILITY
OF GLOCHIDIA SHELLS OF *ANEMINA*, *BULDOWSKIA*
AND *AMURANODONTA* (ANODONTINAE, UNIONIDAE)

E.M. Sayenko, S.V. Shedko

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

Glochidia morphology of Far Eastern anodontins (*Anemina*, *Buldowskia* and *Amuranodonta*) with light and scanning electron microscopy is investigated. Statistic analysis of the glochidia shells characters by nested ANOVA is made. Absence of distinct differences among investigated glochidia samples of species/genera from various water-bodies can be evidence that the discussed anodontins form a genus.

Систематическое положение так называемых анемино-подобных беззубок давно вызывает многочисленные споры у специалистов. В частности, И.М. Москвичева (1973) виды, конхологически близкие к типовому виду *Anodon arcaiformis* Heude, 1877, относил в состав рода *Sinanodonta* Modell, 1944, выделяя *Buldowskia* Moskvicheva, 1973 и *Amuranodonta* Moskvicheva, 1973 в два самостоятельных рода; А.В. Чернышев (1998) и В.С. Лабай, О.П. Шульга (Labay, Shulga, 1999) рассматривали *Buldowskia* как подрод рода *Anemina* Naas, 1969. Весьма спорным выглядит мнение, когда виды рода *Buldowskia* рассматривают наиболее близкими к представителям рода *Arsenievinaia* Zatravkin, Bogatov, 1983 (Антонова, Старобогатов, 1988). Одно время виды рода *Buldowskia* разделяли на два подрода – *Buldowskia* (приморские виды) и *Amuranodonta* (амурские виды) (Затравкин, Богатов, 1987). Позже В.В. Богатов, Я.И. Старобогатов (1996 а, б) считали *Anemina*, *Buldowskia* и *Amuranodonta* самостоятельными родами, полагая при этом, что представители *Buldowskia* встречаются в южном Приморье (подрод *Buldowskia*) и бассейне р. Амур (подрод *Amurbuldowskia* Bogatov, Starobogatov, 1996), а беззубки родов *Anemina* и *Amuranodonta* характерны для бассейна р. Амур. Впоследствии от деления *Buldowskia* на два подрода отказались, при этом амурские виды (подрод *Amurbuldowskia*)

вошли в состав рода *Amuranodonta* (Старобогатов и др., 2004). В зарубежной литературе название *Anemina* используется очень редко и только в качестве подрода рода *Anodonta* Lamark, 1799 (Hass, 1969; Higo, Goto, 1993; Habe, Mashino, 1991).

Разделение представителей трех обсуждаемых родов по бассейнам в последнее десятилетие становится достаточно условным, т.к. накапливается всё больше данных о нахождении беззубок *Anemina* и *Amuranodonta* на юге Приморья (Мартынов, Чернышев, 1992; Богатов, 2001; Саенко, 2003), т.е. вне бассейна Амура. Данные факты связывают с интродукцией глохидиев этих моллюсков с карповыми рыбами из бассейна Усури, которыми одно время часто зарыблялись отдельные водоемы Приморья (Богатов, Старобогатов, 1996 б). Однако нельзя не учитывать возможность естественного проникновения моллюсков данной группы из Амура в бассейны Ханки, Раздольной и даже в реки Южного Приморья (о связи Амура в историческое время с бассейнами рек Южного Приморья см. Марков и др., 1979; Короткий и др., 1980).

Строение раковины личинок имеет больший диагностический вес, чем строение раковины взрослых особей, т.к. в силу особенностей своего строения обладает большим количеством морфологических признаков. Следовательно, изучение глохидиев и репродуктивного цикла анемино-подобных моллюсков помогло бы решить многие спорные вопросы относительно систематики данной группы беззубок. Если верна идея о естественном расселении обсуждаемых моллюсков, то особую значимость должен иметь анализ морфологических признаков глохидиев беззубок, собранных в тех районах обитания, где вероятность смешения моллюсков из-за интродукции практически сведена к нулю (Сахалин, бассейн Амура как типовое местообитание для *Anemina* и *Amuranodonta*, самый юг Приморья – для *Buldowskia*).

Проведенные ранее исследования глохидиев показали возможность видовой идентификации моллюсков по личинкам с применением статистической обработки. Например, Хоггарт (Hoggarth, 1988, 1999) приводит описания глохидиев 82 таксонов (видов и подвидов) для 30 родов из 4 подсемейств пресноводных двустворчатых моллюсков. Для беззубок российского Дальнего Востока подобные описания даны для глохидиев 2 родов. Так, для *Beringiana* указано (Саенко и др., 2001), что в отдельных случаях (при анализе разных видов, принадлежащих разным бассейнам) межвидовые различия по средним значениям признаков между парами видов достоверны ($p < 0,05$). Например, *B. youkonensis*, имеющий относительно мелкие раковины глохидиев, достоверно отличается от *B. compressa* и *B. beringiana* (85-95% правильных классификаций). Совместно обитающие в бассейне оз. Ханка *Cristaria herculea* и *C. tuberculata* имеют достоверно различающиеся глохидии (Sayenko et al., in press).

Глохидии обсуждаемых беззубок исследовались российскими и зарубежными (в основном корейскими и японскими) специалистами с помощью как светового, так и сканирующего электронного микроскопов. Первые упоминания о глохидиях *Anemina shadini* (Moskvicheva, 1973) (= *Anodonta arcaeformis* Heude, 1877) даны в работах В.И. Жадина (1938) и Инаба (Inaba, 1941). В работе Л.А. Антоновой и Я.И. Старобогатова (1988) описание глохидиев *A. shadini* было расширено, а также приведена краткая характеристика личиночных раковин двух видов *Buldowskia* – *B. sujfunensis* (Shadin, 1938) и *B. flavotincta* (Martens, 1905). Позже ряд авторов продолжили изучение глохидиев и репродуктивного цикла этой группы моллюсков (Мартынов, Чернышев, 1992; Чернышев, 1996, 1998; Саенко, Шедько, 2000).

Более детальное исследование глохидиев анемино-подобных беззубок проведено с использованием сканирующей электронной микроскопии. Были изучены личинки у *B. sujfunensis*, *Anemina shadini* (Антонова, Старобогатов, 1989), *A. shadini* (= *Anodonta arcaeformis*) (Lee et al., 1989) и *B. flavotincta* (= *Anodonta arcaeformis flavotincta*) (Jeong et al., 1992; Kwon et al., 1993; Park, Kwon, 1993).

Итак, к началу нашего исследования имелись данные о морфологическом строении глохидиев ряда видов *Anemina* и *Buldowskia*, однако статистический анализ данных не проводился. Глохидии *Amuranodonta* до нашей работы не изучались, и только в работе

Богатова и Старобогатова (1996а) отмечено, что личинки этих беззубок самые крупные среди анемино-подобных моллюсков.

Материал и методы

Материалом для настоящей работы послужили сборы моллюсков за 1992-2000 гг. в водоемах и водотоках Приморского и Хабаровского краев, Читинской области и о-ва Сахалин. Для идентификации раковин взрослых моллюсков использовался компараторный метод (Логвиненко, Старобогатов, 1971; Скарлато и др., 1990), за основу была взята система, предложенная Старобогатовым с соавторами (2004).

Видовая принадлежность глосидиев, извлеченных из полужабр моллюска, устанавливалась по раковине взрослой беззубки. Были изучены глосидии 7 видов, 3 выборки (две для *Anemina* и одна для *Amuranodonta*) проходили как *species*, т.к. возникли трудности с определением раковин взрослых беззубок (табл. 1).

Таблица 1

Материал глосидиев, используемый в работе

Изученные виды	Место сбора	N	n
<i>Anemina shadini</i>	Приморский край, бас. оз. Ханка, пойм. озеро у с. Благодатное; 21.09.1993 г. Сб.: Л.А. Прозорова	4	31; 21; 28; 18
	Читинская область, г. Чита, оз. Кенон; май 2000 г. Сб.: О.К. Клишко	1	24
<i>Anemina buldowskii</i>	Приморский край, бас. р. Раздольная, иск. озеро у р. Славянка; 13.11.1993 г. Сб.: Л.А. Прозорова	6	31; 34; 34; 34; 34; 32
	Приморский край, бас. оз. Ханка, устье р. Спасовка; 09.10.1996 г. Сб.: Т.В. Никулина.	1	41
	Хабаровский край, р. Сита в районе пос. Князе-Волконское; 5.10.2000 г. Сб.: В.В. Богатов.	1	25
<i>Anemina</i> sp.	Приморский край, бас. р. Раздольная, иск. озеро у р. Славянка; 13.11.1993 г. Сб.: Л.А. Прозорова	4	30; 33; 35; 35
	Приморский край, бас. оз. Ханка, озеро у р. Спасовка в районе г. Спасск-Дальний; 09.10.1996 г. Сб.: Т.В. Никулина, Т.С. Вшивкова	1	39
<i>Anemina fuscoviridis</i>	Хабаровский край, р. Сита в р-не пос. Князе-Волконское; 5.10.2000 г. Сб.: В.В. Богатов	1	26
<i>Buldowskia suffunica</i>	Приморский кр., искусств. озеро у р. Славянка; 21.09.1993 г. Сб.: Л.А. Прозорова	8	17; 8; 15; 24; 14; 12; 8; 10
<i>Buldowskia suffunensis</i>	Приморский кр., бас. р. Кипарисовка, озеро у р. Сиреневка; лето 1992 г. Сб.: Л.А. Прозорова	2	27; 34
<i>Buldowskia suputinensis</i>	Приморский край, бас. р. Кипарисовка, озеро у р. Сиреневка; лето 1992 г. Сб.: Л.А. Прозорова	1	40
<i>Buldowskia</i> sp.	Приморский край, бас. р. Кипарисовка, озеро у р. Сиреневка; лето 1992 г. Сб.: Л.А. Прозорова	4	31; 32; 32; 33
<i>Amuranodonta sitaensis</i>	Приморский край, бас. оз. Ханка, р. Студеная у с. Жариково; 27.04.1994 г. Сб.: Л.А. Прозорова	1	26
	Приморский край, бас. оз. Ханка, р. Спасовка у г. Спасск-Дальний; 09.10.1996 г. Сб.: Т.В. Никулина, Т.С. Вшивкова	1	33
	о-в Сахалин, старица р. Тымь у ж/д ст. Альба; 10.09.1997 г. Сб.: В.С. Лабай	1	30
<i>Amuranodonta</i> sp.	Приморский край, бас. оз. Ханка, р. Мельгуновка в месте слияния с р. Нестеровкой; 07.05.1995 г. Сб.: Л.А. Прозорова	1	30

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

Для световой и сканирующей электронной микроскопии глохидии готовили по методике, описанной в работе Квон с соавторами (Kwon et al., 1993). Методы изучения морфологии раковин глохидиев под световым микроскопом и соответствующая терминология взяты из опубликованных работ (Kondo, Yamashita, 1980; Антонова, 1986).

Для морфометрической характеристики глохидиальных раковин использовались следующие признаки и индексы: H – высота глохидия; L – длина глохидия; lig – длина лигамента; $hook$ – длина крючка; а также индексы H/L , lig/L , $hook/H$.

Статистическое сравнение глохидиев по рассмотренным промерам и индексам проводили с помощью пакета Statistica 6.0 (Statistica Inc., USA) по гнездовой схеме дисперсионного анализа (nested ANOVA) на разных уровнях иерархии: (1) моллюски (выборки глохидиев, взятые из разных моллюсков), (2) бассейны (выборки моллюсков одного вида из разных бассейнов), (3) виды. При этом на нижнем уровне оценивалась достоверность отличий компоненты дисперсии, связанной с различиями между разными экземплярами моллюсков, относительно компоненты, отражающей вариацию внутри выборки глохидиев, выделенных из данных беззубок. На самом верхнем уровне оценивалась достоверность различий компоненты дисперсии, отражающей межвидовую вариацию, относительно таковой, связанной с различиями, наблюдающимися между речными бассейнами.

Метод главных координат проводился на основе матрицы средних таксономических дистанций с помощью пакета NTSYSpc (Rohlf, 2000) и был использован для визуализации характера различий 38 изученных моллюсков по средним значениям изученных промеров и индексов в выборках глохидиев, выделенных из данных беззубок.

Результаты и обсуждение

Дальневосточные анемино-подобные беззубки – *Anemina*, *Amuranodonta* и *Buldowskia* – имеют сильно уплощенные, в разной степени асимметричные даже у особей одного вида (при этом разные популяции одного вида могут иметь разную степень асимметрии створки), продольно вытянутые ($H < L$) глохидии. Глохидиальные раковины анемино-подобных моллюсков самые крупные (размеры раковины превышают 320 μm , длина крючка не менее 105 μm , длина лигамента – от 250 μm и более) и самые толстенные (толщина створки не менее 6 μm) среди дальневосточных беззубок. Глохидии обсуждаемых родов имеют закругленный и оттянутый вентральный угол, что также отличает их от остальных дальневосточных беззубок (рис. 1, б; 2, а; 3, б; 4, б; 5, а; 6, а).

Створки пронизаны крупными и мелкими порами, расположенными не равномерно, а группами, которые иногда формируют рельефные ряды (рис. 4, д, е; 6, в), при этом в районе аддуктора поры либо отсутствуют, либо имеется небольшое количество только мелких пор. Плотность пор наружной и внутренней поверхностей створки равна (рис. 1, д, е; 2, в, г; 3, д, е; 4, д, е; 6, в, г).

Строение прикрепительного аппарата глохидиев одинаково для данной группы беззубок. Длина крючка составляет не менее трети высоты створки раковины: 39-52 % для *Anemina*, 32-51 % для *Buldowskia* и 43-45 % для *Amuranodonta* (табл. 2). На вершине стилета в один ряд расположено 5-6 макрошипов (рис. 1, в; 2, б; 3, в; 4, в, г; 5, б). Известно, что у всех остальных дальневосточных беззубок на вершине стилета в один ряд расположено не более 3-х макрошипов (Прозорова, Саенко, 2001; Саенко и др., 2001; Саенко, 2003, 2004; Sayenko, Ôhara, 2001). Макрошипов всегда больше 17. Мелкие шипики покрывают все основание крючка и менее одной трети поверхности боковых лопастей, а также продолжают узкими полосами вдоль крупных шипов, доходя практически до вершины стилета (рис. 1, в; 2, б; 3, в; 4, в, г; 5, б).

Ряд признаков оказался весьма изменчив и различия выявлены не только внутри родов, но и внутри отдельных видов. Так, очень изменчивым признаком является максимальный размер макрошипов: 15,3 μm у двух популяций *Anemina buldowskii* из

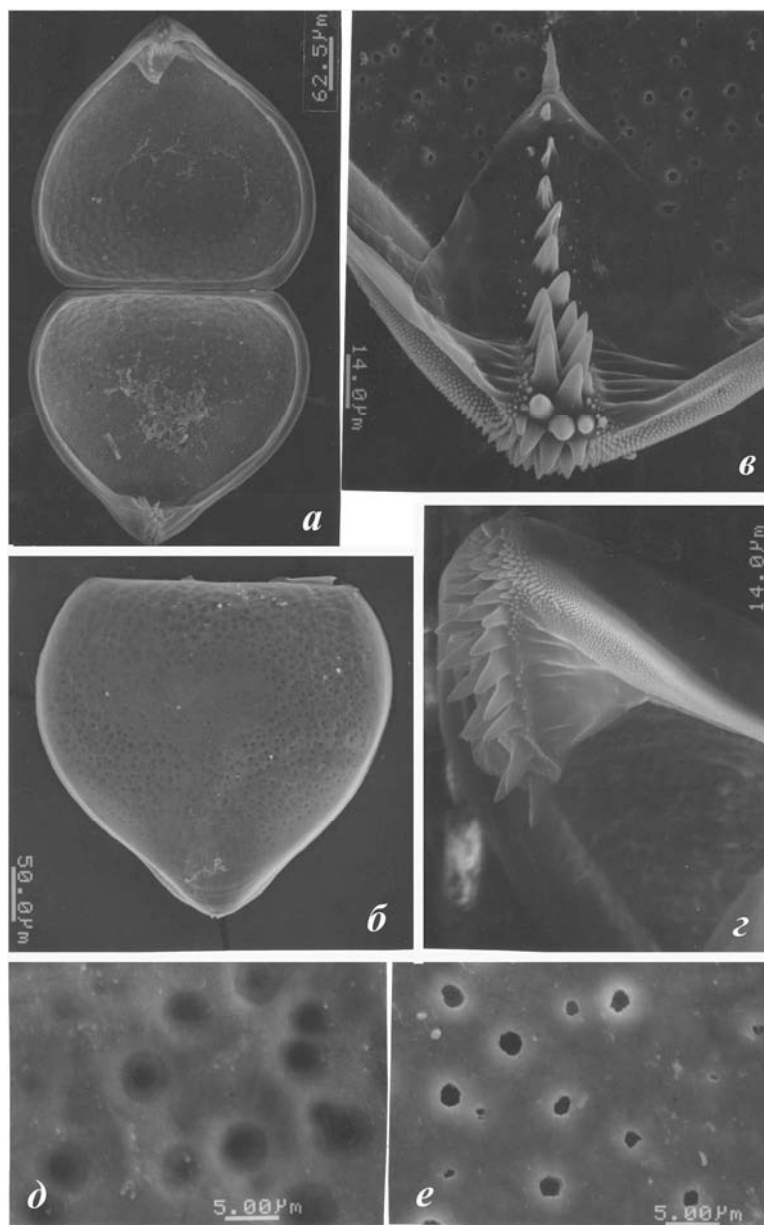


Рис. 1. Глохидий *Anemina buldowskii* (вдхр. на р. Славянка, бас. р. Раздольная): а, б – раковина (вид с открытыми и закрытыми створками); в, г – крючок (вид спереди и сбоку); д – наружная поверхность створки; е – внутренняя поверхность створки. Сканирующая электронная микроскопия

бас. р. Раздольная и бас. оз. Ханка; 15,3 μm и 16,2 μm , соответственно, у *Buldowskia suffunensis* и *B. suputinensis* Moskvicheva, 1973 из бас. р. Кипарисовка; 10,0 μm у *Amuranodonta sitaensis* из бас. р. Спасовка.

Толщина глохидиальных створок также существенно менялась: 9,1 μm у *Anemina buldowskii* из бас. оз. Ханка, 14,2 μm у *A. buldowskii* из бас. р. Раздольная; 11,9 μm у *Buldowskia suputinensis*; 6,7 μm у *Amuranodonta sitaensis* из р. Тымь и 8,0 μm у *A. sitaensis* из бас. р. Спасовка.

Отличались исследованные беззубки по диаметру пор створок. У всех изученных видов *Anemina* поры на внутренней поверхности глохидиальной створки, как правило,

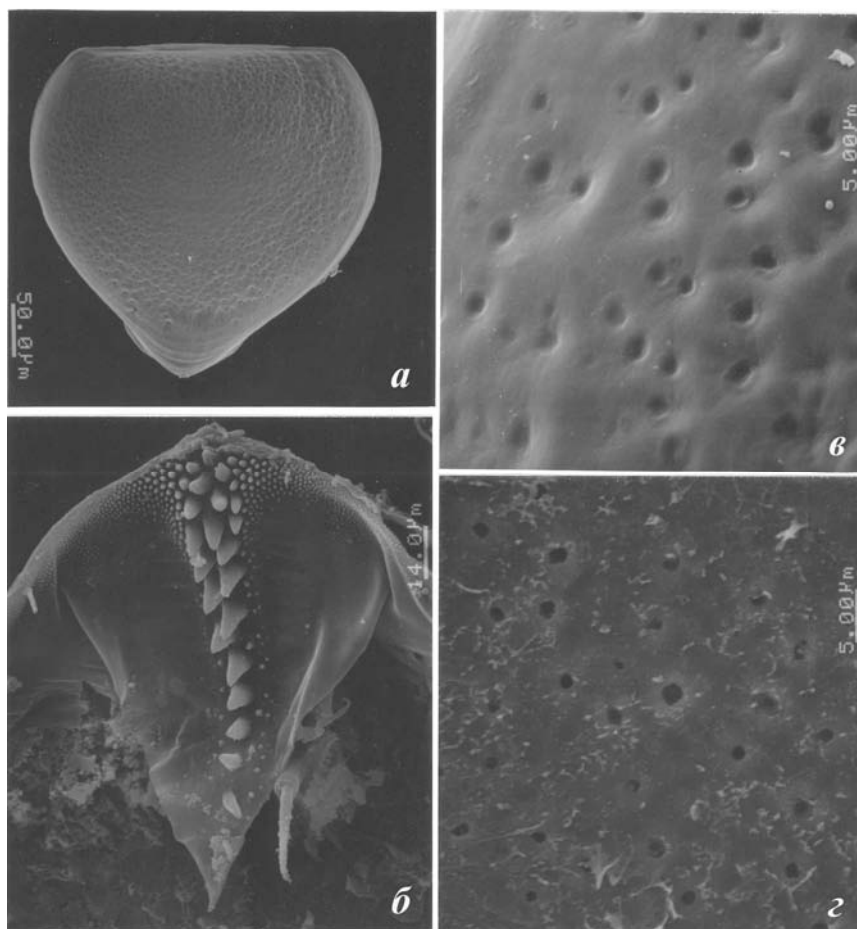


Рис. 2. Глохидий *Anemina buldowskii* (р. Спасовка, бас. оз. Ханка): а – внешний вид раковины; б – крючок (вид спереди); в – наружная поверхность створки; г – внутренняя поверхность створки. Сканирующая электронная микроскопия

меньше диаметром (0,9-1,8 μm внутри против 1,4-2,7 μm снаружи). Напротив, у *Buldowskia* и *Amuranodonta* диаметр пор внутри и снаружи створок равен и практически неизменен. Следует отметить, что поры на глохидиях материковых *Amuranodonta* беззубок оказались крупнее пор на глохидиях островных *Amuranodonta* (2,3-3,2 μm против 1,4-2,3 μm , соответственно).

Наши исследования подтвердили целый ряд признаков, известных ранее для глохидиев *Anemina* и *Buldowskia* (напомним, что никаких данных по глохидиям *Amuranodonta*, кроме указания в статье Богатова, Старобогатова (1996а) на их очень крупные размеры, не имелось). Так, порядок расположения макрошипов у глохидиев *Anemina* и *Buldowskia*, указанный в работе Антоновой, Старобогатова (1988), аналогичен приведенному нами. Полностью подтверждено наличие оттянутого вентрального угла у глохидиев *Anemina* (Антонова, Старобогатов, 1988, 1989). Впервые именно в работе Антоновой и Старобогатова (1989, рис. 6, д) указана такая особенность ультратонкого строения глохидиев *Anemina*, как наличие двух групп пор (мелких редких в районе аддуктора и крупных частых по краю створок). Подтвердилось указание на то, что глохидии *Anemina* всегда продольно вытянуты, т.е. длина глохидиальной створки превышает ее высоту. Например, для *A. shadini* индекс H/L составил 0,95 (Антонова, Старобогатов, 1989; Lee et al., 1989)

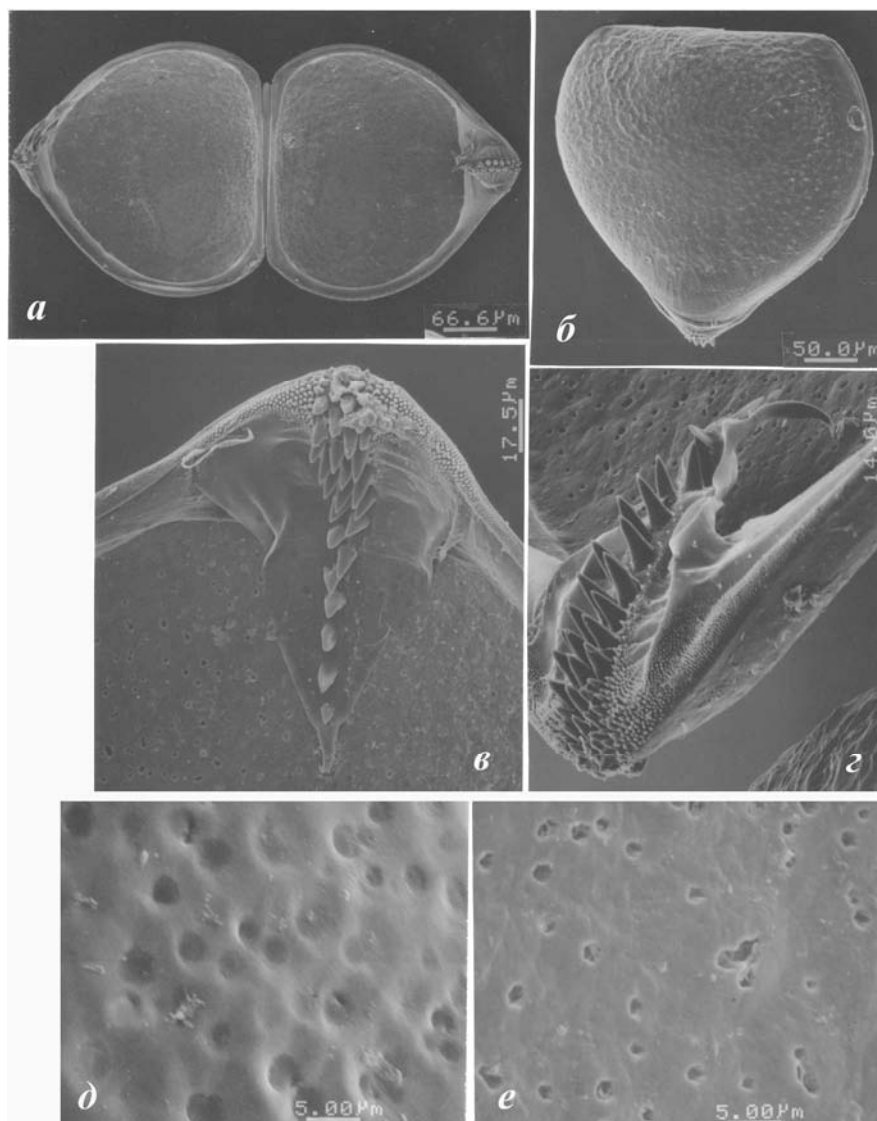


Рис. 3. Глохидий *Buldowskia sujfunensis* (оз. у р. Сиреневка, бас. р. Кипарисовка): а, б – раковина (вид с открытыми и закрытыми створками); в, з – крючок (вид спереди и сбоку); д – наружная поверхность створки; е – внутренняя поверхность створки. Сканирующая электронная микроскопия

По ряду признаков, приводимых для глохидиев *Anemina* и *Buldowskia*, ранее были получены противоречивые результаты, что можно объяснить малым количеством исследованного материала и, как следствие, отсутствием данных по популяционной изменчивости. Так, в работе Антоновой и Старобогатова (1988) для глохидиев *Anemina* и *Buldowskia* указан только один признак, позволяющий различать эти два рода: несимметричная створка у *Anemina* и симметричная (почти симметричная) у *Buldowskia*. Однако Инаба (Inaba, 1941, 1964) отмечал, что глохидии *Anemina* из оз. Бива имеют симметричные створки. Позже (Антонова, Старобогатов, 1989) была добавлена еще одна характеристика: шипы крючка заходят на внешнюю поверхность створки у глохидия *Anemina* и не заходят у *Buldowskia*.

Наибольшее количество разногласий связано с наличием и формой пор на глохидиальных створках. Например, обосновывая целесообразность выделения *Buldowskia* в

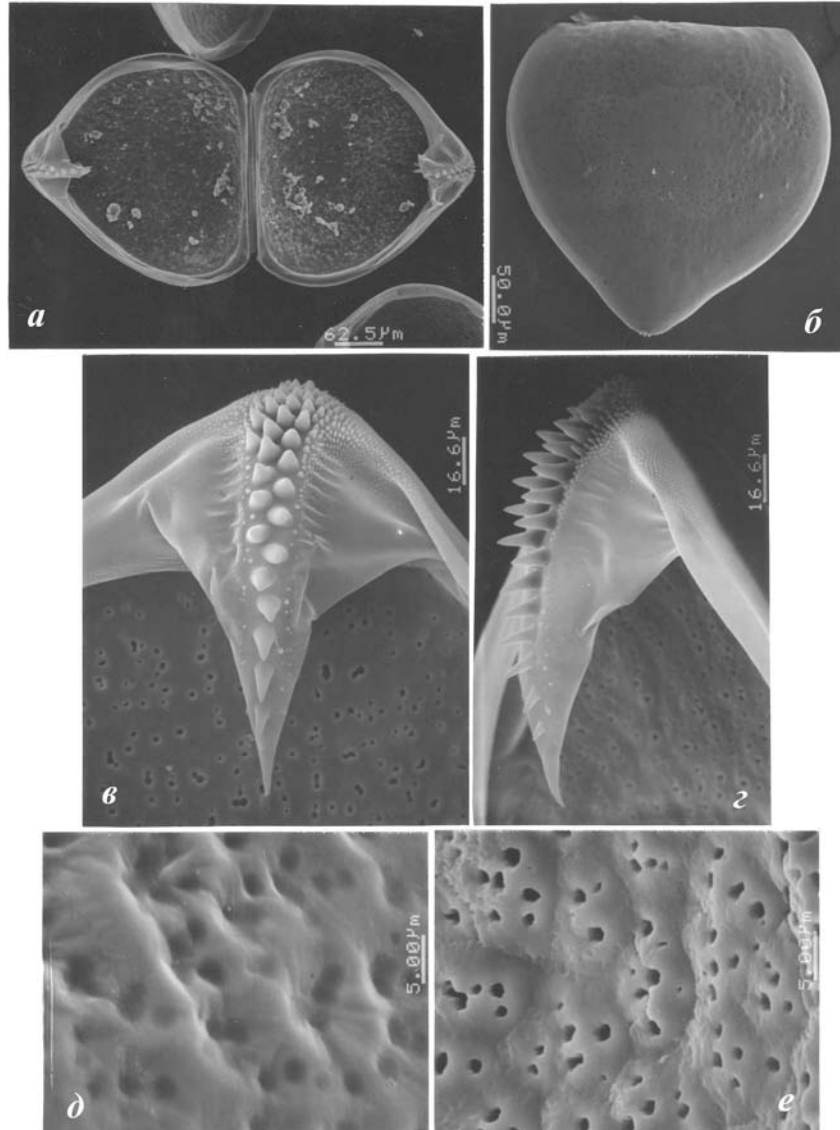


Рис. 4. Глохидий *Buldowskia sputinensis* (оз. у р. Сиреневка, бас. р. Кипарисовка): а, б – раковина (вид с открытыми и закрытыми створками); в, з – крючок (вид спереди и сбоку); д – наружная поверхность створки; е – внутренняя поверхность створки. Сканирующая электронная микроскопия

качестве подрода рода *Anemina*, Чернышев (1998) использует не только конхологические характеристики раковин взрослых моллюсков, но и строение глохидиев. Автор пишет, что у глохидиев *Anemina* поры створок округлые и в области прикрепления мышц-аддукторов они отсутствуют; у глохидиев *Buldowskia* поры створок обычно неправильной формы, а в области аддуктора они многочисленны, но значительно мельче по размерам. Антонова, Старобогатов (1989) указывают на наличие пор в области аддуктора у глохидиев *Anemina shadini*, отмечая, что в районе аддуктора пор меньше, и они значительно мельче, чем поры по краю створки. Фотографии глохидиев *Buldowskia flavotincta*, сделанные с помощью сканирующего электронного микроскопа, показывают округлые поры (Jeong et al., 1992; Kwon et al., 1993; Park, Kwon, 1993). Наши исследования с помощью сканирующей электронной микроскопии подтверждают данные корейских малакологов и показывают, что у глохидиев *Anemina*, *Buldowskia*, *Amuranodonta* поры име-

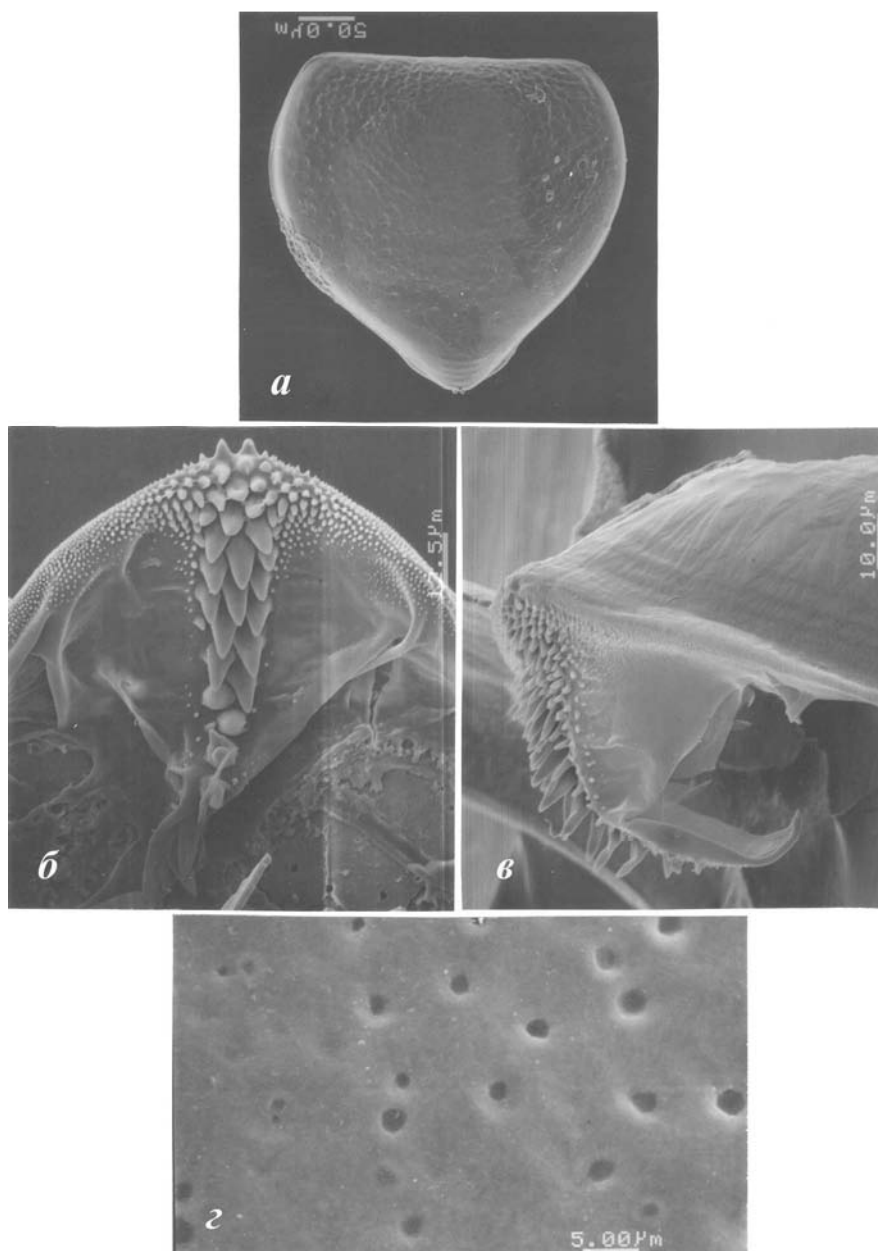


Рис. 5. Глохидий *Amuranodonta sitaensis* (бас. р. Спасовка, Приморье): а – внешний вид раковины; б, в – крючок (вид спереди и сбоку; вершина деформирована); г – наружная поверхность створки. Сканирующая электронная микроскопия

ются не только по краям створок, но и в районе аддуктора. Ошибочное мнение об отсутствии пор в районе аддуктора возникло при применении световой микроскопии, т.к. очень мелкий диаметр пор не позволял увидеть их в световой микроскоп. Как показало исследование (см. рис. 1-6), форма пор не зависит от принадлежности к какому-либо роду: на створках одновременно могут иметься поры округлой и неправильной формы.

В ряде работ даны размерные характеристики для глохидиев *Buldowskia suffunensis* (Антонова, Старобогатов, 1988, 1989) и *B. flavotincta* (= *Anodonta arcaeformis flavotincta*) (Kwon et al., 1993). При этом если для *B. flavotincta* указано, что глохидии вытянуты про-

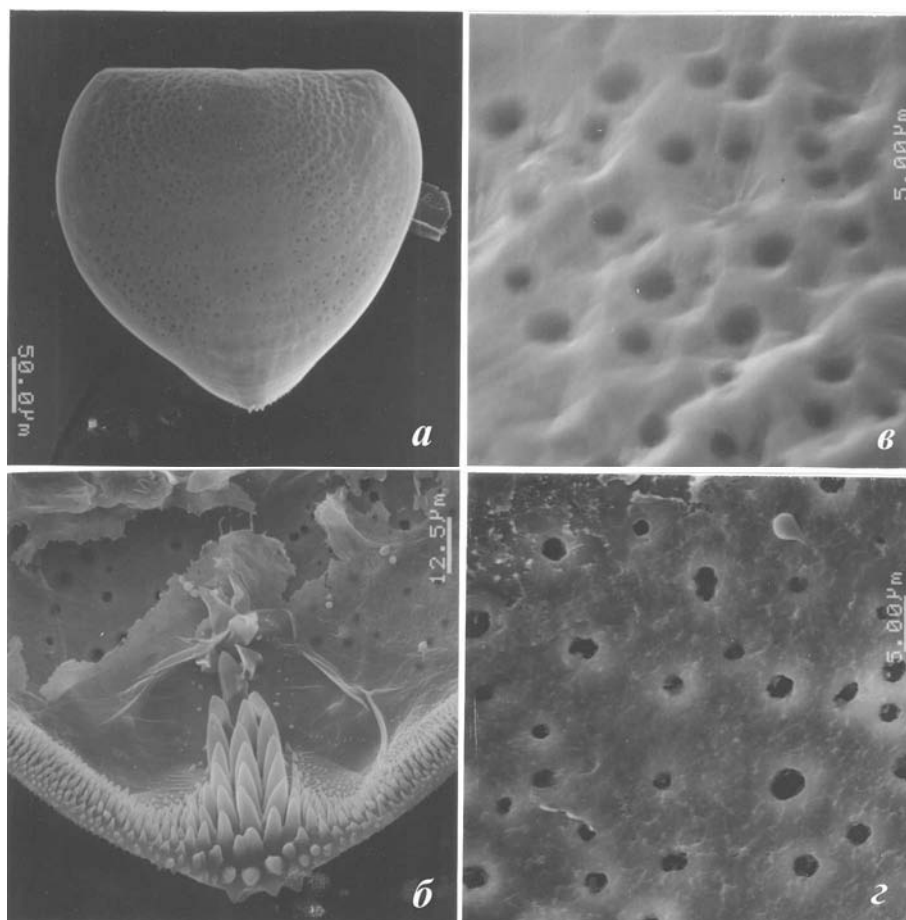


Рис. 6. Глохидий *Amuranodonta sitaensis* (р. Тымь, о-в Сахалин): а – внешний вид раковины; б – крючок (вид спереди; вершина деформирована); в – наружная поверхность створки; з – внутренняя поверхность створки. Сканирующая электронная микроскопия

дольно (индекс $H/L = 0,97$), то для *B. suffunensis* приводятся другие характеристики, когда длина и высота створок почти равны. Данный признак, по мнению авторов, позволяет отличать продольно вытянутые глохидии *Anemina* от глохидиев *Buldowskia*, у которых высота и длина створок почти равны. К сожалению, отсутствие данных о промерах глохидиев в работе Антоновой и Старобогатова (1988) не позволяет бесспорно принять их выводы. Напротив, на основании собственных данных (табл. 2) можем заключить, что зрелые глохидии *Anemina* и *Buldowskia* характеризуются одинаковыми пропорциями, когда высота створки всегда меньше ее длины.

Таблица 2

Морфометрические характеристики глохидиев *Anemina*, *Buldowskia* и *Amuranodonta* (в μm)

Изученные виды	<i>H</i>	<i>L</i>	<i>lig</i>	<i>hook</i>	<i>H/L</i>
<i>Anemina shadini</i> бас. оз. Ханка, Приморье	307,0-378,4 332,8±14,48	328,4-385,6 349,5±13,64	292,7-314,2 298,8±7,81	*	0,92-0,98 0,96±0,02
<i>Anemina shadini</i> оз. Кенон, Читинская область	328,4-385,6 359,9±8,94	342,7-407,0 376,8±13,70	242,8-299,9 271,0±10,39	114,2-178,5 149,7±12,96	0,91-0,98 0,95±0,02
<i>Anemina buldowskii</i> бас. р. Раздольная, Приморье	342,7-392,7 358,4±8,99	357,0-407,0 335,6±6,74	249,9-285,6 270,6±10,95	128,5-171,4 145,6±12,33	0,91-0,99 0,95±0,02

Окончание табл. 2

Изученные виды	<i>H</i>	<i>L</i>	<i>lig</i>	<i>hook</i>	<i>H/L</i>
<i>Anemina buldowskii</i> р. Спасовка, бас. оз. Ханка, Приморье	<u>335,6-364,1</u> 347,1±7,02	<u>349,9-385,6</u> 364,4±8,79	<u>249,9-278,5</u> 262,4±7,98	<u>142,8-178,5</u> 157,3±9,45	<u>0,92-0,98</u> 0,95±0,02
<i>Anemina buldowskii</i> р. Сита, Хабаровский край	<u>335,6-378,4</u> 360,4±7,69	<u>357,0-385,6</u> 372,2±6,77	<u>271,3-292,7</u> 298,8±7,81	<u>142,8-167,8</u> 153,7±8,70	<u>0,94-0,98</u> 0,97±0,01
<i>Anemina fuscoviridis</i> р. Сита, Хабаровский край	<u>367,7-385,6</u> 378,3±6,57	<u>392,7-414,1</u> 407,7±7,58	<u>292,7-314,2</u> 298,8±7,81	<u>142,8-171,4</u> 150,8±8,37	<u>0,91-0,96</u> 0,94±0,02
<i>Anemina sp.</i> бас. р. Раздольная, Приморье	<u>328,4-385,6</u> 359,9±8,94	<u>342,7-407,0</u> 376,8±13,70	<u>242,7-299,9</u> 271,0±10,39	<u>114,2-178,5</u> 149,7±12,96	<u>0,91-0,98</u> 0,95±0,02
<i>Anemina sp.</i> р. Спасовка, бас. оз. Ханка, Приморье	<u>349,9-385,6</u> 361,2±8,11	<u>364,1-392,7</u> 376,6±5,92	<u>271,3-307,0</u> 286,5±8,25	<u>128,5-157,1</u> 144,8±7,41	<u>0,93-0,98</u> 0,96±0,01
<i>Buldowskia sujfunica</i> бас. р. Славянка, Приморье	<u>307,0-364,1</u> 341,5±12,47	<u>321,3-385,6</u> 362,6±12,13	<u>228,5-278,5</u> 261,6±9,62	114,2**	<u>0,88-0,98</u> 0,94±0,02
<i>Buldowskia sujfunensis</i> бас. р. Кипарисовка, Приморье	<u>328,4-371,3</u> 346,6±11,16	<u>335,6-385,6</u> 355,3±11,88	<u>214,2-285,6</u> 251,6±12,93	<u>107,1-178,5</u> 143,0±18,25	<u>0,94-0,98</u> 0,96±0,01
<i>Buldowskia suputinensis</i> бас. р. Кипарисовка, Приморье	<u>342,7-378,4</u> 354,3±8,31	<u>349,9-392,7</u> 368,6±12,08	<u>242,8-285,6</u> 263,5±11,55	<u>128,5-171,4</u> 151,7±12,40	<u>0,93-0,98</u> 0,96±0,02
<i>Buldowskia sp.</i> бас. р. Кипарисовка, Приморье	<u>307,0-392,7</u> 342,9±18,84	<u>314,2-407,0</u> 354,2±16,96	<u>214,2-285,6</u> 256,5±16,41	<u>107,1-178,5</u> 145,8±20,53	<u>0,92-0,98</u> 0,96±0,02
<i>Amuranodonta sitaensis</i> р. Студеная, бас. оз. Ханка, Приморье	<u>321,9-349,9</u> 335,9±9,96	<u>335,6-357,0</u> 350,9±7,06	<u>249,9-278,5</u> 262,3±10,15	<u>142,8-157,1</u> 150,8±6,63	<u>0,94-0,98</u> 0,96±0,02
<i>Amuranodonta sitaensis</i> р. Спасовка, бас. оз. Ханка, Приморье	<u>328,4-357,0</u> 345,0±6,36	<u>349,9-371,3</u> 360,7±6,07	<u>249,9-285,6</u> 270,4±9,21	<u>142,8-157,1</u> 150,2±7,52	<u>0,94-0,98</u> 0,95±0,01
<i>Amuranodonta sitaensis</i> р. Тымь, о-в Сахалин	<u>314,2-342,7</u> 332,6±9,22	<u>342,7-364,1</u> 335,6±6,74	<u>249,9-278,5</u> 267,1±8,57	*	<u>0,90-0,98</u> 0,94±0,03
<i>Amuranodonta sp.</i> р. Мельгуновка, бас. оз. Ханка, Приморье	<u>285,6-349,9</u> 331,5±15,36	<u>299,9-364,1</u> 341,1±14,77	<u>242,8-278,5</u> 252,3±17,96	<u>121,4-157,1</u> 143,5±10,08	<u>0,94-0,98</u> 0,96±0,01

Примечание. *H* – высота гложидия; *L* – длина гложидия; *lig* – длина лигамента; *hook* – длина крючка. Над чертой – пределы изменчивости (min-max) каждого признака; под чертой – среднее арифметическое со стандартным отклонением; * – отсутствие промеров из-за деформации крючков; ** – единичные промеры.

Но самым необычным противоречием было то, что Хаас (Haas, 1969) главной особенностью *Anemina* полагал отсутствие крючка у личинок. Сейчас не вызывает сомнения, что изученные Хаасом гложидии были незрелыми.

Результаты сравнения гложидиев по морфометрическим признакам с помощью иерархической (гнездовой) схемы дисперсионного анализа показали, что по всем признакам, кроме длины крючка (*hook*), имеется высоко достоверная гетерогенность между изученными выборками на таких уровнях иерархии как моллюски и/или бассейны, однако на уровне видов существенных отличий не выявлено (табл. 3).

Таблица 3

Результаты сравнения морфологии гложидиев с помощью иерархической (гнездовой) схемы дисперсионного анализа (nested ANOVA)

Признаки	Эффект	<i>df</i>	Средний квадрат эффекта (MS)	<i>F</i> – отношение	<i>P</i>
<i>H</i>	Виды	9	8044,5600	2,03	0,220
	Бассейны	6	3463,2132	2,84	0,034
	Моллюски	22	1072,3118	10,04	0,000
<i>L</i>	Виды	9	10519,9787	2,03	0,228
	Бассейны	6	4265,1634	2,51	0,053
	Моллюски	22	1596,5255	14,89	0,000
<i>lig</i>	Виды	9	7759,7087	4,28	0,076
	Бассейны	6	1628,6054	1,73	0,162

Признаки	Эффект	<i>d.f.</i>	Средний квадрат эффекта (MS)	<i>F</i> – отношение	<i>P</i>
hook	Моллюски	22	889,1138	8,53	0,000
	Виды	9	645,1896	0,70	0,699
	Бассейны	4	887,3041	3,09	0,065
	Моллюски	12	279,0037	1,40	0,164
H/L	Виды	9	0,0045	1,68	0,324
	Бассейны	6	0,0026	1,11	0,389
	Моллюски	22	0,0022	4,65	0,000
lig/L	Виды	9	0,0099	1,21	0,427
	Бассейны	6	0,0065	6,77	0,000
	Моллюски	22	0,0009	1,88	0,009
hook/H	Виды	9	0,0048	0,53	0,804
	Бассейны	4	0,0084	3,75	0,038
	Моллюски	12	0,0022	1,37	0,178

Картина, полученная при использовании метода главных координат, также демонстрирует отсутствие четких межвидовых отличий по изученным признакам (рис. 7). Лишь *Anemina fuscoviridis* из р. Сита (бассейн Амура) и *Buldowskia suffunensis* (бассейн Раздольной) несколько выделяются из общей массы изученных выборок глохидиев, однако для каждого из этих видов исследованы единичные выборки, поэтому полученные отличия требуют дополнительной проверки.

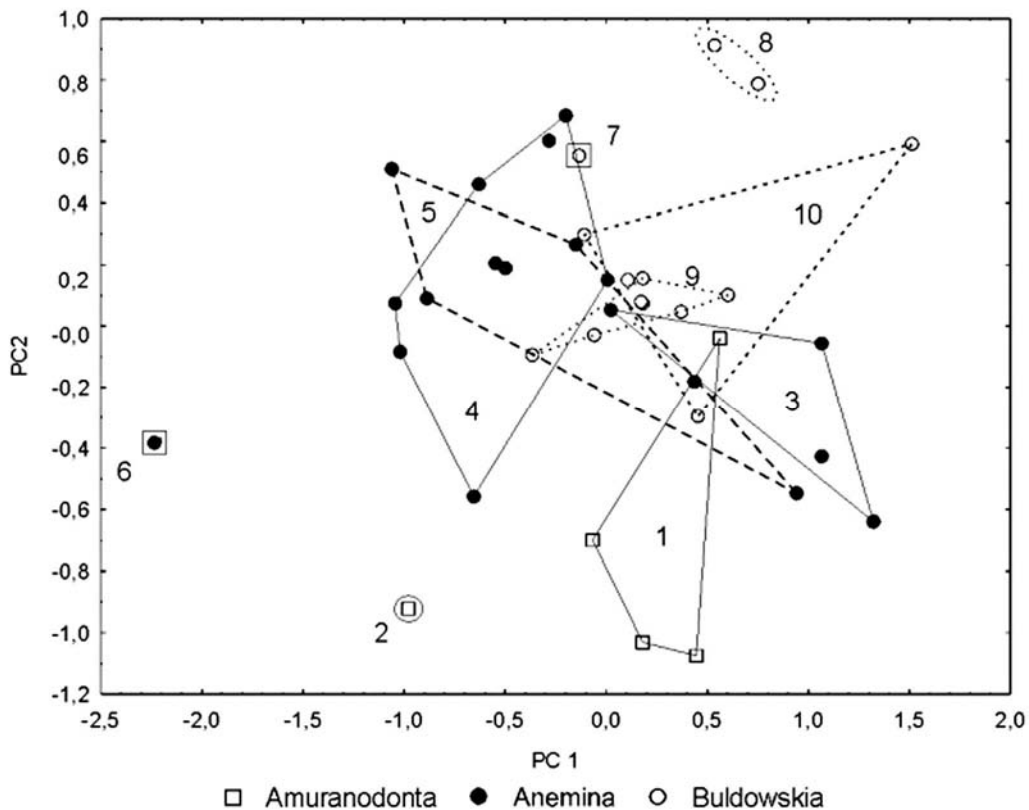


Рис 7. Расположение выборок глохидиев в пространстве первых двух главных координат, построенных на основе матрицы средних таксономических дистанций: 1 – *Amuranodonta sitaensis*; 2 – *Amuranodonta* sp.; 3 – *Anemina shadini*; 4 – *Anemina* sp.; 5 – *Anemina buldowskii*; 6 – *Anemina fuscoviridis*; 7 – *Buldowskia suputinensis*; 8 – *Buldowskia suffunensis*; 9 – *Buldowskia suffunica*; 10 – *Buldowskia* sp.

Таким образом, наши исследования уточнили морфологическую характеристику глохидиев *Anemina* и *Buldowskia* (напомним, что никаких данных по глохидиям *Amuranodonta*, кроме указания в статье Богатова, Старобогатова на их очень крупные размеры, не имелось), при этом были сняты противоречия, существовавшие ранее в описании глохидиев данных беззубок.

С помощью статистического анализа показано отсутствие четкой межвидовой гетерогенности между изученными выборками. Высокое сходство выборок глохидиев разных видов/разных родов по изученным признакам может рассматриваться как свидетельство того, что беззубки проанализированной группы принадлежат одному роду. Об этом же свидетельствует отсутствие различий между выборками глохидиев из разных бассейнов, которое также подтверждает идею естественного проникновения моллюсков данной группы из Амура и Ханки в Раздольную и реки Южного Приморья.

Благодарности

Авторы выражают свою благодарность д-ру В.В. Богатову (БПИ ДВО РАН) за помощь в определении взрослых моллюсков, а также д-ру Т. Пирсу (Dr. Timothy A. Pearce, Carnegie Museum of Natural History, Pittsburg, Pennsylvania, USA), Э. Ши (Elizabeth K. Shea, Bryn Mawr College, Bryn Mawr, Pennsylvania, USA) за помощь в работе на сканирующем электронном микроскопе.

Литература

- Антонова Л.А. Возможности определения зрелых глохидиев массовых европейских видов Unioninae и Anodontinae (*Bivalvia Unionidae*) // Морфологические и экологические основы систематики моллюсков. Л.: Наука, 1986. С. 46-51. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР; т. 148).
- Антонова Л.А. Связь репродуктивных циклов унионид дельты Волги с факторами внешней среды // Размножение и кладки яиц моллюсков. Л.: Наука, 1991. С. 12-29. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР; т. 228).
- Антонова Л.А., Старобогатов Я.И. Родовые различия глохидиев наяд (*Bivalvia Unionoidea*) фауны СССР и вопросы эволюции глохидиев // Систематика и фауна брюхоногих, двустворчатых и головоногих моллюсков. Л.: Наука, 1988. С. 129-154. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР; т. 187).
- Антонова Л.А., Старобогатов Я.И. Использование электронного сканирующего микроскопа для идентификации родовой принадлежности глохидиев унионид // Зоол. журн. 1989. Т. 68, № 12. С. 118-125.
- Богатов В.В. Моллюски // Красная книга Российской Федерации (животные). АСТ: Астрель, 2001. С. 53-96.
- Богатов В.В., Старобогатов Я.И. Беззубки (*Bivalvia, Anodontinae*) бассейна Амура // Зоол. журн. 1996 а. Т. 75, № 7. С. 972-977.
- Богатов В.В., Старобогатов Я.И. Беззубки (*Bivalvia, Anodontinae*) восточного и южного Приморья // Зоол. журн. 1996 б. Т. 75, № 9. С. 1326-1335.
- Жадин В.И. Сем. Unionidae. Фауна СССР. Моллюски. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938. Т. 4, вып. 1. 170 с.
- Затравкин М.Н., Богатов В.В. Крупные двустворчатые моллюски пресных вод Дальнего Востока СССР. Владивосток: ДВО АН СССР, 1987. 153 с.
- Короткий А.М., Караулова Л.П., Троицкая Т.С. Четвертичные отложения Приморья. Стратиграфия и палеогеография. Новосибирск: Наука, 1980. 234 с.
- Логвиненко Б.М., Старобогатов Я.И. Кривизна фронтального сечения створки как систематический признак у двустворчатых моллюсков // Науч. докл. высшей школы. Сер. «Биол. науки». № 5. 1971. С. 7-10.
- Марков Ю.Д., Евсеев Г.А., Караулова Л.П., Мечетин А.В., Рязанцев А.А., Филатьев В.П. Следы гляциостатических колебаний уровня Японского моря в районе залива Петра Великого // Геологическое строение дна Японского и Филиппинского морей. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1979. С. 36-55.
- Мартинов А.В., Чернышев А.В. Новые и редкие виды пресноводных двустворчатых моллюсков Дальнего Востока СССР // Зоол. журн. 1992. Т. 71, № 6. С. 18-23.
- Москвичева И.М. Моллюски подсемейства Anodontinae (*Bivalvia, Unionidae*) бассейна Амура и Приморья // Зоол. журн. 1973. Т. 52, № 6. С. 822-834.

- Прозорова Л.А., Саенко Е.М. К биологии беззубок рода *Cristaria* (Bivalvia, Unionidae) // *Ruthenica* (Русский малакол. журн.). 2001. Т. 11, № 1. С. 33-36.
- Саенко Е.М. Беззубки (Bivalvia: Unionidae: Anodontinae) российского Дальнего Востока. Автореф. дис... канд. биол. наук. Владивосток: БПИ ДВО РАН, 2003. 21 с.
- Саенко Е.М. Морфологические признаки глохидиальных раковин беззубок (Anodontinae, Pseudanodontinae: Unionidae: Bivalvia) России // Тез. докладов Сибирской зоологической конференции, посвящ. 60-летию ИСиЭЖ СО РАН. Новосибирск, 2004. С. 72-73.
- Саенко Е.М., Богатов В.В. Новые сведения о беззубках острова Сахалин // *Зоол. журн.* 2001. Т. 80, № 11. С. 1297-1301.
- Саенко Е.М., Шедько М.Б. Некоторые особенности репродуктивного цикла и морфологии глохидиев двух видов Unionidae (Bivalvia) из Южного Приморья // *Бюл. Дальневост. малакол. об-ва.* Вып. 4. Владивосток: Дальнаука, 2000. С. 101-102. (Тез. докл., Всеросс. совещ. по изучению моллюсков Дальнего Востока России).
- Саенко Е.М., Шедько М.Б., Холин С.К. Морфология и некоторые особенности биологии глохидиев моллюсков рода *Beringiana* (Bivalvia, Unionidae) Камчатки и Северных Курил // *Вестник 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.* Л.: Наука, 1990. С. 4-31. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР; т. 219).
- Старобогатов Я.И., Прозорова Л.А., Богатов В.В., Саенко Е.М. Моллюски // *Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий.* Т. 6. Моллюски, Полихеты, Немертины. СПб.: Наука, 2004. С. 9-491.
- Чернышев А.В. О репродуктивных циклах дальневосточных унионид // *Междунар. совещ. к 100-летию профессора В.И. Жадина: Тез. докл. Проблемы гидробиологии континентальных вод и их малакофауна.* СПб.: ЗИН РАН, 1996. С. 60-61.
- Чернышев А.В. О родственных связях беззубок рода *Anemina* Haas, 1969 (Bivalvia, Unionidae) // *Бюл. Дальневост. малакол. о-ва.* Вып. 2. Владивосток: Дальнаука, 1998. С. 75-80.
- Haas F. Superfamilia Unionacea. Berlin: Gruyter und Co., Tierreich; Lieferung, 1969. V. 88. 663 pp.
- Habe T., Mashino K. *Anemina arcaiformis* (Heude) new to Japan // *Chiribotan (News Letter Malacol. Soc. Japan).* 1991. V. 22, N 1. P. 5-6.
- Higo S., Goto Y. A systematic list of molluscan shells from the Japanese Is. and the adjacent areas. То-кью, 1993. 148 pp.
- Hoggarth M.A. The use of glochidia in the systematics of the Unionidae (Mollusca: Bivalvia). Ph. D. dissertation, Ohio State University. Columbus, 1988. 340 pp.
- Hoggarth M.A. Descriptions of some of the glochidia of the Unionidae (Mollusca: Bivalvia) // *Malacologia.* 1999. V. 41, N 1. P. 1-118.
- 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 // *Science Reports of the Faculty of Liberal Arts and Education. Gifu University,* 1964. N 3. P. 275-307.
- Jeong K.-H., Min B.-J., Chung P.-R. An anatomical and ultrastructural study of the glochidium of *Anodonta arcaiformis flavotincta* // *Malacol. Review.* 1992. V. 26, N 1-2. P. 71-80.
- Kondo T., Yamashita J. Morphology of the glochidium of *Pseudodon omiensis* Heimburg // *Venus (Japan J. Malacol.).* 1980. V. 30, N 3. P. 187-189.
- 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.
- Labay V.S., Shulga O.P. Two new species and a new subspecies of large Bivalvia (Unionidae) from fresh waters of Sakhalin Island // *Ruthenica (Russian Malacol. J.).* 1999. V. 9, N 1. P. 77-80.
- Lee J.-S., Park G.-M., Song H.-B., Park J.-C., Kwon O.-H. On the parasitism of the glochidium of *Anodonta arcaiformis* and *Anodonta woodiana despecta* in the Lake Uiam // *Korean J. Malacol.* 1989. V. 5, N 1. P. 29-34.
- 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.
- Rohlf F.J. NTSYS-pc, numerical taxonomy and multivariate analysis system, ver 2.1. Exeter Software, Setauket. N.Y., 2000. 44 pp.
- Sayenko E.M., Ôhara M. The minute shell structure of the glochidium of three species of Unionidae (Bivalvia) from the Kurile Islands // *Ruthenica (Russian Malacol. J.).* 2001. V. 11, N 1. P. 47-50.
- Sayenko E.M., Shea E.K., Pearce T.A. Glochidia morphology of selected species of the genera *Cristaria* Schumacher, 1817 and *Sinanodonta* Modell, 1945 (Bivalvia: Unionidae) from Far Eastern Russia // *American Malacological Bulletin.* 2005. V. 20. (in press).