

doi: dx.doi.org/10.24866/1560-8425/2021-25/00-00

К таксономии и распространению пресноводных жемчужниц (Bivalvia: Unionoida: Margaritiferidae) в России

В.В. Богатов, Л.А. Прозорова

Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии
ДВО РАН, Владивосток 690022, Россия
e-mail: lprozorova@mail.ru

<https://orcid.org/0000-0002-0525-6983>

<https://orcid.org/0000-0003-2174-815X>

Представлена краткая история изучения фауны и таксономии российских Margaritiferidae, а также опыт применения и критическая оценка различных конхологических признаков. На основании анализа морфологии раковин типовых экземпляров и опубликованных сведений по филогении уточнено таксономическое положение, синонимия и ареалы жемчужниц. Список видов Margaritiferidae, включенных во вновь опубликованную «Красную книгу Российской Федерации», исправлен нами следующим образом: *Margaritifera margaritifera* (L., 1758) (syn.: *Unio elongata* Lamark, 1819; *Margaritana borealis* Westerlund, 1871); *Margaritifera dahurica* (Middendorff, 1850) (syn.: *Dahurinaia suifunensis* Moskvicheva, 1973; *D. tiunovae* Bogatov et Zatravkin, 1988; *D. komarovi* Bogatov, Prozorova et Starobogatov, 2003; *D. ussuriensis* Bogatov, Prozorova et Starobogatov, 2003; *D. prozorovae* Bogatov et Starobogatov, 2003 in Bogatov, Prozorova et Starobogatov, 2003; *D. transbaicalica* Klishko, 2008); *Margaritifera laevis* (Haas, 1910) (syn.: *Margaritana sachalinensis* Zhadin, 1938); *Margaritifera middendorffi* (Rosen, 1926) (syn.: *Dahurinaia shigini* Zatravkin et Bogatov, 1987 **syn. nov.**; *Kurilinaia kamchatica* Bogatov, Prozorova et Starobogatov, 2003; *K. zatravkini* Bogatov, Prozorova et Starobogatov, 2003); *Margaritifera kurilensis* (Zatravkin et Starobogatov, 1984) (syn.: *M. togakushiensis* Kondo et Kobayashi, 2005 **syn. nov.**). Показана ошибочность синонимии *M. togakushiensis* и *M. middendorffi*, типовые экземпляры которых имеют разное строение кардинальных зубов замка. Последний вид может быть младшим синонимом *M. laevis*.

Ключевые слова: Margaritiferidae, *Margaritifera*, морфология раковины, замыкающий аппарат, видовой состав, синонимия, распространение, Красная книга Российской Федерации.

On the taxonomy and distribution of freshwater pearl mussels (Bivalvia: Unionoida: Margaritiferidae) in Russia

Victor V. Bogatov, Larisa A. Prozorova

Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity,
Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690022, Russia
e-mail: lprozorova@mail.ru

<https://orcid.org/0000-0002-0525-6983>

<https://orcid.org/0000-0003-2174-815X>

A brief history of the study of the fauna and taxonomy of Russian margaritiferids is presented, as well as a critical assessment of the use of various conchological characters. Based on the analysis of shell morphology of type specimens and literature data on phylogeny, the taxonomic position, synonymy and distributional areas of pearl mussels are clarified. The list of Margaritiferidae species included in the newly published *Red Data Book of the Russian Federation* has been corrected as follows: *Margaritifera margaritifera* (L., 1758) (syn.: *Unio elongata* Lamark, 1819; *Margaritana borealis* Westerlund, 1871); *Margaritifera dahurica* (Middendorff, 1850) (syn.: *Dahurinaia suifunensis* Moskvicheva, 1973; *D. tiunovae* Bogatov et Zatravkin, 1988; *D. komarovi* Bogatov, Prozorova et Starobogatov, 2003; *D. ussuriensis* Bogatov, Prozorova et Starobogatov, 2003; *D. prozorovae* Bogatov et Starobogatov, 2003 in Bogatov, Prozorova et Starobogatov, 2003; *D. transbaicalica* Klishko, 2008); *Margaritifera laevis* (Haas, 1910) (syn.: *Margaritana sachalinensis* Zhadin, 1938); *Margaritifera middendorffi* (Rosen, 1926) (syn.: *Dahurinaia shigini* Zatravkin et Bogatov, 1987 **syn. nov.**; *Kurilinaia kamchatica* Bogatov, Prozorova et Starobogatov, 2003; *K. zatravkini* Bogatov, Prozorova et Starobogatov, 2003); *Margaritifera kurilensis* (Zatravkin et Starobogatov, 1984) (syn.: *M. togakushiensis* Kondo et Kobayashi, 2005 **syn. nov.**). It is shown that the synonymy between *M. togakushiensis* and *M. middendorffi* is erroneous, because their type specimens have different structure of cardinal teeth. The latter species may be a junior synonym for *M. laevis*.

Key words: Margaritiferidae, *Margaritifera*, shell morphology, hinge, species content, synonymy, distribution, Red Data Book of the Russian Federation.

В период подготовки недавно опубликованной новой версии «Красной Книги Российской Федерации» [Красная книга..., 2021] перед авторами статьи, как экспертами секции водных беспозвоночных Комиссии по редким и находящимся под угрозой исчезновения животным, растениям и грибам Минприроды России, была поставлена задача по уточнению статуса и распространения традиционно охраняемых пресноводных моллюсков отряда Unionoidea, в том числе семейства Margaritiferidae. Для решения этой задачи параллельно с мониторинговыми исследованиями популяций дальневосточных жемчужниц нами были проанализированы литературные данные по их таксономии и филогении и выявлен ряд проблем, для разрешения которых была еще раз подробно рассмотрена морфология раковин *Margaritifera* Schumacher, 1816, хранящихся в коллекциях Зоологического института РАН, С.-Петербург (ЗИН РАН) и Федерального научного центра биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, Владивосток (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН).

Результаты и обсуждение

Как известно, к середине XX в. на территории России было зафиксировано четыре вида пресноводных жемчужниц: *Margaritifera margaritifera* (L., 1758) из северо-западных районов европейской части СССР, *Margaritifera dahurica* (Middendorff, 1850) из бассейна Амура, *Margaritifera sachalinensis* (Zhadin, 1938) с о-ва Сахалин и *Margaritifera middendorffi* (Rosen, 1926) с п-ова Камчатка [Жадин, 1938, 1952]. В дальнейшем все дальневосточные жемчужницы были выделены в самостоятельный род *Dahurinaia* Starobogatov, 1970, к составу которого последовательно добавились *Dahurinaia suifunensis* Moskvicheva, 1973 из бассейна

р. Раздольная на юге Приморского края, два вида с южных Курильских островов *Dahurinaia kurilensis* Zatravkin et Starobogatov, 1984 и *Dahurinaia shigini* Zatravkin et Bogatov, 1987, *Dahurinaia tiunovae* Bogatov et Zatravkin, 1988 из р. Комиссаровка бассейна оз. Ханка [Москвичева, 1973; Затравкин, Старобогатов, 1984; Затравкин, Богатов, 1987; Богатов, Затравкин, 1988], в то же время *M. sachalinensis* стал синонимом *Dahurinaia laevis* (Naas, 1910) [Затравкин, 1983].

Вышеперечисленные виды, за исключением *D. tiunovae*, были выделены традиционным способом на основе анализа совокупности конхологических признаков. В случае *D. tiunovae* был применен так называемый компараторный метод (КМ), в первоначальном варианте разделяющий виды по кривизне фронтального сечения створок, а после модификации по кривизне внешнего максимально-выпуклого контура раковины (МВК), проходящего через макушку и точки, максимально удаленные в разные моменты времени образования раковины от комиссуральной плоскости [Богатов, 2014; Bogatov et al., 2003]. Теоретической основой КМ послужила концепция А.В. Томпсона образования логарифмических спиралей у разных представителей животного мира [Thompson, 1946]. Считалось, что КМ позволяет довольно точно выявить скорость нарастания ширины раковины, форму и степень выпуклости створок [Логвиненко, Старобогатов, 1971; Shikov, Zatravkin, 1991], т.е. учесть большинство признаков, которые и ранее применялись при определении жемчужниц и других двустворок по их раковинам [Жадин, 1952]. В частности, традиционно учитывались общая форма раковины (почкообразная, овально-вытянутая, овальная), ее размеры, степень развитости и насеченности передних (кардинальных) зубов, наличие или отсутствие задних латеральных зубов (пластинок), степень выпуклости створок, определяемая по соотношению ширины раковины к ее длине или высоте [Жадин, 1938, 1952; Затравкин, Богатов, 1987; и др.].

Подробное исследование массовых сборов жемчужниц из коллекции ЗИН РАН и ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН показало, что практически все перечисленные выше признаки могут сильно варьировать, при этом наиболее изменчивы соотношения основных параметров раковин, значения которых у разных видов перекрываются, что особенно заметно при сравнении разноразмерных особей. Подобная вариабильность признаков объясняется тем, что форма раковины крупных двустворчатых моллюсков в процессе роста может заметно изменяться. Например, для половозрелых среднеразмерных (до 10 см длиной) амурских жемчужниц характерна прочная, но относительно тонкостенная раковина со слабо развитыми передними зубами и отсутствием задних (латеральных) зубов. В то же время, у крупных раковин, длина которых близка к 15 и более см, передние зубы могут сильно разрастаться, а толщина створки увеличиваться, при этом на задних валиках иногда формируются слабо выраженные пластины. Что касается укороченной яйцевидной формы раковины, описанной, например, у островных *D. shigini* и лектотипа *M. middendorffi*, то данный признак не может

считаться таксономическим, поскольку подобная форма образуется в результате внешних воздействий, замедляющих рост не погруженного в грунт заднего края раковины [Алимов, Богатов, 1975; Богатов, Кияшко, 2016] и встречается у всех видов жемчужниц, в том числе у европейских *M. margaritifera* (рис. 1).

Не является устойчивым признаком и почкообразная форма створок (рис. 2А), наиболее характерная для европейских жемчужниц, у которых, однако, встречаются также овально-вытянутые или овальные раковины (рис. 2В, С). Что касается степени выпуклости раковины, то в процессе роста у одних видов Unionoidea она может заметно увеличиваться, а у других – уменьшаться [Богатов, 2014].

Из признаков, описывающих форму раковины наиболее устойчивым является МВК, определяющий также и степень ее выпуклости, оцениваемую обычно отношением максимальной высоты раковины к ее ширине. Причем, если соотношения высоты к ширине раковины по ряду причин, связанных с неточностью измерений (коррозия макушек, вогнутость нижнего края раковин и пр.) или различием пропорций раковин с разными размерами, могут заметно перекрываться, то максимально выпуклые контуры, при их корректной прорисовке, показывают определенную стабильность. В связи с этим, в начале 2000-х гг. была предпринята попытка на основе коллекций моллюсков, хранящихся в Зоологическом институте РАН и Биолого-почвенном институте ДВО РАН (ныне ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН), провести ревизию жемчужниц с использованием модифицированного КМ,

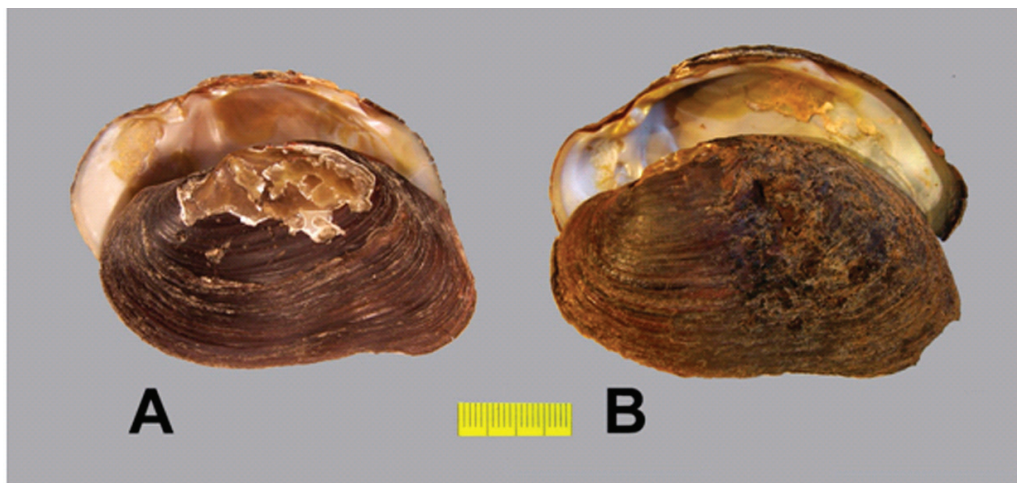


Рис. 1. Лектотип *Margaritifera middendorffi* (А) и раковина *Margaritifera margaritifera* (В) из р. Варзуза (сбор В. И. Жадина, 30.VII.1936 г., хранится в коллекции ЗИН РАН под названием *M. elongata*, № 10). Масштаб 2 см. Фото В.В. Богатова.

Fig. 1. Lectotype of the *Margaritifera middendorffi* (A) and the shell of *Margaritifera margaritifera* (B) from the Varzusa River (coll. V.I. Zhadin, 30.VII.1936, stored in the malacological collection of the Zoological Institute RAS, St. Petersburg, Russia under reg. no. ZISP (as *M. elongata*, no. 10). Photo by V.V. Bogatov. Scale bar 2 cm.

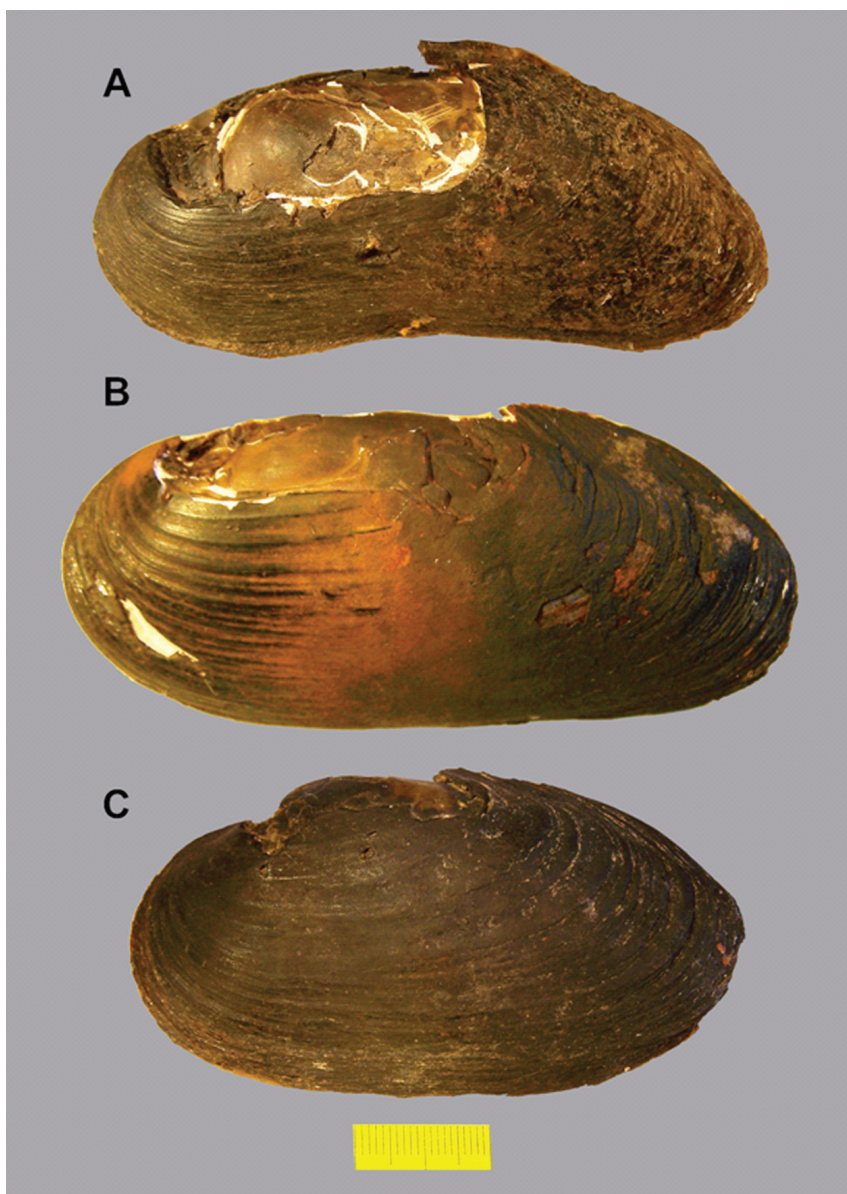


Рис. 2. Форма раковины у *Margaritifera margaritifera*: **А** – почкообразная (*M. margaritifera*, р. Муна, приток р. Умбы, № 38), **В** – овально-вытянутая (*M. borealis*, Германия, № 2), **С** – овальная (*M. margaritifera*, Швеция, № 1). Коллекции ЗИН РАН с указанием мест сборов и номеров хранения. Масштаб 2 см. Фото В.В. Богатова.

Fig. 2. Shell shape of *Margaritifera margaritifera*: **A** – kidney-shaped (*M. margaritifera*, Muna River, tributary of the Umba River, ZISP reg. no. 38); **B** – ovate-oblong (*M. borealis*, Germany, ZISP reg. no. 2); **C** – oval (*M. margaritifera*, Sweden, ZISP reg. no. 1). Photo by V.V. Bogatov. Scale bar 2 cm.

т.е. с учетом контуров максимально-выпуклого, а не поперечного (фронтального) сечения створок [Богатов, 2014; Bogatov et al., 2003]. В результате среди европейских жемчужниц было выделено три компараторных вида, отличающиеся друг от друга лишь кривизной МВК и признаками, которые определяются этой кривизной, например, отношением выпуклости раковины к ее высоте: наиболее уплощенный *M. margaritifera*, умеренно выпуклый *Margaritifera elongata* (Lamarck, 1819) и наиболее выпуклый *Margaritifera borealis* (Westerlund, 1871); названия для последних двух видов были подобраны Я. И. Старобогатовым на основе их первоописаний. Также в ходе ревизии у амуро-ханкайских жемчужниц была подтверждена валидность умеренно плоского *D. dahurica* и сильно выпуклого *D. tiunovae* и выделены два новых компараторных вида: наиболее плоский редкий *Dahurinaia prozorovae* Bogatov et Starobogatov, 2003 in Bogatov, Prozorova et Starobogatov, 2003 и умеренно выпуклый, чаще всего встречающийся *Dahurinaia ussuriensis* Bogatov, Prozorova et Starobogatov, 2003; на юге Приморья в бассейне Японского моря был подтвержден *D. sujfunensis* и описан компараторный *Dahurinaia komarovi* Bogatov, Prozorova et Starobogatov, 2003 [Bogatov et al., 2003]. Несмотря на то, что по контуру МВК *D. sujfunensis* оказался неотличимым от *D. dahurica*, а *D. komarovi* – от *D. ussuriensis*, южно-приморские виды были признаны валидными, основываясь на ошибочной биогеографической концепции длительной изоляции бассейнов рек Амур и Раздольная [Москвичева, 1973]. Формально южноприморские виды было рекомендовано отличать от близких им амурских видов по относительно более короткой (высокой) раковине и более выгнутому спинному краю, что, как выяснилось впоследствии, часто имеет экологические причины.

Гораздо более запутанной оказалась ситуация среди островных и камчатских жемчужниц. Дело в том, что еще В.И. Жадин в определительной таблице, посвященной роду *Margaritifera*, свёл в единую группу амурский *M. dahurica*, камчатский *M. middendorffi* и европейский *M. margaritifera* на основе того, что у этих видов «замок раковины состоит только из кардинальных зубов, латеральные зубы полностью редуцированы» [Жадин, 1952, с. 287]. По его мнению, два дальневосточных вида различаются между собой формой и размером раковины, а также формой кардинальных зубов, главным образом, кардинального зуба правой створки [Жадин, 1952, с. 287]:

«4 (5). Раковина крупная, вытянутая, кардинальный зуб правой створки высокий, пирамидальный...2. *M. dahurica* (Middendorff).

5 (4). Раковина небольшая, укороченно овальная, кардинальный зуб правой створки узко треугольный...3. *M. middendorffi* Rosen».

К сожалению, В.И. Жадин [1938, 1952] в качестве эталона *M. middendorffi* выбрал из имевшегося в коллекции ЗИН РАН сбора камчатских жемчужниц небольшой, явно уродливый укороченно-овальный экземпляр с крайней степенью изъеденности макушки и верхней части замочной площадки и без задних зубов (см. рис. 1А), что привело к переводу *M. middendorffi* в подрод *Dahurinaia* рода

Margaritifera по признаку наличия только передних зубов, в отличие от подрода *Kurilinaia* Zatravkin et Bogatov, 1988, у которых замок представлен как передними, так и ясно выраженными рудиментарными задними зубами [Богатов, Затравкин, 1988].

В дальнейшем по материалам конхологической ревизии было показано, что МВК типовых раковин *K. shigini* неотличимы от МВК некоторых паратипов *K. kurilensis* и потому сведен с этим названием в синонимы; при этом относительно плоские раковины *K. laevis* и умеренно выпуклые раковины *K. zatravkini* сохранили позиции отдельных морфологических видов [Bogatov et al., 2003]. Также статус дальневосточных подродов *Dahurinaia* и *Kurilinaia* был повышен до родового, а с п-ова Камчатка по кривизне МВК был выделен еще один компараторный вид *Kuriliana kamchatica* Bogatov, Prozorova et Starobogatov, 2003, отличающийся от *K. middendorffi* заметно более выпуклой раковиной [Bogatov et al., 2003]. Эти результаты были закреплены в «Определителе пресноводных моллюсков России», подготовленном под руководством Я.И. Старобогатова [Старобогатов и др., 2004].

Итоги вышеописанной ревизии не были поддержаны большинством российских и зарубежных специалистов [Сергеева и др., 2008; Graf, 2007; и др.] из-за сомнений в правомерности применения теоретических представлений А.В. Томпсона [Thompson, 1946] для видовой идентификации Unionoida, как и возможности с помощью КМ выделять реальные биологические виды. Эти сомнения получили подтверждение в целом ряде исследований, в том числе для восточно-европейских Unionidae [Bogatov et al., 2018], относимых ранее к 14 компараторным видам из четырех родов и двух подродов [Старобогатов и др., 2004; Богатов, Кияшко, 2016]. На основе ядерных и митохондриальных маркёров среди них было выделено всего пять генетически гомогенных и филогенетически обособленных групп, вероятно, соответствующих биологическим видам, что показало некорректность использования КМ для видовой диагностики Unionoida [Bogatov et al., 2018] и закрыло вопрос реальности компараторных видов.

Однако следует признать, что внутри физиономически сходных групп компараторных видов крупных двустворчатых моллюсков из разных родов существует ограниченное число встречающихся совместно (неэкологических) 2–4 форм со специфической кривизной створок – от максимально выпуклой до наиболее плоской [Старобогатов и др., 2004; и др.], что может указывать на наличие внутривидовой структуры. В связи с этим первым автором была выдвинута идея существования так называемых поликонтурных видов [Богатов, 2014]. Понять биологический смысл поликонтурных видов и рассмотреть внутривидовую структуру жемчужниц могли бы помочь молекулярно-генетические исследования, если бы для анализа подбирались экземпляры по принципу различий МВК, а не соотношений основных промеров раковины, как было сделано [Сергеева и др., 2008; Болотов и др., 2013; Bolotov et al., 2015]. Такой упрощенный подход, особенно

в сочетании с абсолютизацией конхологических признаков, может привести к абсурдным результатам подобно обнаружению в бассейне Верхнего Амура восьми видов жемчужниц, включая не только амурские, но также южноприморский, новый для науки [Клишко, 2008] и даже курило-камчатские виды [Klishko, 2009]. Изучение раковины голотипа *Dahurinaia transbaicalica* Klishko, 2008 показало, что он не отличим от *D. ussuriensis* [Богатов, 2012]. К такому же выводу приводит изучение строения замыкающего аппарата у раковин голотипов *D. ussuriensis* и *D. transbaicalica*. На рис. 3 четко видно, что кардинальные зубы правой створки у этих раковин не имеют принципиальных различий, характеризуются конической формой, но заметно различаются размерами из-за разницы в величине раковин, на что указывают пропорции собственно зубов и мускульных отпечатков. Исключительно поэтому зуб в более крупной раковине голотипа *D. transbaicalica* (рис. 2В) выглядит более разросшимся и заостренным, чем у голотипа *D. ussuriensis* (рис. 2А).

Что касается обнаружения в бассейне Амура сахалино-курильских *D. (Kurilinaia) laevis* и *D. (K.) zatrovskini*, то, судя по иллюстрациям в сообщении об их находке [Клишко, 2009], эти раковины имеют типичное для амурских жемчужниц строение замка, несмотря на наличие слабозаметных латеральных пластинок, поскольку у крупных (старых) раковин следы редуцированных латеральных зубов заметны довольно часто [Богатов, 2012], на что, в свое время, указывал еще В.И. Жадин [1952]. В дальнейшем это мнение было подтверждено данными молекулярно-генетического анализа, выполненного А.А. Кондаковым, в результате чего искусственное разнообразие жемчужниц бассейна Верхнего Амура «сократилось» до единственного вида *M. dahurica* [Клишко, 2014].

Вышеуказанный факт соответствия генетического и конхологического критериев подтверждают наше мнение о необходимости обращать особое внимание

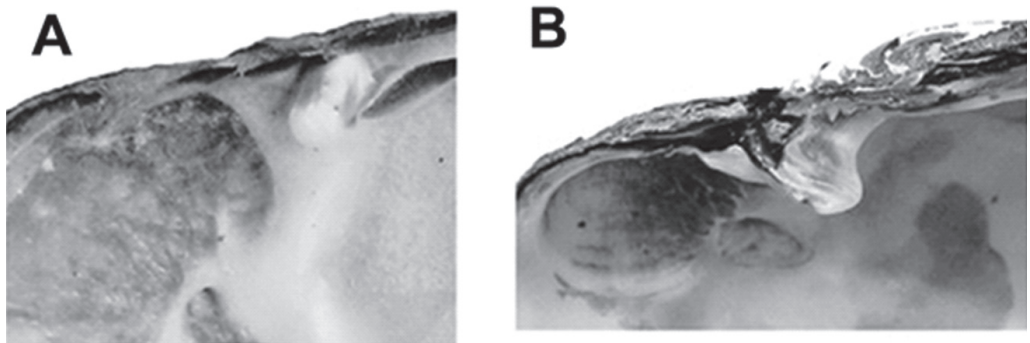


Рис. 3. Кардинальные зубы у голотипов *Dahurinaia ussuriensis* (А) и *D. transbaicalica* (В). По: Клишко [2014], рис. 6б, в. Масштаб не был приведен в авторском варианте.

Fig. 3. Cardinal (anterior) teeth of the *D. ussuriensis* holotype (А) and of the *D. transbaicalica* holotype (В). After Klishko [2014], Fig. 6б, в). Scale bar was not given by the author.

на детали строения замыкающего аппарата жемчужниц, среди которых есть таксономически важные признаки. В частности, при сравнении замков разных видов дальневосточных жемчужниц резко выделяются *M. kurilensis* и описанный с Японских островов *Margaritifera togakushiensis* Kondo et Kobayashi, 2005, имеющие заметно более крупные кардинальные зубы (рис. 4); причем этот признак был обозначен в качестве основного в диагнозе последнего вида [Kondo, Kobayashi, 2005]. Вместе с тем, после прекращения широкого использования КМ в изучении видового состава российских Margaritiferidae решающее значение получили молекулярно-генетические методы при почти полном игнорировании морфологических, включая строение замка [Bolotov et al., 2015, 2016]. С использованием молекулярной методики были выявлены сестринские отношения внутри двух пар видов *M. dahurica* и *M. margaritifera* (BPP 1.00) и *M. middendorffi* и *M. laevis* (BPP 0.97),

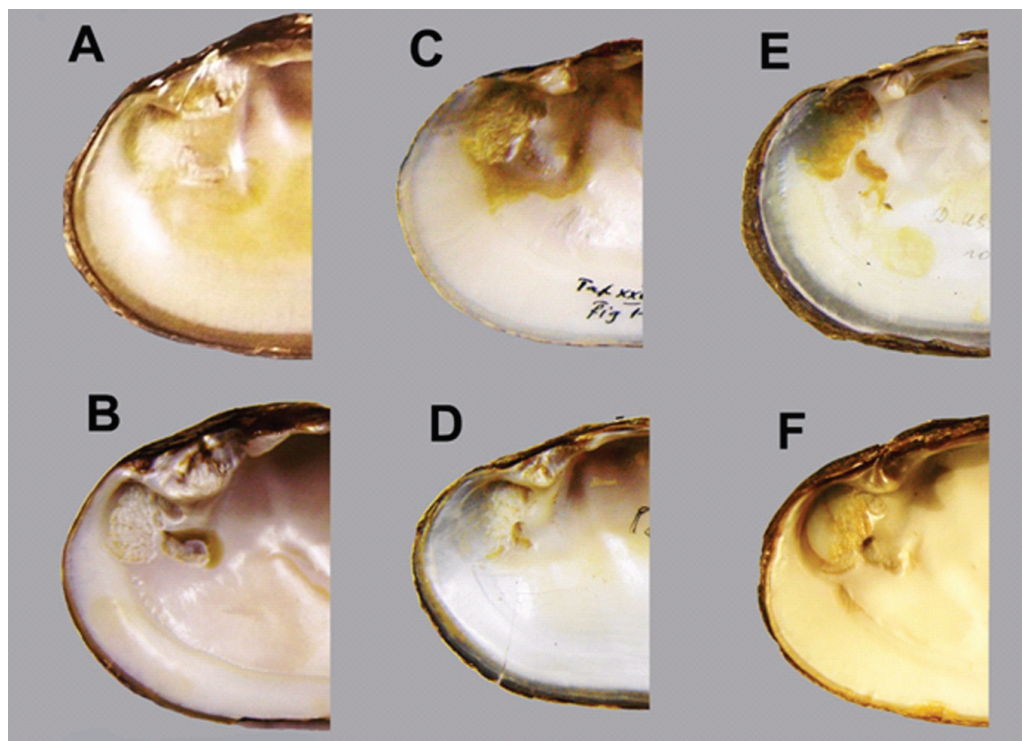


Рис. 4. Кардинальные зубы правой створки *Margaritifera*: **A** – *M. togakushiensis* (голотип, по: Kondo, Kobayashi [2005], p. 137, fig. 6), **B** – *M. kurilensis* (голотип), **C** – *M. middendorffi* (лектотип), **D** – *M. laevis* (голотип *Kurilinaia zatravkini*), **E** – *M. dahurica* (голотип *Dahurinaia ussuriensis*), **F** – *M. margaritifera* (ЗИН РАН, № 46 по систематическому каталогу). Фото B–F – В. В. Богатова.

Fig. 4. Cardibal teeth of right valve of the *Margaritifera* species: **A** – *M. togakushiensis* holotype, after Kondo, Kobayashi [2005], p. 137, fig. 6; **B** – *M. kurilensis* holotype, **C** – *M. middendorffi* lectotype; **D** – *M. laevis* (*Kurilinaia zatravkini* holotype); **E** – *M. dahurica* (*Dahurinaia ussuriensis* holotype); **F** – *M. margaritifera* (ZISP reg. no. 46). Photo by V.V. Bogatov (B–F).

на основе чего *Dahurinaia* и *Kurilinaia* были сведены в синонимы к *Margaritifera*; в южном Приморье, как и в бассейне Амура был подтвержден только один биологический вид *M. dahurica*, а в Курило-Камчатском районе два – *M. middendorffi*, обнаруженный, кроме Камчатки, на Сахалине и южных Курилах, и обитающий там же *M. laevis* с младшими синонимами *M. sachalinensis*, *K. kurilensis*, *K. zatravkini*, *D. shigini* [Bolotov et al., 2015]. Кроме того, *M. togakushiensis* сведен в синонимы к *M. middendorffi* [Bolotov et al., 2016], несмотря на явные различия в строении замка (рис. 4), что неизбежно внесло путаницу в уже казалось бы проясненную картину фауны жемчужниц тихоокеанского бассейна.

Путаница состоит в том, что предложенная синонимия [Bolotov et al., 2015, 2016] объединяет в один виды с разным строением замка, несмотря на то, что японские исследователи выявили генетические различия на видовом уровне именно у особей с крупными и мелкими кардинальными зубами, отнесенными ими, соответственно, к *M. togakushiensis* и *M. laevis* [Kurihara et al., 2005; Takeuchi et al., 2015; Sakai et al., 2017], обитающими в проточных водоемах Хонсю и Хоккайдо как порознь, так и совместно [Sakai et al., 2017]. Поэтому, в отличие от доказанной синонимии названий группы рода (*Margaritifera*, *Dahurinaia*, *Kurilinaia*) вышеперечисленный список видовых синонимов, предложенный российскими специалистами [Bolotov et al., 2015, 2016], представляется нам ошибочным.

Сравнение замков типовых экземпляров дальневосточных жемчужниц (рис. 4) наглядно демонстрирует, что для описанного в 1984 г. *M. kurilensis*, как и для *M. togakushiensis*, характерны крайне массивные кардинальные зубы, которые по площади своей проекции равны или даже превышают площадь передних мускульных отпечатков (рис. 4А, В), в то время как у лектотипа *M. middendorffi* (рис. 4С), голотипов *K. zatravkini* (= *M. laevis*) и *D. ussuriensis* (= *M. dahurica*), так же как и у европейских *M. margaritifera* (рис. 4D–F), кардинальные зубы выражены значительно слабее, так что площадь их проекции заметно меньше площади мускульных отпечатков (масштаб на рис. 4 не указан в связи с оценкой относительных, а не абсолютных параметров). В связи с этим мы относим *M. togakushiensis* к младшим синонимам вида *M. kurilensis*, а не *M. middendorffi*, как предлагалось ранее [Bolotov et al., 2016]. В пользу такой синонимии свидетельствует также и паразитологический критерий, т.к. хозяевами глехидий *M. togakushiensis* являются кунджа [Kondo, Kobayashi, 2005; Sakai et al., 2017], как и у *M. kurilensis* [Прозорова, 2021], в отличие от симы в случае *M. laevis* [Kondo, Kobayashi, 2005; Sakai et al., 2017]. Заметим, что виды рыб-хозяев глехидий *M. middendorffi* точно не установлены [Прозорова, 2021; Bolotov et al., 2015], что, вероятно, связано с отсутствием четких морфологических критериев и потому сомнительной самостоятельности данного вида.

Остается все же неясным, сколько видов жемчужниц, два или три, обитают в ручьях и реках Японских и Курильских островов, на Сахалине и Камчатке. По молекулярно-генетическим данным их всего два, поскольку в каждом из серии

молекулярно-генетических исследований, проведенных в этом районе российскими и японскими научными группами с использованием нескольких маркеров, выявлялись лишь два основных гаплотипа [Kurihara et al., 2005; Bolotov et al., 2015, 2016; Takeuchi et al., 2015; Sakai et al., 2017]. К такому же выводу подводит и морфологический критерий – наличие двух разновидностей замка с крупными и мелкими кардинальными зубами. Но при составлении видовых очерков для новой «Красной книги Российской Федерации» [Прозорова, 2021] мы исходили из второго предположения, поскольку сводить в синонимы *M. laevis* и *M. middenforffi*, имеющих слабые кардинальные зубы, сочли преждевременным. Для окончательного решения вопроса о видовом разнообразии жемчужниц тихоокеанского бассейна необходимо провести интегративное исследование особей одновременно из российской и японской частей их ареала от Хонсю до Камчатки. Это должно подтвердить наше предположение, что в ручьях и реках этого региона обитают два вида жемчужниц, но только не *M. laevis* и *M. middenforffi*, а *M. laevis* (= *M. middenforffi*) и *M. kurilensis* (= *M. togakushiensis*), дивергенция которых произошла в результате приспособления к паразитированию личинок на разных породах лососевых рыб. Первый вид *M. laevis*, связанный в своем жизненном цикле с теплолюбивой симой, распространен от юга Японии до Камчатки. Ареал второго вида ограничен распространением кунджи, и поэтому *M. kurilensis* наиболее обычен несколько севернее, чем *M. laevis*, встречаясь в Японии, главным образом, на Хоккайдо и только изредка в северной половине Хонсю. В России на южных Курильских островах, Сахалине и Камчатке ареалы обоих видов жемчужниц, по-видимому, полностью перекрываются.

Заключение

Таким образом, основываясь на изложенных выше фактах и умозаключениях, мы составили следующий список синонимов для пяти российских видов Margaritiferidae (в «Красной книге РФ» [2021] дальневосточные виды приведены под родовым названием *Dahurinaia* по техническим причинам в соответствии со списком в приказе Минприроды, который был составлен еще в 2016 г. без учета молекулярно-генетических данных):

1. *Margaritifera margaritifera* (L., 1758)

Syn.: *Unio elongata* Lamark, 1819; *Margaritana borealis* Westerlund, 1871.

2. *Margaritifera dahurica* (Middendorff, 1850)

Syn.: *Dahurinaia sujfunensis* Moskvicheva, 1973; *D. tiunovae* Bogatov et Zatravkin, 1988; *D. komarovi* Bogatov, Prozorova et Starobogatov, 2003; *D. ussuriensis* Bogatov, Prozorova et Starobogatov, 2003; *D. prozorovae* Bogatov et Starobogatov, 2003; *D. transbaicalica* Klishko, 2008.

3. *Margaritifera laevis* (Haas, 1910)

Syn.: *Margaritana sachalinensis* Zhadin, 1938.

4. *Margaritifera middendorffi* (Rosen, 1926)

Syn.: *Dahurinaia shigini* Zatravkin et Bogatov, 1987 **syn. nov.**; *Kurilinaia kamchatica* Bogatov, Prozorova et Starobogatov, 2003; *K. zatravkini* Bogatov, Prozorova et Starobogatov, 2003.

5. *Margaritifera kurilensis* (Zatravkin et Starobogatov, 1984)

Syn.: *M. togakushiensis* Kondo et Kobayashi, 2005 **syn. nov.**

В соответствие с представленной синонимией уточнены российские ареалы этих видов.

1. *M. margaritifera* на территории Российской Федерации сохранился в реках бассейна Балтийского и Белого морей и ныне достоверно известен в Республике Карелия, Мурманской, Ленинградской и Архангельской областях; отдельные популяции вида отмечены в Вологодской и Новгородской областях. Более подробно опубликованные места находок перечислены в видовом очерке в «Красной книге РФ» [Прозорова, 2021].

2. *M. dahurica* встречается спорадически по всему бассейну Амура от самых верховий в р. Аргунь и Шилка до низовий; из не связанных с Амуром рек отмечен в бассейне р. Раздольная на юге Приморского края, в р. Лангры на северо-западе Сахалина [Bogatov et al., 2003] и в р. Пещерная на восточных склонах Сихотэ-Алиня, где отмечался не только в прошлом, но и нынешнем веке (ориг. данные). Более подробно места находок перечислены в видовом очерке в «Красной книге РФ» [Прозорова, 2021].

3. *M. laevis* в России наиболее известен с о-ва Сахалин, где обитает в реках охотоморского бассейна Вал, Даги, Тымь, Набиль, Поронай и в небольших водотоках южной части острова, а также на южных Курилах [Прозорова и др., 2002; Лабай, 2016; Bogatov et al., 2003; Pietsch et al., 2012; Volotov et al., 2015]. Более подробно места находок перечислены в видовом очерке в «Красной книге РФ» [Прозорова, 2021].

4. *M. middendorffi* ранее считался эндемиком п-ова Камчатка [Старобогатов и др., 2004; Bogatov et al., 2003], а затем распространенным на юг до Японии, включая Сахалин и Кунашир [Volotov et al., 2015], что объясняется его возможной синонимией с *M. laevis*.

5. *M. kurilensis* обитает на Японских (Хоккайдо, северная половина Хонсю) и южных Курильских (Итуруп, Кунашир, Шикотан) островах, а также на Сахалине [Прозорова и др., 2002; Старобогатов и др., 2004; Прозорова, 2021; Bogatov et al., 2003; Kondo, Kobayashi, 2005; Pietsch et al., 2012], причем не только на юге, но и на севере острова [Akiyama et al., 2013].

Благодарности

Работа поддержана Комиссией по редким и находящимся под угрозой исчезновения животным, растениям и грибам Минприроды России. Авторы выражают признательность Л.Л. Ярохнович за помощь при работе с коллекциями моллюсков, хранящихся в Зоологическом институте РАН.

Литература

- Алимов А.Ф., Богатов В.В. 1975. Рост беззубки *Anodonta piscinalis* в водохранилищах Калининской области // Зоологический журнал. Т. 54, № 1. С. 27–31.
- Богатов В.В. 2012. Жемчужницы (*Bivalvia*, *Margaritiferidae*, *Dahurinaia*) бассейна Амура // Зоологический журнал. Т. 91, № 3. С. 273–276.
- Богатов В.В. 2014. Есть ли будущее у компараторного метода при диагностике крупных двустворчатых моллюсков (*Bivalvia*: *Unionida*)? // Известия Российской академии наук. Серия биологическая. № 3. С. 309–320.
- Богатов В.В., Затравкин М.Н. 1988. Новые виды отряда *Unioniformes* (*Mollusca Bivalvia*) с юга Дальнего Востока СССР // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 171. С. 155–168.
- Богатов В.В., Кияшко П.В. 2016. Класс двустворчатые моллюски – *Bivalvia* Linnaeus, 1758 // Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Том 2. Зообентос. М., С.-Пб.: Т-во науч. изданий КМК. С. 285–334.
- Болотов И.Н., Махров А.А., Беспалая Ю.В., Вихрев И.В., Аксенова О.В., Аспхольм П.Э., Гофаров М.Ю., Островский А.Н., Попов И.Ю., Пальцер И.С., Рудзите М., Рудзитес М., Ворошилова И.С., Соколова С.Е. 2013. Итоги тестирования компараторного метода: кривизна фронтального сечения створки раковины не может служить систематическим признаком у пресноводных жемчужниц рода *Margaritifera* // Известия Российской академии наук. Серия биологическая. № 2. С. 245–256.
- Жадин В.И. 1938. Моллюски. Семейство *Unionidae* // Фауна СССР. Т. 4, вып. 1. С. 1–170.
- Жадин В.И. 1952. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР. М.–Л.: Изд-во АН СССР. 376 с.
- Затравкин М.Н. 1983. *Unionoidea* фауны СССР и их роль как промежуточных хозяев и элиминаторов трематод // Моллюски, систематика, экология и закономерности распространения. Вып. 7. Л.: Наука. С. 40–44.
- Затравкин М.Н., Богатов В.В. 1987. Крупные двустворчатые моллюски пресных и солоноватых вод Дальнего Востока СССР. Владивосток: ДВО АН СССР. 153 с.
- Затравкин М.Н., Старобогатов Я.И. 1984. Новые виды надсемейства *Unionoidea* (*Bivalvia*, *Unioniformes*) Дальнего Востока СССР // Зоологический журнал. Т. 63, № 12. С. 1785–1791.
- Клишко О.К. 2008. *Dahurinaia transbaicalica* sp. n. (*Bivalvia*, *Margaritiferidae*) – новый вид жемчужниц из Забайкалья с замечаниями по естественной истории дальневосточных наяд // Вестник зоологии. Т. 42, № 4. С. 291–302.
- Клишко О.К. 2014. Жемчужницы рода *Dahurinaia* (*Bivalvia*, *Margaritiferidae*) – разноразмерные группы вида *Margaritifera dahurica* Middendorff, 1850 // Известия Российской академии наук. Серия биологическая. № 5. С. 481–491.
- Красная книга Российской Федерации, том «Животные». 2-ое издание. 2021. М.: ФГБУ «ВНИИ Экология». 1128 с.
- Лабай Л.С. 2016. Гладкая или сахалинская жемчужница (гладкая курилиная) – *Kurilinaia laevis* (Naas, 1910) // Красная книга Сахалинской области. М.: Буки Веди. С. 216–217.
- Логвиненко Б.М., Старобогатов Я.И. 1971. Кривизна фронтального сечения створки как систематический признак у двустворчатых моллюсков // Научные доклады высшей школы. Биологические науки. № 5. С. 7–11.
- Москвичева И.М. 1973. Наяды (*Bivalvia*, *Unionoidea*) бассейна Амура и Приморья // Зоологический журнал. Т. 52, № 10. С. 1458–1471.
- Прозорова Л.А. 2021. Класс Двустворчатые – *Bivalvia* // Красная книга Российской Федерации, том «Животные». 2-ое издание. М.: ФГБУ «ВНИИ Экология». С. 84–102.
- Прозорова Л.А., Саенко Е.М., Богатов В.В. 2002. Пресноводные моллюски // Растительный и животный мир Курильских островов (материалы Международного Курильского проекта). Владивосток: Дальнаука. С. 82–95.

- Сергеева И.С., Болотов И.Н., Беспалая Ю.В. и др. 2008. Пресноводные жемчужницы рода *Margaritifera* (Mollusca: Bivalvia), выделенные в виды *M. elongata* (Lamarck, 1819) и *M. borealis* (Westerlund, 1871), принадлежат к виду *M. margaritifera* (Linnaeus, 1758) // Известия Российской академии наук. Серия биологическая. № 1. С. 119–122.
- Старобогатов Я.И., Прозорова Л.А., Богатов В.В., Саенко Е.М. 2004. Моллюски // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Том 6. Моллюски, полихеты, немертины. С.-Пб: Наука. С. 9–491.
- Akiyama B., Kimura R., Nomoto K., Usui T., Machida Y. 2013. New record of the freshwater pearl mussel *Margaritifera togakushiensis* from northern Sakhalin, the Russian Far East // Venus (Japanese Journal of Malacology). V. 71. P. 191–198.
- Bogatov V.V., Neretina T.V., Anisimova A.S., Abdrakhmanov A. 2018. Evaluation of the applicability of the comparative method for species diagnosis of Unionidae (Bivalvia) by genetic analysis // Doklady Biological Sciences. V. 482. P. 202–205.
- Bogatov V.V., Prozorova L.A., Starobogatov Y.I. 2003. The family Margaritiferidae (Mollusca: Bivalvia) in Russia // Ruthenica (Russian Malacological Journal). V. 13, N 1. P. 41–52.
- Bolotov I.N., Bepalaya Yu.V., Vikhrev I.V. et al. 2015. Taxonomy and distribution of freshwater pearl mussels (Unionoida: Margaritiferidae) of the Russian Far East // PLoS One. V. 10, N 5. e0122408.
- Bolotov I.N., Vikhrev I.V., Bepalaya Yu.V., Gofarov M.Y., Kondakov A.V., Konopleva E.S., Bolotov N.N., Lyubas A.A. 2016. Multi-locus fossil-calibrated phylogeny, biogeography and a subgeneric revision of the Margaritiferidae (Mollusca: Bivalvia: Unionoida) // Molecular Phylogenetics and Evolution. V. 103. P. 104–121.
- Graf D.L. 2007. Palearctic freshwater mussel (Mollusca: Bivalvia: Unionoida) diversity and the Comparative Method as a species concept // Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia. V. 156. P. 71–88.
- Klishko O.K. 2009. Sakhalin-Kurile species of pearl mussels (Bivalvia: Margaritiferidae) from Transbaikalye // Korean Journal of Malacology. V. 25. P. 237–242.
- Kondo T., Kobayashi O. 2005. Revision of the genus *Margaritifera* (Bivalvia: Margaritiferidae) of Japan, with description of a new species // Venus (Japanese Journal of Malacology). V. 64. P. 135–140.
- Kurihara Y., Sakai H., Kitano S., Kobayashi O., Goto A. 2005. Genetic and morphological divergence in the freshwater pearl mussel, *Margaritifera laevis* (Bivalvia: Margaritiferidae), with reference to the existence of two distinct species // Venus (Japanese Journal of Malacology). V. 64. P. 55–62.
- Pietsch T.W., Bogatov V.V., Storozhenko S.Yu., Lelej A.S., Barkalov V.Yu., Takahashi H., Joneson S.L., Kholin S.K., Glew K.A., Harpel J.A., Krestov P.V., Makarchenko E.A., Minakawa N., Ôhara M., Bennett D.J., Anderson T.R., Crawford R.L., Prozorova L.A., Kuwahara Y., Shedko S.V., Yabe M., Woods P.J., Stevenson D.E. 2012. Biodiversity and biogeography of Sakhalin Islands // Flora and Fauna of North-West Pacific Islands (Materials of International Kuril and Sakhalin Island Projects). S.Yu. Storozhenko (Ed.). Vladivostok: Dalnauka. P. 11–78.
- Takeuchi M., Okada A., Kakino W. 2015. Phylogenetic relationships of two freshwater pearl mussels, *Margaritifera laevis* (Haas, 1910) and *Margaritifera togakushiensis* Kondo & Kobayashi, 2005 (Bivalvia: Margaritiferidae), in the Japanese Archipelago // Molluscan Research. V. 35. P. 218–226.
- Thompson A.W. 1946. Growth and Form. Cambridge: New York University Press. 1116 p.
- Sakai H., Kurihara Y., Goto A. 2017. Genetic diversity, divergence and population structure in the Japanese freshwater pearl mussels, *Margaritifera laevis* and *M. togakushiensis* // Venus (Japanese Journal of Malacology). V. 75, N. 1–4. P. 79–53.
- Shikov E.V., Zatravkin M.N. 1991. The comparative method of taxonomic studies of Bivalvia used by Soviet malacologists // Malakologische Abhandlungen (Staatliches Museum für Tierkunde, Dresden). Bd. 15. S. 149–159.