

Состояние популяций редких двустворчатых моллюсков рода *Middendorffinaia* (Bivalvia: Unionidae) в Приморском крае в 2024 году

Лариса Аркадьевна Прозорова^{1✉}, Евгений Иванович Барабанщиков²

¹Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН
Владивосток, 690022, Российская Федерация

²Тихоокеанский филиал ВНИРО (ТИНРО), Владивосток, 690091, Российская Федерация
✉ Автор-корреспондент, e-mail: lprozorova@mail.ru

Получена 20 сентября 2024 г.; принята к публикации 15 ноября 2024 г.

Аннотация. Уточнены и детализированы сведения о распространении в Приморском крае крупных двустворчатых моллюсков рода *Middendorffinaia*, оба вида которого занесены в Красную книгу Российской Федерации – *M. mongolica* (Middendorff, 1851) и *M. sujfunensis* Moskvicheva et Starobogatov, 1973. Дана оценка состояния популяций миддендорффиной, показано сокращение численности и ареала рода. Обсуждаются основные угрозы и пути сохранения этих редких видов в Приморском крае.

Ключевые слова: *Middendorffinaia*, распространение, особенности биологии, сохранение видов.

State of populations of rare bivalves of the genus *Middendorffinaia* (Bivalvia: Unionidae) in Primorsky Krai in 2024

Larisa A. Prozorova^{1✉}, Evgeny I. Barabanshchikov²

¹Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russian Federation, 690022

²Pacific Branch of VNIRO (TINRO), Vladivostok, 690091, Russian Federation
✉ Corresponding author, e-mail: lprozorova@mail.ru

Received September 20, 2024; accepted November 15, 2024

Abstract. Information on the distribution of large bivalves of the genus *Middendorffinaia* in Primorsky Krai has been clarified. Both species of the genus are listed in the Red Data Book of the Russian Federation: *Middendorffinaia mongolica* (Middendorff, 1851) and *M. sujfunensis* Moskvicheva et Starobogatov, 1973. Currently known populations of these species are listed, along with an assessment of their condition. A reduction in the number and area of distribution of the species is demonstrated. The main threats and ways for the *Middendorffinaia* species conservation in Primorsky Krai are discussed.

Key words: *Middendorffinaia*, distribution, biology features, species conservation.

Введение

Middendorffinaia Moskvicheva & Starobogatov, 1973 – амуро-приморский род речных крупных двустворчатых моллюсков-унионид из трибы Unionini Rafinesque, 1820 подсемейства Unioninae Rafinesque, 1820 (Bolotov et al. 2020). На основании морфологических данных миддендорффиной ранее вместе с родом *Nodularia* Conrad, 1853 объединялись в подсемействе Nodulariinae Starobogatov et Zatravkin in Zatravkin et Bogatov, 1987 (Затравкин, Богатов 1987). По молекулярным данным *Middendorffinaia* иногда выделяются в отдельную трибу (Lopes-Lima et al. 2020), однако результаты интегративного анализа, учитывающего также и морфологию взрослых и личиночных раковин, демонстрируют близкое родство данного рода с широко распространённым восточноазиатским *Nodularia* и японским *Inversiunio* Nabe, 1991 (Sayenko et al. 2021).

Первоначально в пределах рода *Middendorffinaia* было описано 10 морфологических видов (Москвичёва 1973; Москвичёва, Старобогатов; 1973), число которых

после таксономических ревизий сократилось до восьми (Старобогатов и др. 2004), а затем до двух (Богатов 2022; Прозорова 2022) – *M. mongolica* (Middendorff, 1851) и *M. sujfunensis* Moskvicheva et Starobogatov, 1973 (рис. 1).

Ареал рода *Middendorffinaia* охватывает бассейн Амура, верховья его притоков на территории Монголии и речные бассейны южной части Приморского края от трансграничной р. Туманная до р. Партизанская (Москвичёва, Старобогатов 1973; Затравкин, Богатов 1987; Прозорова 2021). Предположение об обитании рода на п-ове Корея (Старобогатов и др. 2004; Богатов 2022) не подтверждается (Lopes-Lima et al. 2020 и др.). Однако находка живых миддендорффиной в низовьях р. Туманная (Прозорова 2001) предполагает возможное наличие моллюсков данного рода в бассейне этой трансграничной реки не только на российской, но также на китайской и северо-корейской территориях.

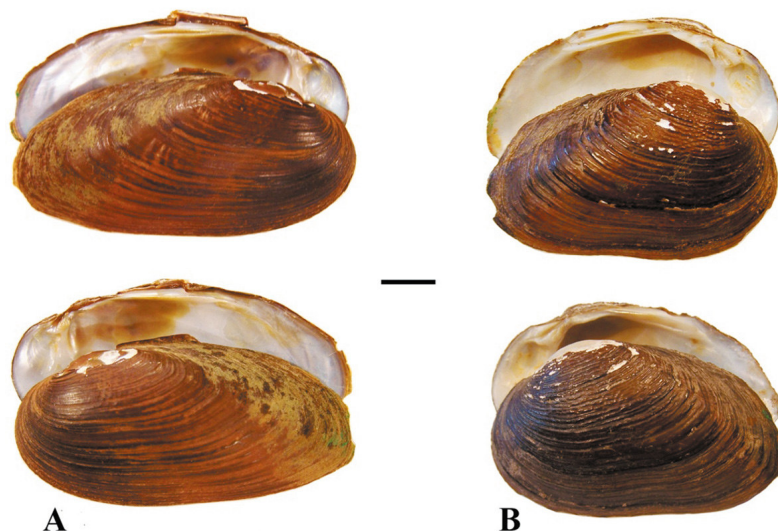


Рис. 1. Раковины двух видов рода *Middendorffinaia*: А – *M. mongolica* (Middendorff, 1851) из бассейна р. Уссури; В – *M. sujfunensis* Moskvicheva et Starobogatov, 1973 из р. Раковка (приток р. Раздольная). Фото В. В. Богатова (по Богатову 2022).

Fig. 1. Shells of two species of the genus *Middendorffinaia*: А: *M. mongolica* (Middendorff, 1851) from the Ussuri R. basin; В: *M. sujfunensis* Moskvicheva et Starobogatov, 1973 from the Rakovka R. (Razdolnaya R. tributary). Photo by V. V. Bogatov (after Bogatov 2022).

Молекулярный анализ экземпляров рода из двух популяций амурского бассейна и двух южно-приморских популяций (реки Комаровка и Гладкая) выявил наличие лишь одного вида – *M. mongolica* (Klishko et al. 2019; Sayenko et al. 2021). Прямой путь доказательства существования *M. sujfunensis*, чья типовая серия представлена сухими створками, – исследование топотипов, что оказалось невозможным вследствие уничтожения типового местообитания в р. Раздольная (1.5 км ниже железнодорожной станции «Раздольное») в ходе выемки песка из русла реки (Богатов 2022). Важно отметить, что ещё В. И. Жадин (1938, 1952) различал по морфологическим признакам *Unio gouglae* var. *mongolicus* (Middendorff, 1851) (= *Middendorffinaia mongolica* (Middendorff, 1851)) и *Unio continentalis* (Haas, 1900) (= *Middendorffinaia*

sujfunensis Moskviceva et Starobogatov, 1973). Поэтому вопрос о видовом составе российских *Middendorffinaia* нельзя считать решённым, пока не будут исследованы другие южно-приморские популяции. Особенно важны экземпляры из рек Раковка и Оленёвка (притоки Раздольной), где расположены типовые местонахождения *M. shadini* Moskviceva et Starobogatov, 1973 и *M. weliczkowski* Moskviceva et Starobogatov, 1973, чьи названия являются младшими синонимами *M. sujfunensis* (Богатов 2022).

Природоохранный статус миддендорффинай

Типичными местообитаниями моллюсков данного рода являются небольшие полугорные реки с ощутимым, но не стремительным течением, либо верховья более крупных рек, имеющие полугорный характер. При наличии в водотоке даурской жемчужницы русловые участки их распространения могут частично перекрываться с таковыми у миддендорффинай, но при этом типичные места обитания этих моллюсков различаются. Места обитания миддендорффинай приурочены к мелководным участкам дна с галечно-песчаным грунтом или плотным илистым грунтом, в отличие от жемчужниц, которые селятся глубже, в затоках на излучинах, где происходит седиментация взвеси. Соответственно, миддендорффинай гораздо активнее жемчужниц и никогда не образуют скоплений, пассивно питающихся в зонах седиментации.

Как и жемчужницы миддендорффинай высоко требовательны к условиям существования, качеству воды и грунта, не выносят загрязнения воды и грунта, эвтрофикации и зарегулирования водотоков. Поэтому, по мере освоения человеком территории Приморского края численность миддендорффинай, число и площадь их популяций сокращается (Прозорова 2021). В связи с этим монгольская и раздольненская миддендорффинай занесены в Красную книгу Российской Федерации (2021), в Красную книгу Приморского края (2005) и обновлённый краевой Красный список беспозвоночных (Прозорова и др. 2021), утверждённый Постановлением Правительства Приморского края № 258-пп от 18.04.2023 «О видах животного мира Красной книги Приморского края». Этим двум видам присвоены следующие природоохранные категории и статус (список синонимов приводится по В. В. Богатову (2022)):

- 1) *Middendorffinaia mongolica* (Middendorff, 1851) (syn.: *Middendorffinaia alimovi* Bogatov, 2012; *Middendorffinaia arsenievi* Moskviceva et Starobogatov, 1973; *Middendorffinaia martensi* Moskviceva et Starobogatov, 1973; *Middendorffinaia ussuriensis* Moskviceva et Starobogatov, 1973)

В Красной книге Российской Федерации (2021) и в Красной книге Приморского края (2005) категория статуса редкости – 3 (редкий); категория статуса угрозы – У (уязвимый); по шкале МСОП в России – A1bce; B2(ii, iv); приоритет природоохранных мер – III.

- 2) *Middendorffinaia sujfunensis* Moskviceva et Starobogatov, 1973 (syn.: *Middendorffinaia dulkeitiana* Moskviceva et Starobogatov, 1973; *Middendorffinaia hassanica* Moskviceva et Starobogatov, 1973; *Middendorffinaia maihensis* Moskviceva, 1973; *Middendorffinaia shadini* Moskviceva et Starobogatov, 1973; *Middendorffinaia weliczkowski* Moskviceva et Starobogatov, 1973)

В Красной книге Российской Федерации (2021) и в Красной книге Приморского края (2005) категория статуса редкости – 3 (редкий); категория статуса угрозы – И (исчезающий); по шкале МСОП в России – A1bce; B1b(i, iii, v)c(ii, iii, iv); приоритет природоохранных мер – III.

Раздольненская миддендорффиная *M. sujfunensis* является эндемиком рек Южного Приморья, а монгольская миддендорффиная *M. mongolica* в основном распространена в бассейне Амура, но встречается также и в южно-приморских реках Комаровка (приток Раздольной) и Гладкая, как было установлено по молекулярным данным (Klishko et al. 2019; Sayenko et al. 2021). В бассейн Раздольной монгольская миддендорффиная могла попасть ещё в плейстоцене в ходе перестроек речной сети, как это произошло в случае с даурской жемчужницей *Margaritifera dahurica* (Middendorff, 1850) (Прозорова, Барабанщиков 2023). В р. Гладкая *M. mongolica* могла быть занесена на стадии глохидиев с рыбой в ходе многочисленных (и в том числе неучтённых) рыбохозяйственных мероприятий, проводимых, начиная с 1970-х гг. Приморской акклиматизационной станцией Приморрыбвода. В те годы специалистами Дальневосточного университета для увеличения рыбопродуктивности водных объектов и расселения в реках Хасанского и других районов края были рекомендованы карась, сазан, сом. Однако впоследствии, кроме этих рыб, в водоёмах района были зарегистрированы факты заноса ряда непромысловых видов, в том числе горчаков (Шедько 2001; Барабанщиков, Магомедов 2002; Шедько, Шедько 2003), являющихся хозяевами паразитических личинок многих унионид (Булдовский 1935; Хлопова, Вараксин 2010; Барабанщиков 2022 и др.).

Авторы безуспешно пытались выяснить источники и пути таких интродукций. После реорганизации Приморрыбвода к 2015 г. Приморская акклиматизационная станция была упразднена, а её архивы – утеряны. Об этом было сообщено Е. И. Барабанщикову, когда он запрашивал документальные свидетельства о расселении рыб Приморрыбводом в водных объектах Приморского края. Бывшие сотрудники учреждения смогли сообщить только о том, что действительно имели место неоднократные перемещения в реки Хасанского района (включая Гладкую) различных видов рыб из оз. Ханка, и, возможно, бассейна р. Уссури.

В связи с описанными выше противоречиями в оценке видового состава рода, а также тем, что миддендорффинаи повсеместно редки, далее мы будем обсуждать их распространение без указания видовых различий. Материал для обсуждения получен в ходе мониторинга популяций *Middendorffinaia* на юге Приморского края в период 2000–2024 гг., сборов моллюсков в бассейне р. Уссури, наблюдений в ходе плановых ихтиологических съёмов Тихоокеанского института рыбного хозяйства (ТИНРО, в настоящее время Тихоокеанский филиал ВНИРО, ТФ ВНИРО), а также анализа литературных данных.

Распространение и численность миддендорффиной в Приморском крае

До середины прошлого столетия миддендорффинаи встречались в Приморском крае довольно часто как в бассейне Уссури, так и в реках Южного Приморья (Жадин 1952; Москвичёва 1973; Москвичёва, Старобогатов 1973; Затравкин, Богатов 1987). В частности, р. Раздольная, её притоки и пойменные водоёмы в массе населяли представители *Middendorffinaia*, а в среднем течении Раковки и Комаровки эти моллюски были доминирующей группой бентоса (Богатов и др. 2023). В наши дни миддендорффинаи в уссурийском бассейне сохранились в реках Уссури, Арсеньевка, Большая Уссурка и, возможно, в притоках р. Бикин, а в южно-приморском бассейне в отдельных притоках р. Раздольная, системе р. Артёмовка, реках Гладкая и Партизанская (Прозорова 2021; Богатов 2022; Богатов и др. 2023).

Ниже представлена карта-схема распространения в Приморском крае моллюсков рода *Middendorffinaia* (рис. 2), где показана примерная локализация сохранившихся

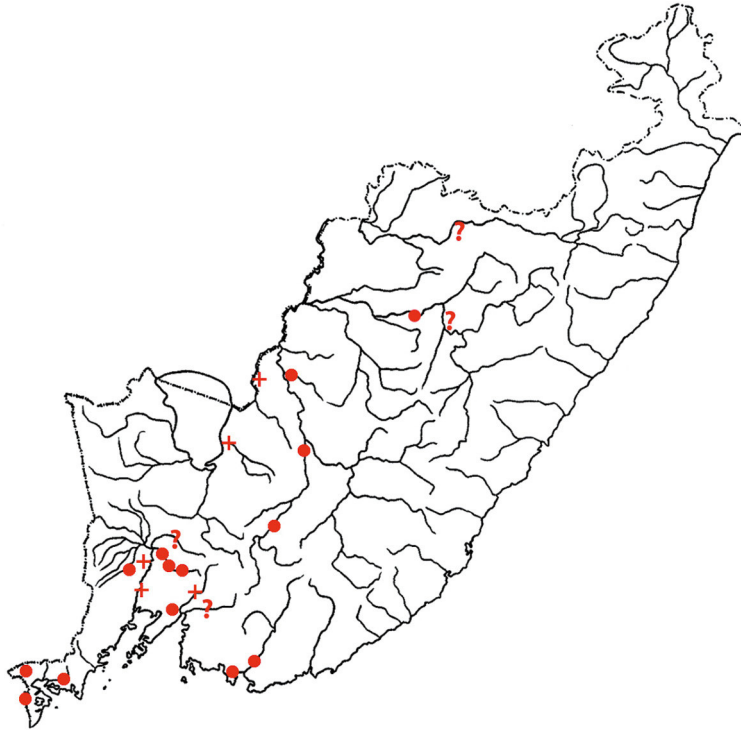


Рис. 2. Распространение *Middendorffinaia* в Приморском крае (ныне существующие, возможно, сохранившиеся и уже исчезнувшие популяции).

Fig. 2. Distribution of *Middendorffinaia* in Primorsky Krai (extant, possibly extant and already extinct populations).

популяций рода. Кроме того, знаками вопроса помечены популяции, возможно, исчезнувшие к 2024 г., крестами обозначены, вероятно, вымершие популяции, на месте которых не удаётся найти ни одной особи на протяжении последних 10 лет. При этом учитывались только достоверные ссылки и лично проверенные авторами местонахождения.

Обсуждаемый род всегда был наиболее распространён на юге Приморья, откуда описано 8 из 10 его видов (Москвичёва 1973; Москвичёва, Старобогатов 1973). С 1990-х гг. регулярно ведутся наблюдения за состоянием популяций моллюсков в р. Раздольная в районе одноимённого поселка, в её притоках Комаровка и Раковка и в разветвлённой системе р. Артёмовка. В ходе мониторинга с течением времени нами фиксируется не только сокращение численности миддендорффиной в результате хозяйственной деятельности – загрязнения воды и грунта бытовыми, промышленными и сельскохозяйственными стоками, но и исчезновение целых популяций в ходе уничтожения человеком их местообитаний (Прозорова 2005, 2021; Богатов и др. 2023; Bogatov, Prozorova 2022).

В начале наших наблюдений, пришедшихся на период экономического спада 1990-х гг., в реках Южного Приморья на отдельных участках встречалось до четырёх особей на 1 м². В наши дни даже на малонарушенных участках рек плотность популяций обсуждаемого рода обычно гораздо ниже. Численность миддендорффиной может резко снижаться в результате залповых выбросов загрязняющих веществ или изменений гидрологии и русла (ложе) водного объекта. Так, к 2020 г. сооружение

моста в пос. Штыково полностью уничтожило поселение моллюсков в низовьях Артёмовки, а работы по спрямлению русла в ходе противопаводковых мероприятий катастрофически снизило численность моллюсков и в среднем течении. В 2021 г. у пос. Штыково выше моста ещё попадались старые особи, но позже видели лишь пустые створки. Поскольку выше посёлка обследование не проводилось, на карте популяция среднего течения Артёмовки обозначена знаком «?» (рис. 2).

Резкое снижение численности миддендорффиной с их последующим вымиранием имело место и в русле р. Раздольная из-за организации в 2010 г. промышленной добычи песка в районе одноимённого посёлка. До этого численность моллюсков последовательно снижалась из-за загрязнения воды и грунта неочищенными стоками из китайских (в верховьях) и российских источников. К 2020 г. миддендорффиной вымерли в Раздольной не только в типовом местонахождении *M. suifunensis*, но и на других участках среднего и нижнего течения реки. Плотность популяции в затоне р. Раздольная у одноимённого посёлка снижалась следующим образом: 1995 г. – 1 экз. на 1 м²; 2000 г. – 0.5 экз.; 2010 г. – 0.1 экз.; 2011 г. – 0 экз.; в 2020 г. здесь не было найдено даже осколков раковин миддендорффиной, а из наяд остались только нодулярии (Прозорова 2021).

Миддендорффиной частично сохранились в некоторых притоках Раздольной. С 1924 г. известны крупные поселения этих моллюсков в левых притоках – реках Комаровка и Раковка (Москвичёва, Старобогатов 1973; Затравкин, Богатов 1987). В Комаровке миддендорффиной встречаются от уровня пос. Кондратёновка до низовий. Река вытекает с территории Уссурийского заповедника, имеет ключевое питание, её воды достаточно чисты и прохладны, а окрестности мало населены людьми. Плотность миддендорффиной в более обводнённом среднем и нижнем течении Комаровки выше, чем в верховьях, составляя в среднем 0.5–1.0 экз./м², и при этом на затишных участках (например, в затоне у пос. Баневурово) в 2021 г. отмечено немало молодых и среднеразмерных особей (Богатов и др. 2023). По наблюдениям в 2018–2021 гг., состояние популяций среднего и нижнего течения Комаровки можно считать стабильным, хотя в верховьях на мелководье численность моллюсков по непонятным причинам низка; там нет не только молоди, но и среднеразмерных особей, что указывает на угасание популяции. У редких старых особей раковины сильно корродированны (рис. 3), моллюски заражены пиявками и клещами. Эта ослабленная популяция заметно пострадала в период засухи 2021 г., но не от повышенных температур, а опосредованно, от других причин, описанных ниже.

На отдельных участках Комаровки плотность поселений миддендорффиной может возрастать до 4 экз./м², например, в затоне у спорткомплекса Радужный, где *M. suifunensis* в сентябре 2021 г. концентрировались на глубине свыше 0.7 м в районе зарослей водяного ореха, в том числе молодые особи-сеголетки (Богатов и др. 2023).

В р. Раковка после аномальной жары лета-осени 2021 г. численность миддендорффиной значительно снизилась. Причиной этого стала массовая гибель *M. suifunensis* на протяжённом участке среднего течения Раковки близ пос. Михайловка: пустые раковины концентрировались под пологими берегами на плесах, и на одном из таких участков протяжённостью около 5 м В. В. Богатовым были собраны 82 пустые раковины миддендорффиной в возрасте от 3 до 8 лет (Богатов и др. 2023). После замора 2021 г. эта популяция практически исчезла, поэтому на карте она обозначена знаком «?» (рис. 2).

Кроме Комаровки и Раковки, в бассейне Раздольной миддендорффиной были отмечены в 1925 г. южнее Уссурийска в р. Оленёвка и рядом в пойменном озере



Рис. 3. Старая особь *M. mongolica* с корродированной раковиной на мелководье верхнего течения Комаровки. Фото Л. А. Прозоровой, 24.09.2019 г.

Fig. 3. An old specimen of *M. mongolica* with a corroded shell in the shallow waters of the upper Komarovka R. Photo by L. A. Prozorova, September 24, 2019.

у села Красный Яр (Москвичёва, Старобогатов 1973; Затравкин, Богатов 1987). При обследовании Оленёвки в 2010 и 2016 гг. миддендорффинаи не обнаружены (популяция вымерла), и отмечено её сильное обмеление, но в 2003 г. Е. И. Барабанщиков собрал два живых экземпляра в более крупном правом притоке Раздольной – р. Борисовка.

В 2021 гг. Л. А. Прозорова и В. В. Богатов обследовали водные биоценозы бассейна р. Кневичанка (правый приток Артёмовки в нижнем течении) в связи с аномальным климатическим явлением – длительным маловодным и жарким летне-осенним периодом. Осмотрены р. Кневичанка, её приток р. Орловка, оз. Кролевецкое и впадающая в него р. Ивнянка. В р. Кневичанка и в оз. Кролевецкое, где *Middendorffinaia* в изобилии обитали в прошлом веке, включая 1990-е гг. (в том числе данные авторов), отмечено сильное загрязнение бытовыми стоками со стороны переполненных очистных сооружений и развитие заморных явлений (Богатов и др. 2023). Очевидно, что это продолжается довольно давно, так как не найдено даже остатков раковин *Middendorffinaia*. В других осмотренных водоёмах миддендорффинаи тоже не обнаружены, поскольку все они находятся в пределах Артёмовского городского округа и подвергаются антропогенному загрязнению, а в Ивнянку, кроме этого, регулярно попадают отходы птицефабрики.

Разветвлённый бассейн Кневичанки со множеством ключей, ручьёв и речек в значительной степени освоен и видоизменён человеком. Неудивительно, что ни одного из упомянутых в литературе поселений *Middendorffinaia* к настоящему времени не сохранилось, в связи с чем на карте популяция низовий Кневичанки помечена крестиком (рис. 2). Но всё же одна популяция этих редких моллюсков обнаружена в данном бассейне в верховьях р. Озёрные Ключи на юго-западной окраине г. Артём (рис. 4). Река в верховьях имеет равнинный характер и относительно широкую долину с множеством ключей, которые обеспечивают качество и температуру воды, оптимальную для миддендорффинай. До 2019 г. здесь находилось водохранилище (так называемая «Вторая плотина» или «Лесное озеро»), после спуска которого стало заметным крупное поселение миддендорффинай, где

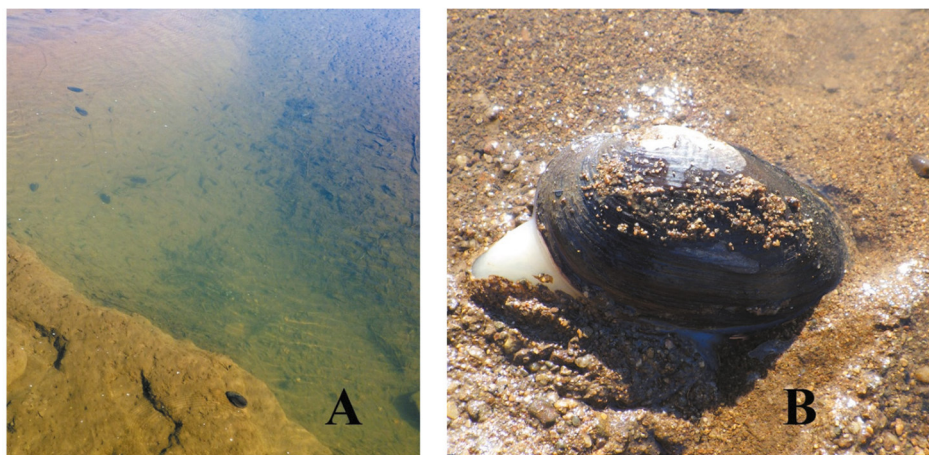


Рис. 4. *Middendorffinaia* в верховьях р. Озёрные Ключи: А – участок с плотностью 4 экз./м²; В – Моллюск активно перемещается по глинисто-песчаному мелководью. Фото Л. А. Прозоровой, 17.10.2019 г.

Fig. 4. *Middendorffinaia* in the upper reaches of the Ozyornye Klyuchi R.: A: area with a density of 4 specimens/m²; B: the mollusk actively moves through clay-sandy shallows. Photo by L. A. Prozorova, October 17, 2019.

плотность моллюсков местами достигала 4 экз./м (рис. 4А). Ниже по течению реки этих моллюсков можно встретить на протяжении около двух км вплоть до пересечения с ул. Кирова, где характер водотока меняется – глинисто-песчаное дно становится каменистым, уровень воды снижается, а миддендорффины встречаются всё реже и полностью пропадают на уровне городского рынка.

В Хасанском районе Приморского края наиболее известна существующая донные популяция *M. mongolica* из среднего течения р. Гладкая (Klishko et al. 2019; Sayenko et al. 2021). Дата последнего осмотра данной популяции совместно с В. В. Богатовым – 21.10.2020 г. По сборам 1963 г. известны популяции в приграничном оз. Хасан, расположенном в пойме нижнего течения р. Туманная, и в небольшой р. Тесная, впадающей, как и Гладкая, в залив Посьета (Москвичева, Старобогатов 1973; Затравкин, Богатов 1987). В 1998 г. при посещении оз. Хасан в ходе экологического обследования р. Туманная какие-либо следы присутствия миддендорффины в озере обнаружены не были (Прозорова 2001). Однако немного ранее (в 1997 г.?) три молодых двустворки этого рода были отобраны Д. И. Вышкварцевым в речном русле с применением легководолазного снаряжения на глубине 3.5 м в приустьевой зоне (район железнодорожного моста). Эти факты позволяют предположить наличие современных популяций в пойме нижнего течения р. Туманная хотя бы в закрытой приграничной зоне, несмотря на сильное загрязнение реки из китайских источников.

Наиболее северная из южно-приморских популяций *Middendorffinaia* отмечена в пойме р. Партизанская. В 1980-х гг. серия раковин, определённых В. В. Богатовым как *M. sujfunensis* была собрана в затоне нижнего течения Партизанской (Затравкин, Богатов 1987). В ходе мониторинговых исследований 2021 г. отыскать эту популяцию не удалось из-за неизбежных за столь длительный период изменений в пойме реки. Поэтому данная популяция условно обозначена здесь как ныне существующая (рис. 2). В целом, при поиске миддендорффины в прежних местообитаниях следует учитывать, что они могут легко перемещаться по дну, а при необходимости и по сырому прибрежному грунту (рис. 4В).

С определённой долей условности к бассейну р. Партизанская можно отнести проточное пресноводное озеро в черте г. Находка, расположенное вблизи устья реки. У миддендорффиной, обитающих в озере, Е. М. Саенко изучала морфологию глохидиев и привела моллюсков под названием *M. dulceitiana* Moskvicheva et Starobogatov, 1973 (Sayenko et al. 2021), которое является младшим синонимом *M. sujfunensis* (Богатов 2022; Прозорова 2022).

В 2000–2004 гг. в ходе плановых ихтиологических съёмов ТФ ВНИРО была обследована р. Уссури от слияния с р. Арсеньевка до границы с Хабаровским краем, а также р. Сунгача, вытекающая из оз. Ханка. В р. Уссури была зарегистрирована единственная популяция миддендорффиной, расположенная в заливе Красный, вблизи устья р. Кабарга (рис. 2). На р. Сунгача осмотры производились на 4-х станциях (исток, устье р. Белая, устье р. Чёрная, устье) по несколько раз в мае-июне и сентябре, но миддендорффинаи обнаружены не были, хотя в прошлом веке там обитала *M. mongolica* (Затравкин, Богатов 1987). Эта популяция вымерла, вероятно, ещё в период активного развития рисоводства 1970–1980-х гг. от поступающих из озера пестицидов и гербицидов. Хорошо известно, какие последствия для экосистемы вызывал сброс в озеро и реки насыщенной этими химикатами воды, поскольку рисоводческие хозяйства использовали технологию выращивания, основанную на внесении больших объемов химических материалов, особенно хлорорганических пестицидов, являющихся сильными канцерогенами.

Вторая из известных ранее ханкайских популяций, существовавшая в первой половине прошлого века в р. Спасовка (Затравкин, Богатов 1987), тоже к настоящему времени, скорее всего, не сохранилась (Прозорова 2005, 2021, ориг. данные). В Спасовке миддендорффинаи подверглись воздействию промышленных и бытовых стоков г. Спасск-Дальний, резко обеднивших малакофауну реки. При сравнении данных обследования 1989 и 2024 гг. в реке у пос. Гайворон к настоящему времени исчезли не только миддендорффинаи, но и несколько других родов брюхоногих и двустворчатых моллюсков. На основании вышеизложенного мы считаем эту популяцию вымершей, а включение озера в современный ареал *M. mongolica* (Bolotov et al. 2020) ошибочным, основанным на устаревших сведениях.

Реки Большая Уссурка и Бикин в малакологическом отношении подробно не обследовались в силу их отдалённости и отсутствия дорог. Однако косвенные признаки (устные сообщения и наличие в этих бассейнах крупных национальных парков) позволяют считать, что популяция в районе села Роцино (Москвичева, Старобогатов; 1973; Затравкин, Богатов; 1987) существует по сей день, и кроме неё в притоках Большой Уссурки и Бикина есть ещё необнаруженные популяции миддендорффиной (рис. 2).

Вызывает беспокойство состояние популяции миддендорффиной р. Арсеньевка. Согласно устному сообщению Е. М. Саенко, изучающей процессы размножения и морфологию личинок унионид, в течение последних нескольких лет на длинном отрезке нижнего течения Арсеньевки между с. Яковлевка и устьем реки ей удалось обнаружить лишь несколько особей *Middendorffinaia* в районе пос. Бельцово. Частично это можно объяснить длительным многоводным периодом, наступившим в Приморском крае после аномально засушливого 2021 г. Поэтому известная с 1927 г. популяция у с. Яковлевка (Москвичева, Старобогатов 1973; Затравкин, Богатов 1987) обозначена здесь как всё ещё существующая (рис. 2).

Таким образом, к 2024 г. в Приморском крае по сравнению с советским периодом заметно сократилось как количество популяций миддендорффиной, так и их плотность, т. е. и площадь краевого ареала рода, и общая численность моллюсков

данного эндемичного рода. Это, к сожалению, соответствует общемировой тенденции последних десятилетий, когда повсеместно наблюдается ускоренное сокращение численности пресноводных двустворчатых моллюсков на фоне загрязнения поверхностных вод и сокращения подходящих мест обитания, что особенно заметно у стенобионтных видов (Богатов и др. 2023; Bolotov et al. 2018).

Особенности биологии миддендорффиной

Биология миддендорффиной изучена недостаточно. Моллюски обитают в чистых ручьях, реках, речных затоках и проточных озерах на плотных грунтах – галечных, глинистых, песчаных и песчано-илистых. Могут заходить в пойменные водоёмы, но не переносят загрязнения, заиления и замучивания. Миддендорффиной довольно подвижны по сравнению со многими другими унионидами, могут легко перемещаться и, вероятно, поэтому не образуют скоплений и часто встречаются на мелководье. Продолжительность жизни составляет не более 30 лет. К трём годам длина раковины достигает 4.0–4.5 см, а к восьми – 7–8 см.

Соотношение полов в популяциях примерно равное; расселение, как и у других унионид, происходит с помощью личинок-глохидиев, которые созревают в наружных полужабрах моллюска из оплодотворенных яиц, а затем паразитируют на остракофильных рыбах, тесно связанных в своём жизненном цикле с унионидами. Для дальневосточных унионид это было показано на примере взаимоотношений амурского горчака *Rodeus amurensis* (Vronsky, 1967) с кристариями, нодуляриями и синанодонтами (Булдовский 1935; Хлопова, Вараксин 2010) и пескаря-леня *Sarcocheilichthys lacustris* (Dybowski, 1872) с ланцеоляриями (Барабанщиков 2022). Оплодотворение яиц происходит в апреле–начале мая, созревание глохидиев – к концу лета, вымет зрелых глохидиев – в августе–сентябре (Саенко 2015). Глохидии анодонтотидного типа округло-треугольные, выпуклые, несколько крупнее, чем у жемчужниц (175–200 мкм в высоту и 155–225 мкм в длину), микроскульптура поверхности обладает специфическими признаками, но в общих чертах близка к таковой у *Nodularia* и *Inversiunio* (Саенко 2015; Чернышев и др. 2020; Sayenko et al. 2021).

Основные угрозы и пути сохранения приморских популяций миддендорффиной

Обитание миддендорффиной в ручьях и реках Приморского края лимитируется качеством воды и грунта, которое постоянно снижается по мере освоения территории человеком. Неразумная хозяйственная деятельность, сопровождающаяся загрязнением водных объектов промышленными, бытовыми и сельскохозяйственными стоками, зарегулирование и другие изменения режима рек и озёр с использованием гидротехнических сооружений ведут к падению численности и в дальнейшем к вымиранию бентосных организмов, особенно таких стенобионтов как жемчужницы и миддендорффиной. Эти процессы могут усиливаться под воздействием природных факторов, таких как ослабление проточности и насыщения кислородом, обмеление, летний перегрев и зимнее промерзание водоёмов при резких перепадах уровней воды вследствие катастрофических природных явлений. Так, в период аномально жаркого и маловодного летне-осеннего сезона 2021 г. (температура воды достигала 30 °С в русле и 35 °С в затишном прибрежье), в равнинных южно-приморских реках Раковка и Кневичанка была отмечена массовая гибель Unionidae, в том числе *Middendorffinaia*, которые оказались наименее устойчивыми к повышению температуры воды и недостатку кислорода при развитии заморных явлений (Богатов и др. 2023).

Обмеление и перегрев водотоков на предгорных участках малых рек Южного Приморья имели еще одно негативное последствие для этого рода унионид. К августу 2021 г. на проточных мелководьях резко возросла численность крупных личинок сетеплетущих ручейников *Stenopsyche marmorata* Navas, 1920 (Stenopsychidae), обитающих в верховьях Комаровки и Озёрных Ключей совместно с миддендорффи-наями. Последние стали массово использоваться личинками стенопсих для фиксации своих ловчих сетей (рис. 5). В результате опутывания сетями двустворки были обез-движены и не смогли переместиться в более глубокие места на зимовку; в итоге, все эти моллюски погибли от хищников и от холода после промерзания мелководий (Bogatov, Prozorova 2022).



Рис. 5. Личинки ручейника *Stenopsyche marmorata* используют моллюсков *Middendorffinaia mongolica* для строительства ловчих сетей: А – моллюск ещё пытается освободиться; В – моллюск живой, но полностью обездвижен. Фото В. В. Богатова, 29.10.2021, р. Комаровка (по Bogatov, Prozorova 2022).

Fig. 5. Larvae of the caddisfly *Stenopsyche marmorata* use the mollusks *Middendorffinaia mongolica* to build trapping nets: A: the mollusk is still trying to free itself; B: mollusk still alive, but completely immobilized. Photo by V. V. Bogatov, October 29, 2021, Komarovka R. (after Bogatov, Prozorova 2022).

Паразиты при их высокой численности также могут представлять угрозу для миддендорффиной, особенно если моллюски ослаблены воздействием неблагоприятных абиотических факторов. При этом у моллюсков снижается иммунитет, что вызывает усиление инвазии. В качестве паразитов у миддендорффиной встречаются пиявки и клещи. В мантийной полости моллюсков селятся пиявки вида *Hemiclepsis kasmiana* Ока, 1910 из семейства Glossiphoniidae Vaillant, 1890 (Bolotov et al. 2019), число которых у одной двустворки может достигать более 20 разновозрастных особей (рис. 6А). В мантии и жабрах миддендорффиной Южного Приморья нами обнаружены клещи рода *Unionicola* Haldeman, 1842 (рис. 6В), которые ранее на Дальнем Востоке были отмечены в унионидах подсемейства Anodontinae Хинганского заповедника в бассейне Среднего Амура (Саенко, Балан 2010). В биотопах с пониженной проточностью у миддендорффиной иногда встречаются аспидогастры *Aspidogaster* cf. *conchicola* Ваер, 1827 – мелкие плоские черви класса Aspidogastrea, паразитирующие в перикарде и почках унионид (Ваер 1827).

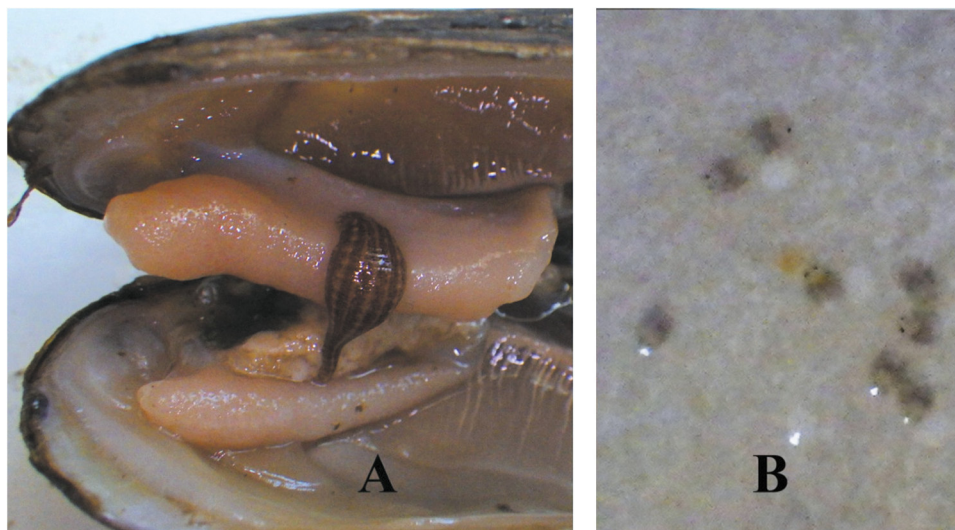


Рис. 6. Паразиты в моллюсках *Middendorffinaia*: А – пиявка *Hemiclepsis kasmiana* в *Middendorffinaia mongolica* из р. Комаровка; В – клещи *Unionicola* sp. в *Middendorffinaia sujfunensis* из р. Озёрные Ключи. Фото Л. А. Прозоровой.

Fig. 6. Parasites in *Middendorffinaia* mollusks: A: leech *Hemiclepsis kasmiana* in *Middendorffinaia mongolica* from the Komarovka R.; B: water mites *Unionicola* sp. in *Middendorffinaia sujfunensis* from the Ozyornye Klyuchi R. Photo by L. A. Prozorova.

Природоохранный статус миддендорффиной, закреплённый на федеральном уровне (Красная книга...2021), потенциально позволяет проводить мероприятия по защите этих моллюсков от вымирания. Легче всего такие мероприятия можно организовать в пределах особо охраняемых природных территорий (ООПТ). Из таких территорий в Приморском крае выделим три национальных парка: «Земля леопарда», «Удэгейская Легенда» и «Бикин», где имеются чистые водотоки подходящего типа, и где миддендорффиной ранее уже отмечались или могут быть найдены в будущем. На базе этих ООПТ рационально было бы проводить такие мероприятия по восстановлению численности миддендорффиной в крае, как разведение и реинтродукцию в утраченные места обитания и на новые подходящие участки рек амурского бассейна (Уссури, Арсеньевка, Большая Уссурка, Бикин) и Южного Приморья. Водные объекты ООПТ «Земля леопарда» больше подходят для восстановления раздольненской миддендорффиной, а природные условия двух других национальных парков ближе для *Middendorffinaia mongolica*. В любом случае предварительно требуются дополнительные исследования биологии миддендорффиной и выяснение видового состава рыб, на которых их глосидии могут пройти полный цикл развития.

Также необходимо (и планируется) продолжение наблюдений за состоянием миддендорффиной в модельных популяциях, как и в популяциях вблизи населенных пунктов, наиболее подверженных антропогенному воздействию.

Благодарности

Авторы благодарны академику РАН В. В. Богатову за совместные полевые исследования фауны и экологии унионид в реках юга Приморского края и обсуждение их результатов.

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации; тема № 124012400285-7.

Литература (References)

- Барабанщиков Е. И.** 2022. Новые виды двустворчатых моллюсков, используемых пескаремленём *Sarcocheilichthys lacustris* (Dybowski, 1872) при остракофильном нересте // Биология, состояние запасов и условия обитания гидробионтов в Сахалино-Курильском регионе и сопредельных акваториях. Труды «СахНИРО». Т. 18. – Южно-Сахалинск: СахНИРО. С. 223–226. (**Barabanshchikov E. I.** 2022. New species of bivalves used by the lake gudgeon *Sarcocheilichthys lacustris* (Dybowski, 1872) for ostracophilic spawning. In: Water life biology, resources status and condition of inhabitation in Sakhalin-Kuril region and adjoining water areas. Transactions of the SakhNIRO. Vol. 18. Yuzhno-Sakhalinsk: SakhNIRO, pp. 223–226. [In Russian].)
- Барабанщиков Е. И., Магомедов Р. А.** 2002. Состав и некоторые черты биологии рыб эстуарной зоны рек Южного Приморья // *Известия ТИНРО*. Т. 131. С. 179–200. (**Barabanshchikov E. I., Magomedov R. A.** 2002 Composition and some features of the biology of fish in the estuarine zone of rivers in Southern Primorye. *Izvestiya TINRO* 131: 179–200. [In Russian].)
- Богатов В. В.** 2022. Крупные двустворчатые моллюски пресных вод России (иллюстрированный атлас). – Владивосток: Дальнаука. 288 с. (**Bogatov V. V.** 2022. Large bivalve mollusks of Russia's fresh waters (illustrated atlas). Vladivostok: Dalnauka, 288 pp. [In Russian].)
- Богатов В. В., Прозорова Л. А., Никулина Т. В.** 2023. Замор крупных двустворчатых моллюсков в реках Южного Приморья в летне-осенний сезон 2021 г. // *Экология*. № 1. С. 35–45. <https://doi.org/10.31857/S0367059723010031> (**Bogatov V. V., Prozorova L. A., Nikulina T. V.** 2023. Loss of Large Bivalves in the Rivers of the Southern Primorye (Russian Far East) in Summer and Autumn of 2021 // *Russian Journal of Ecology* 54(1): 31–41. <https://doi.org/10.1134/S1067413623010034>)
- Булдовский А. Т.** 1935. О промысловых пресноводных моллюсках Дальнего Востока СССР // *Вестник ДВФ АН СССР*. № 12. С. 39–68. (**Buldovsky A. T.** 1935. On commercial freshwater mollusks of the Far East of the USSR. *Vestnik FEB AS USSR* 12: 39–68. [In Russian].)
- Загравкин М. Н., Богатов В. В.** 1987. Крупные двустворчатые моллюски пресных и солоноватых вод Дальнего Востока СССР. – Владивосток: ДВО АН СССР. 152 с. (**Zatravkin M. N., Bogatov V. V.** 1987. Large bivalve mollusks of the freshwater and the brackish waters of the USSR Far East. Vladivostok: The USSR Academy of Sciences, 152 pp.)
- Жадин В. И.** 1938. Фауна СССР. Т. IV. Вып. 1. Моллюски. Семейство Unionidae. – М.-Л.: Изд-во АН СССР. 170 с. (**Shadin V. I.** 1938. [Fauna of the USSR. Vol. IV. No 1. Mollusks. Family Unionidae. Moscow: Izd. AN SSSR, 170 pp. [In Russian].)
- Жадин В. И.** 1952. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР. – М.-Л.: Изд-во АН СССР. 376 с. (**Shadin V. I.** 1952. [Mollusks of Fresh and Brackish Waters of the USSR. Moscow: Izd. AN SSSR, 376 pp. [In Russian].)
- Красная книга Приморского края: Животные. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных. Официальное издание.* 2005. – Владивосток: АВК «Апельсин». 408 с. ([*Red Data Book of Primorsky Krai. Animals. Rare and endangered species of animals. Official edition*]. 2005. Vladivostok: AVK Apelsin, 408 pp. [In Russian].)
- Красная книга Российской Федерации, том «Животные». 2-е издание.* – М.: ФГБУ «ВНИИ Экология», 2021. 1128 с. ([*Red Data Book of the Russian Federation, vol. Animals. The second edition*]. 2021. Moscow: FBGU “VNIИ Ecologia”, 1128 pp.)
- Москвичёва И. М.** 1973. Наяды (Bivalvia, Unionoidea) бассейна Амура и Приморья // *Зоологический журнал*. Т. 52, вып. 10. С. 1458–1471. (**Moskvicheva I. M.** 1973. Naiads (Bivalvia, Unionoidea) of the Amur and Primorye basins. *Zoologicheskii Zhurnal* 52(10): 1458–1471. [In Russian].)
- Москвичёва И. М., Старобогатов Я. И.** 1973. О восточно-азиатских потомидоподобных унионидах (Bivalvia) // *Бюллетень МОИП. Отдел биологический*. Т. 78, вып. 2. С. 21–37. (**Moskvicheva I. M., Starobogatov Y. I.** 1973. On the East Asian Potomida-like Unionidae (Bivalvia). *Bulleten Moskovskogo Obschestva Ispytatelei Prirody, Otdel Biologicheskii* 78(2): 21–37. [In Russian].)
- Прозорова Л. А.** 2001. Видовой состав и распределение пресноводной малакофауны в бассейне нижнего течения реки Туманной // *Экологическое состояние и биота юго-западной части залива Петра Великого и устья реки Туманной*. Т. 2. – Владивосток: Дальнаука. С. 52–68. (**Prozorova L. A.** 2001. Species composition and distribution of freshwater malacofauna in the basin of lower reaches of the Tumen River. In: The state of environment and biota of the southwestern part of Peter the Great Bay and the Tumen River mouth. V. 2. Vladivostok: Dalnauka, pp. 52–68. [In Russian and in English].)

- Прозорова Л. А.** 2005. Моллюски // Красная книга Приморского края: Животные. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных. Официальное издание. – Владивосток: АВК «Апельсин». С. 40–66. (**Prozorova L. A.** 2005. [Mollusks. In: Red Data Book of Primorsky Krai. Animals. Rare and endangered species of animals. Official edition]. Vladivostok: AVK Apelsin, pp. 40–66. [In Russian].)
- Прозорова Л. А.** 2021. Класс Двустворчатые – Bivalvia // Красная книга Российской Федерации, том «Животные». 2-е издание. – М.: ФГБУ «ВНИИ Экология». С. 84–92. (**Prozorova L. A.** 2021. [Class bivalve mollusks – Bivalvia. In: Red Data Book of the Russian Federation, vol. Animals. The second edition]. 2021. Moscow: FBGU “VNIИ Ecologiya”, pp. 84–92. [In Russian].)
- Прозорова Л. А.** 2022. Оценка разнообразия амуро-приморской пресноводной малакофауны (юг Дальнего Востока России) // *Биота и среда природных территорий*. № 2. С. 5–19. (**Prozorova L. A.** 2022. Biodiversity assessment of freshwater malacofauna of the Amur River and adjacent region (Southern Russian Far East). *Biota and Environment of Natural Areas* 10(3): 88–105. [In Russian].) https://doi.org/10.37102/2782-1978_2022_2_1
- Прозорова Л. А., Барабанчиков Е. И.** 2023. Распространение и оценка состояния популяций даурской жемчужницы *Margaritifera dahurica* в Приморском крае // *Бюллетень ДВМО*. Т. 27. № 1/2. С. 56–71. (**Prozorova L. A., Barabanshchikov E. I.** 2023. Distribution and the status assessment of populations of the Dahurian pearl mussel, *Margaritifera dahurica*, in Primorsky Krai. *The Bulletin of the Russian Far East Malacological Society* 25(½): 56–71. [In Russian].) <https://dx.doi.org/10.24866/1560-8425/2023-27/56-71>
- Прозорова Л. А., Богатов В. В., Беляев Е. А. и др.** 2021. Нуждающиеся в охране виды беспозвоночных Приморского края Дальнего Востока России (к обновлению региональной Красной книги) // *Биота и среда природных территорий*. Т. 9. № 3. С. 88–105. (**Prozorova L. A., Bogatov V. V., Beljaev E. A. et al.** 2021. Invertebrate species in need of conservation in Primorye Territory, Russian Far East (for the regional Red Data Book update). *Biota and Environment of Natural Areas* 9(3): 88–105. [In Russian].) https://doi.org/10.37102/2782-1978_2021_3_6
- Саенко Е. М., Балан И. В.** 2010. Первые данные по взаимоотношениям водяных клещей рода *Unionicola* и пресноводных двустворчатых моллюсков (Bivalvia: Unionidae) Хинганского заповедника и прилегающих территорий // *Бюллетень ДВМО*. Т. 27. № 1/2. С. 56–71. (**Sayenko E. M., Balan I. V.** 2010. First data on relationships between water-mites of the genus *Unionicola* and freshwater bivalves (Unionidae) from the Khingansky Reserve and the adjacent territories. *The Bulletin of the Russian Far East Malacological Society* 27(1/2): 56–71. [In Russian].)
- Старобогатов Я. И., Прозорова Л. А., Богатов В. В., Саенко Е. М.** 2004. Моллюски // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 6. Моллюски, Полихеты, Немертины. – С.-Пб: Наука. С. 9–491. (**Starobogatov Ya. I., Prozorova L. A., Bogatov V. V., Sayenko E. M.** 2004. Mollusks. In: Key to freshwater invertebrates of Russia and adjacent lands. Vol. 6. Mollusks, Polychaetes, Nemertean. SPb: Nauka, pp. 9–491. [In Russian].)
- Хлопова А. В., Вараксин А. А.** 2010. Строение репродуктивных органов и особенности размножения амурского горчака (*Rhodeus amurensis*, Cyprinidae) из бассейна реки Амур // *Зоологический журнал*. Т. 89. № 10. С. 1212–1219. (**Khlopova A. V., Varaksin A. A.** 2010. Structure of reproductive organs and specific features of reproduction in the bitterling (*Rhodeus amurensis*, Cyprinidae) from the Amur River basin. *Zoologicheskij Zhurnal* 89(10): 1212–1219. [In Russian].)
- Чернышев А. В., Саенко Е. М., Богатов В. В.** 2020. Надвидовая систематика дальневосточных унионид (Bivalvia: Unionidae) – обзор и анализ // *Известия РАН. Серия биологическая*. № 3. С. 283–292. (**Chernyshev A. V., Sayenko E. M., Bogatov V. V.** 2020. Superspecific taxonomy of the Far Eastern unionids (Bivalvia, Unionidae) – Review and Analysis. *Proceedings of the Russian Academy of Sciences, Biological Series* 3: 283–292. [In Russian].)
- Шедько С. В.** 2001. Список круглоротых и рыб пресных вод побережья Приморья // *Чтения памяти В. Я. Леванидова*. Вып. 1. С. 229–249. (**Shed'ko S. V.** 2001. List of cyclostomes and fresh water fish of the Primorye coast. *Vladimir Ya. Levanidov's Biennial Memorial Meetings* 1: 229–249. [In Russian].)
- Шедько С. В., Шедько М. В.** 2003. Новые данные по пресноводной ихтиофауне юга Дальнего Востока России // *Чтения памяти В. Я. Леванидова*. Вып. 2. С. 319–336. (**Shed'ko S. V., Shed'ko M. V.** 2003. New data on the freshwater ichthyofauna of the south of the Russian Far East. *Vladimir Ya. Levanidov's Biennial Memorial Meetings* 2: 319–336. [In Russian].)
- Ваер К. Е.** 1827. Beitrage zur Kenntniss der niedern Thiere. *Nova Acta Acad. Naturae Curiosorum* 13(2): 523–562.

- Bogatov V. V., Prozorova L. A.** 2022. Caddisflies *Stenopsyche marmorata* (Trichoptera: Hydropsychidae) exploit river mussels as anchors for their nets. *Far East Entomologist* 461: 31–36. <https://doi.org/10.25221/fee.461.3>
- Bolotov I. N., Makhrov A. A., Gofarov M. Y.** et al. 2018. Climate warming as a possible trigger of keystone mussel population decline in oligotrophic rivers at the continental scale. *Scientific Reports* 8(35): 1–9. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-18873-y>
- Bolotov I. N., Kass A. LK., Kondakov A. V.** et al. 2019. Freshwater mussels house a diverse mussel-associated leech assemblage. *Scientific Reports* 9: e16449. | <https://doi.org/10.1038/s41598-019-52688-3>
- Bolotov I. N., Kondakov A. V., Konopleva E.** et al. 2020. Integrative taxonomy, biogeography and conservation of freshwater mussels (Unionidae) in Russia. *Scientific Reports* 10: e3072. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-59867-7>
- Klishko O. K., Lopes-Lima M., Froufe E., Bogan A. E.** 2019. Solution of taxonomic status of *Unio mongolicus* Middendorff, 1851 (Bivalvia: Unionidae) from the type locality in Transbaikalia and history of its taxonomy. *Ruthenica* 29: 55–70.
- Lopes-Lima M., Hattori A., Kondo T.** et al. 2020. Freshwater mussels (Bivalvia: Unionidae) from the rising sun (Far East Asia): phylogeny, systematics, and distribution. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 146: e106755. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2020.106755>
- Sayenko E. M., Soroka M., Akiyama Y. B., Uechi T., Ito K., Kondo M.** 2021. Taxonomic status of genera *Nodularia*, *Middendorffinaia* and *Inversiunio* (Bivalvia: Unionidae) from South-East Asia: morphometric, genetic and GenBank data. *Systematics and Biodiversity* 19(1): 54–73. <https://doi.org/10.1080/14772000.2020.1844817>