

**КРУПНЫЕ ДВУСТВОРЧАТЫЕ МОЛЛЮСКИ
ПРЕСНЫХ ВОД РОССИИ**

**LARGE BIVALVE MOLLUSCS
OF RUSSIA'S FRESH WATERS**

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
Far Eastern Branch
Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity

V.V. Bogatov

**LARGE BIVALVE MOLLUSCS
OF RUSSIA'S FRESH
WATERS**

(illustrated atlas)

Vladivostok
Dalnauka
2022

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
Дальневосточное отделение
Федеральный научный центр
биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН

В.В. Богатов

**КРУПНЫЕ ДВУСТВОРЧАТЫЕ
МОЛЛЮСКИ ПРЕСНЫХ ВОД
РОССИИ**

(илюстрированный атлас)

Владивосток
Дальнаука
2022

УДК 594.1(084.4)(470+571)

ББК 28.691

Б73

Ответственный редактор:

д. б. н., проф. *А.С. Лелей*

Рецензенты:

д. б. н., проф. *Е.А. Макарченко*

к. б. н. *К.А. Лутаенко*

Богатов В.В.

Б73 Крупные двустворчатые моллюски пресных вод России (иллюстрированный атлас). – Владивосток: Дальнаука, 2022. – 288 с., 91 цв. вкл.
ISBN 978-5-8044-1717-9

В атласе представлены 35 известных к настоящему времени номинативных видов крупных двустворчатых моллюсков (*Bivalvia Linnaeus, 1758*) и их основные внутривидовые формы, включая компараторные подвиды, обитающие в континентальных водоемах России. Кроме того, в книгу включена информация о методах сбора и обработки моллюсков, особенностях их биологии, а также определительные ключи. Атлас предназначен для исследователей водных экосистем и студентов биологических специальностей высших учебных заведений.

Bogatov V.V.

Large Bivalve Molluscs of Russia's Fresh Waters (illustrated atlas). – Vladivostok: Dalnauka, 2022. – 288 p., 91 colors. incl.

The atlas contains 35 currently known nominative species of large bivalve molluscs (*Bivalvia Linnaeus, 1758*) and their main intraspecific forms, including comparator subspecies, living in the continental waters of Russia. In addition, the book includes information on the methods of collecting and processing molluscs, the features of their biology, as well as their identification keys. This atlas is intended for researchers of aquatic ecosystems and for students of biological specialties of higher educational institutions.

Утверждено к печати Ученым советом ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН

Издание осуществлено при финансовой поддержке
Дальневосточного отделения РАН

ISBN 978-5-8044-1717-9

© Богатов В.В., 2022

© Дальневосточное отделение РАН, 2022

© ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, 2022

© ООО «Дальнаука», 2022

ПРЕДИСЛОВИЕ

Последние исследования формообразования раковин у крупных двустворчатых моллюсков, подкрепленные результатами генетических анализов, показали, с одной стороны, вполне ожидаемую ограниченность морфологического подхода при таксономической систематизации данных, с другой – неприменимость компараторного метода для видовой идентификации моллюсков, который, однако, оказался полезным при изучении закономерностей роста. В то же время уже становится понятно, что широко проводимые ныне в таксономических целях молекулярно-генетические исследования *Bivalvia* в отрыве от морфологического изучения моллюсков могут привести к путанице при их видовой идентификации на практике, что не позволяет разрабатывать эффективные меры охраны, особенно для редких и исчезающих видов.

Задача настоящего Атласа заключается в объединении результатов морфологических и молекулярно-генетических исследований, проведенных в последние десятилетия как в нашей стране, так и за рубежом. В книге рассмотрены все известные к настоящему времени таксоны крупных двустворчатых моллюсков видового и подвидового ранга, известные с территории Российской Федерации, включая типовые экземпляры.

В иллюстрированных таблицах представлены фотографии моллюсков, выполненные автором в разные годы, из коллекций Зоологического института РАН (ЗИН РАН) и Федерального научного центра биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН), причем в подписях к фотографиям дано современное название таксонов, а в скобках – название, под которым хранятся и, через косую скобку, хранились моллюски, если название было изменено, а также номер хранения по систематическому каталогу, если таковой имеется.

В предисловии к Атласу не могу не сказать теплые слова в адрес одного из моих учителей, выдающегося отечественного ученого Ярослава Игоревича Старобогатова (1932–2004) – зоолога, систематика, эволюциониста, биогеографа, основателя российской малакологической школы, который блестяще владел сравнительно-морфологическим и сравнительно-анатомическим методами. Именно его энциклопедические знания, педагогический талант, энтузиазм, терпимость и постоянная помощь при работе с коллекционным материалом способствовали тому, что я уже многие годы занимаюсь изучением пресноводных моллюсков России. Остается только сожалеть, что в период творческого расцвета этого удивительно светлого и эрудированного человека еще не был

Предисловие

изобретен доступный для широкого применения молекулярно-генетический метод исследования. Со студенческих лет при изучении моллюсков я чувствовал постоянную поддержку со стороны своего научного руководителя, а в последние три десятилетия – и близкого друга, выдающегося российского гидробиолога академика РАН Александра Федоровича Алимова (1933–2019), а также замечательного отечественного биолога профессора Владислава Вильгельмовича Хлебовича. Может показаться невероятным, но я подружился с ним при моей сдаче кандидатского экзамена по гидробиологии экзаменационной комиссии Зоологического института АН СССР, в которую он входил. Я благодарен за содействие и поддержку куратору коллекции наземных и пресноводных моллюсков ЗИН РАН к. б. н. Павлу Владимировичу Кияшко. Кроме того, хочу выразить глубокую признательность одному из старейших работников Зоологического института Лидии Леонидовне Ярохнович за ее заботу, многолетнее сотрудничество и помочь в работе с коллекционными сборами моллюсков.

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема № 121031000147-6).

*B.B. Богатов,
академик РАН*

МОРФОЛОГИЯ РАКОВИНЫ И МЯГКИХ ТКАНЕЙ

Двустворчатые моллюски (класс Bivalvia) – одна из самых древних групп донных беспозвоночных (наиболее ранние находки известны из верхнекембрийских слоев). Современные представители класса насчитывают около 20000 видов, обитающих в Мировом океане, краевых морях, а также в солоноватоводных и пресных водоемах [Богатов, Кияшко, 2016].

Тело пресноводных двустворчатых моллюсков одето раковиной, состоящей из двух симметричных створок. Плоскость их смыкания называется *комисуральной плоскостью*. На каждой створке выделяют спинной, брюшной, передний и задний края, плавно переходящие друг в друга или образующие на границе смежных краев закругленный уголок. Створки на спинной стороне связаны эластичной перемычкой – *лигаментом*. Основная, наиболее заметная часть лигамента всегда лежит позади макушек, что определяет положение переднего и заднего концов створки (рис. 1). Часто лигамент расположен на известковых пластинках (*нимфах*), которые начинаются под макушкой

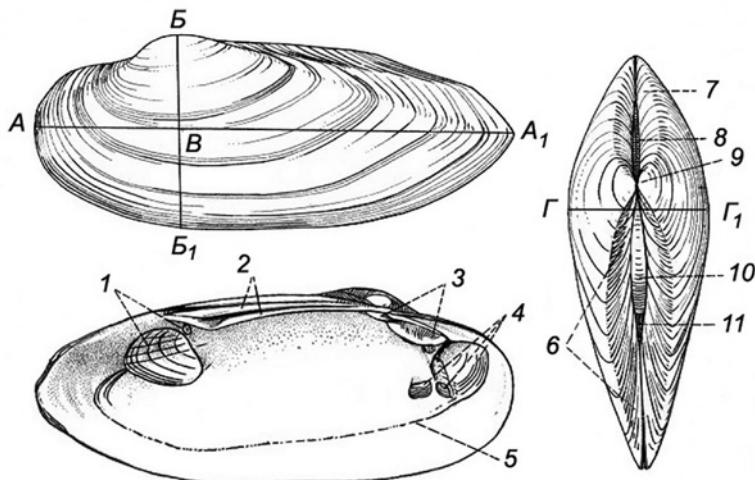


Рис. 1. Раковина перловицы *Unio pictorum* (Linnaeus, 1758). По: [Жадин, 1938].

1 – задние мускульные отпечатки; 2 – латеральные (задние) зубы; 3 – кардинальные (передние) зубы; 4 – передние мускульные отпечатки; 5 – мантийная линия; 6 – щит; 7 – щиток; 8 – синулус; 9 – макушка (верхушка); 10 – лигамент; 11 – синус. Схема промеров: AA_1 – длина раковины; BB_1 – высота раковины; $\Gamma\Gamma_1$ – выпуклость (толщина, ширина) раковины; AB – передняя часть раковины; BA – задняя часть раковины.

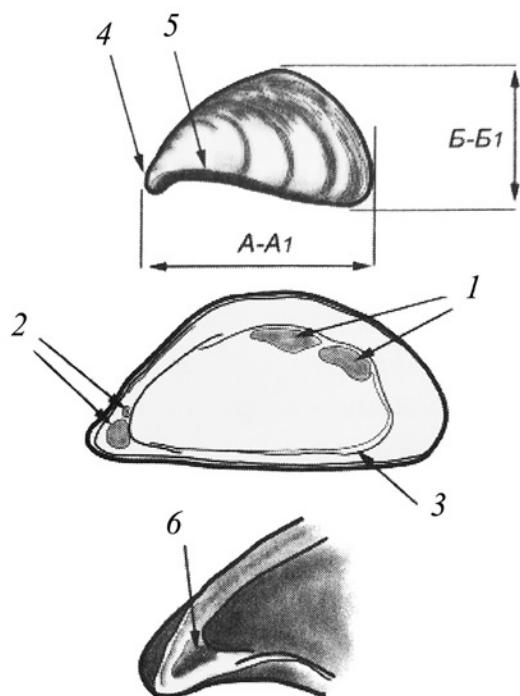
и резко обрываются на заднем крае, образуя уголок у основания нимфы. Над спинным краем в той или иной степени возвышается макушка – начальная часть каждой створки. Она может быть сдвинута вперед или располагаться над срединой спинного края. Форма поверхности раковины около макушек (степень ее приподнятости над краем створки) имеет таксономическое значение. Обычно форму макушек оценивают со спинной стороны сбоку, рассматривая левую створку справа, а правую – слева, наклоняя створку для просмотра к себе примерно на 15–30° от вертикальной оси.

У некоторых групп моллюсков спинной край за макушками может разрастаться, закрывая лигамент и образуя наклоненное к переднему краю крыло. Впереди макушек у ряда видов имеется уплощенный участок ланцетовидной формы – щиток (см. рис. 1). Аналогичный, но более вытянутый участок, называемый щитом, формируется и позади макушек. Позади лигамента расположено углубление, закрытое пленкой, которое носит название лигаментного синуса. Впереди лигамента и макушек между створками находится ланцетовидное отверстие, прикрытое пленкой, – синулус. На наружной поверхности створки видны линии нарастания (роста), а реже – концентрические валики – морицины. Наиболее выделяющиеся своей глубиной и четкостью линии роста обычно рассматриваются как годовые кольца. Для многих представителей Unionidae характерна макушечная скульптура в виде валиков или бугорков разной толщины и конфигурации. Макушечная скульптура важна при определении родовой принадлежности моллюсков. У некоторых раковин макушечная скульптура может быть не развита или не видна из-за коррозии. Часто за макушками имеется линия в виде резкого перегиба, проходящего от макушки доentralного конца заднего края створки, – задний килевой перегиб.

У некоторых Bivalvia внутри раковины имеется замок, состоящий из расширенного спинного края – замочной площадки и нескольких выступов различной формы – зубов, расположенных на ней. Замок предназначен для точного совмещения створок при их смыкании, поскольку каждому зубу одной створки соответствует углубление в другой. Замки бывают различных типов и имеют большое значение при выделении таксонов высокого ранга. У представителей Unionidae и Margaritiferidae замок схизодонтий, относящийся к группе прегетеродонтий. Он состоит из задних и передних зубов, расположенных соответственно позади и переди макушки (см. рис. 1). В развитом замке Unionidae передние зубы много короче задних и имеют вид выступов разной формы или коротких пластинок, тогда как задние зубы имеют вид длинных, тонких, прямых или слабо изогнутых пластинок. Иногда (например, у Margaritiferidae) задние зубы илиrudimentированы, или отсутствуют. У Unionidae передние и задние зубы могут исчезать полностью (тогда замочная площадка сужена) или остаются только задние зубы.

На внутренней поверхности раковины в ее передних и задних частях имеются по две пары *мускульных отпечатков* – мест прикрепления мускулов-замыкателей (*аддукторов*) к створкам. Эти отпечатки представляют собой широкие площадки, расположенные примерно на уровне середины высоты створки или несколько ниже. Поверхность отпечатков у Unionidae обычно гладкая, с заметными линиями роста. У представителей Margaritiferidae передние отпечатки, хотя бы частично, имеют морщинистый рельеф. Задний аддуктор расположен близ спинного края створки. Рядом с отпечатками аддукторов помещаются отпечатки *ретракторов ноги*. В некоторых случаях аддукторы крепятся к особым внутренним примакушечным выростам – *септам* (например, у представителей рода *Dreissena*) (рис. 2). Вдоль краев створок тянется след от прикрепления мышц мантии – *мантийная линия*. В тех случаях, когда имеются развитые сифоны, мантийная линия в задней половине створки образует более или менее глубокий изгиб – *мантийный синус*. Участок между мантийной линией и брюшным краем створки имеет вид слабо выпуклого валика, называемого *прикраевым валиком*. У представителей Margaritiferidae мантийные мускулы прикрепляются кроме мантийной линии почти по всей внутренней поверхности створки.

Стенка раковины образована тремя слоями (рис. 3). Внешний – *периостракум*, представленный органическим веществом – конхиолином, может достигать значительной толщины. Он обладает определенной устойчивостью к химическим воздействиям и служит для защиты подлежащих слоев углекислой извести. В некоторых случаях конхиолин настолько тонкий, что может стираться (главным образом в области макушек) даже у молодых моллюсков. *Остракум* образует основную стенку раковины и представлен призмати-



Rис. 2. Раковина сем. Dreissenidae. По: [Богуцкая и др., 2013] (с изменениями).
1 – задние мускульные отпечатки, 2 – передние мускульные отпечатки, 3 – мантийная линия, 4 – макушка, 5 – киль (килевой перигиб), 9 – септа. А-А₁ – длина раковины, Б-Б₁ – высота раковины.

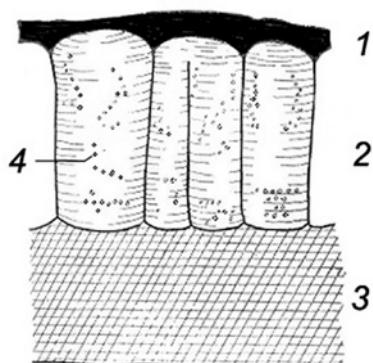


Рис. 3. Поперечный шлиф раковины беззубки *Anodonta*. По: [Жадин, 1933].

1 – периостракум; 2 – остракум (призмы); 3 – гипостракум (перламутр); 4 – зернышки конхиолина.

ческими кристаллами углекислой извести. Гипостракум (внутренний слой) – это пластинчатые кристаллы углекислой извести, расположенные параллельно поверхности створки и способные иррадировать, образуя характерный перламутровый блеск. У некоторых моллюсков перламутр отсутствует или отсутствует частично (например, у *Corbicula*), а гипостракум представляет собой матовый фарфоровидный слой с перекрестно-пластинчатой структурой известковых кристаллов.

Листки мантии, покрывающие мягкое тело моллюска, срастаются в нескольких местах, оставляя, как правило, три отверстия: большое для ноги и два сифональных отверстия – нижнее (жаберный сифон) для входа воды и верхнее (анальный сифон) для ее выброса (рис. 4). Край и внутренняя

поверхность нижнего сифонального отверстия, а иногда и край верхнего (например, у дальневосточных *Nodulariinae*) снабжены папиллами. Их количество, форма и порядок расположения могут иметь таксономическое значение. Иногда дорсально от сифональных отверстий расположено супрасифональное отверстие. В мантийной полости имеются полужабры (жабры) по две пары с каждой стороны. Часто внутренние листки полужабр срастаются, образуя горизонтальную перегородку, разделяющую мантийную полость на верхнюю (супрабранхиальную) и нижнюю части. Нижняя часть является дыхательной полостью, а через верхнюю происходит удаление отработанной воды. Нога в большинстве случаев топоровидная или клиновидная, хорошо развита и направлена концом вперед. По верхней части заднего края ноги иногда формируется плоский листок, расположенный между жабрами, – педальный киль. У *Dreissena* нога сильно укорочена в связи с прикрепленным образом жизни. Ее железа формирует пучок нитей биссуса, которым моллюск прикрепляется к твердому субстрату.

С двух сторон от ротового отверстия расположены своеобразные мускулистые ресничные лопасти – ротовые щупальца. Пищеварительная система состоит из короткого пищевода, сложно устроенного мешкообразного желудка, средней и задней кишок. В желудок открываются пищеварительные дивертикулы (печень) и отверстие мешка, содержащего «кристаллический стебелек» (студенистую массу, состоящую из белкового вещества типа глобулина). Слюнные железы отсутствуют. Кровеносная система незамкнутая, сердце расположено на спинной стороне, оно состоит из охватывающего заднюю

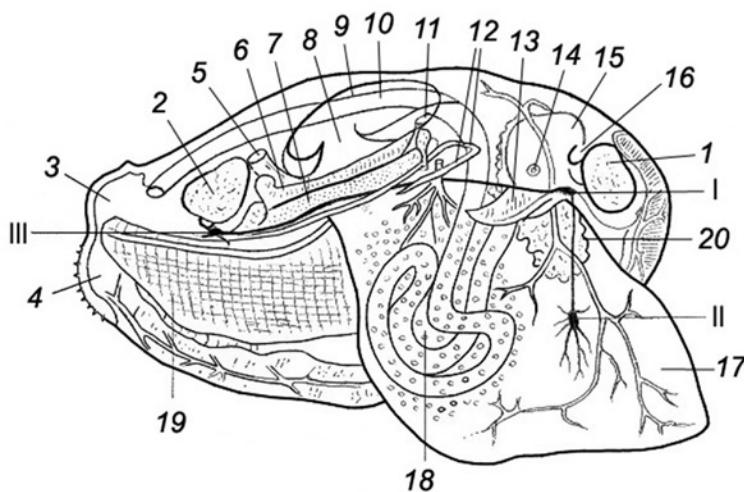


Рис. 4. Внутреннее строение беззубки *Anodonta* (мантия и жабры правой стороны удалены).
По: [Жадин, 1933].

I – головной, II – ножной, III – висцеральный нервные узлы; 1 – передний мускул-замыкатель раковины; 2 – задний мускул-замыкатель раковины; 3 – анальный сифон; 4 – жаберный сифон; 5 – задний мускул-ретрактор; 6 – верхний отдел боянусова органа; 7 – нижний отдел боянусова органа; 8 – предсердие; 9 – желудочек сердца; 10 – кишка; 11 – сообщение почки с околосердечной сумкой; 12 – прикрепление двух пластинок правого внутреннего жаберного листа; 13 – ротовые щупальца; 14 – отверстие протока печени; 15 – желудок; 16 – передний мускул-ретрактор; 17 – нога; 18 – половая железа; 19 – внутренняя жабра; 20 – печень.

кишку желудочка и двух боковых *предсердий*, заключенных в околосердечную сумку – *перикардий*. От желудочка отходят передняя и задняя аорты. *Выделительная система* представлена парными *почечными мешками* или *боянусовыми органами*, сообщающимися посредством реноперикардиальных каналов с околосердечной сумкой и нефропоров с мантийной полостью. Кроме того, имеются экскреторные перикардиальные железы. *Нервная система* представлена тремя парами ганглиев (головного, ножного и висцерального), соединенных между собой длинными коннективами. *Половая система* образована парными гонадами, открывающимися в супрабранхиальное пространство мантийной полости, реже впадающими в протоки выделительной системы. Двустворчатые моллюски раздельнопольные, за исключением мелких двустворчатых моллюсков семейства Sphaeriidae, которые обладают гермафродитными половыми органами. У беззубок и перловиц в условиях стоячих замкнутых водоемов может появляться большое количество гермафродитов. Среди крупных двустворчатых моллюсков часто наблюдаются случаи межвидового скрещивания. *Гибридам* обычно свойственны признаки обоих родителей, что затрудняет определения моллюсков.

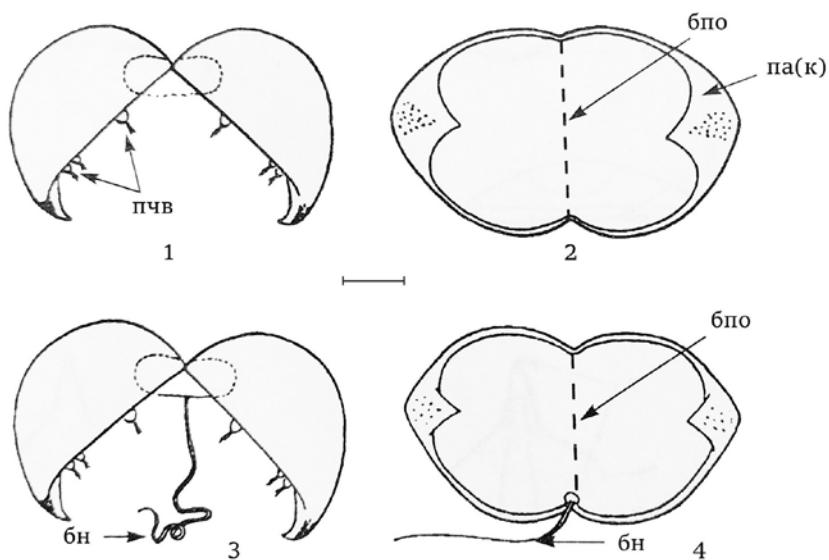


Рис. 5. Схема строения глохидия: 1–2 – глохидий представителей Psilunioninae; 3–4 – глохидий представителей Unioninae [па(к) – прикрепительный аппарат (крючок), пчв – пучки чувствительных волосков, бпо – брюшная продольная ось тела, бн – биссусная нить]. Масштаб: 100 мкм. По: [Wächtler et al., 2001].

Индивидуальное развитие у представителей семейств Unionidae и Margaritiferidae протекает с образованием своеобразной личинки – глохидия (рис. 5), определенное время паразитирующей на рыбе [Жадин, 1952; Саенко, 2006; и мн. др.]. После оплодотворения яиц формирующиеся глохидии сохраняются в особым образом измененных участках жабр – марсупиях. У Margaritiferidae марсупии образуются как в наружных, так и во внутренних жабрах, у Unionidae – только в наружных жабрах (рис. 6). Выброс зрелых глохидиев

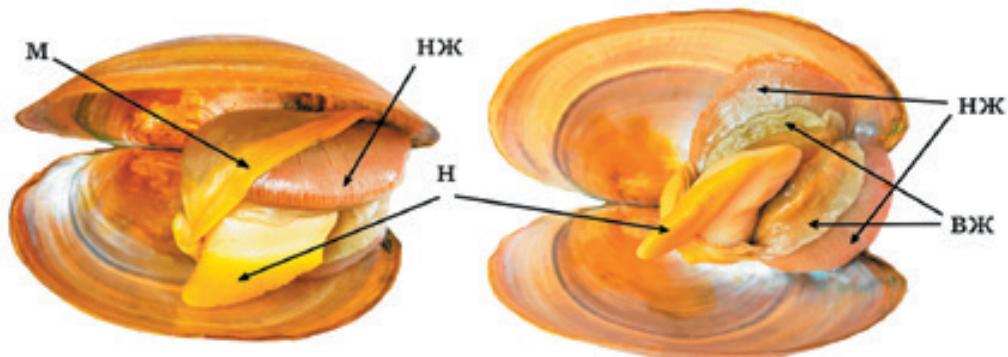


Рис. 6. Мягкое тело у *Buldowskia* sp.: м – мантия, н – нога, вж – внутренние жабры, нж – наружные жабры с глохидиями.

происходит через выводной сифон моллюска. У *Dreissena* из яйцевых оболочек выходит личинка, которая через очень короткое время превращается в планктонную двустворчатую личинку – *ротигер* (*велигер*). В толще воды такая личинка перемещается с помощью особого двигательного аппарата – *велюма*, иначе *паруса*. По мере роста личинка приобретает макушки, но сохраняет велюм. Такая личинка называется *великонхом*. Достигнув определенного возраста, личинка опускается на дно, велюм редуцируется, и молодой моллюск переходит к образу жизни, характерному для взрослых особей.

МЕТОДЫ СБОРА И КАМЕРАЛЬНОЙ ОБРАБОТКИ

Методы изучения пресноводных двустворчатых моллюсков описаны в ряде специальных руководств и монографий [Жадин, 1938, 1952; Алимов, Богатов, 1975; Старобогатов, 1977; Шкорбатов, Старобогатов, 1990; Старобогатов и др., 2004; Богатов, Старобогатов, Прозорова, 2005; Богатов, 2014, 2015; Богатов, Кияшко, 2016; и др.].

Крупные двустворчатые моллюски собираются вручную или с использованием специальных орудий лова, среди которых наиболее эффективен зубчаторы сачок (рис. 7). Кроме того, для сбора моллюсков применяют драги различных конструкций, черпаки, небольшие бредни с привязанной к нижней подборе цепью, невода. Для разовых сборов можно использовать широкие грабли с решеткой на тыльной стороне, выполненной из металлических стержней и проволоки (рис. 8). Мелкие моллюски имеют довольно большую плотность поселения и поэтому обильны в дночерпательных пробах.

Первую фиксацию двустворчатых моллюсков следует проводить 96%-ным этиловым спиртом, который через сутки следует заменить на 70%-ный спирт. Пустые раковины лучше всего сохранять в сухом виде. Чтобы раковины не растрескивались при высыхании, их смазывают глицерином.

Для изучения строения мягкого тела моллюсков их раковины вскрывают. У крупных экземпляров скальпелем или тонким ножом как можно аккуратнее перерезают аддукторы на участке между мантией и створкой, после чего раковина раскрывается. Мелких моллюсков при таком способе легко повредить, поэтому их перед вскрытием выдерживают в течение 1–2 суток в 40–50%-ном

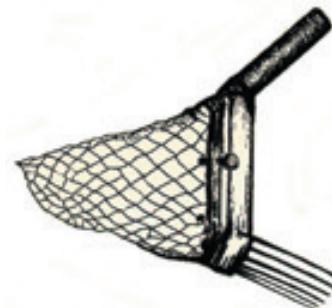


Рис. 7. Зубчаторы сачок для ловли Unionidae. По: [Жадин, 1938]

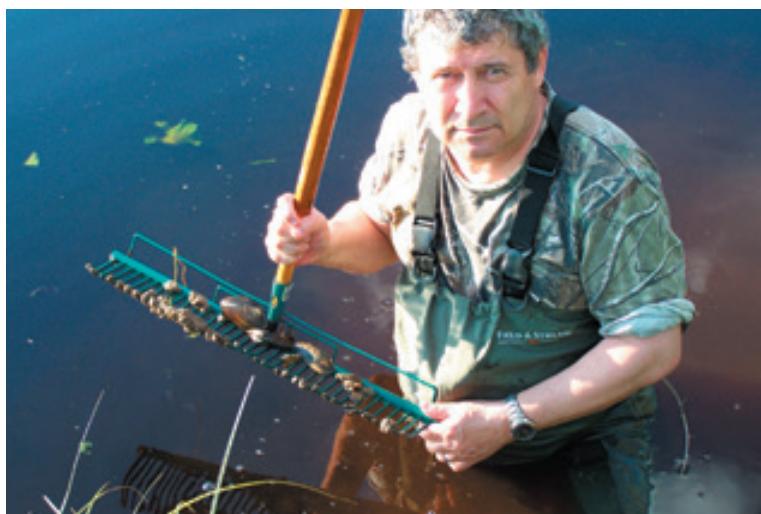


Рис. 8. Сбор двустворчатых моллюсков с помощью граблей. Фото И. Аракчеева

растворе этилового спирта. При такой процедуре створки раскрываются за счет слабой мацерации в зоне прикрепления аддукторов. После этого материал фиксируют в 70%-ном спирте.

Промеры раковины двустворчатых моллюсков

Обычно раковина двустворчатых моллюсков измеряется по трем стандартным промерам: *длина* – расстояние по продольной оси раковины между наиболее удаленными точками переднего и заднего краев, *высота* – расстояние по перпендикуляру к продольной оси раковины между макушкой (высота у макушек), либо лигаментом (высота у лигамента), либо вершиной крыла (высота у крыла) и наиболее удаленной точкой брюшного края, *выпуклость* – расстояние по перпендикуляру к комиссуральной плоскости между наиболее удаленными от нее точками створок (рис. 9, см. рис. 1). Высота у лигамента обычно измеряется в случаях сильной изъеденности (коррозии) макушек, сломанном крыле или при условии узкого переднего края, когда макушка значительно смещена к переднему краю и расположена заметно ниже лигамента. При измерении высоты раковины необходимо указывать, в каком месте было проведено измерение (у макушки, лигамента или крыла). Степень выпуклости раковины (*индекс выпуклости*) обычно оценивается соотношением выпуклости раковины (B) к ее высоте (H). Если значение индекса B/H меньше 0.3–0.4 – раковина считается плоской или слабо выпуклой, при значении индекса от 0.3–0.4 до 0.5–0.6 – умеренно выпуклой, от 0.5–0.6 до 0.7 – выпуклой, и выше 0.7 – сильно выпуклой. Через соотношение высоты раковины (H) к ее длине (L) определяется общая форма раковины. Например, если у моллюсков

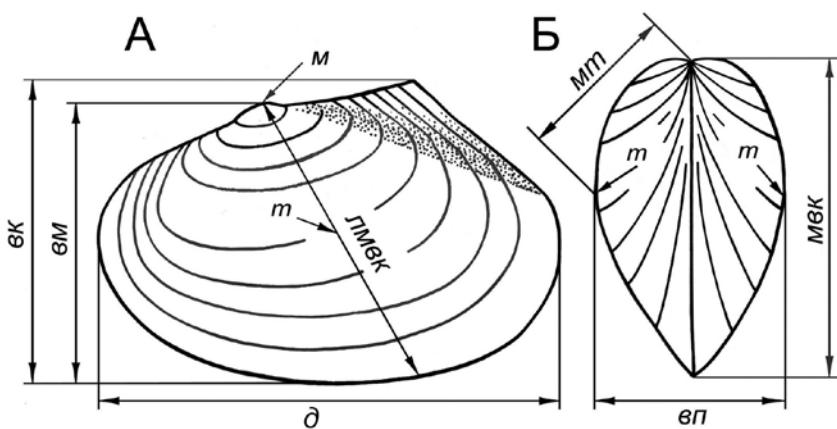


Рис. 9. Основные промеры раковин крупных двустворчатых моллюсков (А – вид сбоку, Б – вид спереди в позиции максимально выпуклого сечения): *m* – макушка; *m'* – наиболее выступающая точка боковой поверхности раковины; *вк* – высота раковины у крыла; *вм* – высота у макушки; *д* – длина раковины; *вп* – выпуклость двух створок; *мт* – расстояние между макушкой и наиболее выступающей точкой боковой поверхности раковины; *лмвк* – линия максимально выпуклого контура на боковой поверхности створки; *мвк* – высота максимально выпуклого контура. По: [Старобогатов и др., 2004]

с неразвитым крылом соотношение H/L не превышает 0.45, то раковина считается удлиненно-овальной, от 0.5 до 0.6 – овальной, и около 0.7–0.8 – яйцевидной. Наличие островершинного крыла в совокупности с узким передним и задним краями придает раковине треугольную форму, а у моллюсков без крыла, но с заметными резкими переходами или уголками между как минимум тремя краями раковины (например: передним и спинным, спинным и задним, задним и нижним) раковина оценивается как трапециевидная или овальночетырехугольная. Суженная за макушками задняя часть раковины придает ей коническую форму, а суженная передняя часть раковины – клювовидную.

Необходимо помнить, что у видов, обладающих *аллометрическим типом роста* (рост с изменением формы тела), с увеличением размеров моллюсков рассчитанные соотношения/индексы основных промеров раковины могут значительно изменяться. В определительных ключах такие индексы характеризуют, как правило, средневозрастных моллюсков, при этом результаты промеров молодых и старых раковин не учитываются, либо их значения специально оговариваются. Кроме того, в процессе развития двустворчатых моллюсков может наблюдаться резкое замедление роста (рис. 10 *a, б*) или, наоборот, разрастание (рис. 11 *a, б*) задней части спинного и/или заднего краев раковины, т. е. тех ее частей, которые не погружены в грунт. В результате общая форма створок может заметноискажаться. Подобные искажения формы моллюсков не имеют систематического значения и, по-видимому, связаны с воздействием

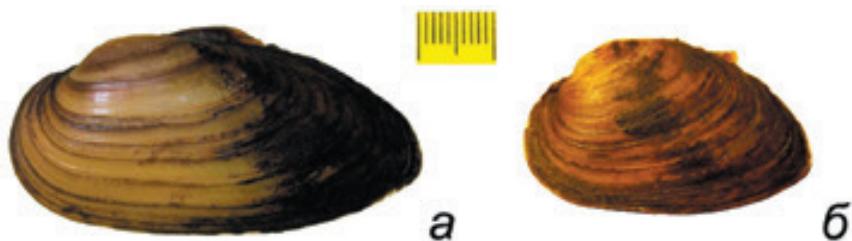


Рис. 10. Раковины перловицы (левые створки) *Uniono pictorum* (Linnaeus, 1758): а – стандартная форма; б – форма с неразвитым задним краем (р. Ивица, Тверская обл.; коллекция ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН). Масштаб 1 см

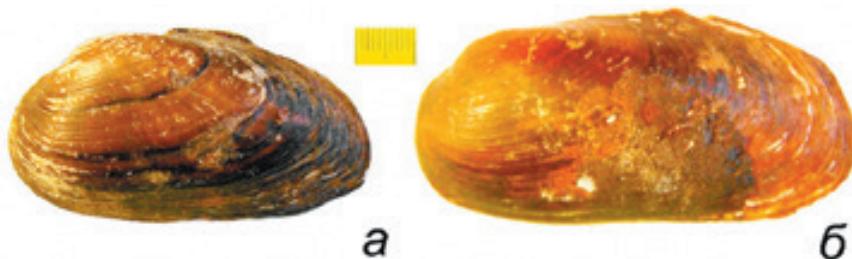


Рис. 11. Раковины перловицы (левые створки) *Uniono crassus* Philipsson in Retzius, 1788: а – стандартная форма (р. Ока у г. Калуга, коллекция ЗИН РАН); б – форма с разросшимся задним краем (из коллекции Вестерлюнда, коллекция ЗИН РАН). Масштаб 1 см

метаболитов сообщества перифитона, развивающегося на омываемых водой участках створок, и состоящего в основном из бактерий, водорослей, грибов, мелких беспозвоночных и других организмов.

КОМПАРАТОРНЫЙ МЕТОД

Изучение поперечных контуров раковин

С конца 1960 – начала 1970-х гг. в Советском Союзе для видовой идентификации пресноводных Unionida (Bivalvia) стал применяться компараторный метод (от лат. *comparator* – сравнивающий), позволяющий с помощью микроскопа и рисовального аппарата сопоставлять контуры поперечных сечений створок путем наложения их рисунков друг на друга. В основу данного метода были положены теоретические представления Томпсона [Thompson, 1946], согласно которым рост некоторых групп животных, в том числе Unionidae, происходит по траекториям, соответствующим логарифмическим спиральям. На основании этого положения отечественными специалистами была

постулирована видоспецифичность формы внешнего контура створки, проходящего от макушки к нижнему краю раковины, перпендикулярно ее продольной оси [Алимов, 1967; Логвиненко, Старобогатов, 1971; Скарлато и др., 1990; Shikov, Zatravkin, 1991; и др.].

Впоследствии было показано, что первые версии компараторного метода имели серьезные недоработки, связанные в основном с изначально неправильной установкой раковин под микроскопом [Богатов и др., 2005; Богатов, 2007, 2010]. Кроме того, прорисовка контуров створок осуществлялась без достаточного учета их изъеденности (коррозии), а начальная точка, от которой развертывалась кривая контура (полярный центр), оценивалась приблизительно, что лишь усиливало возможность ошибки при идентификации моллюсков. Недочеты компараторного метода привели к неоправданному описанию новых видов, которое в итоге дискредитировало и сам метод. У многих малакологов сложилось справедливое мнение о нецелесообразности применения компараторного метода в таксономических исследованиях крупных двустворок [Кафанов, 2007; Graf, 2007; Сергеева и др., 2008; Богатов, 2014; и др.].

В то же время было показано, что для исследования закономерностей роста и формообразования раковин двустворчатых моллюсков полезным оказался модифицированный компараторный метод (МКМ) [Богатов, 2014], основанный на использовании сечения, которое проходит через макушку и точки, максимально удаленные в разные моменты времени образования раковины от комиссулярных плоскостей, т. е. максимально выпуклого контура створок (МВК) (обычно такое сечение проходит под углом к продольной оси раковины) (рис. 12). В связи с этим важно понимать, что раковины двустворчатых моллюсков растут от макушки, и каждая из траекторий нарастания имеет собственную форму кривой/спирали. Направления траекторий нарастания раковины хорошо видны, например, на створках с расходящимися от макушки темными, чаще всего зелеными полосами (рис. 13). Максимально выпуклые контуры представляют собой максимально выпуклую траекторию, по которой происходит нарастание раковин. Контуры таких траекторий наиболее удобны при сопоставлении разных по размеру моллюсков.

Замечания. Для прорисовки максимально выпуклых контуров используют микроскоп (увеличение 6×0.6) и рисовальный аппарат. Створку под микроскопом устанавливают передним концом вверх в положение, при котором полярные оптические оси микроскопа лежали бы не только в плоскости смыкания створок (комиссулярной плоскости), но и в комиссулярных плоскостях наиболее раннего времени образования (подобные плоскости очерчены линиями нарастания). За начальную точку развертывания кривой МВС (полярный центр) берут точку схождения у макушки хорошо видимых в микроскоп линий роста (если макушка изъедена, то линии роста прорисо-

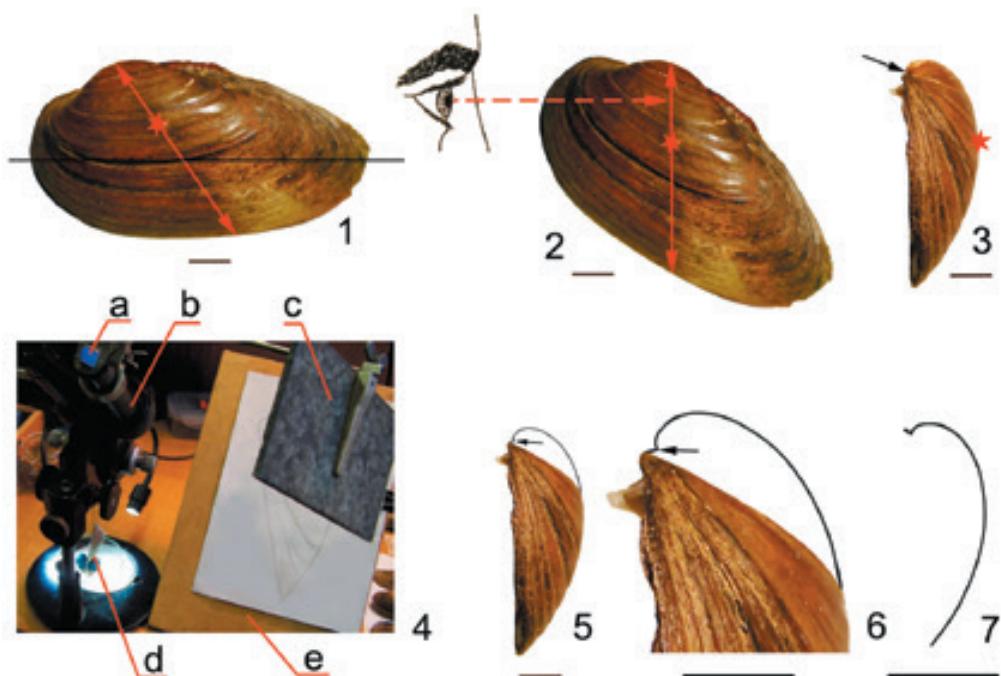


Рис. 12. Определение максимально выпуклого контура левой створки *Unio* модифицированным компараторным методом: 1 – вид створки сбоку; 2 – положение створки для прорисовки МВК; 3 – вид спереди в позиции просмотра МВК; 4 – стереоскопический бинокулярный микроскоп MBS-2 с прикрепленным рисовальным аппаратом Аббе (а – светоделительная призма, б – микроскоп, с – зеркало, д – раковина *Bivalvia*, установленная на пластилине для просмотра, е – подставка с листом бумаги для зарисовки контуров); 5 – прорисованный участок верхней трети МВК; 6 – то же при большем увеличении; 7 – итоговый рисунок МВК. Сплошной красной линией на створках показано боковое положение линии МВК, пунктирной линией – направление просмотра для зарисовки МВК, звездочкой отмечена наиболее выступающая точка боковой поверхности створки, черными стрелками – центр спирали (точка, из которой разворачивается спиреообразный контур). Масштаб 1 см



Рис. 13. Левая створка перловицы *Unio crassus* с расходящимися от макушки полосами (р. Жаксыкар в окр. г. Актюбинск, коллекция ЗИН РАН).
Масштаб 1 см

вывают до точки их схождения).

Считается, что в некоторых случаях полученные контуры близки к логарифмической или равноугольной спирали. Отличительное свойство логарифмической спирали заключается в том, что угол между касательной к любой точке спирали и полярным радиусом (линией, проведенной из полярного центра к точке касания) остается для данной спирали постоянным (рис. 14 А). Характер кривизны контуров логарифмических спиралей определяется величиной постоянного угла α , а также отношением ширины спирали к ее высоте (рис. 14 Б). Если контур максимально выпуклого сечения отличается от логарифмической спирали, то угол α в процессе роста может увеличиваться (тогда максимально выпуклый контур и раковина в целом становятся более выпуклыми) или уменьшаться (тогда максимально выпуклый контур и раковина становятся более плоскими). В некоторых случаях траектории нарастания створок представлены другими типами алгебраических или трансцендентных плоских спиралей либо иными кривыми или ломаными линиями, не имеющими отношения к спиралям.

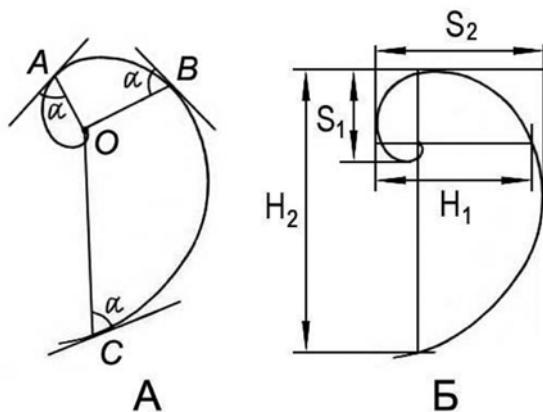


Рис. 14. Логарифмические спирали: А – постоянный угол α логарифмической спирали (O – полярный центр; OA , OB и OC – полярные радиусы); Б – соотношение между выпуклостью логарифмической спирали S к её высоте H в двух произвольно взятых позициях – S_1 , S_2 и H_1 , H_2 соответственно

При исследовании раковин с различными задачами с помощью МКМ необходимо также понимать, почему применяющиеся для таксономических целей контуры фронтальных сечений створок, т. е. сечений, проведенных через макушку перпендикулярно продольной оси раковины [Старобогатов, 1977] или перпендикулярно линиям, соединяющим нижние края передних и задних зубов (у перловиц) [Shikov, Zatravkin, 1991] (рис. 15, 16) или середины отпечатков мускулов замыкателей (у беззубок) [Шкорбатов, Старобогатов, 1990] (рис. 17), не могут быть использованы как при видовой идентификации моллюсков, так и при изучении формообразования крупных двустворчатых моллюсков. Дело в том, что у большинства видов *Bivalvia* фронтальное сечение не совпадает с внешним фронтальным контуром створки. При установке раковины в позицию фронтального сечения в микроскоп на самом деле видны контуры максимально выпуклого сечения, но наклоненного к продольной

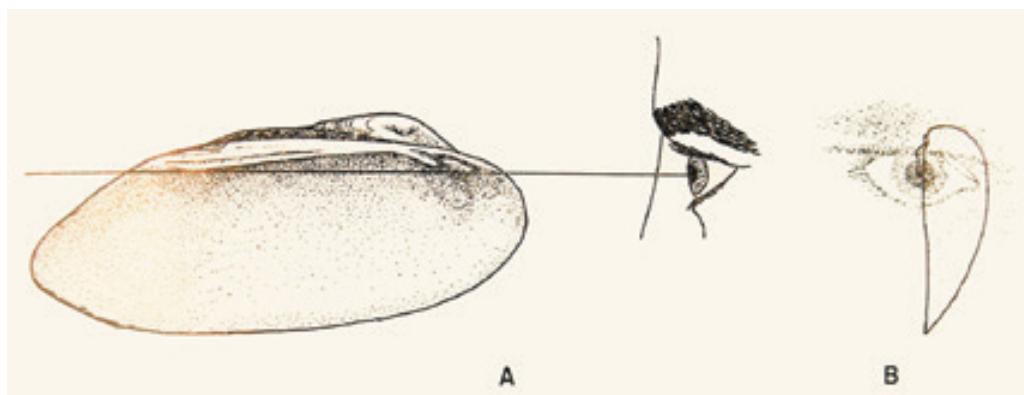


Рис. 15. Так называемое корректное положение створки относительно оси обзора при зарисовке контура фронтального сечения: A – вид сбоку; B – вид спереди. По: [Shikov, Zatravkin, 1991]

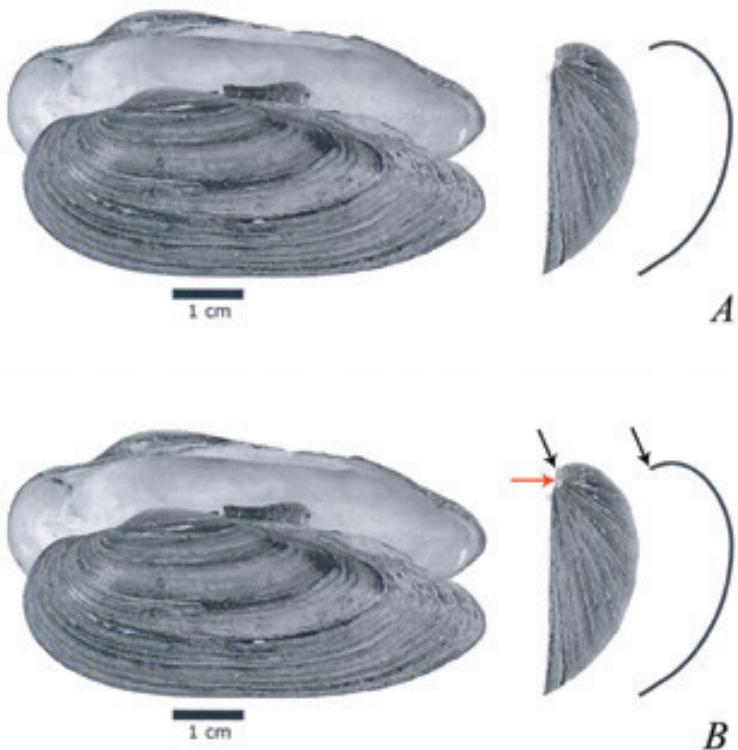


Рис. 16. Интерпретация в работе Графа [Graf, 2007] схемы зарисовки фронтального контура створки относительно оси обзора со ссылкой на работу Шикова и Затравкина [Shikov, Zatravkin, 1991] (A); тот же рисунок: черными стрелками показана точка, от которой, по мнению автора, развертывается спираль контура; на самом деле начальная точка развертывания спирали контура расположена ниже, в точке схождения линий роста (показано красной стрелкой) (B)

оси раковины до 40° . У моллюсков с развитым крылом при такой позиции видно закилевое поле (закиливая поверхность). При этом видимый в микроскоп контур в проекции на боковую поверхность раковины представляет собой кривую, верхний край которой из-за поднятого крыла выдвигается в область закилевого поля в виде закругленного выступа (см. рис. 17).

Следует также учитывать, что у большинства крупных Bivalvia в процессе роста задняя часть раковины с большей скоростью отодвигается от комиссулярной плоскости по сравнению с передней частью (рис. 18 а). Если в этом случае рассматривать контуры фронтальных сечений у разноразмерных раковин, то чем крупнее моллюск, тем видимый в микроскоп внешний контур будет дальше смещаться к заднему краю. Фактически в данной ситуации мы будем сопоставлять разные участки створок (изменение формы тела в процессе роста наблюдается и по другим характеристикам раковины, например по изменению траектории нарастания створок и др.).

Ситуация становится еще более сложной, если раковину устанавливают по линии, проходящей через нижние края зубов либо через середины мускульных отпечатков. В результате можно получить разные контуры даже у одноразмерных моллюсков одной и той же генерации, так как зубы/отпечатки к продольной оси раковины могут находиться под разными углами (разные контуры у одноразмерных особей могут получаться при фронтальном положении моллюска и при условии, если максимально выпуклые сечения створок находятся под разными углами к продольной оси раковины (см. рис. 18 б-г)).

Первоначально МКМ применялся для видовой идентификации моллюсков [Bogatov et al., 2003; Старобогатов и др., 2004; Богатов и др., 2005; Богатов, 2007,

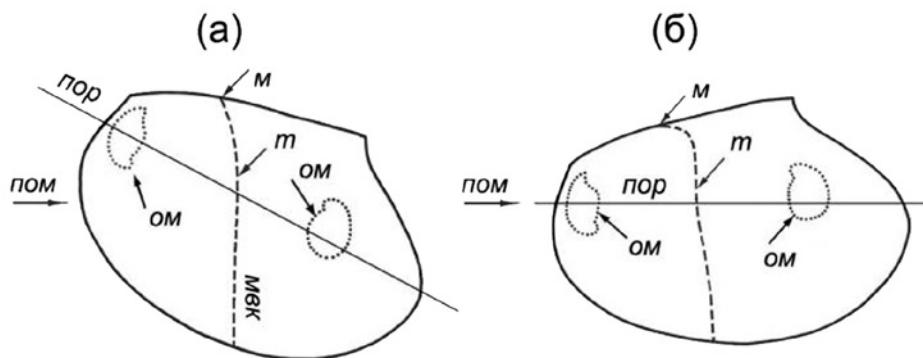


Рис. 17. Положение створки *Sinanodonta* sp. для прорисовки ее внешних контуров в позициях максимально выпуклого (а) и фронтального (б) сечений. Штриховая линия – положение видимой в микроскоп линии внешнего контура раковины; *m* – вершина макушки; *ом* – отпечаток мускула-замыкателя; *m* – наиболее выступающая точка боковой поверхности створки; *pom* – продольная ось микроскопа; *por* – продольная ось раковины; *muk* – линия максимально выпуклого контура раковины

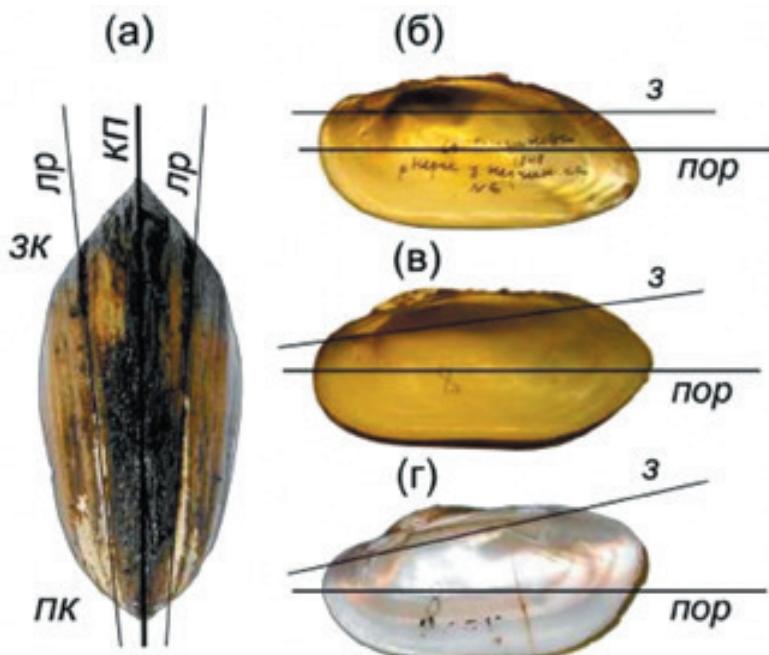


Рис. 18. Вид снизу раковины двустворчатого моллюска (а) и вид изнутри правых створок представителей рода *Nodularia* (б–г). *пк* – передний край раковины; *зк* – задний край раковины; *кп* – комиссуральная плоскость; *лр* – направление линий роста; *пор* – продольная ось раковины; *з* – линия, проходящая через нижние края передних и задних зубов

2012а, б; Богатов, Кияшко, 2016; и др.]. В результате ревизии компараторных групп Bivalvia с использованием МКМ было установлено, что отдельные «компараторные рода» состояли из крайне ограниченного числа форм (компараторных видов) с достоверно различимыми контурами створок. Подобных достоверно различимых форм в большинстве случаев оказалось три, в некоторых случаях – четыре, что указывало, скорее, на внутривидовую, а не на видовую изменчивость. Применение нового подхода позволило выдвинуть гипотезу о наличии в природе так называемых многоконтурных видов [Богатов, 2014], объединяющих так называемые компараторные виды – физиономически близкие по форме раковины группы моллюсков, отличающиеся друг от друга кривизной МВК и признаками, которые определяются этой кривизной, например отношением выпуклости раковины к ее высоте.

Для оценки таксономического статуса моллюсков, отличающихся друг от друга лишь кривизной МВК, на примере 14 «компараторных видов» восточноевропейских Unionidae из р. Ивица (бассейн Верхней Волги), выделенных компараторным методом и объединенных в 5 компараторных групп, был применен молекулярно-генетический анализ с использованием митохондриальных

и ядерных маркеров [Богатов и др., 2018; Bogatov et al., 2018]*. Обнаружена генетическая гомогенность внутри компараторных групп, в связи с чем реально было доказано, что компараторный метод не может быть применим для видовой идентификации пресноводных Unionidae (рис. 19, 20). Гибридов среди обследованных образцов не выявлено. Важно отметить, что выделенные

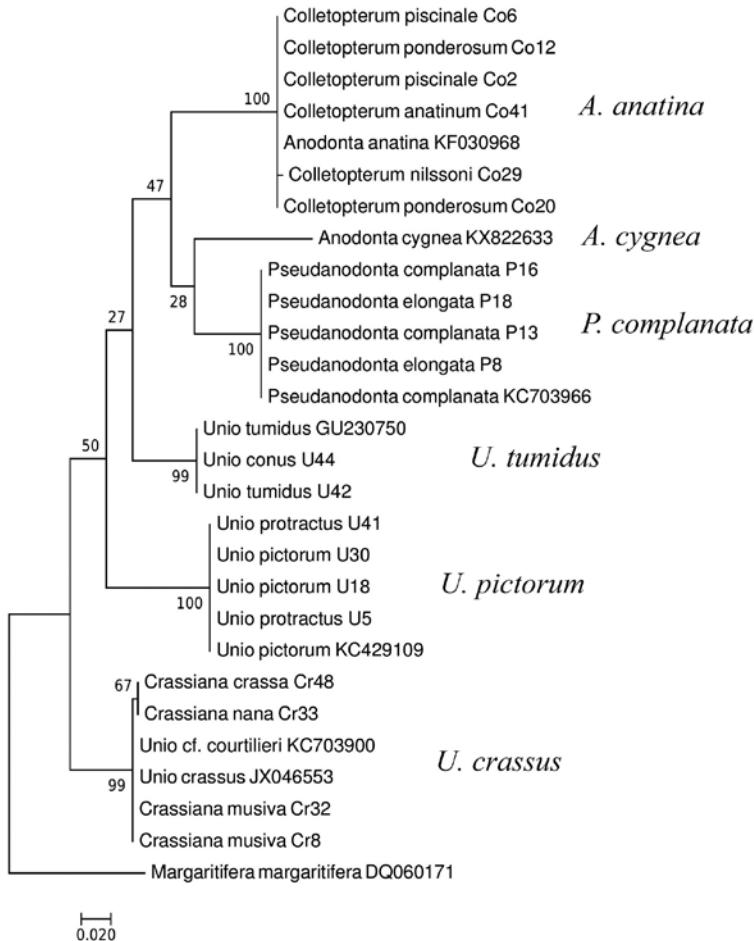


Рис. 19. Филогенетическое древо восточно-европейских Unionidae по участку гена COI. По: [Богатов и др., 2018], с дополнительным включением *Anodonta cygnea* (Linnaeus, 1758) из международной базы данных Genbank (National Center for Biotechnology Information, USA). Здесь и на рис. 20 курсивом обозначено видовое наименование генетических групп моллюсков по современной системе

* Первые попытки подобной оценки, предпринятые на примере европейских и дальневосточных жемчужниц (*Margaritifera* и *Dahurinaia* соответственно), оказались неубедительными [Сергеева и др., 2008; Болотов и др., 2013; Клишко, 2014], так как компараторные виды исследователи определяли по соотношению основных промеров раковины, что не позволяет проводить достоверную идентификацию моллюсков.

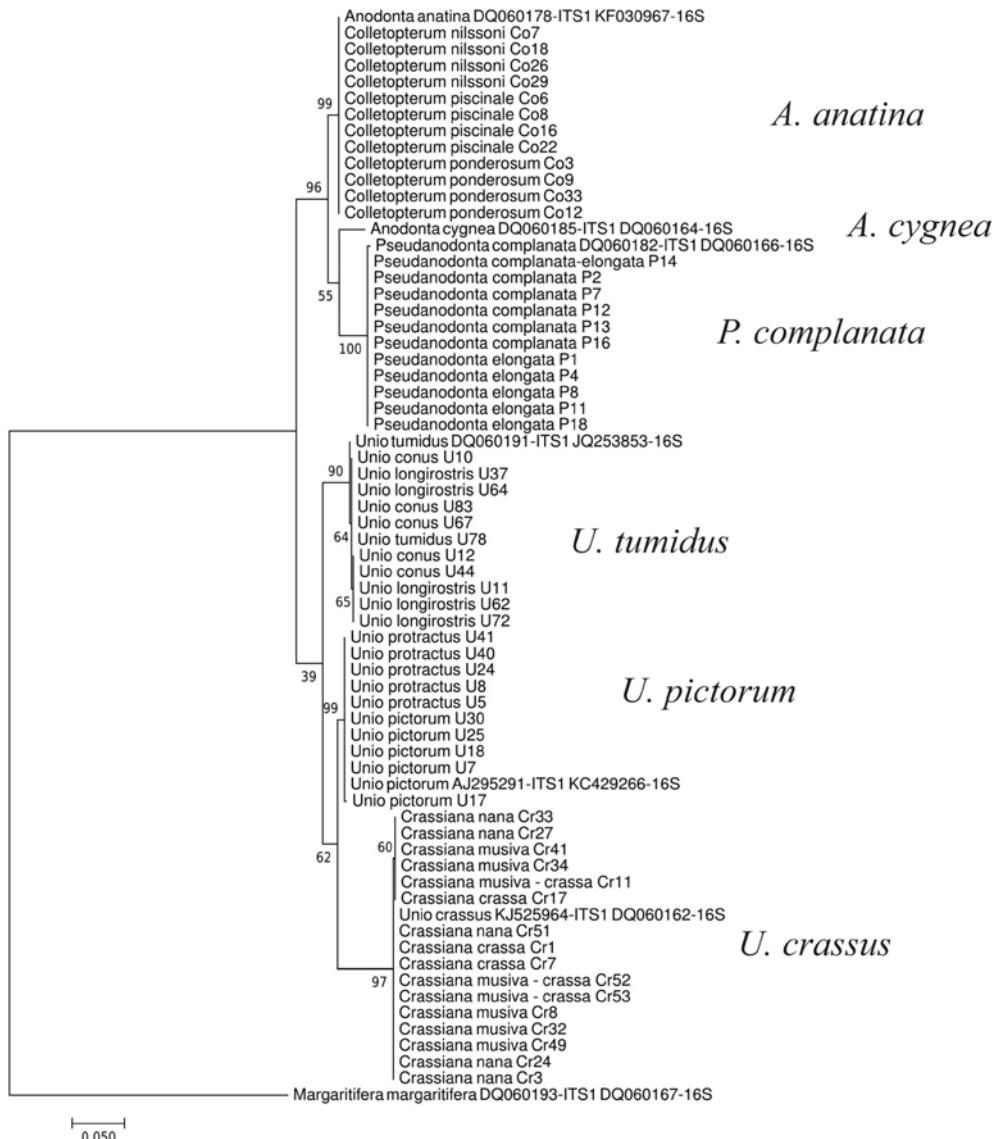


Рис. 20. Филогенетическое древо восточно-европейских Unionidae по участкам ITS1 и 16S рДНК. По: [Богатов и др., 2018] с дополнительным включением *Anodonta cygnea* (Linnaeus, 1758) из международной базы данных Genbank (National Center for Biotechnology Information, USA)

генетические группы моллюсков по основным морфологическим признакам, не связанным с кривизной внешнего контура створки, соответствовали пяти «таксономическим» видам по системе Жадина [1952]. Этот факт подтвердил правомерность традиционного морфологического подхода при видовой диагностике Unionidae.

В то же время при исследовании, например, особенностей роста двустворчатых моллюсков или формообразования их раковин невозможно обойти вниманием феномен возникновения уже на начальных этапах роста ограниченного числа достоверно разных по МВК форм моллюсков с узнаваемой внутривидовой формой: от наиболее выпуклых раковин до наиболее плоских. Поскольку для каждой выделенной модифицированным компараторным методом внутривидовой компараторной формы имеется номенклатурный тип, то во избежание путаницы и в соответствии с Международным кодексом зоологической номенклатуры [ICZN, 1999] целесообразно каждой достоверно выделенной компараторной форме придать статус подвида. Наименование подвида, в соответствии с имеющимся номенклатурным типом, в данном контексте вполне пригодно для употребления в этом ранге. Применение этого принципа не нарушает стабильность при изучении формообразования двустворчатых моллюсков и не может привести к путанице. В случаях, когда для некоторых видов невозможно выделить достоверную компараторную форму, данный принцип не применяется. Важно, что уже имеющиеся номенклатурные типы предоставляют названия, которые возможно и необходимо использовать для таксона в тех таксономических границах и том ранге, которые ему приданы.

Исходя из вышесказанного в данном Атласе всем достоверно выделенным компараторным внутривидовым формам придан ранг подвида.

Изучение боковых контуров раковин, очерченных линиями роста

Исследование формы раковины у видов, выделенных МКМ, показало их крайне высокую изменчивость по иным параметрам [Богатов, 2015]. Было установлено, что при определенных условиях приподнятая над грунтом задняя часть раковины может замедлять или (реже) ускорять свой рост, в то время как погруженная в грунт передняя часть раковины обычно сохраняет свои пропорции в течение всей жизни (см. рис. 8, 9). Выявленные изменения скоростей роста, по-видимому, связаны с воздействием на край мантии, отвечающей за секреционную деятельность, метаболитов сообщества перифитона, развивающегося на открытых участках створок и состоящего в основном из водорослей, бактерий и грибов. В результате общая форма створок может заметно искажаться. Очевидно, что подобные искажения формы моллюсков не имеют таксономического значения.

При исследовании боковых контуров створок унионид было обнаружено, что линии роста наиболее раннего времени образования у экземпляров с искаженной формой, как правило, близки к «стандартной» форме раковины (рис. 21, 22). Вероятно, это связано с тем, что молодые раковины практически полностью погружены в грунт, при этом удельная скорость роста их раковины

максимальна. В результате в первые годы жизни моллюсков перифитонное сообщество на заднем крае раковины практически не развивается.

Изменения формы моллюсков, связанные с задержкой или ускорением роста задней части раковины, часто малакологами принимались за таксономические признаки, в том числе для выделения «биологических» видов и иных таксонов. В качестве примера можно привести дальневосточный вид *Buldowskia suifunica* (Lindholm, 1925), голотип которого имеет макушки, расположенные близ середины раковины из-за ее короткой задней части (т. е. округло-ovalную форму) (рис. 21 *а*). Учитывая перечисленные признаки, Жадин [1938] первоначально отнес данный экземпляр к особому вариетету *Anodonta arcaeformis* var. *suifunica* Lindholm, 1925, а затем [Жадин, 1952], не выделяя вариетета, и к *A. arcaeformis* Heude, 1877, поскольку настоящий «*arcaeformis*» имеет сходное положение макушек. В то же время на рис. 21 *б* хорошо видно, что линии роста первого и второго годов жизни этого голотипа образуют удлиненно-овальные контуры с положением макушки, заметно сдвинутой к переднему краю створок (рис. 21 *б*). Такая форма раковины оказалась типичной для приморских *Buldowskia* (рис. 21 *в*).



Рис. 21. Раковины *Buldowskia*: голотип *B. suifunica* (*а* – левая створка, вид сбоку; *б* – та же створка, вид сверху); паралектотип *B. suifunensis* (коллекция ЗИН РАН), масштаб 3 см. По: [Богатов, 2015]

Еще один пример связан с европейским видом *Unio tumidus* Philipsson in Retzius, 1788, отличительным признаком которого считалась клиновидно-заостренная форма раковины (рис. 22 *а*). Однако на рис. 22 *б* видно, что контуры линий роста первого и второго года жизни у *U. tumidus* имеют типичную для представителей рода *Unio* эллиптическую форму (см., например, *U. tumidus* из р. Ивица, Тверская обл., на рис. 22 *в*). Образование же «клина» происходит в результате последующего замедления роста задней части спинного и верхней части заднего краев раковины.

Ранее [Алимов, Богатов, 1975] на примере беззубки *Anodonta piscinalis* Nilsson, 1822 (ныне – *Anodonta anatina* (Linnaeus, 1758)) показано, что замедление роста задней части раковины (в то время это связывалось с особыми трофическими условиями) происходит с увеличением глубины местообитания (рис. 23, 24). При этом моллюски на глубинах вне фотической зоны были



Рис. 22. *Unio tumidus*: а – левая створка, масштаб 3 см; б – примакушечная часть той же створки с линиями роста раннего времени образования (Германия, коллекция ЗИН РАН), масштаб 2 см; в – *U. tumidus* (р. Ивица, Тверская обл.; коллекция ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН), масштаб 3 см. По: [Богатов, 2015]

представлены исключительно укороченными формами (рис. 25). Кроме того, раковины разных видов с укороченным задним краем чаще всего отмечались на загрязненных участках водоемов. Наряду с этим в биотопах с загрязненным анаэробными бактериями грунтом замедление роста раковины могло наблюдаться и на переднем крае створок.

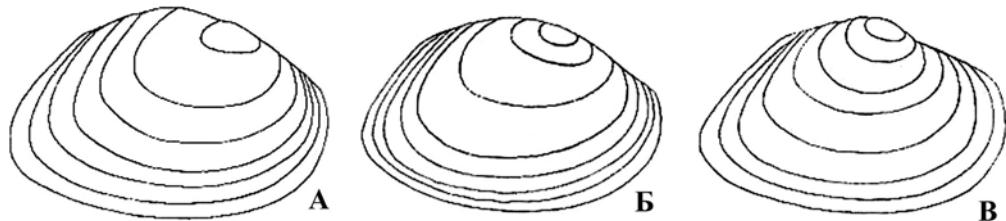


Рис. 23. Три формы (А, Б, В) *Anodonta piscinalis* в Березайском водохранилище (Тверская обл.). По: [Алимов, Богатов, 1975]

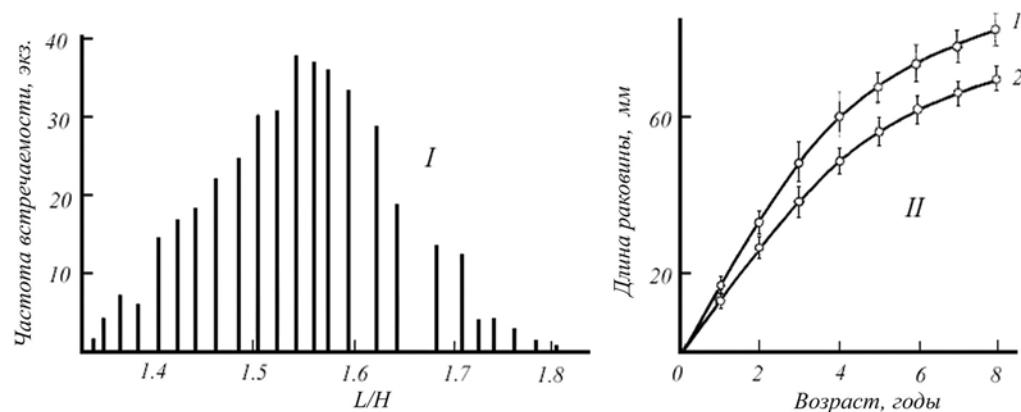


Рис. 24. Гистограмма распределения индекса L/H (длины раковины к высоте) у 3 форм моллюсков *Anodonta piscinalis* (I) и кривые линейного роста форм А (1) и В (2) *A. piscinalis* (II) в Березайском водохранилище. По: [Алимов, Богатов, 1975]

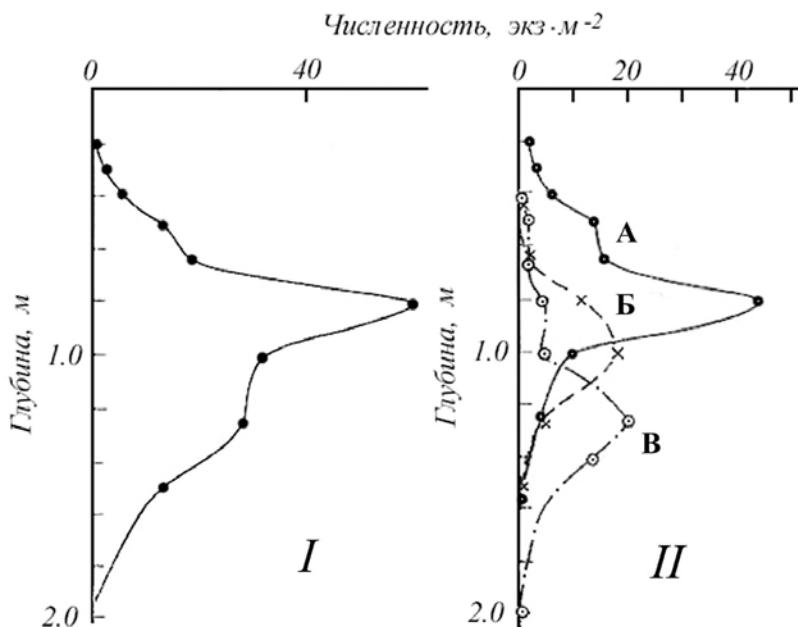


Рис. 25. Численность *Anodonta piscinalis* Nilsson, 1822 в Березайском водохранилище: I – изменение численности *A. piscinalis* в зависимости от глубины; II – численность различных форм (A, Б, В) *A. piscinalis* на различных глубинах. По: [Алимов, Богатов, 1975]

В некоторых случаях замедление роста заднего края раковины могло носить временный характер, что, например, было отмечено у голотипа *Nodularia lebedevi* Zatravkin et Starobogatov, 1984. В результате раковина приобрела овальную форму (рис. 26). Это обстоятельство явилось основанием для

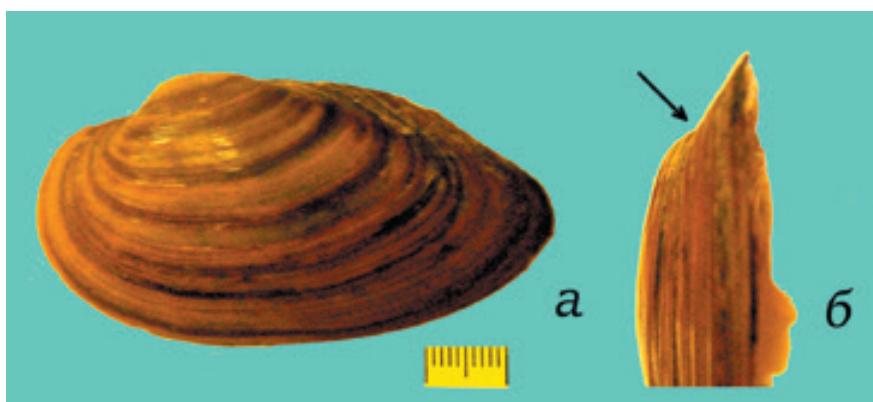


Рис. 26. Левая створка голотипа *Nodularia lebedevi* Zatravkin et Starobogatov, 1984 – а; вид задней части той же створки снизу – б (стрелкой показан участок временной остановки роста). Масштаб 1 см

описания не только нового вида, но и нового подрода *Amurunio* Zatravkin et Starobogatov, 1984. Полезно отметить, что при описании *N. lebedevi* и *Amurunio* кривизна поперечного сечения створки не принималась во внимание. По-видимому, ошибочного описания таксонов можно было бы избежать, если бы авторы новых таксонов продублировали свое таксономическое исследование компараторным методом, исследовав как поперечное сечение створок, так и контуры боковых линий роста.

ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ

Двусторчатые моллюски играют существенную роль в функционировании водных сообществ [Алимов, 1981; Strayer, 2008; и др.]. Они ведут малоподвижный образ жизни, а *Dreissena* прикрепляются к твердому субстрату нитями биссуса, при этом они способны образовывать обширные многоярусные скопления – друзы (рис. 27). Малоподвижный образ жизни, отсутствие головы и специализированных органов обнаружения пищи определяют способ питания двусторок за счет взвешенных пищевых частиц, подгоняемых к ротовому отверстию мерцательным движением ресничек ротовых лопастей или жабр. Основными объектами питания являются взмученный детрит и микропланктон. Ток воды, обусловленный фильтрационной активностью двусторчатых моллюсков, улучшает кислородный режим и санитарное состояние водоемов.

В равнинных реках крупные униониды могут образовывать значительные скопления, причем биомасса некоторых двусторчатых моллюсков из родов *Unio* и *Anodonta* может достигать 80 кг и более на 1 м² площади грунта (рис. 28) [Protasov et al., 2015]. В лососевых реках большого количественного



Рис. 27. Друзы из *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) на раковине двусторчатого моллюска.
Оз. Дуглас (Douglas Lake), Мичиган, США. Фото автора



Рис. 28. Массовое поселение двустворчатых моллюсков в р. Гнилой Рог (бассейн р. Припять, Украина). Фото А. Протасова, А. Силаевой (публикуется с разрешения авторов)

развития достигают двустворки из семейства жемчужевые – Margaritiferidae, которые подчас образуют чрезвычайно плотные поселения. Эти двустворки предпочитают чистые реки с выходом подземных вод. Они относятся к одним из самых долгоживущих речных беспозвоночных, причем возраст отдельных особей может превышать 100 лет.

Двустворчатые моллюски разных возрастных стадий активно поедаются рыбами и птицами (утиные, гусеобразные). Агглютинированные фекалии двустворчатых моллюсков являются ценным кормом для многих детритофагов. Некоторые виды *Bivalvia* используются человеком в гастрономических, медицинских и промышленных целях. В частности, в эстуариях рек южной части Дальнего Востока России проводится ограниченный промысел *Corbicula japonica* Prime, 1864 из семейства Corbiculidae (рис. 29), мясо которых употребляется в пищу, а отвар применяют в медицине. Мясо потребляемых моллюсков обладает высокой калорийностью, содержит многие витамины и микроэлементы (такие как калий, селен, йод, медь, железо, цинк и др.). Толченые раковины и тела входят в состав удобрений, кормовых смесей, используемых при разведении рыб и домашней птицы. В настящее время больше половины добываемых в мире двустворчатых моллюсков получают в результате промышленного разведения.

Наблюдаемое в последние несколько десятилетий глобальное потепление климата, которое особенно заметно на севере евразийского континента [Доклад..., 2021], приводит к изменению местообитания двустворчатых моллюсков, а в отдельные аномально теплые сезоны – к их массовому вымиранию.

В условиях изменения климата происходит увеличение межгодовой изменчивости стока рек, в результате чего все чаще наблюдаются как аномально многоводные, так и аномально маловодные годы и сезоны [Moss, 2010; Strayer,



Рис. 29. Штормовые выбросы раковин *Corbicula* в эстуарии р. Раздольная (А); ручной сбор корбикул в эстуарии р. Артемовка (Б) (Приморский край). Фото автора

Dudgeon, 2010; Goldman et al., 2012; Фролов, 2014; Bogatov, Fedorovskiy, 2016; и др.]. Известно, что чрезмерно резкие паводки приводят к быстрому количественному истощению фито- и зообентоса, тогда как длительная межень, особенно при отсутствии весеннего половодья, может спровоцировать гиперэвтрофикацию водотоков, причем как горных, так и равнинных [Богатов, Федоровский, 2017]. В целом, продолжительные засухи увеличивают вероятность возникновения лесных пожаров, которые приводят к огромной потере лесных ресурсов и опустыниванию территории [Цветков, Буряк, 2014], провоцируют обмеление рек, что негативно сказывается на существовании рыб, двустворчатых моллюсков и других гидробионтов. Эти изменения могут быть особенно опасными на фоне других видов воздействия человека на водные экосистемы: загрязнения водной среды, добыча полезных ископаемых, фрагментация лесных ландшафтов и т. п. На водосборах, где произошел лесной пожар, наблюдается усиление эрозионных процессов, изменение гидрологического, температурного и химического режимов рек, увеличение их мутности [Rhoades et al., 2011] и, как следствие, значительная потеря разнообразия речных организмов [Алимов и др., 2013].

В условиях длительной межени может происходить придонная эвтрофикация водных объектов, в результате которой грунты, а в местах обитания

двусторчатых моллюсков и поверхность их раковин покрываются водорослево-бактериальными матами (рис. 30). В случаях исключительного развития водорослево-бактериальных матов нарушается фильтрационная деятельности Unionidae, в результате чего может происходить массовая гибель двустворок. Например, в эстуарии р. Гладкая (юг Приморского края, Россия) в конце чрезвычайно маловодного и теплого сезона 2017 г. (наблюдался только на юге Хасанского района) была зафиксирована масштабная придонная эвтрофи-



Рис. 30. Двустворчатые моллюски на песчаном грунте р. Ивица (бассейн Волги, Тверская обл.) в средневодный год (август 2012 г.) (А) и на том же участке, покрытом водорослево-бактериальным матом, в маловодный год (август 2013 г.) (Б). Фото автора

кация [Богатов, Никулина, 2018; Bogatov, Nikulina, 2018], вызвавшая массовую гибель промыслового двустворчатого моллюска *Corbicula japonica* Prime, 1984 (рис. 31). В частности, в начале сентября песчаное дно эстuarного участка реки до глубины 0.8–0.9 м было покрыто плотным ковром альгобактериальных матов, толщиной 4–8 мм (рис. 32, 1–3). На стрежне реки маты не развивались, однако в этой зоне на возвышающейся над грунтом задней части раковины корбикул отмечены плотные обрастаия, сформированные в основном слизистыми тяжами цианобактерий и зеленых водорослей с включением зерен песка (рис. 32, 4–8). Обрастаия имели стойкий землисто-дустовый запах и закрывали выводные и большую часть вводных сифонов. Зафиксированная придонная эвтрофикация, по-видимому, была связана с особенностями гидрологического состояния водотока, который на протяжении вегетационного сезона, включая ранне-весенний период, находился в условиях аномально низкой воды, что резко снизило промывной режим в эстuarной зоне реки.

Столь крупномасштабное развитие обрастаий, отмеченное на грунте р. Гладкая, ранее в местообитаниях японской корбикулы не наблюдалось. Заметим, что аналогичный феномен придонной эвтрофикации в последние годы наблюдается в прибрежной зоне озера Байкал. Из-за интенсивного развития водорослей из родов *Spirogyra* и *Stigeoclonium* здесь была зафиксирована



Рис. 31. Эстuarный участок р. Гладкая напротив с. Зайсановка и его местоположение на картосхеме (показано стрелкой). Фото автора

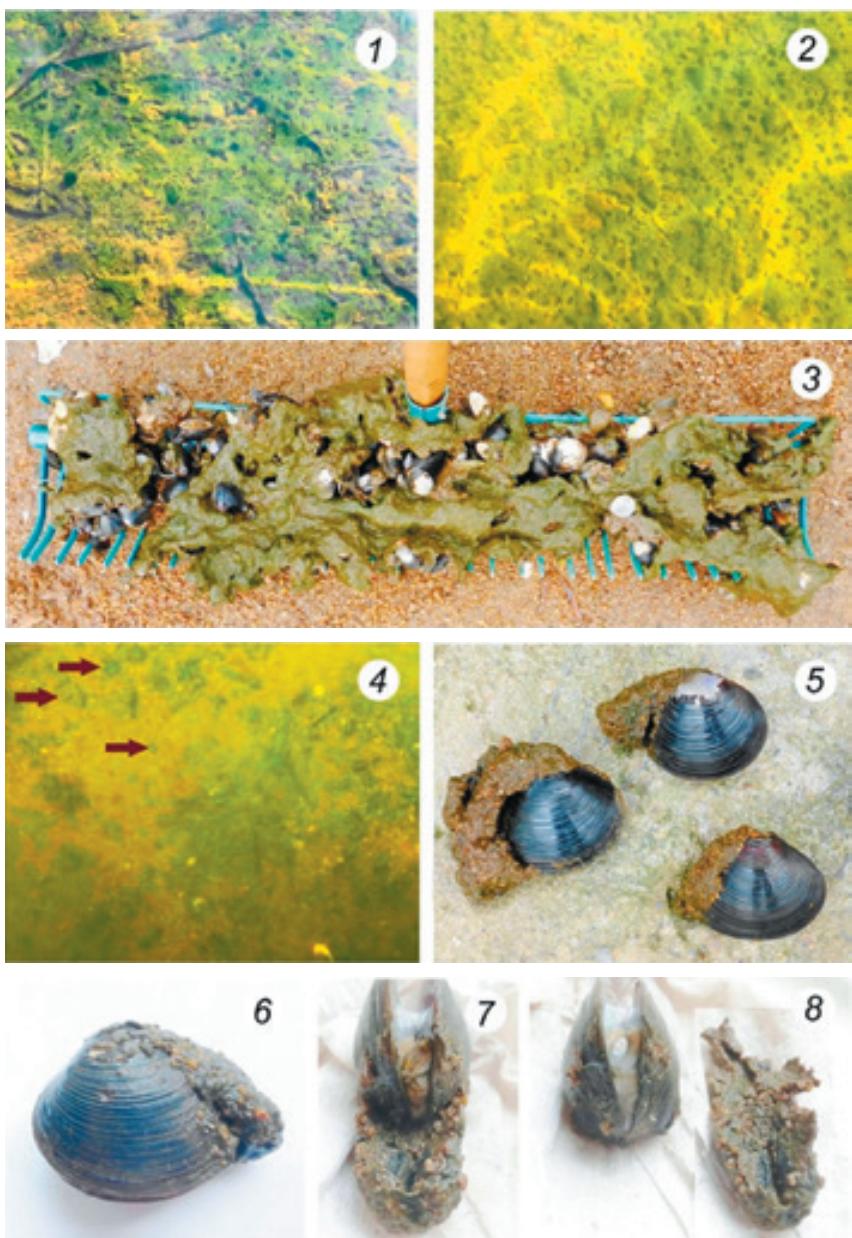


Рис. 32. Водорослевые маты на грунте р. Гладкая (1 – на глубине 0.4–0.5 м; 2 – на глубине 0.7–0.8 м); 3 – проба поверхностного слоя грунта, поднятая граблями с глубины 0.8 м; 4 – поверхность грунта р. Гладкая на глубине 1.1 м (стрелками выборочно показаны обрастания, развивающиеся на раковинах живых корбикул); 5 – корбикулы с обрастаниями; 6 – корбикула с прикрепленным обрастиением; 7 – та же раковина с отделенным обрастием в районе сифонов, 8 – та же раковина и обрастиание, отделенные друг от друга.
Фото автора

массовая гибель губок и моллюсков, значительные перестройки и гибель зоопланктеров. Специалисты это явление на Байкале объясняют загрязнением озера недостаточно очищенными бытовыми сточными водами [Тимошкин и др., 2014; Timoshkin et al., 2016]. В то же время причины развития водорослей и цианобактерий в р. Гладкая вряд ли связаны с антропогенным загрязнением, поскольку индекс сапробности речной воды, определенный по методу Пантле-Бук в модификации Сладечека, здесь варьировал в пределах от 1.32 до 1.40. Следовательно воды в р. Гладкая принадлежат к олигосапробной зоне, что соответствует II классу чистоты, и классифицируются как чистые [Богатов, Никулина, 2018; Bogatov, Nikulina, 2018].

В условиях длительной межени на незагрязненных участках предгорных рек складываются благоприятные условия для развития многих групп гидробионтов, в том числе популяций сетеплетущих ручейников, которые при массовом развитии могут оказывать негативное влияние на выживаемость реофильных унионид. Так, на юге Приморского края в аномально маловодный сезон 2021 г. в предгорных реках на валунно-галечном грунте высокого количественного развития получили сетеплетущие ручейники *Stenopsyche marmorata* Navás, 1920 (рис. 33), ловчие сети которых покрывали значительную часть пространства между камнями. На тех участках рек, где эти личинки совместно обитали с перловицами *Middendorffinaia mongolica*, проявилось негативное влияние сетеплетущей деятельности ручейников на выживаемость моллюсков перед ледоставом, когда перловицы должны были перемещаться на более глубоко-водные участки на зимовку [Bogatov, Prozorova, 2022]. Уже в октябре на мелководном участке переката (глубина до 0.5–0.7 м) почти 70% моллюсков лежали



Рис. 33. Личинка ручейника *Stenopsyche marmorata* Navás, 1920 (Stenopsychidae)

на боку с выдвинутой наружу ногой, так как их раковины были приклеены ловчими сетями ручейников к крупным валунам либо к отдельным камням меньших размеров, от которых перловицы уже не могли избавиться (рис. 34). Около 20% моллюсков, находившихся в обычном положении (брюшном краем вниз), также были опутаны ловчими сетями ручейников, в связи с чем у них не было возможности мигрировать на более глубокий участок переката на зимовку. Такие моллюски безуспешно предпринимали попытки «освободиться от сетей», для чего периодически выдвигали из раковины ногу (рис. 35).

Несомненно, все находившиеся на мелководном участке переката моллюски, приклевыеные ловчими сетями к валунам, при наступлении морозов были обречены на вмерзание в якорный лед, что несомненно привело бы к их гибели, или они могли оказаться легкой добычей для околоводных животных, например выдры.

Следует также отметить, что в аномально жаркий и маловодный сезон 2021 г. в бассейне р. Раздольная и некоторых других равнинных реках юга Приморского края произошел массовый мор двустворчатых моллюсков из родов *Middendorffinaia*, *Buldowskia* и *Sinanodonta*, вероятно из-за крайне высокой температуры воды (свыше 30–35 °C). Лишь перловицы из рода *Nodularia*, обитающие в основном русле р. Раздольная, показали хорошую устойчивость к повышенной температуре.



Рис. 34. Экземпляры *Middendorffinaia mongolica* (Middendorff, 1851) в р. Комаровка, приклевыеные ловчими сетями личинок ручейников *Stenopsyche marmorata* Navás, 1920 к валунам (А – 29.10.2021; Б – 19.11.2021). Фото автора

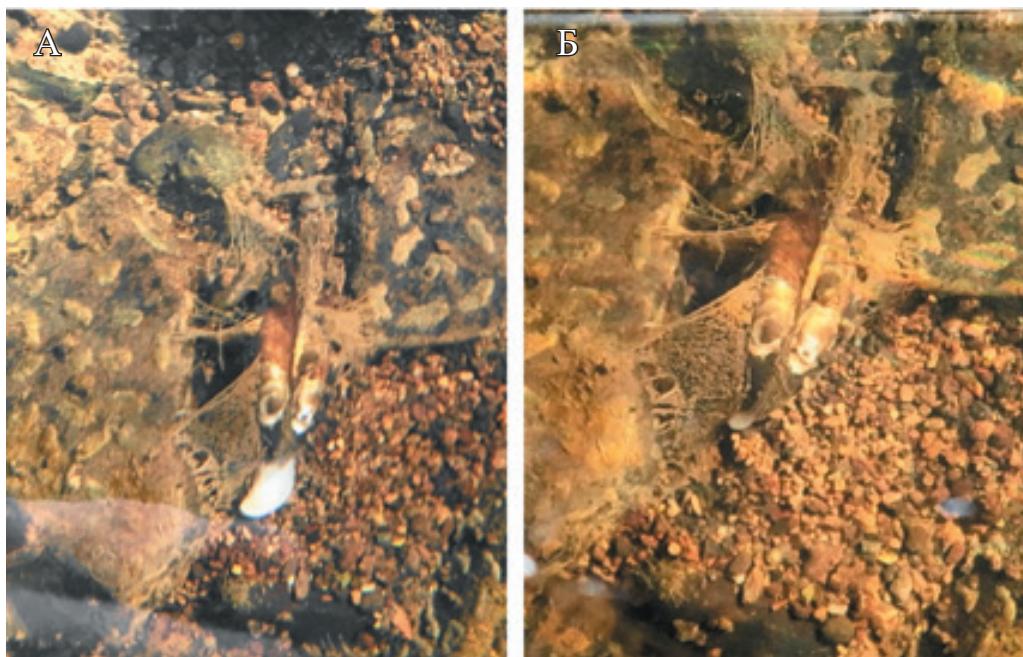


Рис. 35. Двусторчатый моллюск *Middendorffinaia mongolica* в р. Комаровка, опутанный ловчими сетями личинок ручейников *Stenopsyche marmorata*, 29.10.2021. Фото автора

В частности, в августе–сентябре 2021 г. в бассейне р. Раздольная массовая гибель моллюсков из рода *Middendorffinaia* была зафиксирована на среднем участке р. Раковка (правый приток р. Комаровка) (рис. 36, 37), многочисленные пустые раковины *Sinanodonta*, погибшие, скорее всего, во второй половине лета 2021 г., были отмечены в основном русле р. Раздольная у пос. Раздольное. В бассейне р. Кневичанка (левый приток р. Артемовка) в тот же период повсеместно фиксировался массовый мор беззубок из рода *Buldoeskia* (например, рис. 35–37). Многочисленные пустые раковины двусторчатых моллюсков были обнаружены на протяжении всего основного русла р. Кневичанка, его водоотводных каналах, а также в р. Орловка (правый приток Кневичанки) и других пойменных водоемах (рис. 38–40). Не исключено, что в последние 2–3 десятилетия на юге Приморского края было несколько периодов локальных вымираний двусторчатых моллюсков. В частности, в низовьях р. Кневичанка (рис. 41) в 2021 г. в толще илистого грунта на глубине около 2 м были обнаружены многочисленные остатки крупных раковин *Sinanodonta*, у которых сохранилась только погруженная в грунт передняя часть раковины, тогда как омыляемая водой задняя часть раковины уже исчезла (рис. 42). Если учитывать скорость коррозии раковин, то вымирание моллюсков могло произойти примерно в 2019 г. или немного ранее. Косвенным подтверждением времени этого события явились находки на этом же участке реки «свежих» пустых



Рис. 36. Река Раковка (бассейн р. Раздольная, юг Приморского края) в среднем течении в условиях жаркого и маловодного сезона 2021 г. (в прибрежье видно развитие сообщества плавающего растения ряски *Lemna*). Фото автора



Рис. 37. Пустые раковины *Middendorffinaia mongolica* (Middendorff, 1851), собранные на участке р. Раковка, изображенном на рис. 36. Фото автора



Рис. 38. Водоотводный канал на р. Кневичанка (бассейн р. Артемовка, юг Приморского края). Фото автора



Рис. 39. Сбор раковин моллюсков в водоотводном канале р. Кневичанка в сентябре 2021 г.
Фото автора



Рис. 40. Пустые раковины *Buldowskia cylindrica* Moskvicheva, 1973, собранные в водоотводном канале р. Кневичанка в сентябре 2021 г. Фото автора



Рис. 41. Река Кневичанка в нижнем течении (август 2021 г.). Фото автора



Рис. 42. Остатки раковин *Sinanodonta*, собранные в р. Кневичанка (см. рис. 38) примерно с 1.5–2-метровой глубины в августе 2021 г. Фото автора

раковин *Buldowskia* исключительно 2-летнего возраста. Вероятно в период вымирания *Sinanodonta* произошло и вымирание *Buldowskia* (2–3 года назад), которые к 2021 г. смогли частично восстановить свою популяцию, в то время как моллюски рода *Sinanodonta* исчезли из р. Кневичанка, по-видимому, уже безвозвратно.

Полезно обратить внимание на состояние популяций крупных двустворчатых моллюсков в водоемах и водотоках юга Приморского края, по сравнению со второй половиной 1980-х годов (время одного из детальных масштабных исследований распределения моллюсков в реках юга Приморского края – зафиксировано в коллекционных сборах ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН и ЗИН РАН). Было установлено, что за последние примерно 30 лет двустворчатые моллюски полностью исчезли из р. Кипарисовка (левый приток р. Раздольная) и связанным с ней оросительным каналом (типовое местонахождение *Anemina (Buldowskia) zatravkini* Martynov et Tshernyshev, 1992). Кроме того, из низовьев р. Раздольная и ее старичных озер исчезли моллюски родов *Middendorffiana* (включены в Красную книгу России) и *Sinanodonta*, хотя ранее эти группы двустворок здесь доминировали. Это обстоятельство послужило поводом для включения приморских *Sinanodonta* в Красную книгу Приморского края

[Прозорова и др., 2021]. Повсеместно резко сократили свою численность представители приморских *Buldowskia*. Среди олиготрофных водотоков отмечено исчезновение в начале нового тысячелетия уникальной популяции даурской жемчужницы *Margaritifera dahurica* (Middendorff, 1850) из верховьев р. Комаровка (левый приток р. Раздольная), обитавшей в пределах Уссурийского заповедника, причем основной причиной исчезновения моллюсков оказалось их выедание выдрой. Надо отметить, что в последние годы наблюдается повсеместное сокращение численности и европейской жемчужницы *Margaritifera margaritifera* (Linnaeus, 1758), в том числе за счет сокращения подходящих мест обитания [Bolotov et al., 2018]. В то же время в последнее десятилетие отмечено проникновение в водоемы Западной Европы и Российской Федерации теплолюбивых беззубок *Sinanodonta* с южных регионов Азии [Bolotov et al., 2016; Kondakov et al., 2020]. Глубокую озабоченность вызывает проникновение в последние годы *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) в водоемы Западной Сибири (р. Пышма) [Бабушкин и др., 2022], что может отрицательно сказаться на работе гидротехнических сооружений в Обь-Иртышском бассейне.

Предполагаемое изменение природных циклов наводнений, вызванное глобальными изменениями климата, на фоне прогрессирующего исчезновения лесной растительности, усиления антропогенной нагрузки и при отсутствии превентивных мер может нарушить экологическое равновесие в большинстве регионов земного шара. Прогнозируется дальнейшая деградация мест обитаний речных организмов, в том числе снижение качества питьевой воды и рыбохозяйственной значимости водных объектов, резкое уменьшение биоразнообразия пресноводных организмов, увеличение зараженности промысловых гидробионтов гельминтами и усиление инвазий чужеродных видов в водные экосистемы [Vorosmarty et al., 2010; Bogatov, Fedorovskiy, 2016; Богатов, Федоровский, 2017; и др.].

С учетом продолжающегося нагревания северной части Евразийского континента [Доклад..., 2021] массовое вымирание крупных двустворчатых моллюсков по крайней мере в boreальной области земного шара несомненно будет продолжаться, как и существенное смещение ареалов теплолюбивых видов моллюсков к северу. Наблюданное в разных регионах мира резкое сокращение популяций *Bivalvia* сделало этих беспозвоночных одной из самых уязвимых таксономических групп в мире.

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНЫЕ КЛЮЧИ

Определительные ключи составлены на основе результатов современных молекулярно-генетических исследований [Froufe et al., 2014, 2016; Bolotov et al., 2015; Lopes-Lima et al., 2017; Богатов и др., 2018; Bolotov et al., 2020; и др.], а также морфологических таксономических ревизий, проведенных автором в последние годы [Богатов, Кияшко, 2016]. Кроме того, были учтены таксономические исследования предыдущих лет [Middendorff, 1847, 1849, 1850, 1851; Schrenck, 1867; Westerlund, 1871, 1890, 1897; Heude, 1876–1886; Martens, 1905; Simpson, 1914; Lindholm, 1925, 1929; Линдгольм, 1932; Жадин, 1933, 1938, 1952; Modell, 1945; Старобогатов, 1970, 1977, 1994; Курсалова, Старобогатов, 1971; Москвичева, 1973а, б; Москвичева, Старобогатов, 1973; Heard, 1974; Кафанов, 1975; Затравкин, 1983; Затравкин, Старобогатов, 1984; Затравкин, Богатов, 1987; Антонова, Старобогатов, 1988; Богатов, Затравкин, 1988; Антонова и др., 1990; Bogatov, Starobogatov, 1994; Watters, 1994; Богатов, Старобогатов, 1996а, б, 2001; Саенко, Богатов, 1998, 2001; Nagel et al., 1998; Bogatov et al., 1999; Wu et al., 1999, 2000; Labay, Shulga, 1999; Богатов, 2000, 2001, 2007, 2009, 2012а, б, 2013, 2014, 2015; Graf, 2002, 2007; Богатов, Саенко, 2003; Bogatov et al., 2003; Старобогатов и др., 2004; Lopes-Lima, 2005; Богатов и др., 2005; Graf, Cummings, 2006, 2007, 2022; Саенко 2006, 2007, 2008, 2009, 2015а, 2015б; Клишко, 2008, 2009, 2014; Bogan, 2008; Bogan, Roe, 2008; Bogatov, 2009; Саенко и др., 2009, 2017; Богуцкая и др., 2013; Ворошилова, 2013; Болотов и др., 2013; Vinarski, Kantor, 2016; Богатов, Прозорова, 2017, 2021; Uchino et al., 2021; и мн. др.]. В основу формирования определительных ключей был положен принцип: «лучше достоверно определить род, чем сомнительно вид» [Цалолихин и др., 2016, с. 3], поскольку система крупных двустворчатых моллюсков продолжает совершенствоваться на видовом уровне, уточняются ареалы видов, при этом автор старался без достаточных на то оснований не изменять сложившееся на сегодняшний день таксономическое положение сомнительных таксонов как видового, так и родового уровней.

Ключ для определения отрядов и семейств крупных Bivalvia

- 1(4). Внутренняя поверхность створки вся перламутровая. Макушки сдвинуты вперед, но не на самый передний конец раковины Отряд **Unionida (Unioniformes)**
- 2(3). Передние зубы хорошо развиты на обеих створках, а задние полностью отсутствуют или представлены едва заметными валиками. Отпечаток переднего аддуктора, хотя бы частично, неправильно-морщинистый. Вынашивание глохидий осуществляется как в наружных, так и во внутренних полужабрах. Сем. **Margaritiferidae**
- 3(2). Хорошо развиты и передние, и задние зубы, либо зубы замка полностью отсутствуют, либо имеютсяrudименты только задних зубов. Отпечаток переднего аддуктора гладкий, лишь с линиями роста. Вынашивание глохидий осуществляется в наружных полужабрах . . . Сем. **Unionidae**
- 4(1). Внутренняя поверхность створки не перламутровая, матовая либо не перламутровая только выше мантийной линии. Макушки сдвинуты на самый передний конец раковины либо располагаются над срединой спинного края Отряд **Cardiida (Cardiiformes)**
- 5(6). Внутренняя поверхность створки не перламутровая. Макушки сдвинуты на самый передний конец раковины, что придает ей треугольную, каплевидную или клововидную форму. Позади макушки изнутри помещается септа, к которой крепится передний аддуктор. Латеральные зубы отсутствуют. Наружная поверхность гладкая. Моллюски прикрепляются к твердому субстрату нитями биссуса Сем. **Dreissenidae**
Dreissena van Beneden, 1835
- 6(5). Внутренняя поверхность створки не перламутровая только выше мантийной линии. Макушки располагаются над серединой спинного края. Септы нет. Латеральные зубы длинные. Наружная поверхность с концентрической скульптурой. Моллюски свободно подвижны Сем. **Corbiculidae**
Corbicula Megerle von Muehlfeld, 1811

Отряд Unionida (Unioniformes)

Семейство Margaritiferidae Hendeerson, 1929

Типовой род: *Margaritifera* Schumacher, 1815.

Замок состоит только из кардинальных (передних) зубов (1 зуб в правой и 2 – в левой створках) или из кардинальных зубов и слабо выраженных латеральных валиков. Задние края мантии раздельные, супраанальное отверстие не обособлено. Жабры в задней части не сращены с мантией.

Род *Margaritifera* Schumacher, 1815

= *Dahurinaia* Starobogatov, 1970 (типовид: *Unio dahuricus* Middendorff, 1850, по первоначальному обозначению).

= *Kurilinaia* Zatravkin et Bogatov, 1988 (типовид: *Dahurinaia kurilensis* Zatravkin et Starobogatov, 1984, по первоначальному обозначению).

Типовой вид: *Mya margaritifera* Linnaeus, 1758 по абсолютной тавтонимии.

Раковина прочная, овальная, овально-вытянутая или почковидная (табл. 1). В последнем случае брюшной край вогнутый. В зависимости от внешних условий задний край раковины может быть укороченным или вытянутым. Макушечная скульптура представлена слабыми концентрическими морщинками или отсутствует. Передние зубы хорошо развиты на обеих створках (рис. 43), а задние полностью отсутствуют или представлены едва заметными или хорошо заметными (у взрослых особей) валиками. Внутри мантии может образовываться жемчуг. Глохидии мелкие, без клюва, вынашиваются во всех 4 жаберных листах. Моллюски малоподвижны. При обитании на быстром течении среди камней или на гравийно-галечном грунте у моллюсков в процессе роста часто формируется искривленная раковина. В редких случаях может замедляться рост заднего края раковины, в результате чего моллюски приобретают яйцевидную форму.

Распространение: Север Европы, бассейн Амура, п-ов Камчатка, Сахалин, Южные Курильские о-ва.

Замечания. К середине XX в. на территории России было зафиксировано 4 вида жемчужниц [Жадин, 1952]: *Margaritana margaritifera* (Linnaeus, 1758) из северо-западных районов европейской части СССР, *M. dahurica* (Middendorff, 1850) из бассейна Амура, *M. sachalinensis* Zhadin, 1938 с о-ва Сахалин и *M. middendorffi* Rosen, 1926 с п-ова Камчатка. Вскоре Старобогатов [1970] дальневосточные виды перевел в новый род *Dahurinaia* Starobogatov, 1970, а для европейского вида применил приоритетное родовое название *Margaritifera* Schumacher, 1815 (пояснения см. в: [Bogatov et al., 2003]). В 1973 г. Москвичевой [1973б] в род *Dahurinaia* был добавлен новый вид *D. suifunensis* Moskvicheva, 1973 из р. Комаровка (бассейн р. Раздольная, юг Приморского края). Затем, в 1980-е годы, на юге Дальнего Востока было выявлено еще 3 новых вида *Dahurinaia*: *D. kurilensis* Zatravkin et Starobogatov, 1984 с Южных Курильских о-в; *D. shigini* Zatravkin et Bogatov, 1987 с о-ва Кунашир (Южные Курильские о-ва) и *D. tiunovae* Bogatov et Zatravkin, 1988 из р. Комиссаровка (бассейн оз. Ханка, бассейн р. Амур) [Затравкин, Старобогатов, 1984; Затравкин, Богатов, 1987; Богатов, Затравкин, 1988], в то же время *M. sachalinensis* стал синонимом *D. laevis* (Haas, 1910) (оригинальное название: *Ptychorhynchus laevis* Haas, 1910) [Затравкин, 1983]. По результатам новой ревизии [Bogatov et al., 2003] среди европейских жемчужниц было выделено

3 компараторных вида: наиболее уплощенный *M. margaritifera*, умеренно выпуклый *M. elongata* (Lamark, 1819) и наиболее выпуклый *M. borealis* (Westerlund, 1871), причем названия для последних двух видов были подобраны Старобогатовым на основе первоописаний таксонов. В пределах бассейна Амура была подтверждена валидность ранее выделенных умеренно плоского *D. dahurica* и сильно выпуклого *D. tiunovae*. Кроме того, с этого региона были описаны еще 2 новых компараторных вида: наиболее плоский *D. prozorovae* Bogatov et Starobogatov, 2003 in Bogatov, Prozorova et Starobogatov, 2003 и умеренно выпуклый *D. ussuriensis* Bogatov, Prozorova et Starobogatov, 2003.

При ревизии южно-приморских *Dahurinaia* из р. Комаровка было выделено 2 компараторных вида: *D. suifunensis* и новый вид *D. komarovi* Bogatov, Prozorova et Starobogatov, 2003, причем по кривизне максимально выпуклого сечения *D. suifunensis* оказался неотличимым от *D. dahurica*, а *D. komarovi* – от *D. ussuriensis*. Несмотря на это обстоятельство, валидность южно-приморских видов была провозглашена на основе биogeографической концепции Старобогатова – Москвичевой, постулирующей, что в бассейне Амура и реках Приморья, не входящих в бассейн Амура, по ряду исторических причин не может быть общих видов наяд, однако в приморских реках есть общие виды с обитателями рек п-ова Корея [Москвичева, 1973а, б].

Исследование лектотипов *M. middendorffi* [Bogatov et al., 2003] позволило установить, что по строению зубов камчатские экземпляры близки к островным видам, при этом камчатские и островные виды вошли в состав самостоятельного рода *Kurilinaia* Zatravkin et Bogatov, 1989, но рассматривались как две разные компараторные группы, а амурские и приморские жемчужницы были сохранены в составе рода *Dahurinaia* Starobogatov, 1970. Кроме того, с п-ова Камчатка был выделен еще один компараторный вид *Kurilinaia kamchatica* Bogatov, Prozorova et Starobogatov, 2003, отличающийся от *K. middendorffi* заметно более выпуклой раковиной. По материалам данной ревизии также показано, что МВК типовых раковин *K. shigini* оказались неотличимы как от МВК некоторых паратипов *K. kurilensis*, так и относительно плоских раковин *K. laevis*. В качестве самостоятельного вида с Южных Курильских о-вов и Сахалина был описан относительно выпуклый *K. zatravkini* Bogatov, Prozorova et Starobogatov, 2003, который по кривизне МВК был сходен с *Kurilinaia kamchatica*. Полученные результаты были закреплены в Определителе пресноводных моллюсков России 2004 г. [Старобогатов и др., 2004]. В дальнейшем Клишко [2008] из бассейна Верхнего Амура описала новый для науки вид *D. transbaicalica* Klishko, 2008, название которого вскоре было сведено в синоним к *D. ussuriensis* [Богатов, 2012а].

По материалам последних молекулярно-генетической [Bolotov et al., 2015] и морфологической [Богатов, Прозорова, 2021] ревизий установлено, что на территории Российской Федерации пресноводные жемчужницы

представлены одним родом *Margaritifera* и 5 видами: *Margaritifera margaritifera* (Linnaeus, 1758), *M. dahurica* (Middendorff, 1850), *M. kurilensis* (Zatravkin et Starobogatov, 1984), *M. middendorffii* Rosen, 1926 и *M. laevis* (Haas, 1910).

Все виды рода *Margaritifera* и его внутривидовые формы включены в Красную книгу России [Богатов и др., 2001].

Ключ для определения видов рода *Margaritifera*

1(4). Передние зубы хорошо развиты на обеих створках, а задние полностью отсутствуют или представлены едва заметными валиками.

2(3). Раковина средних размеров, передние зубы насеченные
..... *Margaritifera margaritifera* (Linnaeus, 1758) (табл. 1–4).

Образует 3 компараторных подвида:

- *Margaritifera margaritifera margaritifera*. (табл. 2) (плоский);
- *Margaritifera margaritifera elongata* (Lamark, 1819) (табл. 3) (умеренно выпуклый);
- *Margaritifera margaritifera borealis* (Westerlund, 1871) (табл. 4) (выпуклый).

Распространение: Север Европы.

3(2). Раковина крупная, вытянутая, передние зубы не насеченные
..... *Margaritifera dahurica* (Middendorff, 1850) (табл. 5).

Образует 3 компараторных подвида:

- *Margaritifera dahurica dahurica* (табл. 5: 1–11) = *D. suifunensis* Moskvicheva, 1973 (плоский);
- *Margaritifera dahurica komarovi* (Bogatov, Prozorova et Starobogatov, 2003) (табл. 5: 12–14; 6) = *D. ussuriensis* Bogatov, Prozorova et Starobogatov, 2003 (умеренно выпуклый);
- *Margaritifera dahurica tiunovae* (Bogatov et Zatravkin, 1988) (табл. 5: 15–17) (сильно выпуклый).

Распространены на юге Дальнего Востока: бассейн Амура, р. Раздольная (Южное Приморье), в четвертичных отложениях Северного Сахалина.

4(1). Замок раковины состоит из кардинальных иrudиментов задних зубов.

5(6). Передние зубы массивные, расположены на мощной передней замочной площадке, которые по площади проекции равны или превышают площадь отпечатков передних мускулов-замыкателей
..... *Margaritifera kurilensis* (Zatravkin et Starobogatov, 1984)

(табл. 9: 1–4, 9–14) = *M. togakushiensis* Kondo et Tobayashi, 2005
(табл. 9: 6–8).

6(5). Передние зубы хорошо развиты, по площади проекции занимают не более половины площади отпечатков передних мускулов-замыкателей.

7(8). Раковина умеренно вздутая, передний зуб правой створки по площади проекции примерно равен половине площади отпечатков передних мускулов-замыкателей *M. middendorffi* Rosen, 1926 (табл. 7).

Образует 2 компаративных подвида:

– *Margaritifera middendorffi middendorffi* (табл. 7: 1–5) (умеренно выпуклая раковина);

– *Margaritifera middendorffi kamchatica* Bogatov, Prozorova et Starobogatov, 2003 (табл. 7: 6–10) = *Kurilinaia zatravkini* Bogatov, Prozorova et Starobogatov, 2003 (табл. 7: 11–15) (выпуклая раковина).

8(7). Раковина уплощенная, передний зуб правой створки по площади проекции заметно меньше половины площади отпечатков передних мускулов-замыкателей *Margaritifera laevis* (Haas, 1910) (табл. 8)

= *Margaritana sachalinensis* Shadin, 1938 (табл. 8: 2–5);

= *Dahurinaia shigini* Zatravkin et Bogatov, 1987.

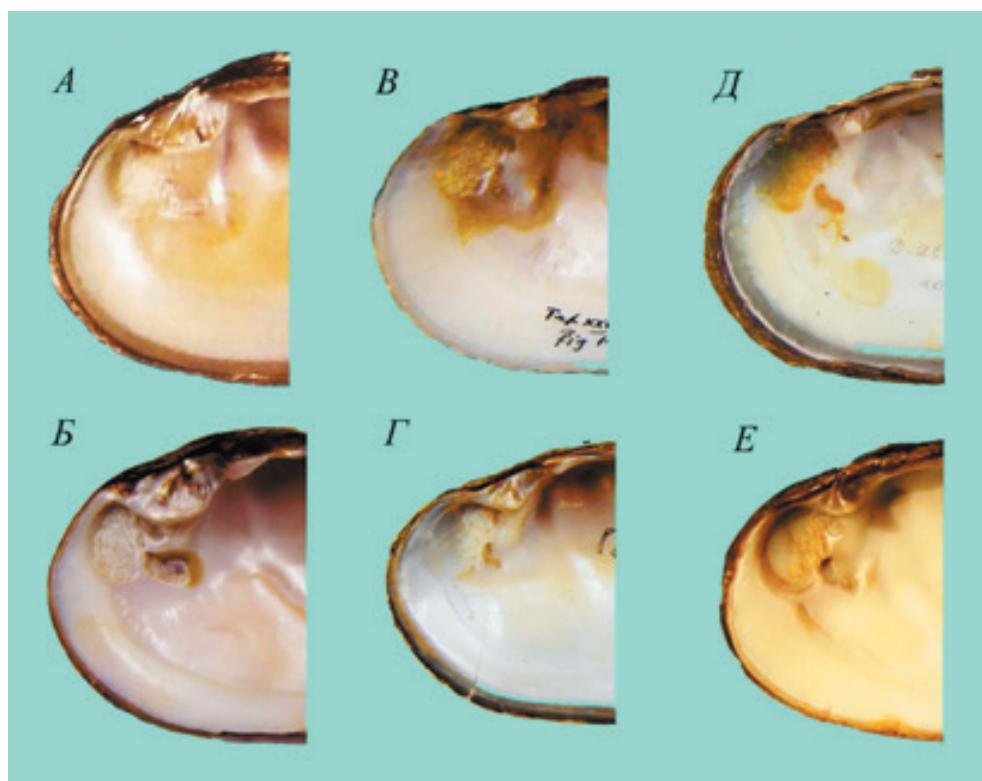


Рис. 43. Кардинальные зубы правой створки *Margaritifera*: А – *M. togakushiensis* (голотип, по: [Kondo, Kobayashi, 2005, p.137, fig. 6]); Б – *M. kurilensis* (голотип); В – *M. middendorffi* (лектотип); Г – *M. laevis* (голотип *Kurilinaia zatravkini*); Д – *M. dahurica* (голотип *Dahurinaia ussuriensis*); Е – *M. margaritifera* (ЗИН РАН, № 46 по систематическому каталогу).

Фото В–Е – автора. По: [Богатов, Прозорова, 2021]

Семейство Unionidae Rafinesque, 1820

Замок выражен или отсутствует. Водной и выводной сифоны разделены диафрагмой. Наружный жаберный листок сращен с мантией.

Ключ для определения родов семейства Unionidae

1(8). Передние и задние зубы имеются.

Подсемейство Unioninae Rafinesque, 1820

2(3). Раковина ножевидная.

Триба Lanceolariini Froufe, Lopes-Lima et Bogan, 2017

..... *Lanceolaria* Conrad, 1853.

Распространены в бассейне Амура, а также Японии, Китае, Вьетнаме.

3(2). Раковина удлиненно-овальная, овально-коническая или трапециевидная.

Триба Unionini Rafinesque, 1820

4(5). Папиллы на выводном сифоне отсутствуют *Unio* Philipsson in Retzius, 1788.

Распространены в Европе и отдельных районах Сибири.

5(4). Выводной сифон имеет развитые папиллы.

6(7). Раковина удлиненно-овальная, передние зубы пластинчатые, макушечная скульптура представлена грубыми шевронами и бугорками, иногда W-образными, может быть слабо выраженной или отсутствовать (рис. 44 а, б) *Nodularia* Conrad, 1853.

Nodularia douglasiae (Griffith et Pidgeon, 1833).

Распространен в бассейне Амура, юге Приморского края, Монголии, Японии, п-ове Корея, Китае, в т. ч. Тайване.

7(6). Раковина удлиненно-овальная или овально-четырехугольная, передние зубы не пластинчатые или слабо уплощенные, расположены под заметным углом к латеральным зубам, макушечная скульптура представлена многократно прерванными небольшими волнистыми валиками, иногда поперечными, или бугорками (рис. 44 в, г).....

..... *Middendorffinaia* Moskvicheva et Starobogatov, 1973.

Распространены в бассейне Амура, юге Приморского края, Монголии, Японии, п-ве Корея, Китае.

8(1). Зубы отсутствуют, либо имеются толькоrudименты задних зубов.

Подсемейство Anodontinae Rafinesque 1820

9(12). Зубы отсутствуют. Макушечная скульптура в виде тонких спрямленных валиков либо тонких концентрически расходящихся валиков, либо

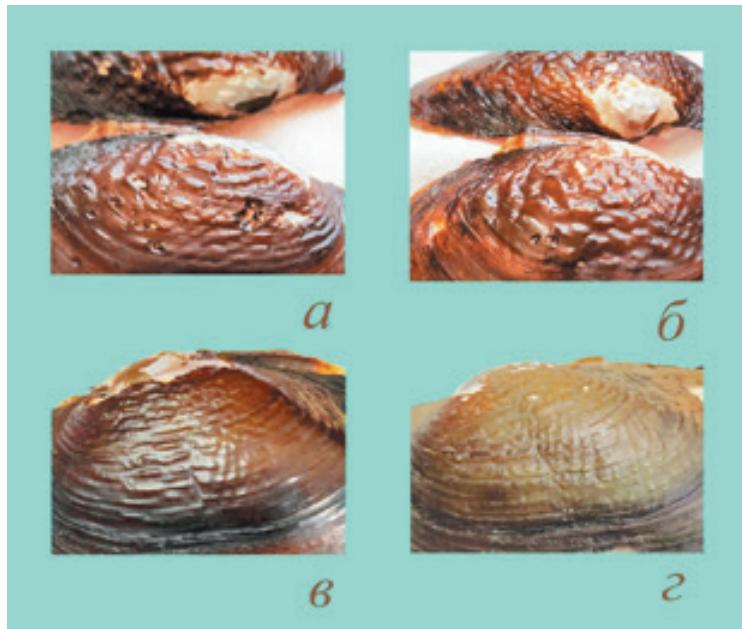


Рис. 44. Примеры макушечной скульптуры родов *Nodularia* (а, б) и *Middendorffinaia* (в, г).
Фото автора

состоит из одного-двух рядов коротких валиков, обычно изогнутых под углом, который направлен к вершине макушки.

Триба *Anodontini* Rafinesque, 1820

Распространены или только в Европе, или в Европе и Сибири.

- 10(11). Макушечная скульптура в виде тонких спрямленных валиков либо тонких концентрически расходящихся валиков (рис. 45 а, б), передний край широкий, задний – закругленный. *Anodonta* Lamarck, 1799.

Распространены в Европе и Сибири.

- 11(10). Макушечная скульптура обычно состоит из одного-двух рядов коротких валиков, обычно изогнутых под углом, который направлен к вершине макушки (рис. 45 в), передний край узкий, задний – заостренный. *Pseudanodonta* Bourguignat, 1876.

Распространены в Европе.

- 12(9). Имеютсяrudименты задних зубов, а если зубы отсутствуют, то макушечная скульптура в виде расходящихся выгнутых складок, не доходящих до линии киевого перегиба, либо состоит из выгнутых валиков, заканчивающихся на линии киевого перегиба, либо из валиков, вогнутых вентральной части (или имеются как вогнутые валики, так и спрямленные или выгнутые) и резко загнутых по краям дорсально.

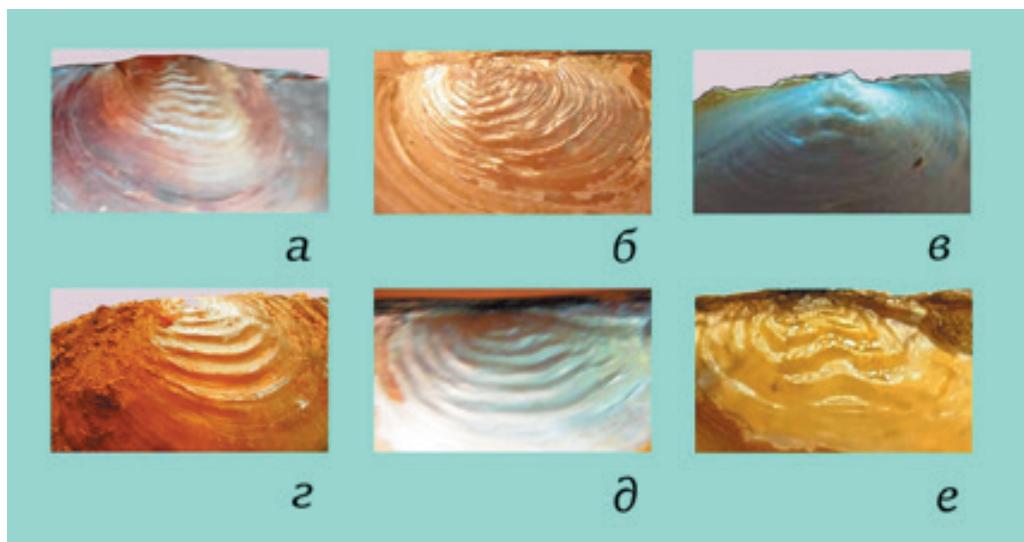


Рис. 45. Примеры макушечной скульптуры подсемейства Anodontinae (пояснения в тексте).
Фото автора

Триба Cristariini Lopes-Lima, Bogan et Froufe, 2017

Распространены на Дальнем Востоке и странах Восточной Азии.

- 13(14). Имеютсяrudименты задних зубов (по одному в каждой створке) и гребень *Cristaria* Schumacher, 1817.
Распространены в бассейне Амура, севере Сахалина, а также в странах восточной и юго-восточной Азии.
- 14(13). Зубы и гребень отсутствуют.
- 15(16). Раковина крупная, овально-треугольная, имеет высокое крыло, спинной край наклонен вперед. Макушечная скульптура в виде расходящихся выгнутых складок, не доходящих до линии килевого перегиба (рис. 45 *г*). *Sinanodonta* Modell, 1945.
- 16(15). Раковина средних размеров. Макушечная скульптура обычно состоит из выгнутых валиков, заканчивающихся на линии килевого перегиба, либо из валиков, вогнутых в центральной части (или имеются как вогнутые валики, так и спрямленные или выгнутые) и резко загнутых по краям дорсально.
- 17(20). Макушечная скульптура обычно состоит из выгнутых валиков, заканчивающихся на линии килевого перегиба (рис. 45 *д*).
- 18(19). Раковина сильно удлиненная, задний край раковины удлиненно-треугольный. *Amuranodonta* Moskvicheva, 1973.
Распространены в бассейне Амура и на севере Сахалина.
- 19(18). Раковина овальная или удлиненно-овальная, задний край раковины закругленный или вытянут в виде закругленного клюва

..... *Anemina* Haas, 1969.
..... *Buldowskia* Moskvicheva, 1973.

Распространены в бассейне Амура, бассейнах рек юга Приморского края, северо-восточном Китае, п-ове Корея.

20(17). Макушечная скульптура обычно состоит из валиков, вогнутых вентральной части (или имеются как вогнутые валики, так и спрямленные или выпуклые) и резко загнутые по краям дорсально (рис. 45 e).

21(22). Макушечная скульптура обычно состоит из валиков, спрямленных или выпуклых вентральной части и резко загнутых по краям дорсально
..... *Beringiana* Starobogatov in Zatravkin, 1983.

Распространены в водоемах Магаданской области, п-ов Камчатка и Чукотский, о-ва Парамушир, Алеутских о-вов (США).

22(21). Макушечная скульптура обычно состоит из валиков, вогнутых вентральной части (реже имеются спрямленные валики) и резко загнутых по краям дорсально..... *Kunashiria* Starobogatov in Zatravkin, 1983
(возможно является младшим синонимом *Beringiana*).

Распространены на восточном склоне Сихотэ-Алиня, Сахалине и Южных Курильских о-вах, Японии.

Подсемейство *Unioninae Rafinesque, 1820*

Триба *Lanceolariini Froufe, Lopes-Lima et Bogan, 2017*

Род *Lanceolaria Conrad, 1853*

Типовой вид: *Unio grayanus* Lea, 1834, по монотипии.

Раковина ножевидная, умеренно или сильно толстостенная. Замок хорошо развит и состоит из толстых коротких передних зубов и длинных тонких задних. Макушки лежат ближе к переднему краю и имеют хорошо выраженную w-образную скульптуру. Кроме того, под килем перегибом могут находиться дорсовентральные валики, а спереди от макушек – редкие складки.

Распространение: бассейн Амура, Япония, водоемы Восточной Азии до Вьетнама.

Замечания. Жадин [1938, 1952] в бассейне Амура отмечал 2 вида *Lanceolaria*: *L. grayana* (Lea, 1834) и *L. cylindrica* (Simpson, 1900). Москвичева [1973б] привела аргументы, что упомянутые названия к амурским ланцеоляриям неприменимы. Исследуя коллекционный материал, хранящийся в Зоологическом институте АН СССР/РАН, автор [Москвичева, 1973б] для *L. grayana* и *L. cylindrica* дала новые названия – *Lanceolaria maacki* nom. n. и *L. ussuriensis* nom. n. соответственно – и описала новый вид *L. chankensis* Moskvicheva, 1973.

В сводке Старобогатова с соавторами [2004] для бассейна Амура было указано 4 вида *Lanceolaria*, выделенных в основном с позиций компараторного

метода: *Lanceolaria maacki*, *L. bogatovi*, *L. ussuriensis* и *L. chankensis*. Болотовым с соавторами [Bolotov et al., 2020] на основе молекулярно-генетического исследования на территории российского Дальнего Востока выделено 2 вида: *Lanceolaria grayii* (Gray, 1833) и *Lanceolaria* sp.

Исследование коллекций ЗИН РАН и ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН показало, что среди амурских ланцеолярий морфологически также выделяются два вида. Первый вид, для которого во избежание путаницы пока сохраняется название *Lanceolaria maacki*, объединяет наиболее выпуклые и выпуклые раковины с незначительно развитой скульптурой. Ко второму виду мы относим уплощенную раковину *L. chankensis* с развитой скульптурой створок, видовая самостоятельность которого нуждается в проверке генетическими методами.

Все виды рода *Lanceolaria* и его внутривидовые формы включены в Красную книгу России [Богатов и др., 2001].

Ключ для определения видов рода *Lanceolaria*

1(2). Раковина вздутая или сильно вздутая. Скульптура раковины слабо развита. Обычно заметны дорсовентральные валики под задним килем перегибом, и небольшие поперечные валики в примакушечной области отсутствуют или слабо заметы *Lanceolaria maacki* Moskvicheva, 1973 (табл. 10–12).

Образует 3 компараторных подвида:

- *Lanceolaria maacki maacki* (табл. 10: 1–6; 11) (сильно выпуклая раковина);
- *Lanceolaria maacki bogatovi* Zatravkin et Starobogatov, 1984 (табл. 10: 7–9; 12) (выпуклая раковина);
- *Lanceolaria maacki ussuriensis* Moskvicheva, 1973 (табл. 13, 14) (умеренно выпуклая раковина).

2(1). Раковина уплощенная, боковая скульптура хорошо развита и представлена дорсовентральными валиками под задним килем перегибом и поперечными валиками в примакушечной области *Lanceolaria chankensis* Moskvicheva, 1973 (табл. 15).

Триба *Unionini* Rafinesque, 1820

Род *Unio* Philipsson in Retzius, 1788

= *Tumidiana* Servain, 1882 (типовид: *Unio tumidus* Philipsson in Retzius, 1788, по последующему обозначению [Кантор, Сысоев, 2005]).

= *Crassiana* Servain, 1882 (типовид: *Unio crassus* Philipsson in Retzius, 1788, по последующему обозначению [Кантор, Сысоев, 2005]).

Типовой вид: *Mya pictorum* Linnaeus, 1758, по последующему обозначению [Turton, 1831].

Раковина удлиненно-ovalьная, ovalная, ovalно-коническая или трапециевидная. Длина раковины 5–8 см, отдельные раковины могут достигать 10–12 см. Задний край на конце образует суженный клюв или конус. Окраска периостракума от желтой, желто-зеленой, до коричневой и почти черной. Макушечная скульптура представлена двумя расходящимися рядами бугорков, либо бугорками и заметными валиками в виде букв V или W, либо валиками в виде буквы W, причем вершины этих валиков выступающие. Кардинальные и латеральные зубы пластинчатые, расположены на одной слабо выгнутой линии или под малозаметным углом друг к другу. На выводном сифоне папиллы отсутствуют. Яйца окрашены в бледно-желтые или оранжевые цвета.

Распространение: Европа (кроме северных районов), Западное Закавказье, интродуцирован в Иртышский бассейн, под Иркутск и в Забайкалье, а также страны Африки южнее Сахары.

Замечания. В соответствии с ранней классификацией [Старобогатов и др., 2004; Богатов, Кияшко, 2016] в трибе Unionini было выделено 3 компараторных рода: *Unio* Philipsson in Retzius, 1788 – типовой вид: *Mya pictorum* Linnaeus, 1758; *Tumidiana* Servain, 1882 – типовой вид: *U. tumidus* Philipsson in Retzius, 1788 и *Crassiana* Servain, 1882 – типовой вид: *Unio crassus* Philipsson in Retzius, 1788, причем молекулярно-генетическими исследованиями было показано, что все вышеупомянутые компараторные рода представляют собой отдельные виды [Bogatov et al., 2018]. Приоритет имеют следующие наименования: *U. pictorum* для группы *U. pictorum*, *U. limosus* Nilsson, 1822 и *U. protractus* Lindholm, 1932; *U. tumidus* – для группы *Tumidiana tumida*, *T. longirostris* (Rossmässler, 1836) и *T. conus* (Spengler, 1793), а также *U. crassus* – для группы *Crassiana crassa*, *C. musiva* (Spengler, 1793) и *C. nana* (Lamarck, 1819). Причем *T. tumida* определено следует перевести в род *Unio*. Напротив, рекомендуется с осторожностью относиться к состоявшемуся переносу представителей *Crassiana* в род *Unio*, как это предлагается [Carter et al., 2011; Lopes-Lima, Froufe et al., 2017]. Тем не менее нет оснований сохранять *U. crassus* в составе подсемейства Psilunioninae (типовой род: *Psilunio* Stefanescu, 1896). Несомненно, следует согласиться с Клишко и соавторами [Klishko et al., 2017], что для уточнения таксономического положения *Unio crassus* необходимы дальнейшие молекулярные исследования.

Таким образом, род *Unio* в Российской Федерации представлен 3 видами: ***U. pictorum*** (Linnaeus, 1758), ***U. tumidus*** (Philipsson in Retzius, 1788) и ***U. crassus*** (Philipsson in Retzius, 1788).

Ключ для определения видов рода *Unio*

- 1(4). Раковина удлиненно-овальная или овально-коническая. Спинной край спрямлен или слабо выгнут. Передние зубы пластиначатые. Макушечная скульптура представлена двумя расходящимися рядами бугорков (рис. 46 *a*, *b*), либо валиками в виде буквы W, либо комбинацией бугорков и валиков в виде букв V или W (рис. 46 *c*, *d*), либо почти незаметна. Яйца окрашены в бледно-желтый цвет.
- 2(3). Раковина овально-коническая. Передние и задние зубы находятся на одной слабо выгнутой линии. Периостракум обычно окрашен в желтый цвет *Unio pictorum* (Linnaeus, 1758) (табл. 16–18).

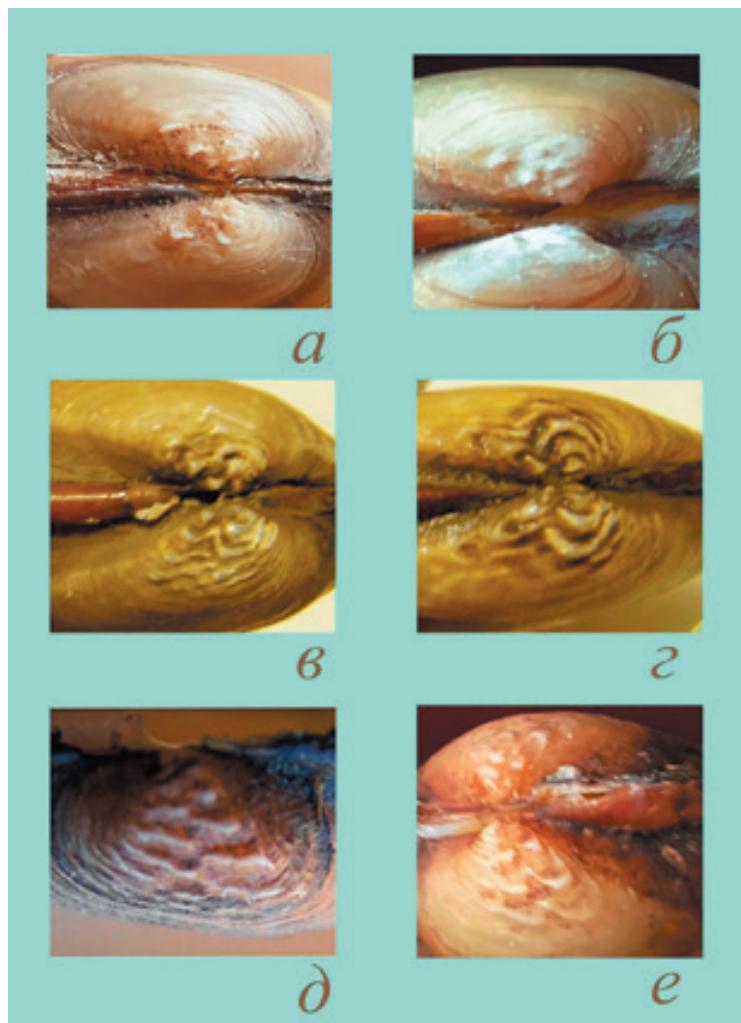


Рис. 46. Примеры макушечной скульптуры рода *Unio*. Фото автора

Европа, кроме севера и северо-востока. Юго-восточная Сибирь, возможно до Алтая. Интродуцирован под Читу.

Образует 3 компараторных подвида:

- *Unio pictorum limosus* Nilsson, 1822 (табл. 17) = *Unio limosus behningi* Starobogatov et Pirogov, 1979 (наиболее выпуклая раковина);
- *Unio pictorum pictorum* (табл. 16) (умеренно выпуклая раковина);
- *Unio pictorum protractus* Lindholm, 1932 (табл. 18) (плоская раковина).

3(2). Раковина овальная или овально-коническая. Передние зубы заметно опущены *Unio tumidus* Philipsson in Retzius, 1788 (табл. 19–21).

Распространение: Европа, кроме севера и северо-востока.

Образует 3 компараторных подвида:

- *Unio tumidus tumidus* (табл. 19) (плоская раковина);
- *Unio tumidus longirostris* Rossmässler, 1836 (табл. 20) (умеренно выпуклая раковина);
- *Unio tumidus conus* (Spengler, 1793) (табл. 21, 22) (наиболее выпуклая раковина).

4(1). Раковина коротко-овальная, овальная, овально-четырехугольная или эллиптическая, прочная, средних размеров. Передние зубы массивные. Спинной край часто заметно выгнут, задний край опущен книзу. Макушечная скульптура представлена двумя рядами вложенных друг в друга тонких округлых или слегка изогнутых валиков в виде греческой буквы омега либо двумя рядами спрямленных валиков, сдвинутых по отношению друг к другу (рис. 46 *д, е*). Яйца окрашены в оранжевый или красный цвет *Unio crassus* Philipsson in Retzius, 1788 (табл. 23).

Распространение: Европа, кроме северных районов, Западное Закавказье.

Образует 3 компараторных подвида:

- *Unio crassus crassus* (табл. 23) (наиболее выпуклая раковина);
- *Unio crassus musivus* (Spengler, 1793) (табл. 24) = *Unio irgizlaica* (Lindholm, 1904); = *Unio fusculus* (Ziegler in Rossmässler, 1835); = *Unio cyprinorum* (Burguignat in Locard, 1882) (умеренно выпуклая раковина);
- *Unio crassus nana* (Lamark, 1819) (табл. 25) (наиболее плоская раковина).

Род *Nodularia* Conrad, 1853

= *Amurunio* Zatravkin et Bogatov, 1987 (типовой вид: *Nodularia* (*Amurunio*) *lebedevi* Zatravkin et Starobogatov, 1984, по первоначальному обозначению).

= *Magadaninaia* Martynov et Chernyshev, 1992 (типовой вид: *Nodularia* (*Magadaninaia*) *extremalis* Martynov et Chernyshev, 1992, по первоначальному обозначению).

Типовой вид: *Unio douglasiae* Griffith et Pidgeon, 1833, по монотипии.

Раковина удлиненно-овальная, по своей форме очень похожа на европейских *Unio*. Передние зубы пластинчатые, макушечная скульптура

представлена грубыми W-образными шевронами и бугорками, может быть слабо выраженной или отсутствовать. На выводном сифоне имеются развитые папиллы.

Распространен в бассейне Амура, юге Приморского края (р. Раздольная, интродуцирован из амурского бассейна в водохранилище на р. Ивнянка, бассейн р. Артемовка), Монголии, Японии, п-ове Корея, Китае, в т. ч. Тайване. Имеется неподтвержденная информация о нахождении вида в бассейне р. Ола (Магаданская обл.) [Мартынов, Чернышев, 1992], известен из неолитовой стоянки р. Лангры (северо-запад Сахалина) [Богатов, 2001].

Замечания. До второй половины XX столетия большинство зарубежных и отечественных малакологов относили *Nodularia douglasiae* к роду *Unio*, при этом Жадин [1952] среди дальневосточных *Unio douglasiae* выделял две разновидности: var. *schrencki* Westerlund, 1897 и var. *abbreviatus* Westerlund, 1897. Впоследствии [Москевича, Старобогатов, 1973] все перловицы, относимые к *U. douglasiae*, были переведены в род *Nodularia* Conrad, 1853, причем Москвичева [1973б], применяя первые версии компараторного метода, в пределах южной части российского Дальнего Востока выделила 7 видов *Nodularia*, среди которых 5 видов из бассейна Амура – *N. amurensis* (Mousson, 1887), *N. middendorffii* (Westerlund, 1890), *N. schrencki* (Westerlund, 1897), *N. abbreviata* (Westerlund, 1897), *N. flavoviridis* (Haas, 1910) и 2 новых вида из р. Раздольная (юг Приморского края) – *N. suifunica* Moskvicheva, 1973 и *N. vladivostokensis* Moskvicheva, 1973. Позже к списку дальневосточных *Nodularia* Затравкин и Старобогатов [1984] добавили *N. lebedevi* Zatravkin et Starobogatov, 1984 с Нижнего Амура, который стал типовым видом подрода *Amurunio* Zatravkin et Bogatov, 1987; Мартынов и Чернышев [1992] – *N. extremalis* Martynov et Tshernyshev, 1992 из речки в Ольском р-не Магаданской обл., который стал типовым видом подрода *Magadaninaia* Martynov et Chernyshev, 1992; Богатов и Старобогатов [1992] – *N. moskvichevae* Bogatov et Starobogatov, 1992 из р. Раздольная; Богатов [2001] – *N. sachalinensis* Bogatov, 2001 из неолитовой стоянки у р. Лангры (северный Сахалин). Кроме того, при исследовании коллекционного материала (около 200 экз.), хранящегося в ЗИН РАН под названием *Nodularia amurensis* (Mousson, 1887), было выявлено 2 формы: «почти цилиндрическая и цилиндрическая» [Богатов, 2012, с. 399], причем, судя по первичным этикеткам, Жадин значительную часть «почти цилиндрических» раковин относил к *Nodularia douglasiae*, в то время как именно цилиндрическую форму Старобогатов идентифицировал как *N. amurensis* [Старобогатов и др., 2004].

На основе последних генетических исследований [Bolotov et al., 2020] было показано, что род *Nodularia* в бассейне Амура и южном Приморье представлен одним видом *Nodularia douglasiae* (Griffith et Pidgeon, 1833) (табл. 26–28), поэтому все перечисленные выше названия стали его младшими

субъективными синонимами, а названия подродов *Amurunio* и *Magadaninaia* стали младшими субъективными синонимами рода *Nodularia*.

Образует 4 компараторных подвида:

- *Nodularia douglasiae amurensis* (Mousson, 1887) (табл. 26: 4–14) (наиболее выпуклая, цилиндрическая раковина);
- *Nodularia douglasiae douglasiae* (табл. 26: 15–20) = *N. flavoviridis* (Haas, 1910); = *N. vladivostokensis* Moskvicheva, 1973 (раковина выпуклая);
- *Nodularia douglasiae schrencki* (Westerlund, 1897) (табл. 27: 1–9; табл. 28: 2–11, 16, 17) = *N. abbreviata* (Westerlund, 1897); = *N. suifunica* Moskvicheva, 1973; = *N. extremalis* Martynov et Tshernyshhev, 1992; = *N. sachalinensis* Bogatov, 2001 (раковина умеренной выпуклости);
- *Nodularia douglasiae middendorffii* (Westerlund, 1890) (табл. 27: 10–15; табл. 28: 12–15) = *N. lebedevi* Zatravkin et Starobogatov, 1984; = *N. moskvichevae* Bogatov et Starobogatov, 1992 (наиболее плоская раковина).

Род *Middendorffinaia* Moskvicheva et Starobogatov, 1973

= *Suifununio* Moskvicheva et Starobogatov, 1973 (типовид: *Middendorffinaia suifunensis* Moskvicheva et Starobogatov, 1973, по первоначальному обозначению).

= *Pseudopotomida* Moskvicheva et Starobogatov, 1973 (типовид: *Middendorffinaia shadini* Moskvicheva et Starobogatov, 1973, по первоначальному обозначению).

Типовой вид: *Unio mongolicus* Middendorff, 1851, по первоначальному обозначению.

Раковина удлиненно-овальная или овально-четырехугольная, передние зубы слабо уплощенные или массивные, треугольно-конические, расположены под заметным углом к латеральным зубам, макушечная скульптура представлена многократно прерванными волнистыми валиками, которые могут покрывать значительную площадь створок. На раковинах из северных частей ареала макушечная скульптура развита слабо. На выводном сифоне имеются папиллы.

Замечания. Жадин [1938, 1952] на российском Дальнем Востоке выделял 2 вида, ныне относимые к роду *Middendorffinaia*: *Unio douglasiae* var. *mongolicus* (Middendorff, 1851) – современный *M. mongolica*, и *Unio continentalis* (Haas, 1900) – современный *M. suifunensis*. В результате проведенной Москвичевой и Старобогатовым [1973], а также Москвичевой [1973б] ревизии в составе рода *Middendorffinaia* насчитывалось 10 видов, принадлежащих в 3 подродам, причем после повторной ревизии, проведенной Богатовым и Старобогатовым [1992] и Богатовым [2000], состав рода сократился до 8 компараторных видов, 4 из которых – *M. mongolica*, *M. ochotica* Bogatov, 2000, *M. ussuriensis* Moskvicheva et Starobogatov, 1973 и *M. arsenievi* Moskvicheva et Starobogatov, 1973 – относились к подроду *Middendorffinaia*, местообитание которых было ограничено

бассейном Амура, и 4 вида – *M. suifunensis*, *M. dulkeitiana* Moskvicheva et Starobogatov, 1973, *M. weliczkowskii* Moskvicheva et Starobogatov, 1973 = *M. hassanica* Moskvicheva et Starobogatov, 1973 = *M. maihensis* Moskvicheva, 1973, = *M. shadini* Moskvicheva et Starobogatov, 1973 = *M. martensi* Moskvicheva et Starobogatov, 1973 – относились к подроду *Pseudopotomida* Moskvicheva et Starobogatov, 1973 = *Suifununio* Moskvicheva et Starobogatov, 1973, местообитание которых ограничено реками бассейна Японского моря на юге Приморского края. Позже Богатовым [2012б] из бассейна Амура был описан новый вид *M. alimovi* Bogatov, 2012, а *M. arsenievi*, Moskvicheva et Starobogatov, 1973 сведен в синоним к *M. ussuriensis* Moskvicheva et Starobogatov, 1973.

В результате генетических исследований [Klishko et al., 2019] показано, что в бассейне Амура обитает один вид – *M. mongolica*, который обнаружен также в реках южного Приморья [Sayenko et al., 2021]. Однако утверждение Саенко с соавторами [Sayenko et al., 2020], что в реках южного Приморья обитает исключительно *M. mongolica*, не соответствует действительности, так как моллюски, относимые ранее Жадиным к *Unio continentalis* (Haas, 1900) (современный *M. suifunensis* Moskvicheva et Starobogatov, 1973 = *M. weliczkowskii* Moskvicheva et Starobogatov, 1973; = *M. shadini* Moskvicheva et Starobogatov, 1973; = *M. dulkeitiana* Moskvicheva et Starobogatov, 1973), этими авторами не были исследованы.

Представлен 2 видами: *Middendorffinaia mongolica* (Middendorff, 1851) (табл. 29: 1–8; 30) и *Middendorffinaia suifunensis* Moskvicheva et Starobogatov, 1973 (табл. 29: 9–17; 31).

Все виды рода *Middendorffinaia* и его внутривидовые формы включены в Красную книгу России [Богатов и др., 2001].

Ключ для определения видов рода *Middendorffinaia*

- 1(2). Раковина удлиненно-ovalьная, передние зубы слабо уплощенные, задние – идут параллельно брюшному краю *Middendorffinaia mongolica* (Middendorff, 1851) (табл. 29: 1–8; 30).

Распространение: бассейн Амура, р. Кухтуй (среднее Охотоморье), реки южной части Приморского края, северо-востока Китая, п-ове Корея, Монголии.

Образует 4 компараторных подвида:

- *Middendorffinaia mongolica ochotica* Bogatov, 2000 (табл. 30: 1–3) (наиболее выпуклая раковина);

- *Middendorffinaia mongolica ussuriensis* Moskvicheva et Starobogatov, 1973 = *M. arsenievi* Moskvicheva et Starobogatov, 1973 (табл. 30: 4–9) (выпуклая раковина);

- *Middendorffinaia mongolica mongolica* (табл. 30: 10–12) (умеренно выпуклая раковина);

– *Middendorffinaia mongolica alimovi* Bogatov, 2012 (табл. 30: 13–15) (наиболее плоская раковина).

2(1). Раковина овально-четырехугольная, передние зубы массивные, треугольно- или четырехугольно-конические, у молодых экземпляров уплощенные, задние зубы обычно заметно наклонены назад

..... *Middendorffinaia suifunensis*

Moskvicheva et Starobogatov, 1973 (табл. 29: 9–17; 31).

Образует 4 компараторных подвида:

– *Middendorffinaia suifunensis weliczkowskii* Moskvicheva et Starobogatov, 1973 (табл. 31: 1–3) (наиболее плоская раковина);

– *Middendorffinaia suifunensis suifunensis* (табл. 31: 4–6) (умеренно выпуклая раковина);

– *Middendorffinaia suifunensis shadini* Moskvicheva et Starobogatov, 1973 (табл. 31: 7–15) (выпуклая раковина);

– *Middendorffinaia suifunensis dulkeitiana* Moskvicheva et Starobogatov, 1973 (табл. 31: 16–20) (наиболее выпуклая раковина).

Распространение: бассейн р. Раздольная (юг Приморского края).

Подсемейство *Anodontinae* Rafinesque, 1820

Типовой род: *Anodonta* Lamarck, 1799.

Зубы отсутствуют. Макушка смещена к переднему краю и расположена на одном уровне или ниже лигамента. Спинной край у молодых особей спрямленный. Некоторые представители подсемейства имеют развитое крыло. Самая задняя точка раковины расположена близ середины высоты раковины или немного ниже.

Триба *Anodontini* Rafinesque, 1820

Род *Anodonta* Lamarck, 1799

Типовой вид: *Mytilus cygneus* Linnaeus, 1758, по монотипии.

Передний край раковины широкий. Боковая поверхность раковины гладкая или морщинистая. Высота отпечатков задних мускулов-замыкателей обычно меньше трети высоты раковины за лигаментом. Мантийная линия у заднего края узкая, слабозаметная. Макушечная скульптура в виде концентрически расходящихся тонких валиков или широкого ряда спрямленных тонких валиков. Водной сифон эллиптический. Папиллы водного сифона тонкоконические, упругие, при заборе воды не вывернуты наружу.

Распространение: Европа, Сибирь, западное побережье Северной Америки.

Замечания. В результате молекулярно-генетического анализа на территории России в составе рода *Anodonta* было подтверждено наличие только 2 видов: *Anodonta cygnea* (Linnaeus, 1758) и *A. anatina* (Linnaeus, 1758). В то же

время генетическими методами еще не исследована группа моллюсков, относимая в определителе Богатова, Кияшко [2016] к компараторному подроду *Colletopterum* в составе 6 компараторных видов: *C. milaschevichi* Bogatov, Starobogatov et Prozorova, 2005; *C. convexum* (Drouët, 1888); *C. apollonicum* (Bourguignat, 1880); *C. subcirculare* (Clessin, 1873); *C. baeri* Bogatov, Starobogatov et Prozorova, 2005 и *C. ostiarium* (Drouët, 1881). Учитывая, что компараторный метод не может быть применим для видовой идентификации пресноводных Unionidae [Bogatov et al., 2018], все перечисленные выше компараторные виды объединены под приоритетным названием *C. subcirculare*, который переведен в род *Anodonta*. Таксономическое положение *A. anatina* внутри рода *Anodonta* было признано ранее [Froufe et al., 2014].

Таким образом, в пределах Европейской части России род *Anodonta* представлен 3 видами:

- *Anodonta cygnea* (Linnaeus, 1758) (табл. 32–34);
- *Anodonta anatina* (Linnaeus, 1758) (табл. 35–41) = *Colletopterum piscinale* (Nilsson, 1822); = *C. rostratum* (Rossmässler, 1836);
- *Anodonta subcircularis* Clessin, 1873 (табл. 42–45).

Замечания. В настоящее время нет оснований согласиться с Клишко с соавторами [Klishko et al., 2018], которые предложили объединить подрод *Colletopterum* – типовой вид: *Anodonta letourneuxi* Bourguignat, 1870 = *Anodonta subcircularis* Clessin, 1873 – с *A. anatina*, поскольку, как уже было сказано выше, до сих пор представители компараторного подрода *Colletopterum* не изучены генетически. Нетрудно заметить, что морфологически моллюски, ранее отнесенные к компараторным подродам *Piscinaliana* Bourguignat, 1881 (типовид: *Anodonta piscinalis* Nilsson, 1822) и *Colletopterum*, существенно отличаются друг от друга [Богатов и др., 2005; Богатов, Кияшко, 2016], поэтому вполне возможно, что компараторный подрод *Colletopterum* представляет собой отдельный вид с приоритетным названием *Anodonta subcircularis* (Clessin, 1873), а подрод *Piscinaliana* – компараторный подвид *Anodonta anatina piscinalis*. Пока эти группы двустворчатых моллюсков остаются наименее изученными среди европейских Unionidae.

Ключ для определения видов рода *Anodonta*

- 1(4). Раковина овальная или удлиненно-овальная, крыло у взрослых раковин, как правило, низкое или отсутствует.
- 2(3). Раковины очень крупные, длиной до 20 см и выше. Боковая поверхность морщинистая. Передний край раковины широкий. Макушечная скульптура в виде концентрически расходящихся тонких валиков
..... *Anodonta cygnea* (Linnaeus, 1758) (табл. 32, 33).

Образует 3 компараторных подвида:

– *Anodonta cygnea zellensis* (Gmelin, 1791) (табл. 33) (наиболее выпуклая раковина, причем, если на раковину смотреть сверху под углом около 20°, то примакушечная поверхность значительно приподнята);

– *Anodonta cygnea cygnea* (см. табл. 32) (умеренно выпуклая раковина, причем, если на раковину смотреть сверху под углом около 20°, то примакушечная поверхность умеренно приподнята);

– *Anodonta cygnea stagnalis* (Gmelin, 1791) (табл. 34) (наиболее плоская раковина на начальных этапах развития, с возрастом выпуклость створок заметно увеличивается, в результате чего особи длиной больше 10 см становятся очень выпуклыми, причем, если на раковину смотреть сверху под углом около 20°, то примакушечная поверхность очень плоская).

Распространение: Европа, кроме севера и северо-востока. В реках, озерах и прудах на илисто-песчаном или илистом грунте.

3(2). Раковины средних размеров, длиной до 10–15 см. Боковая поверхность чаще всего гладкая. Макушечная скульптура в виде ряда спрямленных тонких валиков *Anodonta anatina* (Linnaeus, 1758) (табл. 35–41).

Образует 4 компараторных подвида:

– *Anodonta anatina nilssoni* (Küster, 1842) (табл. 36; 39: 7–9) = *Anodonta cellensis* var. *sorensiana* W. Dybowsky in B. Dybowsky, 1913 (наиболее плоская раковина), форма раковины может изменяться от овальной (табл. 36) до удлиненно-овальной (табл. 39: 7–9);

– *Anodonta anatina anatina* (см. табл. 35) (умеренно выпуклая раковина), форма раковины может изменяться от овальной (табл. 35) до сильно вытянутой (табл. 39: 10–12).

– *Anodonta anatina piscinalis* Nilsson, 1822 (табл. 37; 39: 1–6) (выпуклая раковина), форма раковины может изменяться от овальной (табл. 37) до сильно вытянутой (табл. 39: 1–6);

– *Anodonta anatina ponderosa* Pfeiffer, 1825 (табл. 38; 39: 13–15; 40; 41) = *Anodonta piscinalis* var. *volgensis* Shadin, 1938; = *Anodonta rostrata* Rossmässler, 1836 (наиболее выпуклая раковина), форма раковины может изменяться от овальной (табл. 38, 40) до сильно вытянутой (табл. 39: 13–15; 41).

Распространение: Европа и Сибирь.

4(1). Раковина овально-треугольная, имеется высокое или хорошо выраженное крыло *Anodonta subcircularis* Clessin, 1873 (табл. 42–45).

Образует 4 компараторных подвида:

– *Anodonta subcircularis subcircularis* (табл. 42) (наиболее плоская раковина);

– *Anodonta subcircularis ostiaria* Drouët, 1881 (табл. 43) = *Colletopterus baeri* Bogatov, Starobogatov et Prozorova, 2005 (умеренно выпуклая раковина);

– *Anodonta subcircularis convexa* Drouët, 1888 (табл. 44) = *Colletopterum milaschevichi* Bogatov, Starobogatov et Prozorova, 2005 (выпуклая раковина);

– *Anodonta subcircularis apollonica* Bourguignat, 1880 (табл. 45) (наиболее выпуклая раковина).

Распространение: южные районы Европы.

Род *Pseudanodonta* Bourguignat, 1876

Типовой вид: *Anodonta complanata* Ziegler in Rossmässler, 1835, по последнему обозначению Westerlund, 1902.

Передний край раковины узкий. Спинной край выгнутый. Высота отпечатков задних мускулов-замыкателей около или больше трети высоты раковины. Мантийная линия у заднего края раковины широкая, обычно хорошо заметная. Макушечная скульптура обычно состоит из одного-двух рядов коротких валиков, обычно изогнутых под углом, который направлен к вершине макушки. Поверхность раковины часто блестящая, в окраске периостракума преобладают зеленые тона, крупные раковины могут быть окрашены в темно-коричневые тона. Под воздействием внешних факторов задний край раковины иногда сильно отстает в росте, в результате чего раковина становится треугольной, или, в более редких случаях, сильно разрастаться, приобретая удлиненно-ovalную форму. Водной сифон овальный, папиллы водного сифона уплощенные, широкие у основания, не упругие, при открытом сифоне вывернуты наружу.

Род *Pseudanodonta* в определителе пресноводных беспозвоночных России [Старобогатов и др., 2004] был представлен четырьмя видами: *Pseudanodonta complanata* (Rossmässler, 1835), *P. elongata* (Hollandre, 1836), *P. nordenskioldi* Bourguignat, 1881 и *P. kletti* (Rossmässler, 1835). Последующие молекулярно-генетические исследования показали, что в пределах России род представлен одним видом – *Pseudanodonta complanata* (Rossmässler, 1835) [Богатов и др., 2018].

Образует 2 компараторных подвида:

– *Pseudanodonta complanata complanata* (табл. 46) = *P. kletti* (Rossmässler, 1835); = *P. nordenskioldi* Bourguignat, 1881 (плоская раковина);

– *Pseudanodonta complanata elongata* (Hollandre, 1836) = *P. elongata milachewichi* Starobogatov, Pirogov, 1970 (табл. 47) (умеренно выпуклая раковина).

Распространен в Европе. В России обитает в бассейнах Волги, Северной Двины, Черного и Балтийского морей.

Замечания. Как видно из рис. 19 и 20, компараторная группа *Pseudanodonta* (типовой вид *P. complanata*) филогенетически отделена от *Anodonta cygnea*, поэтому нет необходимости рассматривать ее в качестве синонима *Anodonta*. Ряд авторов [Lopes-Lima, 2005; Lopes-Lima, Froufe et al., 2017; Lopes-Lima,

Sousa et al., 2017] также выделяют *Pseudanodonta* в отдельный род. Однако, поскольку *Pseudanodonta* генетически довольно близок к *A. cygnea* и *A. anatina*, нет оснований относить этот род к подсемейству *Pseudanodontinae*, как это делалось ранее [Старобогатов и др., 2004; Богатов, Кияшко, 2016]. По-видимому род *Pseudanodonta* следует перевести в подсемейство *Anodontinae* (по: [Богатов, Кияшко, 2016]) или в подсемейство *Unioninae* (триба *Anodontini*) (по: [Carter et al., 2011]), а название подсемейства *Pseudanodontinae* следует считать невалидным.

Триба *Cristariini* Lopes-Lima, Bogan et Froufe, 2017

Зубы отсутствуют или имеютсяrudименты задних зубов. Макушечная скульптура в виде расходящихся выгнутых складок, не доходящих до линии киевого перегиба, либо состоит из выгнутых валиков, заканчивающихся на линии киевого перегиба, либо из валиков, вогнутых вентральной части (или имеются как вогнутые валики, так и спрямленные или выгнутые) и резко загнутых по краям дорсально.

Распространены на Дальнем Востоке и странах Восточной Азии до Индокитая.

Род *Cristaria* Schumacher, 1817

Типовой вид: *Cristaria tuberculata* Schumacher, 1817, по монотипии.

Раковина очень крупная (150–300 мм). В задней половине спинного края имеется высокий крыловидный гребень, который у старых особей может быть обломан. В области закиевого поля на раковине образуются поперечные крупные волнообразные складки. Более мелкие поперечные складки формируются и на гребне. Замок представленrudиментами задних зубов.

Замечания. В середине XX в. Жадин [1952], вслед за ним Haas [1969] все относимые к роду *Cristaria* формы объединили в 1 вид – *Cristaria plicata* (Leach, 1814). Москвичева [1973а] в бассейне Амура выделила 2 вида, отличающихся своей выпуклостью: описанный Миддендорфом и имеющий более плоскую раковину *Cristaria herculea* и с более выпуклой раковиной *Cristaria tuberculata* Schumacher, 1817. Впоследствии Прозоровой и Саенко [2001] было показано, что между этими двумя видами существуют заметные различия в размере ареалов, частоте встречаемости и биотопической приуроченности.

Недавно Клишко с соавторами [Klishko et al., 2016], исследуя у дальневосточных кристарий митохондриальную ДНК, пришли к выводу, что на Дальнем Востоке род *Cristaria* представлен 1 видом *C. plicata* (Leach, 1814). В то же время вызывает сомнение достоверность таксономического определения исследованного материала. По крайней мере изученные генетически экземпляры под названием *Cristaria tuberculata*, фото которых помещено в работе

[Klishko et al., 2016: fig. 2 G-F] явно относятся к *C. herculea*, поскольку имеют покатые макушки.

Очевидно, что для уточнения таксономического положения дальневосточных *Cristaria* необходимы дальнейшие исследования. В настоящей работе сохранены названия видов, предложенные Москвичевой, поскольку еще не получено достаточных доказательств о необходимости их изменения.

Распространение: бассейн Амура, север Сахалина (низовья р. Тымь) [Прозорова и др., 2004], страны Восточной Азии до Индокитая.

Ключ для определения видов рода *Cristaria*

- 1(2). Раковина довольно плоская: ее выпуклость не превышает 0.82 расстояния от макушки до заднего конца заднего зуба, примакушечная часть раковины покатая *Cristaria herculea* (Middendorff, 1847) (табл. 48–50).

Распространение: равнинные участки притоков и протоки Амура, бассейн оз. Ханка, север Сахалина, Монголия, водоемы Восточной Азии.

- 2(1). Раковина умеренно вздутая: ее выпуклость не меньше 0.85 расстояния от макушки до заднего конца заднего зуба, примакушечная часть раковины выгнутая *Cristaria tuberculata* Schumacher, 1817 (табл. 51).

Распространение: бассейны оз. Ханка и р. Уссури, проникает в пойменные водоемы нижнего Амура.

Род *Sinanodonta* Modell, 1945

= *Cristariopsis* Moskvicheva, 1973.

Типовой вид: *Sinanodonta (Cristariopsis) crassitesta* Moskvicheva, 1973, по первоначальному обозначению.

= *Ellipsanodon* Bogatov et Starobogatov, 1996.

Типовой вид: *Sinanodonta (Ellipsanodon) ovata* Bogatov et Starobogatov, 1996, по первоначальному обозначению.

Типовой вид: *Sympynota magnifica* Lea, 1834 (= *Sinanodonta woodiana* (Lea, 1834), по первоначальному обозначению).

Раковина овально-треугольная. Спинной край обычно резко наклонен вперед, имеется выраженное крыло, или крыло выражено только у молодых раковин. Лигамент закрыт краями створок. Макушечная скульптура в виде расходящихся выгнутых складок, не доходящих до линии килевого перегиба (рис. 41 г).

Распространение: бассейн Амура, юг Приморского края, Восточная Азия, интродуцирован в Таджикистан, низовья Волги и другие водоемы Европы и Сибири.

Замечания. Ранее Москвичева [1973а] на основе биогеографической концепции Старобогатова–Москвичевой постулировала, что в бассейне Амура

и реках Приморья, не входящих в бассейн Амура, по ряду исторических причин не может быть общих видов Unionida. Для бассейна Амура по степени выпуклости раковины Москвичевой было описано 3 вида: *Sinanodonta schrenkii* (Lea, 1870)* (наиболее выпуклая раковина); *S. likharevi* Moskvicheva, 1973а (умеренно выпуклая раковина) и *S. amurensis* Moskvicheva, 1973 (плоская раковина). Для бассейна р. Раздольная Москвичевой был описан вид *Sinanodonta crassitesta* Moskvicheva, 1973 по кривизне МВК сходный с *S. likharevi*, причем ошибочно вместо голотипа автор нового таксона привела рисунок наиболее крупного паратипа [Москвичева, 1973, рис. 2 (1)]. Позже Богатовым и Затравкиным [1988] в бассейне Раздольной было выделено еще 2 компараторных вида: *S. renzini* Bogatov et Zatravkin, 1988, впоследствии сведенный в синоним к *S. crassitesta* Moskvicheva, 1973 [Старобогатов и др., 2004], и *S. primorjensis* Bogatov et Zatravkin, 1988 (по кривизне МВК аналог *S. amurensis*).

Генетическими исследованиями показано, что род *Sinanodonta* в бассейне Амура представлен одним видом *Sinanodonta schrenckii* (Lea, 1870) [Bolotov et al., 2020]. При этом ранее [Bespalaya et al., 2017; Sayenko et al., 2017] для амуро-приморских *Sinanodonta* применялось название *Sinanodonta amurensis*, Moskvicheva, 1973. К *Sinanodonta schrenckii* также относятся популяции из бассейнов рек Партизанская, Раздольная, Артемовка и, возможно, р. Рязановка (юг Приморского края), в то время как более южные популяции, обитающие на юге Хасанского района (крайний юг Приморского края), принадлежат к *Sinanodonta lauta* (Martens, 1877) [Bolotov et al., 2020]. Кроме того, в некоторых водоемах юга Хасанского района морфологически выделены беззубки, описанные ранее как *Sinanodonta ovata* Bogatov et Starobogatov, 1996 = *S. manchurica* Bogatov et Starobogatov, 1996, отличающиеся от других *Sinanodonta* овальной формой раковины без выраженного крыла (на самом деле крыло у раковин этого вида, но первого года развития хорошо заметно). Видовая самостоятельность *S. ovata* пока не подтверждена генетическими методами.

Ключ для определения видов рода *Sinanodonta*

1(2). Раковина в примакушечной части сильно вздутая, спинной край заметно наклонен вперед *Sinanodonta schrenkii* (Lea, 1870) (табл. 52–56).

Образует 3 компараторных подвида:

– *Sinanodonta schrenckii schrenckii* (табл. 52) (наиболее выпуклая раковина);

* Москвичева обозначила в качестве лектотипа экземпляр Шренка – *Sinanodonta schrenkii* Moskvicheva, 1973 (= *Anodonta magnifica* Schrenck, 1867) (табл. 52: 1–3). В этой ситуации (случай вторичной омонимии) название Lea – *Sinanodonta schrenkii* (Lea, 1870) (= *Anodonta magnifica* Schrenck, 1867) и название Москвичевой основаны на одних и тех же экземплярах, поэтому применяется раннее название *Sinanodonta schrenkii* (Lea, 1870).

– *Sinanodonta schrenckii likharevi* Moskvicheva, 1973 (табл. 53–55)
= *S. crassitesta* Moskvicheva, 1973; = *S. renzini* Bogatov et Zatravkin, 1988
(умеренно выпуклая раковина);

– *Sinanodonta schrenckii amurensis* Moskvicheva, 1973 (табл. 56) = *S. primorjensis* Bogatov et Zatravkin, 1988 (наиболее плоская раковина).

2(1). Раковина овальная без выраженного крыла или удлиненно-овальная с заметным крылом, вздутие в примакушечной части раковины отсутствует или слабо заметно.

3(4). Раковина овальная без выраженного крыла.

. . . *Sinanodonta ovata* Bogatov et Starobogatov, 1996 (табл. 57; 58: 1–7).

Образует 2 компараторных подвида:

– *Sinanodonta ovata ovata* (табл. 57) (уплощенная раковина);

– *Sinanodonta ovata manchurica* Bogatov et Starobogatov, 1996 (табл. 58: 1–7) (сильно выпуклая раковина)

4(3). Раковина удлиненно-овальная с выраженным крылом

. *Sinanodonta lauta* (Martens, 1877) (табл. 58, 59).

На юге Приморского края образует 2 компараторных подвида:

– *Sinanodonta lauta fukudai* Modell, 1945 (табл. 58: 8–11) (выпуклая раковина);

– *Sinanodonta lauta lauta* (табл. 58: 12, 13; 59) (уплощенная раковина).

Род *Amuranodonta* Moskvicheva, 1973

Типовой вид: *Amuranodonta kijaensis* Moskvicheva, 1973, по первоначальному обозначению.

Макушечная скульптура обычно состоит из выгнутых валиков, заканчивающихся на линии килевого перегиба. Раковина сильно удлиненная. Задний край раковины удлиненно-треугольный.

Замечания. Род *Amuranodonta* выделен Москвичевой в 1973 г., но впоследствии его статус и состав несколько раз уточнялись. В частности, Затравкин и Богатов [1987] *Am. kijaensis* перевели в род *Buldowskia* Moskvicheva, 1973 в составе подрода *Amuranodonta*. Затем Мартынов и Чернышев [1992] рассматривали *Amuranodonta* как синоним *Buldowskia*. Вскоре Богатов и Старобогатов [1996] восстановили род *Amuranodonta*, включив в его состав 3 компараторных вида: *Am. kjaensis*, *Am. pulchra* Bogatov, Starobogatov, 1996 и *Am. inflata* Bogatov, Starobogatov, 1996. В определителе Старобогатова с соавторами [2004] в род *Amuranodonta* формально было включено еще 4 амурских вида, каждый из которых был описан по одному экземпляру: *Am. parva* Moskvicheva, 1973, *Am. lomakini* (Zatravkin et Bogatov, 1987), *Am. boloniensis* (Zatravkin et Bogatov, 1987) и *Am. sitaensis* Bogatov et Starobogatov, 1996, что, с точки зрения современного понимания «биологического вида», нельзя считать оправданным.

В настоящее время названия вышеперечисленных 4 амурских видов рассматриваются в качестве младших синонимов *Buldowskia flavotincta* (Martens, 1905) (табл. 72).

Последние генетические исследования [Bolotov et al., 2020] подтвердили самостоятельность рода *Amuranodonta*. По-видимому, род *Amuranodonta* является эндемиком Амура (Палеоамура).

Представлен одним видом *Amuranodonta kijaensis* Moskvicheva, 1973 (табл. 60, 61), включен в Красную книгу России [Богатов и др., 2001].

Образует 3 компараторных подвида:

- *Amuranodonta kijaensis kijaensis* (табл. 60) (раковина в примакушечной области уплощена);
- *Amuranodonta kijaensis pulchra* Bogatov et Starobogatov, 1996 (табл. 61: 1–13) (раковина выпуклая, в том числе в примакушечной области);
- *Amuranodonta kijaensis inflata* Bogatov et Starobogatov, 1996 (табл. 61: 14–17) (раковина сильно выпуклая).

Распространение: бассейн Амура и север Сахалина.

Род *Anemina* Haas, 1969

Типовой вид: *Anodon arcaeformis* Heude, 1877, по первоначальному обозначению.

Макушечная скульптура обычно состоит из выгнутых валиков, заканчивающихся на линии килевого перегиба. Раковина средних размеров, овальная, сильно вздутая. Макушки широкие, смещены ближе к середине створки.

Распространение: бассейн Амура, бессточные озера Монголии.

В России представлен одним видом: *Anemina shadini* (Moskvicheva, 1973) (табл. 62: 1–4, 6–15) = *Anemina buldowskii* (Moskvicheva, 1973). Компараторные подвиды не выявлены.

Замечания. Жадин в монографии 1952 г. приводит рисунок раковины под названием *Anodonta (Haasiella) arcaeformis* (Heude, 1877) [Жадин, 1938; 1952, рис. 279]. Действительно, этот экземпляр и определенные Жадиным под таким названием другие раковины, хранящиеся в коллекции ЗИН РАН, сходны с рисунком, приведенным Heude [1877, fig. 40] (табл. 62: 5), однако отличаются от последнего более короткой и сильно взутой раковиной. Это обстоятельство дало повод Москвичевой в составе подрода *Anemina* Haas, 1969 рода *Sinanodonta* Modell, 1945 описать новый вид – *Sinanodonta (Anemina) shadini* Moskvicheva, 1973, а экземпляр, приведенный на рисунке Жадина, обозначить в качестве лектотипа этого вида (табл. 62: 1–3). Кроме того, Москвичева в составе подрода *Anemina* описала *Sinanodonta (Anemina) buldowskii* Moskvicheva, 1973, причем в качестве голотипа ею был обозначен экземпляр, который Жадин при подготовке монографии по двустворчатым моллюскам в серии «Фауна СССР», намеревался описать в качестве нового вида *Anodonta*

(*Haasiella*) *buldowskii*, что подтверждает текст на соответствующей коллекционной этикетке. По неизвестным причинам Жадин отказался от описания, но этикетка с таким намерением была сохранена в коллекционном сборе.

В определителе 2004 г. [Старобогатов и др., 2004] подрод *Anemina* рассматривается как самостоятельный род, в который были переведены *Sinanodonta* (*Anemina*) *shadini* и *Sinanodonta* (*Anemina*) *buldowskii*. При последующей ревизии было установлено, что *A. buldowskii* не может считаться компараторным видом, так как Москвичевой при его выделении не были учтены серьезные дефекты раковины голотипа в примакушечной области, в связи с чем название *A. buldowskii* следует считать младшим синонимом *A. shadini*.

В работе Болотова с соавторами [Bolotov et al., 2020] на рис. 3D приведено фото голотипа *Anemina shadini* (Moskvicheva, 1973), переведенного авторами в род *Buldowskia* на основании того, что генетический анализ моллюсков, изображенных здесь же на рисунках 3E и 3F под названием *Buldowskia shadini* (Moskvicheva, 1973) соответственно из оз. Благодатное (бассейн Уссури) и р. Онон (бассейн Амура), генетически далеки от типового вида рода *Anemina* – *Anodon arcaeformis*. В то же время легко заметить, что изображенные на рисунках 3E и 3F двустворки по своей форме заметно отличаются от голотипа *Anemina shadini* и проявляют заметное сходство с *Buldowskia flavotincta* (Martens, 1905), т. е. действительно относятся к роду *Buldowskia*. В связи с изложенным пока нет оснований для перевода *Anemina shadini* в род *Buldowskia*.

Род *Buldowskia* Moskvicheva, 1973

Типовой вид: *Anodonta arcaeformis* var. *suifunica* Lindholm, 1925, по первоначальному обозначению.

= *Amurbuldowskia* Bogatov et Starobogatov, 1996

Типовой вид: *Buldowskia* (*Amuranodonta*) *boloniensis* Zatravkin et Bogatov, 1987, по первоначальному обозначению.

Макушечная скульптура обычно состоит из выгнутых валиков, заканчивающихся на линии килевого перегиба. Раковина удлиненно-ovalная или ovalная, у молодых экземпляров развито низкое крыло. Макушки у взрослых раковин могут быть выступающими.

Распространение: в слабопроточных и стоячих водоемах в бассейне Амура, на юге Приморского края, п-ове Корея и в Северо-Восточном Китае.

Представлен 4 видами:

– *Buldowskia suifunica* (Lindholm, 1925) = *Amuranodonta starobogatovi* Moskvicheva, 1973; = *B. suputinensis* Moskvicheva, 1973;

– *Buldowskia cylindrica* Moskvicheva, 1973 (возможно, представляет собой внутривидовую форму (компаративный подвид) *B. suifunica*);

– *Buldowskia flavotincta* (Martens, 1905) = *Amuranodonta parva* Moskvicheva, 1973; = *B. sitaensis* Bogatov et Starobogatov, 1996; = *B. koreana* Bogatov et

Starobogatov, 1996; = *B. boloniensis* Zatravkin et Bogatov, 1987; = *B. lomakini* Zatravkin et Bogatov, 1987;

– *Buldowskia fuscoviridis* (Moskvicheva, 1973).

Замечания. *Buldowskia suifunica* представляет собой полиморфный вид. При этом необходимо иметь в виду, что у голотипа этого вида (табл. 63: 1–4) макушки расположены близ середины раковины из-за задержек роста ее заднего края, что ранее малакологами воспринималось в качестве таксономического признака. В частности, Жадин относил этот экземпляр к *Anodonta (Haasiella) arcaeformis* Heude, 1877 [Жадин, 1952], поскольку настоящий «*arcaeformis*» имеет сходное положение макушек. Москвичева в 1973 г. выделила этот экземпляр в качестве типового вида нового рода *Buldowskia* и соответственно голотипа самостоятельного вида *Buldowskia suifunica* (Lindholm, 1925).

При исследовании боковых контуров створок, в том числе по линиям нарастания (годовым кольцам), было установлено, что у голотипа и паратипов *B. suifunica* линии роста первого и второго года жизни моллюсков имеют удлиненно-ovalную форму с положением макушек, заметно сдвинутых к переднему краю створки [Богатов, 2015]. Такая форма раковины оказалась типичной для приморских *Buldowskia* (табл. 63: 4, 5).

В наиболее общем виде не уродливые раковины *B. suifunica* имеют удлиненно-ovalную, умеренно или сильно выпуклую раковину с выступающими макушками, заметно сдвинутыми к переднему краю. Если раковина без дефектов роста, то длина створок примерно в 2 раза превышает их высоту.

Buldowskia cylindrica среди перечисленных выше 4 видов является одним из наименее изученных таксонов. Этот вид был описан Москвичевой в 1973 г. по четырем экземплярам (все раковины без тела) и одной створке из р. Батальянза (ныне – р. Кневичанка, Артемовский городской округ) (табл. 69: 1–9). В начале 1990-х годов вид был включен в Красную книгу России, в связи с чем были предприняты попытки оценить валидность *B. cylindrica*. В частности, при инвентаризации коллекционных сборов *Buldowskia* (хранятся в коллекции ЗИН РАН) в сборе *B. suifunica* под № 5 по систематическому каталогу был выделен экземпляр, полностью соответствующий морфологическим параметрам *B. cylindrica* (табл. 69: 10, 11), что указывает на высокую степень морфологического сходства двух описанных Москвичевой видов: *B. suifunica* и *B. cylindrica*. Кроме того, в разные годы при полевых исследованиях в бассейне р. Раздольная были собраны единичные экземпляры, похожие на *B. cylindrica* (см., например, табл. 69: 12–16, хранятся в коллекции ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН), которые на самом деле могли представлять собой удлиненную внутривидовую форму *B. suifunica* по аналогии, например, образования удлиненных, в том числе почти цилиндрических форм у *Anodonta anatina* (см. табл. 39). В 2021 г. при комплексном обследовании типового местонахождения *B. cylindrica*, были обнаружены раковины *Buldowskia*, имеющие

цилиндрическую форму, но со вздутием в примакушечной области раковины (табл. 69: 17–22), не характерным для *B. cylindrica*. В одном из водоотводных каналов Кневичанки (фактически напротив типового местонахождения) было собрано более 50 экз. раковин, явно относящихся к форме «*cylindrica*» (табл. 70). К сожалению, все собранные раковины оказались без тел, что исключало проведение их молекулярно-генетического изучения.

Кроме того, в р. Орловка (правый приток р. Кневичанка) было собрано несколько десятков пустых раковин, некоторые из них на начальных этапах роста могли бы быть определены как *B. cylindrica* (табл. 71). Скорее всего, раковины, близкие по форме к *B. cylindrica*, могут представлять собой как собственно *B. cylindrica*, так и иные виды булдовских со сходной формой раковины. В настоящем Атласе для цилиндрических форм *Buldowskia* сохранен видовой уровень до окончательного решения вопроса об их видовом статусе.

Из-за отсутствия молекулярных данных также необходимо генетическими методами уточнить taxonomическое положение *B. flavotincta* (Martens, 1905) и *B. fuscoviridis* Moskvicheva, 1973.

Ключ для определения видов рода *Buldowskia*

- 1(4). Раковина удлиненно-овальная, эллиптическая, в т. ч. у молодых особей, сильно или умеренно выпуклая.
- 2(3). Раковина удлиненно-овальная, выпуклая или умеренно выпуклая
..... *Buldowskia suifunica* (Lindholm, 1925) (табл. 63: 1–4, 6–15).

Образует 2 компараторных подвида:

- *Buldowskia suifunica suifunica* (табл. 63–66) (выпуклая раковина);
- *Buldowskia suifunica suifunensis* (Shadin, 1938) (табл. 67, 68) (умеренно выпуклая раковина).

Молодые раковины обоих подвидов, собранные в местах совместного обитания, заметно отличаются друг от друга как по форме раковины, так и по ее выпуклости. С возрастом морфологические различия между *B. s. suifunica* и *B. s. suifunensis* могут нивелироваться.

- 3(2). Раковина эллиптическая, сильно вздутая, почти цилиндрическая.
..... *Buldowskia cylindrica* Moskvicheva, 1973 (табл. 69–71).

Возможно, представляет собой внутривидовую форму (компараторный подвид с максимально выпуклой раковиной) *Buldowskia suifunica*.

- 4(1). Раковина овальная или широко-овальная, умеренно выпуклая или выпуклая.
- 5(6). Раковина овальная, умеренно выпуклая
..... *Buldowskia flavotincta* (Martens, 1905) (табл. 72).
- 6(5). Раковина широко-овальная, выпуклая
..... *Buldowskia fuscoviridis* Moskvicheva, 1973 (табл. 73).

Род *Beringiana* Starobogatov in Zatravkin, 1983

Типовой вид: *Anodonta cellensis* var. *beringiana* Middendorff, 1851, по первоначальному обозначению и тавтономии.

Типовое местонахождение: Алеутские о-ва, о-в Уналашка.

Взрослые раковины удлиненно-ovalные, умеренно выпуклые, задний край раковины часто вытянут в виде клюва. В то же время моллюски первых 2–3 лет жизни имеют овальную форму с выраженным коротким крылом, расположенным в задней трети длины раковины.

Макушечная скульптура обычно состоит из валиков, спрямленных или выгнувших вентральной части и резко загнувших по краям дорсально.

Распространение: бассейны рек севера Магаданской области, п-овов Камчатка и Чукотский, о-ва Парамушир, Алеутских о-вов (США). По морфологии раковин представители рода *Beringiana* Starobogatov in Zatravkin, 1983 сходны с представителями рода *Kunashiria* Starobogatov in Zatravkin, 1983 (= *Arsenievinia* Zatravkin et Bogatov, 1987 [Старобогатов и др., 2004]), распространенными на восточном склоне Сихотэ-Алиня, Сахалине, Южных Курильских о-вах, Японии. Предполагается, что род *Kunashiria* вместе с *Arsenievinia* должны рассматриваться как младшие синонимы *Beringiana* [Чернышев, 2004; Винарский, Кантор, 2016; Чернышев и др., 2020; Bolotov et al., 2020], однако пока не получено убедительных доказательств данного предположения.

Представлен 1 полиморфным видом *Beringiana beringiana* (Middendorff, 1851).

Образует 3 компараторных подвида и 1 внутривидовую форму, таксономический статус которой пока не ясен:

– *Beringiana beringiana beringiana* (табл. 74) (наиболее выпуклая раковина);

– *Beringiana beringiana kamchatica* Bogatov et Starobogatov, 2001 (табл. 75) = *B. derzhavini* Bogatov et Starobogatov, 2001 (умеренно выпуклая раковина);

– *Beringiana beringiana youkonensis* (Lea, 1867) (табл. 76) = *B. chereshnevi* Bogatov et Starobogatov, 2001; = *B. georgiensis* Bogatov et Starobogatov, 2001 (уплощенная раковина).

– *Beringiana beringiana f. compressa* Sayenko et Bogatov, 1998 (очень плоская раковина). Известна из оз. Пернатое (о-в Парамушир, северные Курильские о-ва). По-видимому раковины, объединяемые под названием *Beringiana beringiana f. compressa*, сформировались в результате глубокого нарушения процессов роста, природа которого пока не ясна.

Род *Kunashiria* Starobogatov in Zatravkin, 1983

Типовой вид: *Anodonta japonica* Clessin, 1874, по первоначальному обозначению.

= *Arsenievinaiia* Zatravkin et Bogatov, 1987.

Типовой вид: *Amuranodonta sihotealinica* Zatravkin et Starobogatov, 1984, по первоначальному обозначению.

Макушечная скульптура обычно состоит из валиков, вогнутых вentralной части (реже имеются спрямленные валики) и резко загнутых по краям дорсально. Форма раковин – от плоской и широко-овальной до удлиненно-овальной, почти цилиндрической, причем форма взрослых раковин сходна с *Beringiana*, однако диапазон изменчивости представителей рода *Kunashiria* более широкий, что, по-видимому, связано с длительной изоляцией водоемов, населенных моллюсками, особенно по краям их ареалов (все основные формы *Kunashiria* представлены в настоящем Атласе).

Распространение: восточный склон Сихотэ-Алиня, Сахалин, Южные Курильские о-ва, Япония.

Замечания. В 1983 г. Старобогатов беззубок, обитающих на юге Сахалина, Южных Курильских о-вах, а также о-вах Хоккайдо и Хонсю (Япония) в составе 2-х видов: *Anodonta haconensis* Ihering, 1893 и *A. japonica* Martens in Clessin, 1874, перевел в новый род *Kunashiria* Starobogatov in Zatravkin, 1983, отнеся его к подсемейству Pseudanodontinae, а беззубок, распространенных на п-ове Камчатка и севере о-ва Сахалин, – в новый род *Beringiana* Starobogatov in Zatravkin, 1983 подсемейства Anodontinae в составе 2 камчатских видов – *B. beringiana* (Middendorff, 1851) и *B. youkonensis* (Lea, 1867) и северо-сахалинского вида *B. taranetzi* (Shadin, 1938) [Затравкин, 1983].

В 1987 г. Затравкин и Богатов всех Anodontinae, обитающих на восточном склоне Сихотэ-Алиня, перевели в новый род *Arsenievinaiia* Zatravkin et Bogatov, 1987 в составе 3 видов: *A. sihotealinica* (Zatravkin et Starobogatov, 1984), который в 1984 г. при описании формально был отнесен к роду *Amuranodonta*, и двух новых компараторных видов – *A. zimini* Zatravkin et Bogatov, 1987 и *A. coptzevi* Zatravkin et Bogatov, 1987. В 2001 г. Богатов и Старобогатов с учетом значительного географического разрыва между местообитаниями камчатских и северо-сахалинских *Beringiana* предложили *B. taranetzi* перевести в род *Arsenievinaiia* [Богатов, Старобогатов, 2001].

В 2002 г. на основе исследования дополнительных морфологических признаков, в том числе данных по морфологии глохидиев, все виды *Kunashiria* были переведены в подсемейство Anodontinae [Богатов и др., 2002], при этом название *Arsenievinaiia* стало младшим синонимом названия *Kunashiria* [Саенко и др., 2009].

Допускается, что род *Kunashiria* вместе с *Arsenievinaiia* должны рассматриваться как младшие синонимы *Beringiana* [Чернышев, 2004; Винарский,

Кантор, 2016; Чернышев и др., 2020; Bolotov et al., 2020], однако до сих пор не получено убедительных доказательств данного предположения. Например, в работе Болотова с соавторами [Bolotov et al., 2020] генетически исследовались представители рода *Kunashiria* из р. Аввакумовка и оз. Васьковское (восточный склон Сихотэ-Алиня), в то время как представители *Beringiana* в публикации были представлены лишь фотографией голотипа *B. beringiana*.

На Дальнем Востоке России представлен 1 полиморфным видом *Kunashiria japonica* (Martens in Clessin, 1874) (табл. 77–85).

Образует 4 компараторных подвида и 1 внутривидовую форму, таксономический статус которой пока не ясен:

– *Kunashiria japonica iwakawai* (Suzuki, 1939) (табл. 79) (наиболее выпуклая раковина);

– *Kunashiria japonica japonica* (табл. 77, 78) = *Arsenievinaia zarjaensis* Bogatov et Zatravkin, 1988; = *K. japonica boreosakhalinensis* Labay et Shulga, 1999 (выпуклая раковина);

– *Kunashiria japonica haconensis* (Ihering, 1893) (табл. 80–82) = *K. sihotealinica* (Zatravkin et Starobogatov, 1984); = *Arsenievinaia zimini* Zatravkin et Bogatov, 1987; = *A. coptzevi* Zatravkin et Bogatov, 1987 (умеренно выпуклая раковина);

– *Kunashiria japonica taranetzi* (Shadin, 1938) (табл. 83–85) = *Arsenievinaia alimovi* Bogatov et Zatravkin, 1988; = *A. zatravkini* Bogatov et Starobogatov, 1996; = *K. sinanodontoides* Bogatov, Sayenko et Starobogatov, 1999; = *K. iturupica* Bogatov, Sayenko et Starobogatov, 1999 (плоская раковина);

– *Kunashiria japonica f. compressa* (Bogatov et Starobogatov, 1996) (табл. 86) (аномально плоская раковина, которая, по-видимому, формируется в результате нарушения процессов роста, природа которого пока не ясна).

Отряд Cardiida (Cardiiformes)

Семейство Dreissenidae Gray, 1840

Типовой род: *Dreissena* van Beneden, 1835.

Раковина спереди заостренная, снизу уплощенная. Внутренняя поверхность створки не перламутровая, матовая. Замок без зубов. В передней части раковины имеется перемычка (септа), к которой прикрепляется передний мускул-замыкатель. Мантля имеет снизу отверстие для ноги и сзади 2 коротких сифона, из которых нижний более длинный. Нога с биссусом.

Развитие со свободно плавающей личиночной стадией.

В пресных и солоноватых водах России обитают представители одного рода *Dreissena* v. Beneden, 1834.

Род *Dreissena* van Beneden, 1835

Типовой вид: *Mytilus polymorphus* Pallas, 1771, по монотипии.

Раковина треугольная, в виде перевернутой лодки. Наружная поверхность гладкая. Верхняя часть раковины сильно выпуклая, а позади узкого лигамента сильно сплюснутая, нижняя сторона почти плоская или слабо выгнутая. На границе нижней и боковой поверхностей раковины образуется угол или округлый киль.

Ключ для определения видов рода *Dreissena*

- 1(2). Брюшная поверхность раковины не уплощенная. Киль закругленный, проходящий между брюшным и спинным краями створок, ближе к брюшному краю.....
..... *Dreissena bugensis* (Andrusov, 1897) (табл. 87: 1–8).

Распространение: Низовья Днепра и Южного Буга, опресненные районы Днепро-Бугского лимана. Расселяется в верховья Днепра. Интродуцирован в Великие озера Северной Америки.

- 2(1). Брюшная поверхность раковины уплощенная или вогнутая и отделена на обеих створках резким килем, проходящим почти параллельно брюшному краю створки.....
..... *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) (табл. 87: 11–15).

Распространение: Европа, кроме севера, Каспийское и Аральское моря, бассейн Аму-Дарьи. Интродуцирован в Великие озера Северной Америки, недавно обнаружен в водоемах Западной Сибири (р. Пышма) [Бабушкин, Винарский, Герасимова и др., 2022].

Семейство *Corbiculidae* Gray, 1847

Типовой род: *Corbicula* Megerle von Mühlfeld, 1811.

Раковина овально-треугольная. Наружная поверхность с концентрической скульптурой. Внутренняя поверхность створки не перламутровая только выше мантийной линии. Макушки располагаются над серединой спинного края. Латеральные зубы длинные. Моллюски свободно подвижны.

Известно с юры. Обитает в пресных и солоноватых водах. Распространено в основном в тропическом поясе и лишь отдельные виды встречаются в умеренной зоне.

Род *Corbicula* Megerle von Mühlfeld, 1811

Типовой вид: *Tellina fluminalis* Müller, 1774, по монотипии.

Раковина прочная, наружная поверхность состоит из почти регулярных концентрических валиков и покрыта темно-коричневым, темно-синим или черным периостракумом. Изнутри цвет раковины фиолетовый, с фиолетовыми разводами или белый. Макушки широкие, более или менее выступающие. Замок в каждой створке состоит из 3 кардинальных и 2 длинных латеральных зубов.

По морфологии раковины все представители рода крайне сходны. Тем не менее представителей рода обычно делят на две группы по характеру постэмбрионального развития: с вынашиванием яиц в мантийной полости материнского организма (пресноводные виды) и с пелагической личинкой, т. е. с прямым развитием выметанных в воду яиц (солоноватоводные виды).

Распространение: Передняя, Средняя, Южная и Восточная Азия, Африка. Интродуцирован в Европу, Северную и Южную Америку.

На территории Российской Федерации пресноводные корбикулы представлены одним видом:

– *Corbicula nevelskoyi* Bogatov et Starobogatov, 1994.

Обитает в русле Амура.

Солоноватоводные корбикулы представлены двумя видами:

– *Corbicula japonica* Prime, 1864 = *C. fluminalis* var. *extrema* Lindgolv, 1929; *C. elatior* Martens, 1905.

Обитают вдоль побережья Японского моря, включая Хабаровский и Приморский край, Сахалин, а также Японию и п-ов Корея.

– *Corbicula producta* Martens, 1905.

Известен из залива Славянка, вершина бух. Северная (зал. Петра Великого Японского моря), а также эстуариев и лагун западного побережья п-ова Корея [Martens, 1905].

Замечания. Если сравнивать раковины *Corbicula nevelskoyi* из Амура с раковинами, например, пресноводных *Corbicula fluminalis* (Müller, 1774) из водотоков США (интродуцирован из Восточной Азии), обращает на себя внимание большая степень развития латеральных зубов у американских раковин, концы которых лежат ниже середины высоты мускульных отпечатков (табл. 90: 6–18), в то время как у амурских раковин концы латеральных зубов лежат против середины высоты мускульных отпечатков или выше (табл. 91). Подобное строение замка с длинными латеральными зубами характерно для *C. fluminalis* для различных регионов Азии [He, Zhuang, 2013]. Однако сейчас нет понимания, какое таксономическое значение имеет степень развитости латеральных зубов, поэтому в Атласе для пресноводных амурских корбикул пока сохранено название *C. nevelskoyi*.

Надо также отметить, что степень развития латеральных зубов у *Corbicula fluminalis* сходна с таковой у раковин *Corbicula*, собранных в залив Славянка, вершина бух. Северная (залив Петра Великого Японского моря) (табл. 90: 1–4), которые, в свою очередь, сходны с голотипом *C. producta* Martens, 1905 (табл. 90: 5; по: [Martens, 1905, Taf. 2, Fig. 8]), описанного с западного побережья п-ова Корея. Причем если американские корбикулы являются обитателями пресных вод, то приморские корбикулы с развитыми кардинальными зубами обитают в солоноватых водах, т. е. относятся к группе с прямым развитием выметанных в воду яиц. Сказанное позволяет корбикул из залива Славянка

отнести к описанному Мартенсом виду *C. producta*. В то же время корбикулы из р. Раздольная, хранящиеся в ЗИН РАН и отнесенные ранее к *C. producta*, не имеют длинных латеральных зубов (табл. 90: 20, 23), а по кривизне МВК оказались сходны с *Corbicula japonica*.

Ключ для определения видов рода *Corbicula*

1(4). Постэмбриональное развитие с прямым выметом в воду яиц, личинка пелагическая. Моллюски обитают в солоноватых водах.

2(3). Концы латеральных зубов лежат против границы середины высоты мускульных отпечатков или чуть выше *Corbicula japonica*
Prime, 1864 (табл. 88, 89) = *C. fluminalis* var. *extrema* Lindholm, 1929;
= *C. elatior* Martens, 1905; = *C. suifunensis* Lindholm, 1925;
= *Corbicula lindholmi* Kursalova et Starobogatov, 1971.

Образует 3 компараторных подвида:

– *Corbicula japonica suifunensis* Lindholm, 1925 = *Corbicula lindholmi* Kursalova et Starobogatov, 1971 (табл. 89: 1–8) (наиболее выпуклая раковина);
– *Corbicula japonica japonica* (табл. 88) = *C. elatior* Martens, 1905 (умеренно выпуклая раковина);
– *Corbicula japonica finitima* Lindholm, 1928 (табл. 89: 9–16) (наиболее плоская раковина).

3(2). Концы латеральных зубов лежат значительно ниже середины высоты мускульных отпечатков *Corbicula producta* Martens, 1905 (табл. 90: 2–5).

4(1). Яйца вынашиваются в мантийной полости материнского организма. Моллюски обитают в пресных водах *Corbicula nevelskoyi* Bogatov et Starobogatov, 1994 (табл. 91).

Образует 3 компараторных подвида:

– *Corbicula nevelskoyi sirotskii* Bogatov et Starobogatov, 1994 (табл. 91: 1–6) (наиболее выпуклая раковина);
– *Corbicula nevelskoyi amurensis* Bogatov et Starobogatov, 1994 (табл. 91: 7–II) (умеренно выпуклая раковина);
– *Corbicula nevelskoyi nevelskoyi* (табл. 91: 12–15) (наиболее плоская раковина).

В бассейне Амура пресноводные корбикулы известны также из бассейна р. Сунгари (правый приток Амура, Китай) (табл. 91: 16–20), которые могут принадлежать к *Corbicula nevelskoyi*, а возможно, относятся к другому виду, интродуцированному из более южных речных бассейнов Азии.

ТАБЛИЦЫ ФОТОГРАФИЙ И РИСУНКОВ
КРУПНЫХ
ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ

BIVALVIA

(Табл. 1–91)

Таблица 1. *Margaritifera margaritifera* (Linnaeus, 1758)

1 – экз. почкообразной формы из р. Муна, приток р. Умба. Сбор: Жадин В.И., 09.1938 г. (ЗИН РАН, = *M. margaritifera*, № 17).

2 – экз. овальной формы из Швеции. Коллекция Вестерлонда. (ЗИН РАН, = *M. margaritifera*, № 1).

3 – экз. удлиненно-овальной (эллиптической) формы из Германии. (ЗИН РАН, = *M. borealis*, № 2 / *M. margaritifera*, № 9).

Масштаб 3 см.

Замечания. Генетическими исследованиями показано, что род *Margaritifera* Schumacher, 1816 в европейской части России представлен одним видом *Margaritifera margaritifera* (Linnaeus, 1758) [Bolotov et al., 2015], у которого выделено 3 компараторных подвида:

- *Margaritifera margaritifera margaritifera* (наиболее плоская раковина);
- *Margaritifera margaritifera elongata* (Ламарк, 1819) (умеренно выпуклая раковина);
- *Margaritifera margaritifera borealis* (Westerlund, 1871) (наиболее выпуклая раковина).

Считается, что для *Margaritifera margaritifera* характерна почкообразная форма раковины [Жадин, 1952] (табл. 1: 1; табл. 2: 1–5; табл. 3: 13, 14), однако у этого вида форма раковины независимо от степени ее выпуклости может быть и иной формы, например, овальной (табл. 1: 2; табл. 2: 11–13) или эллиптической (табл. 1: 3). Кроме того, встречаются укороченные раковины, форма которых образована за счет замедления роста заднего края створок (табл. 2: 8–10).



Таблица 2. *Margaritifera margaritifera* (Linnaeus, 1758)

1–5 – экз. *M. margaritifera*, изображенный в определителях Жадина в качестве эталона [1938, фиг. 34; 1952, рис. 249]. Место сбора: Керет/Кереть – река на Севере Карелии, вытекающая из одноименного озера. (ЗИН РАН, = *M. margaritifera*, № 6).

6, 7 – коллекционная этикетка и пояснительная записка, относящиеся к экз. *M. margaritifera*, № 6.

8–10 – экз. *Margaritifera margaritifera margaritifera* с неразвитым задним краем. Река Варзуга, Кольский п-ов. Сбор: Жадин В.И., 30.07.30 г. (ЗИН РАН, = *M. margaritifera*, № 12).

11–13 – экз. *M. m. margaritifera* овальной формы из коллекции Михалкова. На каждой створке имеется надпись «Russies, 1885». (ЗИН РАН, = *M. margaritifera*, № 48).

Масштаб 3 см.

Замечания. *Margaritifera margaritifera margaritifera* среди компараторных подвидов *Margaritifera margaritifera* обладает наиболее плоской раковиной.

Таблица 2

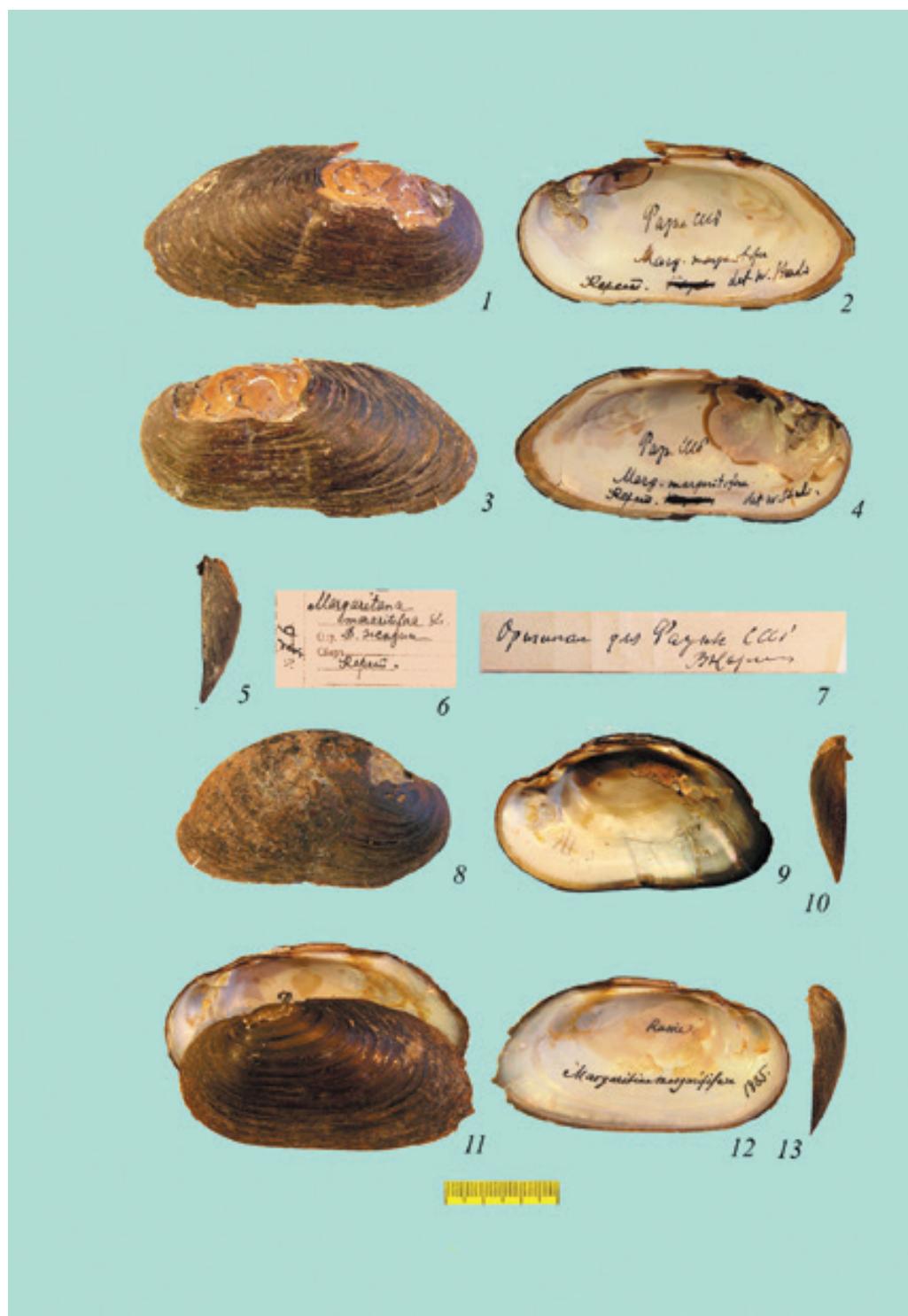


Таблица 3. *Margaritifera margaritifera elongata* (Lamark, 1819)

1–3 – экз. *Margaritifera margaritifera elongata* (Lamark, 1819) удлиненно-ovalной формы из «озерка» у р. Плюсса, дер. Сербино (бывшее русло), Гдовский уезд. Коллекция Линдгольма, 1902 г. (ЗИН РАН, = *Margaritifera elongata*, № 1 / *M. margaritifera*, № 8).

4–6 – этикетки, относящиеся к *M. elongata*, № 1.

7–10 – экз. *M. m. elongata* эллиптической формы из-под Выборга: станция Лаунатиоки, между Усикирка и Перкярви. Коллекция Линдгольма. (ЗИН РАН, = *Margaritifera elongata*, № 2 / *M. margaritifera*, № 7). Экземпляр изображен в определителе 2004 г. [Старобогатов и др., 2004, табл. 7, рис. 1, 2].

12–14 – экз. *M. m. elongata* почкообразной формы из р. Муна, приток р. Умба, Кольский п-ов. Сбор: Жадин В.И., 03.09.1936 г. (ЗИН РАН, = *M. margaritifera*, № 38).

Масштаб 3 см.

Замечания. *Margaritifera margaritifera elongata* среди компараторных подвидов *Margaritifera margaritifera* по степени выпуклости раковины занимает срединное положение.

Таблица 3

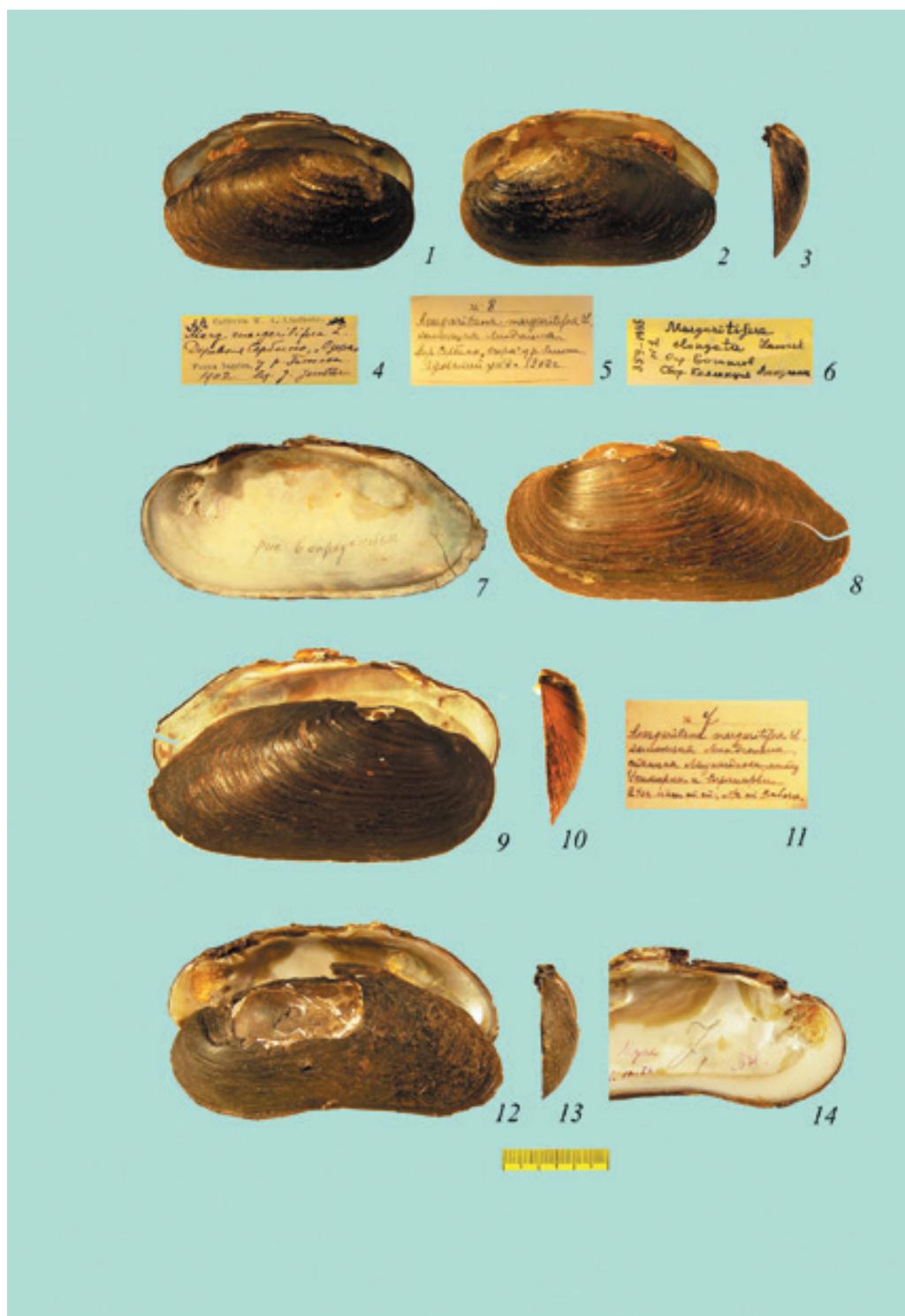


Таблица 4. *Margaritifera margaritifera borealis* (Westerlund, 1871)

1–3 – экз. *Margaritifera margaritifera borealis* (Westerlund, 1871) из Архангельска. Сбор: Бэр К. (ЗИН РАН, = *Margaritifera borealis*, № 1 / *M. margaritifera*, № 3).

4 – первичные этикетки, относящиеся к экз. *M. borealis*, хранящемуся в коллекции ЗИН РАН под № 1 по систематическому каталогу.

5 – искривленная левая створка *M. m. borealis* без указания места сбора. (ЗИН РАН, = *M. borealis*, № 5). Вид спереди.

6–8 – экз. *M. m. borealis* из р. Муна, Мурманская обл. Сбор: Жадин В.И., сентябрь 1936 г. (ЗИН РАН, = *M. borealis*, № 6 / *M. margaritifera*, № 50).

9–11 – правая створка *M. m. borealis* с неразвитым задним краем. Кольский п-ов, р. Лямукея близ устья, Архангельская обл. Сбор: Жадин В.И., 10.08.1936 г. (ЗИН РАН, = *M. borealis*, № 4 / *M. margaritifera*, № 32).

Масштаб 3 см.

Замечания. *Margaritifera margaritifera borealis* среди компараторных подвидов *Margaritifera margaritifera* обладает наиболее выпуклой раковиной.

Таблица 4



Таблица 5. *Margaritifera dahurica* (Middendorff, 1850)

1–4 – экз. *Margaritifera dahurica* (Middendorff, 1850) из р. Аргунь (участок слияния с р. Шилка), бассейн Амура. Сбор: Миддендорф А.Ф., 1844 г. (ЗИН РАН, = голотип *Margaritifera dahurica* (Middendorff, 1850), № 7а / *Unio dahurica* Middendorff, 1850).

5, 6 – коллекционные этикетки, относящиеся к голотипу *M. dahurica*.

7, 8 – экз. *Margaritifera dahurica dahurica* из р. Большая Уссурка, 30 км ниже пос. Мельничное, бассейн р. Уссури. Сбор: Богатов В.В., 16.08.1988 г. (ЗИН РАН, = голотип *Dahurinaia prozorovae* Bogatov et Starobogatov, 2003, № 1).

9–11 – экз. *M. d. dahurica* из р. Комаровка, левый приток р. Раздольная, район базы Уссурийского заповедника (у домика Комарова). Сбор: Толстикова Е.А., 06.06.1972 г. (ЗИН РАН, = голотип *Dahurinaia suifunensis* Moskvicheva, 1973).

12–14 – экз. *M. d. komarovi* (Bogatov, Prozorova et Starobogatov, 2003) из р. Комаровка ниже домика Комарова, Уссурийский заповедник. Сбор: Прозорова Л.А., 01.07.1999 г. (ЗИН РАН, = голотип *Dahurinaia komarovi* Bogatov, Prozorova et Starobogatov, 2003, № 1).

15–17 – экз. *M. d. tiunovae* (Bogatov et Zatravkin, 1988) из р. Комиссаровка у с. Дворянка, в 150 м ниже моста, бассейн оз. Ханка. Сбор: Богатов В.В., 01.08.1986 г. (ЗИН РАН, = голотип *Dahurinaia tiunovae* Bogatov et Zatravkin, 1988, № 1).

Масштаб 3 см.

Замечания. Генетическими методами было установлено, что в бассейне Амура и р. Комаровка (бассейн р. Раздольная) обитает единственный вид *Margaritifera dahurica* [Bolotov et al., 2015]. К данному виду возможно принадлежат раковины из р. Лангры (северо-запад о-ва Сахалин) [Богатов, 2001]. У *M. dahurica* выделено 3 компараторных подвида:

– *Margaritifera dahurica dahurica* (фото 1–11) (наиболее плоская раковина) = *Dahurinaia suifunensis* Moskvicheva, 1973; = *Dahurinaia prozorovae* Bogatov et Starobogatov in: Bogatov et al., 2003;

– *Margaritifera dahurica komarovi* (Bogatov, Prozorova et Starobogatov, 2003) (фото 12–14) (раковина умеренной выпуклости) = *Dahurinaia komarovi* Bogatov, Prozorova et Starobogatov, 2003; = *Dahurinaia ussuriensis* Bogatov, Prozorova et Starobogatov, 2003; = *Dahurinaia transbaicalica* Klishko, 2008;

– *Margaritifera dahurica tiunovae* (Bogatov et Zatravkin, 1988) (фото 15–17) (наиболее выпуклая раковина) = *Dahurinaia tiunovae* Bogatov et Zatravkin, 1988.

Таблица 5

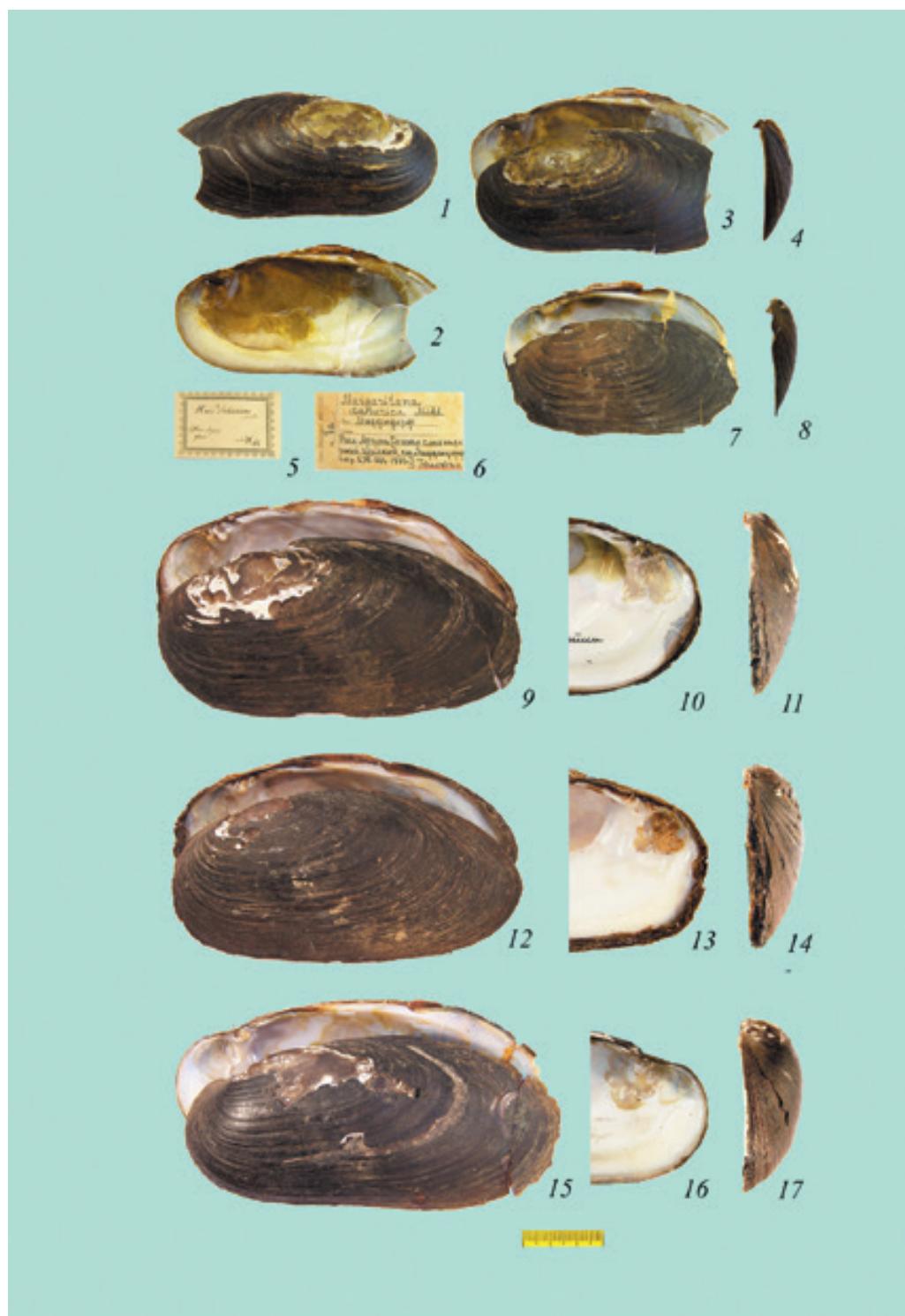


Таблица 6. *Margaritifera dahurica komarovi* (Bogatov, Prozorova et Starobogatov, 2003)

1–5 – экз. *Margaritifera dahurica komarovi* (Bogatov, Prozorova et Starobogatov, 2003) из р. Комиссаровка в районе пос. Барабаш-Левада, Приморский край, бассейн оз. Ханка. Сбор: Прозорова Л.А., 09.08.1998 г. (ЗИН РАН, = **голотип** *Dahurinaia ussuriensis* Bogatov, Prozorova et Starobogatov, 2003, № 1).

6–9 – экз. *M. d. komarovi* из оз. Арей, Читинская обл. Сбор: Клишко О.К., 2004 г. (ЗИН РАН, = **голотип** *Dahurinaia transbaicalica* Klishko, 2008, № 1).

Масштаб 3 см.

Замечания. Ранее Богатовым [2012] с применением модифицированного компараторного метода было показано, что описанный Клишко [2008] из бассейна верхнего Амура вид *Dahurinaia transbaicalica* Klishko, 2008 является синонимом широко распространенного в бассейне Амура компараторного вида *Dahurinaia ussuriensis* Bogatov, Prozorova et Starobogatov, 2003.

Названия *D. ussuriensis* и *D. transbaicalica* являются младшими синонимами *Margaritifera dahurica komarovi* (Bogatov, Prozorova et Starobogatov, 2003) из-за сходства максимально выпуклых контуров типовых экземпляров этих таксонов.

Таблица 6

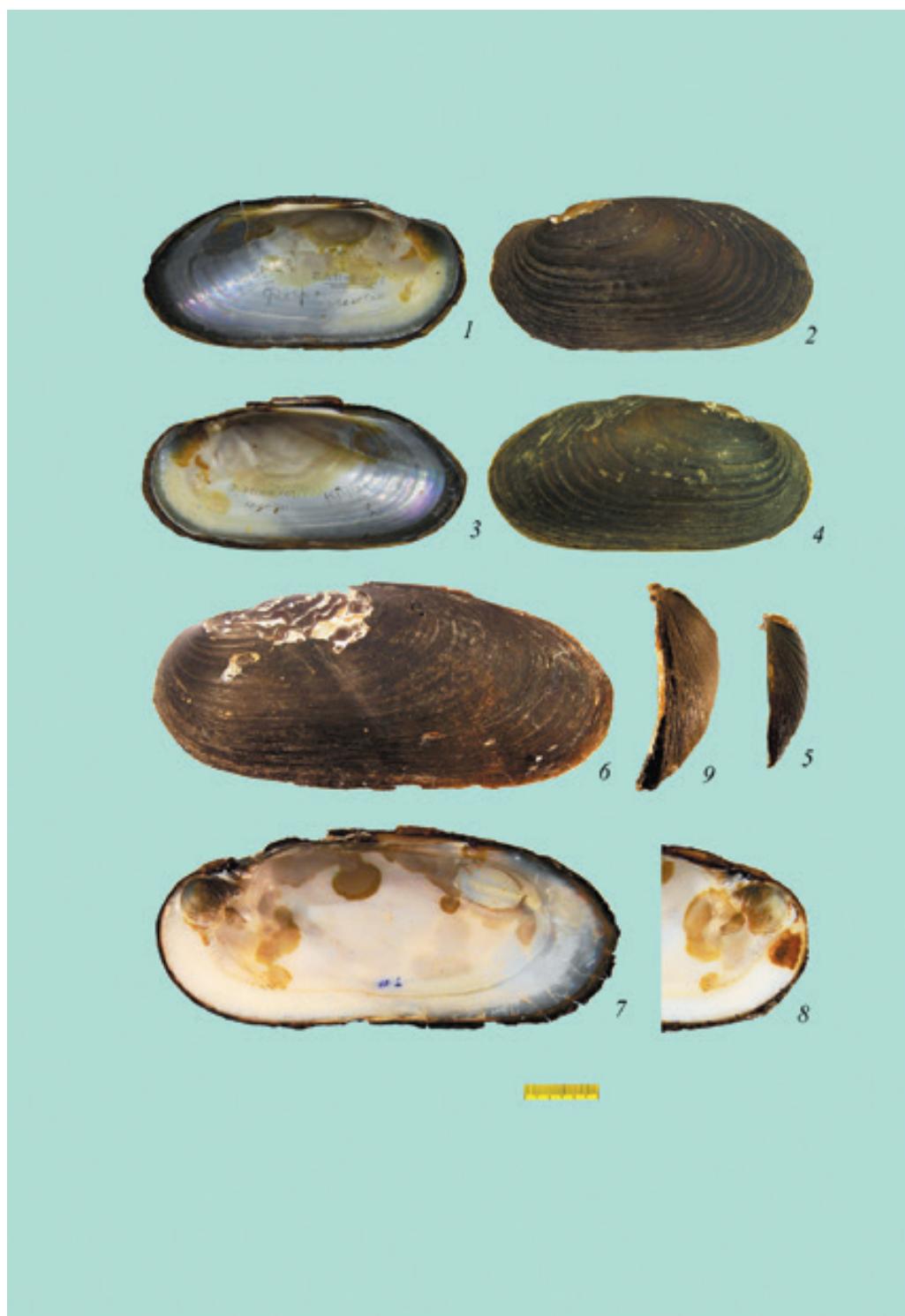


Таблица 7. *Margaritifera middendorffii* Rosen, 1926

1–5 – экз. *Margaritifera middendorffii middendorffii* из оз. Мекешино в районе м. Лопатка, Камчатка. Сбор: Вознесенский И.Г. (ЗИН РАН, = **лекотип** *Dahurinaia middendorffii* (Rosen, 1926), № 6). Оригинал к рис.: [Middendorff, 1851, taf. XXVII, fig. 1–2 (*Unio*); Жадин, 1935, фиг. 35 (*Margaritana*); 1952, рис. 251 (*Margaritana*)].

6–10 – экз. *M. m. kamchatica* (Bogatov, Prozorova et Starobogatov, 2003) из р. Голыгино, Камчатка. Сбор: Рубинский, Камчатская экспедиция Рябушинского 1908–1909 гг. (ЗИН РАН, = **голотип** *Kurilinaia kamchatica* Bogatov, Prozorova et Starobogatov, 2003, № 1).

11–15 – экз. *M. m. kamchatica* из речки у с. Головнино, южная часть о-ва Кунашир, Южные Курильские о-ва. Сбор: Шилейко А.А., 07.09.1971 г. (ЗИН РАН, = **голотип** *Kurilinaia zatravkini* Bogatov, Prozorova et Starobogatov, 2003, № 1).

Масштаб 3 см.

Замечания. *Margaritifera middendorffii* распространен на п-ове Камчатка, о-ве Сахалин и Южных Курильских островах (Кунашир, Итуруп, Шикотан). Ранее считалось, что *M. middendorffii* обитает исключительно на п-ове Камчатка, однако Болотов с соавторами [Bolotov et al., 2015] с помощью генетических методов обнаружили *M. middendorffii* на о-ве Сахалин.

У *M. middendorffii* выделено 2 компараторных подвида:

– *Margaritifera middendorffii middendorffii* (фото 1–5) (умеренно выпуклая раковина);

– *Margaritifera middendorffii kamchatica* (Bogatov, Prozorova et Starobogatov, 2003) (фото 6–15) = *Kurilinaia zatravkini*; = *Dahurinaia shigini* Zatravkin et Bogatov, 1987 (выпуклая раковина).

Таблица 7

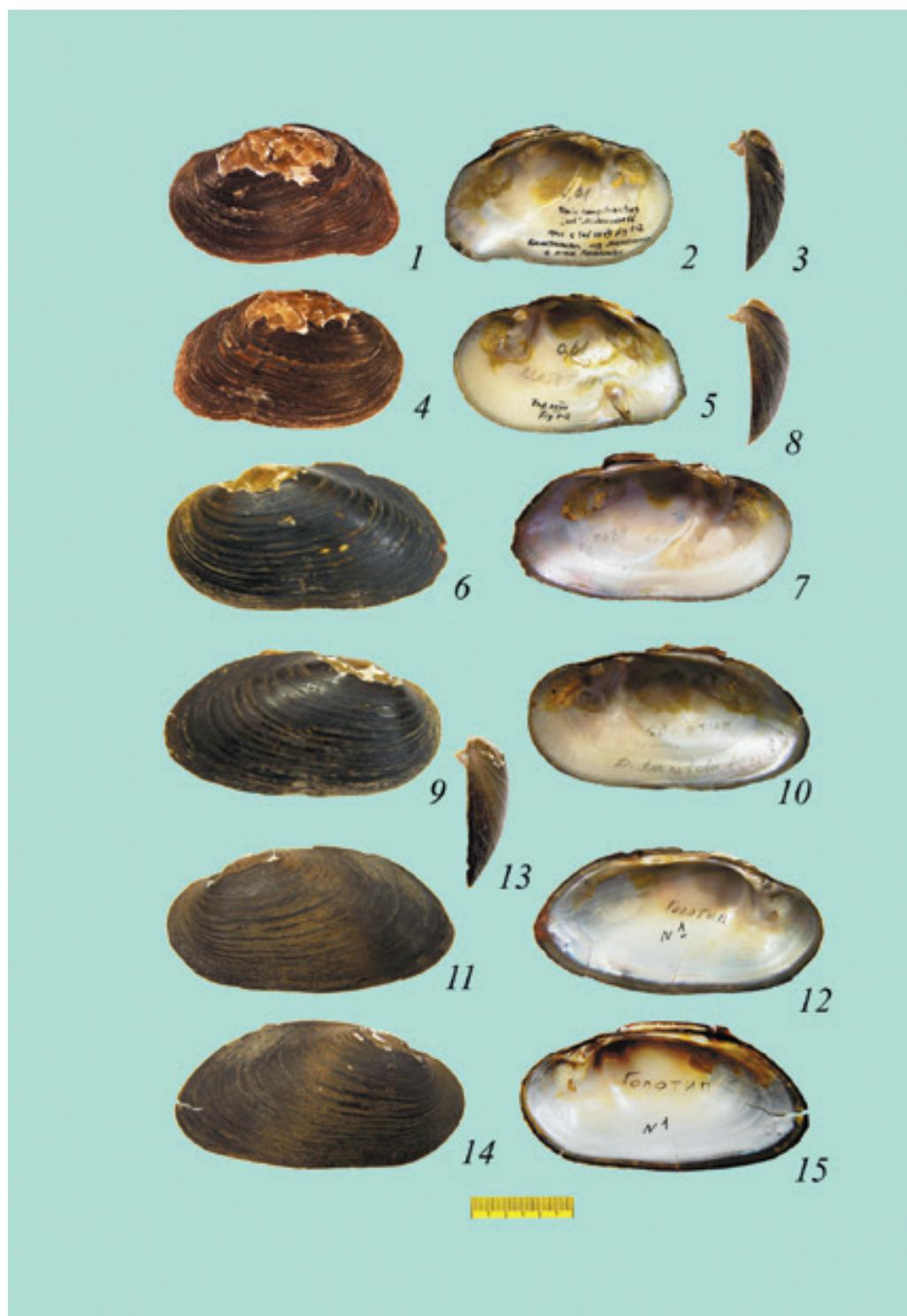


Таблица 8. *Margaritifera laevis* (Haas, 1910)

1 – общий вид мягкого тела *Margaritifera laevis* (Haas, 1910) (экз. из р. Свободная, о-в Шикотан).

2–5 – экз. *M. laevis* из р. Тымь, о-в Сахалин. Сбор: Таранец А.Я., 1934 г. (ЗИН РАН, = голотип *Margaritana sachalinensis* Shadin, 1938, № 1). Оригинал для Фауны СССР: [Жадин, 1938, фиг. 37; 1952, рис. 252].

6–9 – экз. *M. laevis* с розовым перламутром из р. Тымь у п. Ноглики, о-в Сахалин. Сбор: Богатов В.В., август 2003 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *Margaritifera laevis*).

10–12 – экз. *M. laevis* с белым перламутром из того же сбора.

Масштаб 3 см.

Замечания. *Margaritifera laevis* = *Margaritana sachalinensis* распространен на о-ве Сахалин, Южных Курильских о-вах, а также о-вах Хонсю и Хоккайдо. Типовое местонахождение – остров Сахалин [Haas, 1910]. Отличается уплощенной раковиной с выраженным передними зубами, которые по площади проекции заметно меньше площади отпечатков передних мускулов-замыкателей.

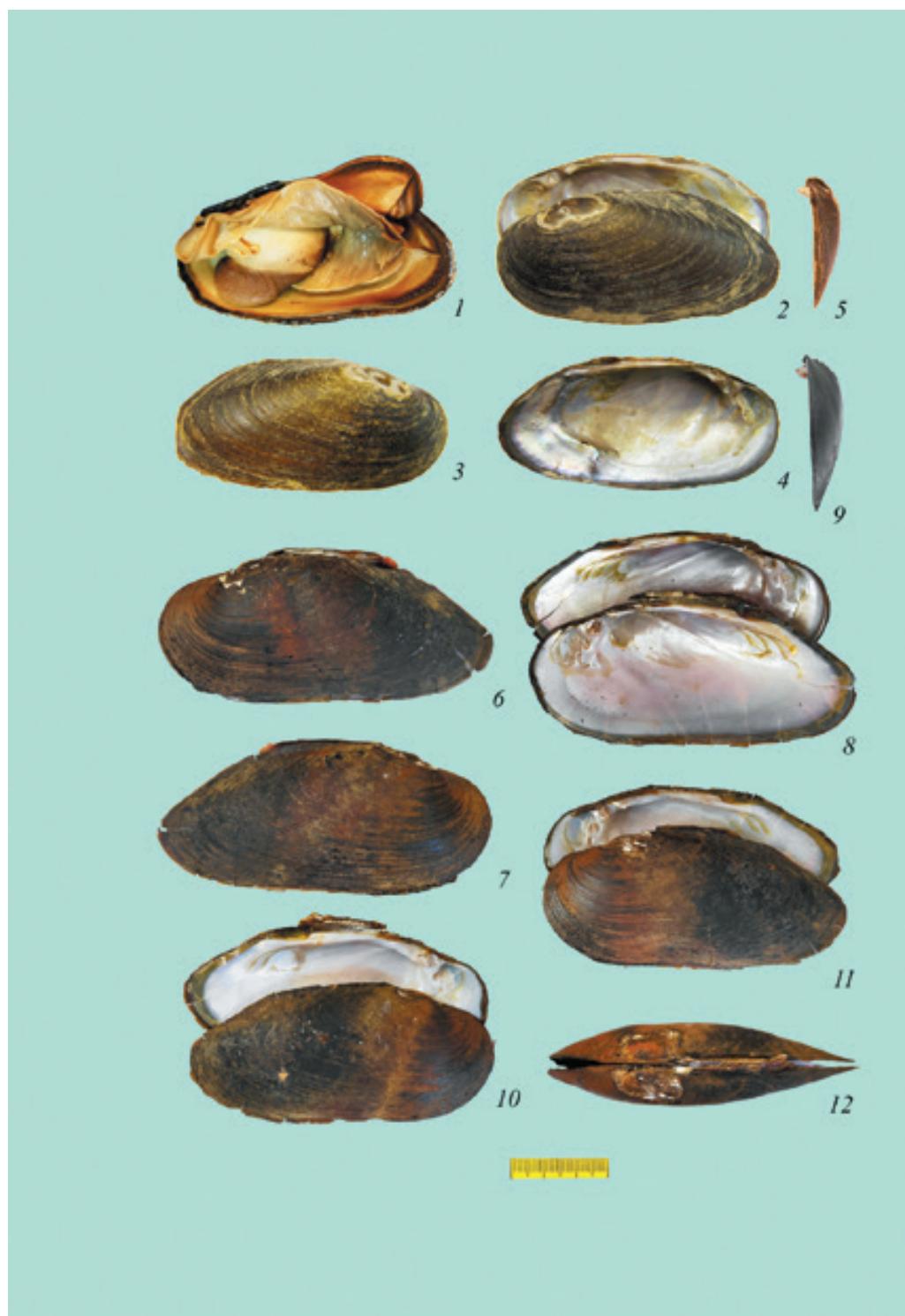


Таблица 9. *Margaritifera kurilensis* (Zatravkin et Starobogatov, 1984)

1–5 – экз. *Margaritifera kurilensis* (Zatravkin et Starobogatov, 1984) из устья речки в бухте Анна/Крабовая, о-в Шикотан, Южные Курильские о-ва. Сбор: Гурьянова Е.Ф., 1949 г. (ЗИН РАН, = голотип *Dahurinaia kurilensis* Zatravkin et Starobogatov, 1984, № 1).

6–8 – голотип *Margaritifera togakushiensis* Kondo et Tobayashi, 2005. Collected in the Sakasa River at Togakushi, Nagano Prefecture, Honshu, Japan on 15 May 2005. Foto из: [Kondo, Tobayashi, 2005, fig. 5–7].

9–12 – экз. *M. kurilensis* с фиолетовым перламутром из р. Тымь у пос. Воскресеновка, о-в Сахалин. Сбор: Богатов В.В., июль 2003 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *Dahurinaia kurilensis*).

13–15 – экз. *M. kurilensis* с белым перламутром из того же сбора.

Масштаб 3 см.

Замечания. *Margaritifera kurilensis* и *M. togakushiensis* имеют умеренно вздутые раковины с массивными передними зубами на мощной передней замочной площадке, площадь проекции которой равна или превышает площадь отпечатков передних мускулов-замыкателей. Название *Margaritifera togakushiensis* является младшим синонимом *M. kurilensis* [Богатов, Прозорова, 2021]. Вид распространен на о-вах Хонсю, Хоккайдо, Сахалин и Южных Курильских о-вах. Обитает совместно с *M. laevis*. Компаративные подвиды неизвестны.

Таблица 9



Таблица 10. *Lanceolaria maacki* Moskvicheva, 1973.

1–3 – экз. *Lanceolaria maacki maacki* из р. Уссури у горы Ая (у с. Шереметьево, Вяземский район Хабаровского края). Сбор: Шренк Л., 1855 г. (ЗИН РАН, = лектотип *Lanceolaria maacki*, № 1).

4–6 – этикетки, относящиеся к лектотипу *L. maacki*: 4 – запись с текстом: «*Unio (Lanceolaria) cylindrica* Simson опр. Haas»; 5 – этикетка, оформленная Шренком: «*Unio grayanus* Lea. R. Ussuri at promontor. Aua. L. Schrenck 1855»; 6 – этикетка с определением Москвичевой.

7–9 – экз. *L. m. bogatovi* Zatravkin et Starobogatov, 1984 из внутреннего озера Амурского острова Сахалянъ (другие названия острова – Сахалин, Крохалев) у г. Амурск, Хабаровский край. Сбор: Белов, июль 1979. (ЗИН РАН, = голотип *Lanceolaria bogatovi*, № 1).

Масштаб 3 см.

Замечания. В России представители рода *Lanceolaria* распространены в пределах бассейна Уссури и на Нижнем Амуре примерно до г. Комсомольска-на-Амуре. В недалеком прошлом ланцеолярии обитали и в бассейне Верхнего Амура до Читинской обл.

Исследование коллекций ЗИН РАН и ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН показало, что среди амурских ланцеолярий морфологически выделяются два вида. Первый вид, для которого пока сохраняется название *Lanceolaria maacki* Moskvicheva, 1973, объединяет 3 компараторных подвида:

– *Lanceolaria maacki maacki* (табл. 10: 1–3; табл. 11) (наиболее выпуклая раковина);

– *Lanceolaria maacki bogatovi* Zatravkin et Starobogatov, 1984 (табл. 10: 7–9; табл. 12) (выпуклая раковина);

– *Lanceolaria maacki ussuriensis* Moskvicheva, 1973 (табл. 13, 14) (умеренно выпуклая раковина).

Ко второму виду относится *L. chankensis* Moskvicheva, 1973 (табл. 15) с уплощенной раковиной и выраженной скульптурой на поверхности створок, видовая самостоятельность которого нуждается в проверке генетическими методами.



Таблица 11. *Lanceolaria maacki* Moskvicheva, 1973

1–5 – взрослые экземпляры *Lanceolaria maacki maacki* из протоки у пос. Маяк напротив оз. Синдинское, Нижний Амур, Хабаровский край. Сбор: Богатов В.В., июль 2007 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *Lanceolaria maacki*): 1 – развернутые створки снаружи; 2 – развернутые створки изнутри; 3 – правая створка спереди; 4 – левая створка спереди; 5 – передняя часть створок изнутри.

Масштаб 3 и 1 см.

Замечания. В таблице показан взрослый экземпляр *Lanceolaria maacki maacki*, по-видимому, с максимально близкой к дефинитивным размерам (17.5 см) раковиной. На боковой поверхности створок заметны дорсовентральные валики под задним килем перегибом и небольшие поперечные валики в примакушечной области. Задний край раковины опущен, что не является систематическим признаком, так как эта особенность проявляется в основном у взрослых особей разных видов и родов. Передние зубы сильно рассеченные. Здесь важно отметить, что Москвичева [1973] в качестве отличительного признака вида указывает слабую рассеченность передних зубов лектотипа *L. maacki*. Действительно, зубы у лектотипа *L. maacki* выглядят слабо рассечеными (табл. 10: 1–3), что, скорее всего, связано с тем, что раковина долгое время подвергалась воздействию внешней среды, в результате чего зубы сточились.



Таблица 12. *Lanceolaria maacki bogatovi* Zatravkin et Starobogatov, 1984

1–7 – взрослый экземпляр *Lanceolaria maacki bogatovi* Zatravkin et Starobogatov, 1984 из протоки у пос. Маяк, напротив оз. Синдинское, Нижний Амур, Хабаровский край. Сбор: Богатов В.В., июль 2007 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *Lanceolaria bogatovi*): 1 – левая створка снаружи; 2, 3 – правая створка изнутри и снаружи; 4 – левая створка изнутри; 5, 6 – обе створки сверху и спереди.

Масштаб 3 см.

Замечания. В таблице показан взрослый экземпляр *Lanceolaria maacki bogatovi*, сходный по кривизне МВК с голотипом *L. bogatovi* и имеющий, по-видимому, близкую к дефинитивным размерам (17.2 см) раковину. На боковой поверхности створок заметно небольшое число слабых дорсово-центральных валиков вблизи заднего килевого перегиба. Поперечные валики в примакушечной области отсутствуют, нижний край раковины прямой, задний край раковины опущен. Передние зубы сильно рассеченные.



Таблица 13. *Lanceolaria maacki ussuriensis* Moskvicheva, 1973

1 – *Lanceolaria maacki ussuriensis* Moskvicheva, 1973 в спиртовом сосуде из оз. Ханка у с. Троицкое. Сбор: Черский А.И., 01.09.1914 г. (ЗИН РАН, = лектотип *Lanceolaria ussuriensis*, № 1).

2–6 – *L. m. ussuriensis* из оз. Ханка. Сбор: Булдовский А.Т. (ЗИН РАН, = паралектотип *L. ussuriensis*, № 3).

7–10 – *L. m. ussuriensis* из оз. Лебехе (после 1972 г. – оз. Тростниково, соединено протокой с оз. Ханка). Сбор: Резвой П.Д., 17.07.1927 г. (ЗИН РАН, = паралектотип *L. ussuriensis*, № 4).

Масштаб 3 см.

Замечания. Москвичева при описании *Lanceolaria ussuriensis* Moskvicheva, 1973 указала на следующие ключевые признаки таксона: «Этот вид отличается от принадлежащих к тому же подроду *L. maacki* и *L. cylindrica* меньшей выпуклость раковины и обычно более заметно выраженной скульптурой. Кроме того, судя по описанию Симпсона [Sipson, 1900], у *L. cylindrica* очень сильно рассеченные передние зубы и слабо вогнутый брюшной край, тогда как у соответствующих по размеру экземпляров *L. ussuriensis* зубы лишь надрезаны, а брюшной край заметно вогнут в срединной части» [Москвичева, 1973, с. 1465]. На приведенных в таблице фотографиях видно, что у лектотипа *L. ussuriensis* боковая поверхность створок сильно изъедена, что не позволяет оценить степень развития скульптурных образований на раковине. В то же время два паралектотипа под номерами 3 и 4 (фото 2–10) не имеют выраженной скульптуры, что указывает на несостоительность данного признака в качестве видового. К сожалению, мы не имеем возможности оценить степень надрезанности зубов между разными видами из-за отсутствия критериев по степени надрезанности, однако, что касается степени вогнутости брюшного края раковины, то на приведенных фото видно, что у паралектотипа № 3 этот край слабо выгнутый, а у паралектотипа № 4 – слабо вогнутый, поэтому говорить о каких-либо значимых различиях по данным признакам также нет оснований. Единственное отличие *L. ussuriensis* от *L. maacki* – меньшая выпуклость раковины, что указывает на его принадлежность к компараторному подвиду *L. m. ussuriensis*.

Таблица 13

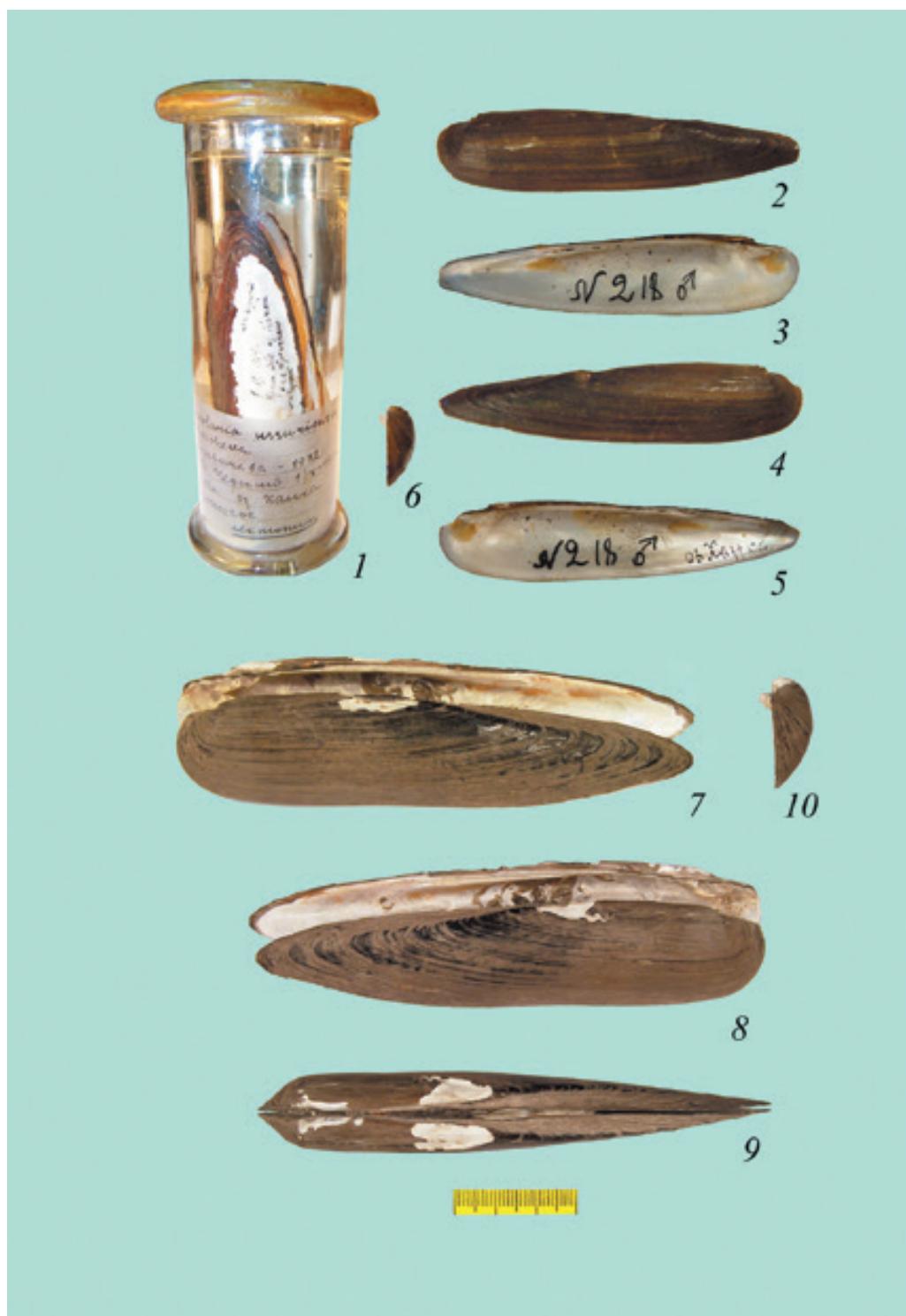


Таблица 14. Паралектотипы *Lanceolaria ussuriensis* Moskvicheva, 1973

1–5 – экз. *Lanceolaria ussuriensis* Moskvicheva, 1973 из Вьетнама, Тонкин.

Коллекция Линдгольма. (ЗИН РАН, = паралектотип *Lanceolaria ussuriensis*, № 7): 1 – правая створка сбоку; 2 – левая створка изнутри; 3 – створки слева; 4 – раковина сверху; 5 – левая створка спереди.

6–9 – этикетки и записки, относящиеся к паралектотипу *L. ussuriensis*, № 7.

10–16 – экз. *L. ussuriensis* из Китая. Коллекция Линдгольма. (ЗИН РАН, = паралектотип *Lanceolaria ussuriensis*, № 8): 10 – левая створка сбоку; 11, 12 – правая створка сбоку и изнутри; 13 – левая створка изнутри; 14 – раковина сверху; 15 – передняя часть раковины сверху; 16 – левая створка спереди.

17–20 – этикетки и записки, относящиеся к паралектотипу *L. ussuriensis*, № 8.

Масштаб 3 и 1 см.

Замечания. Москвичева при описании *L. ussuriensis* указывала, что «вид известен из р. Уссури и оз. Ханка» [Москвичева, 1973, с. 1466]. В то же время автор формально отнесла к паралектотипам *L. ussuriensis* 2 экз. *L. grayii* из коллекции Линдгольма, «один из которых происходит из КНР (Китайской Народной Республики. – Авт.), а другой из ДРВ (Демократической Республики Вьетнам. – Авт.)» [Москвичева, там же]. Этикетки и записки, относящиеся к паралектотипам № 7 и 8 из коллекции ЗИН РАН, подтверждают это обстоятельство. Оба паралектотипа заметно отличаются от амурских *Lanceolaria* более развитой скульптурой раковины, наличием выемки на спинном крае перед макушками и формой передних зубов. Кроме того, между собой эти экземпляры различаются выпуклостью раковины, что ставит под сомнение корректность использования компараторного метода при анализе *Lanceolaria*. Здесь заметим, что в коробке паралектотипа *L. ussuriensis* № 7 имеется записка Старобогатова: «Это не *L. ussur.*, а вид близкий к *L. grayii*. Записать на *L. sp.* и оставить на месте». Что касается паралектотипа *L. ussuriensis* № 8, то этот экземпляр также сопровождается запиской Старобогатова: «Вид близок к *L. grayii*. Оставить на месте».

Ошибочность отнесения приведенных в таблице раковин к паралектотипам *L. ussuriensis* подтверждает и Москвичева, отмечая следующее: «Сопоставление первоописания *L. grayana* и изображений обоих номинальных видов с коллекционным материалом позволило заключить, что *L. grayana...* и *L. grayii...* – разные и притом даже не близкие виды, отличающиеся, наряду с прочим, и особенностями макушечной скульптуры. Ни одна из амурских форм, определенных как *L. grayana*, не соответствует ни *L. grayana*, ни *L. grayii* – видам, обитающим на юге Китая» [Москвичева, 1973, с. 1464].

Таблица 14



Таблица 15. *Lanceolaria chankensis* Moskvicheva, 1973

1 – первичная этикетка, относящаяся к голотипу *Lanceolaria chankensis* Moskvicheva, 1973, оформленная Зыряновой.

2–5 – *L. chankensis* (спиртовой экземпляр) из р. Мо (после 1972 г. – р. Мельгуновка), бассейн оз. Ханка, Приморский край. Сбор: Зырянова, 13.19.1932 г. (ЗИН РАН, = голотип *Lanceolaria chankensis*, № 1).

6–9 – крупный экз. *L. chankensis* из оз. Ханка, канал у пос. Астраханка, Приморский край. Сбор: Прозорова Л.А., 12.11.1993 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *L. chankensis*, № 756).

10, 11 – экз. *L. chankensis* из оз. Ханка у пос. Камень-Рыболов, станция МЧС, песчаная коса. Сбор: Прозорова Л.А., 18.09.2015 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *L. chankensis*).

12–14 – левая створка *L. chankensis* из того же сбора.

Масштаб 3 см.

Замечания. Москвичева [1973] в качестве отличительного признака *Lanceolaria chankensis* отмечала хорошо развитую боковую скульптуру раковины. В то же время голотип этого вида (фото 2–5) не имеет развитой скульптуры, что указывает на необходимость уточнения таксономической позиции *L. chankensis*.



Таблица 16. *Unio pictorum* (Linnaeus, 1758)

1 – сифоны *Unio pictorum* (Linnaeus, 1758) (экз. из р. Ивица, бассейн Верхней Волги).

2, 3 – макушечная скульптура *U. pictorum* (экз. из оз. Кенон, Читинская обл.).

4–6 – экз. *U. p. pictorum* из оз. Кенон, Читинская обл. Сбор: Клишко О.Н., 2002 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *Unio pictorum*).

7 – общий вид мягкого тела *U. p. pictorum* (экз. из оз. Кенон, Читинская обл.).

8–9 – экз. *U. p. pictorum* из Швеции, Södermanland. Коллекция Вестерлюнда. (ЗИН РАН, = *U. rostratus* Lam., № 1).

10–13 – экз. *U. p. pictorum* из дельты Волги. Коллекция Милашевича. (ЗИН РАН, = *U. pictorum*, № 1).

14, 15 – быстрорастущий экз. *U. p. pictorum* из р. Ивица, правый приток р. Медведица, бассейн Верхней Волги, Рамешковский район Тверской области. Сбор: Богатов В.В., 21–22 мая 2016 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *U. pictorum*).

16, 17 – тугорослый экз. *U. pictorum* из того же сбора.

Масштаб 3 см.

Замечания. Отличается эллиптической раковиной с пластинчатыми передними зубами. Обычно внутренний передний зуб левой створки заканчивается на том же уровне, что и лежащий впереди него внешний. Передний внутренний мускульный отпечаток чаще всего имеет овальную, ромбическую или прямоугольную формы.

Образует 3 компараторных подвида:

– *Unio pictorum limosus* Nilsson, 1822 (табл. 17) (наиболее выпуклая раковина);

– *Unio pictorum pictorum* (табл. 16: 4–17) (умеренно выпуклая раковина);

– *Unio pictorum protractus* Lindholm, 1922 (табл. 18) (наиболее плоская раковина).

В таблице представлены раковины *U. p. pictorum* с разной скоростью роста. Каждая из этих раковин практически не отличается друг от друга как по общей форме, так и по кривизне фронтальных контуров створок, что указывает на устойчивость МВК, как отличительного морфологического признака таксонов подвидового уровня.

Таблица 16



Таблица 17. *Unio pictorum limosus* Nilsson, 1822

1–3 – экз. *Unio pictorum limosus* Nilsson, 1822 из Низовий Волги у г. Астрахань, пос. Кировский. (ЗИН РАН, = *U. limosus behningi*, № 1).

4–8 – экз. *U. p. limosus* из оз. Селигер, Кравотынский плёс, Осташковский р-н, Калининская (Тверская) область. Сбор: Затравкин М.Н., август 1973 г. (ЗИН РАН, = *Unio limosus*, № 9).

Масштаб 3 см.

Замечания. *Unio pictorum limosus* среди компараторных подвидов *Unio pictorum* отличается наиболее выпуклой раковиной.



Таблица 18. *Unio pictorum protractus* Lindholm, 1922

1–3 – экз. *Unio pictorum protractus* Lindholm, 1922 из р. Обь, в 3.5 км ниже устья р. Марушка, обн. 18, левый борт долины, проба 1150. Алтайский край, южнее Барнаула. Сбор: Афанасьев, Сев. Алтайск. гидрогеол. партия Зап.-Сиб. геол. упр., 1960 г. (ЗИН РАН, = *U. protractus*, № 1, определил И.М. Лихарев): 1 – вид сохранившейся передней примерно 2/3 части левой створки сбоку; 2 – передняя часть левой створки изнутри; 3 – левая створка спереди.

4–6 – крупный быстрорастущий экз. *U. p. protractus* из старицы р. Ока, Озерский район Московской обл. Сбор: Затравкин М.Н., 10.10.1983 г. (ЗИН РАН, = *U. mulleri* Rossm., № 3).

7, 8 – тугорослый экз. *U. p. protractus* из р. Ивица, правый приток р. Медведица, бассейн р. Волга, Рамешковский район Тверской области. Сбор Богатов В.В., 21–22 мая 2016 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *U. protractus*).

9, 10 – экз. *U. p. protractus* с укороченной раковиной из того же сбора.
Масштаб 3 см.

Замечания. Отличается сильно уплощенной раковиной. В коллекции ЗИН РАН хранится часть левой створки из четвертичных отложений бассейна р. Обь, определенной Лихаревым, как *Unio protractus* (фото 1–3). По кривизне фронтального сечения данная створка сходна с современными наиболее плоскими раковинами *U. pictorum protractus*, но отличается от последних более массивными передними зубами и почковидной формой переднего внутреннего мускульного отпечатка, тогда как у представителей рода *Unio* передний внутренний отпечаток чаще всего имеет иную форму, что позволяет говорить о возможной принадлежности ископаемой створки к одному из подвидов *U. tumidus*.

Различные особи *U. p. protractus* могут заметно отличаться друг от друга по скорости нарастания раковины при сохранении ее формы (фото 4–8), при этом в популяциях встречаются особи, у которых задний край раковины может приостанавливаться в росте на ранних стадиях развития, в результате образуется укороченная форма створок, а контур их поперечного сечения искривляется (фото 9, 10).



Таблица 19. *Unio tumidus* (Philipsson in Retzius, 1788)

1 – сифоны *Unio tumidus* (Philipsson in Retzius, 1788) (экз. из р. Ивица, бассейн Верхней Волги).

2, 3 – примеры макушечной скульптуры *U. tumidus*.

4–9 – экз. *U. t. tumidus* из р. Ока, Прилуки. Коллекция Линдгольма. Сбор: 01.06.1908 г. (ЗИН РАН, = *Unio tumidus*, № 78): 4, 5 – раковина сбоку; 6 – замок левой створки со стороны макушки; 7, 8 – передняя часть створок изнутри; 9 – левая створка спереди.

10, 11 – тугорослый экземпляр *U. t. tumidus* из р. Ивица, правый приток р. Медведица, бассейн р. Волга, Рамешковский район Тверской области. Сбор: Богатов В.В., 21–22 мая 2016 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *Unio tumidus*).

Масштаб 3 и 1 см.

Замечания. *U. tumidus* от других видов рода *Unio* отличается овально-конической формой взрослых раковин. Обычно внутренний передний зуб левой створки выдается заметно сильнее, чем лежащий впереди него внешний. Передний внутренний мускульный отпечаток в виде полумесяца или имеет почковидную форму.

Образует 3 компараторных подвида:

- *Unio tumidus tumidus* (табл. 19: 4–11) (наиболее плоская раковина);
- *Unio tumidus longirostris* Rossmässler, 1836 (табл. 20) (умеренно выпуклая раковина);
- *Unio tumidus conus* (Spengler, 1793) (табл. 21, 22) (наиболее выпуклая раковина).

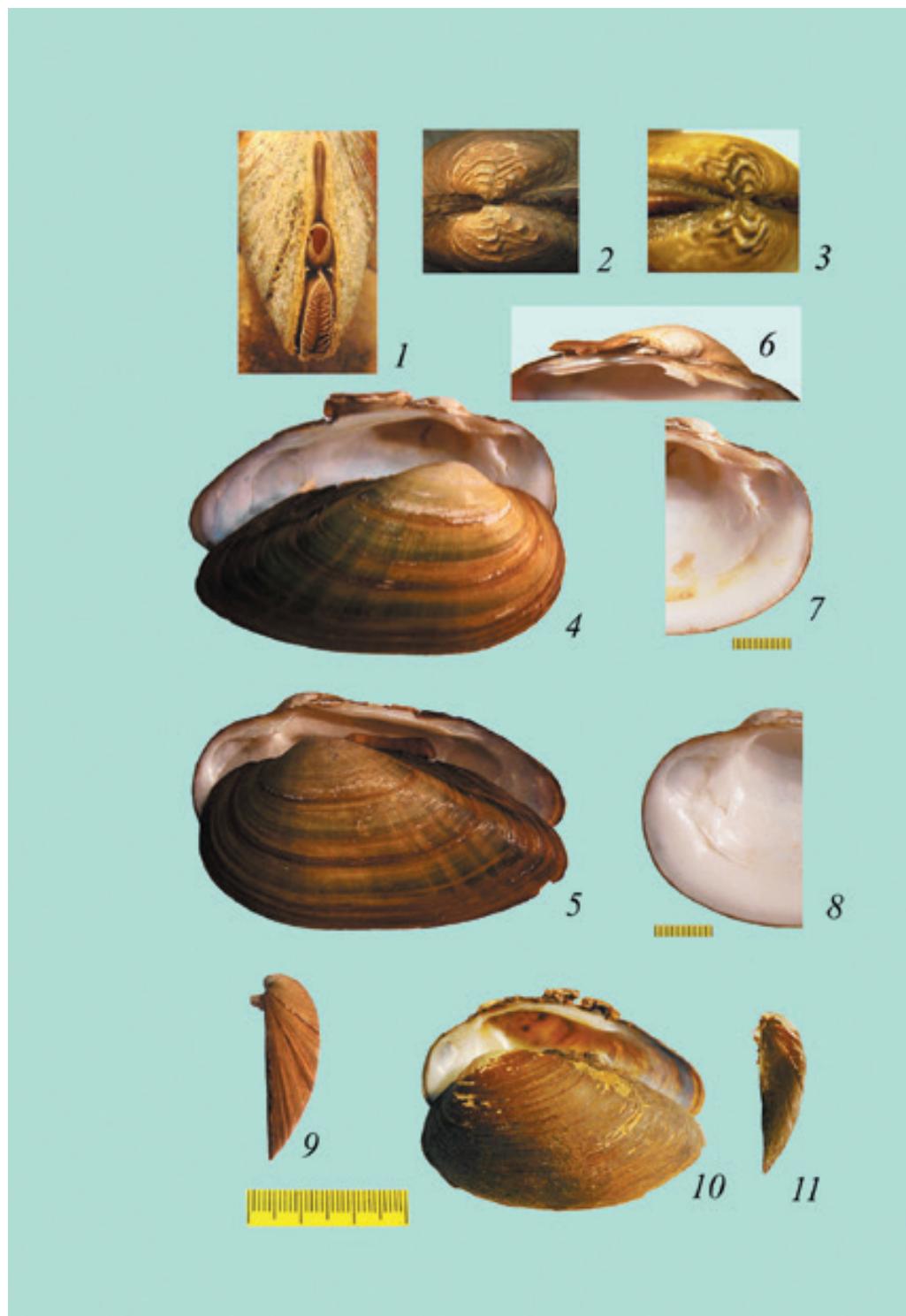


Таблица 20. *Unio tumidus longirostris* Rossmässler, 1836

1–3 – экз. *Unio tumidus longirostris* Rossmässler, 1836 из бассейна р. Медведица, Саратовская обл. Сбор: Ермохин М.В. (ЗИН РАН, = *Unio longirostris*, № 13, определение Старобогатова, 2001 г.).

4, 5 – экз. *U. t. longirostris* из р. Москва выше г. Звенигород, АБС МГУ. Сбор: Затравкин М.Н., июнь 1975 г. (ЗИН РАН, = *Unio mulleri*, № 1): 4 – вид раковины слева; 5 – макушка и передние зубы правой створки, вид сверху.

6–8 – экз. *U. t. longirostris* удлиненно-ovalьной формы. Река Ивица, правый приток р. Медведица, бассейн р. Волга, Рамешковский район Тверской области. Сбор: Богатов В.В., 21–22 мая 2016 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *Unio longirostris*).

9, 10 – *U. t. longirostris* овальной формы из того же сбора.

11 – *U. t. longirostris* укороченной формы из того же сбора.

Масштаб 3 и 1 см.

Замечание. *Unio tumidus longirostris* среди компараторных подвидов *Unio tumidus* по выпуклости раковины занимает срединное положение (раковина – умеренно выпуклая).

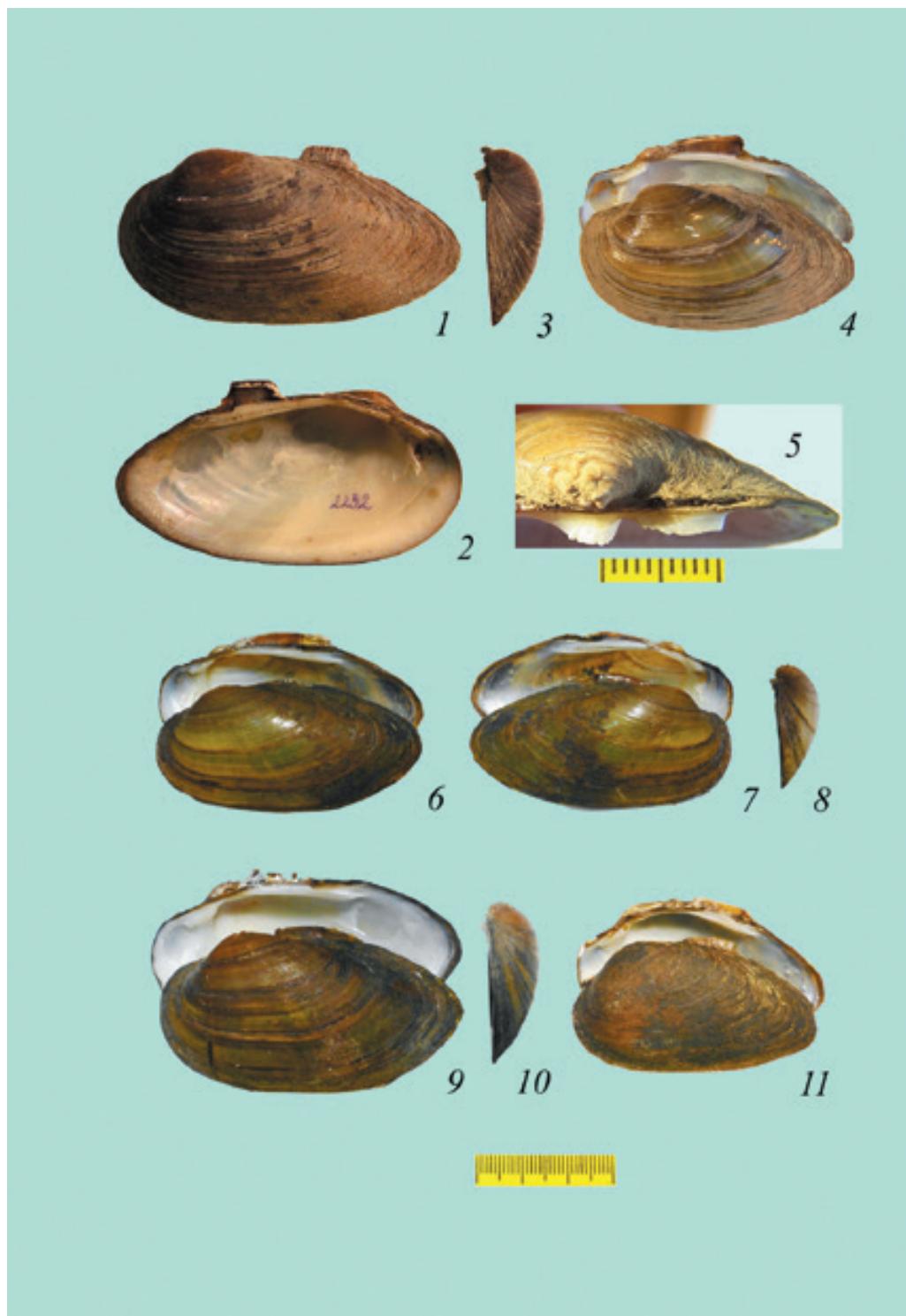


Таблица 21. *Unio tumidus conus* (Spengler, 1793)

1–3 – экз. *Unio tumidus conus* (Spengler, 1793) овально-конической формы из Днепра. Сбор: Kessler. (ЗИН РАН, = *U. tumidus*, № 21).

4–6 – экз. *U. t. conus* овальной формы из оз. Селигер, Кравотынский плес, Калининская/Тверская обл. Сбор: Затравкин М.Н., август 1973 г. (ЗИН РАН, = *U. ovalis*, № 3).

7–9 – экз. *U. t. conus* яйцевидной формы из р. Ивица, правый приток р. Медведица, бассейн р. Волга, Рамешковский район Тверской области. Сбор: Богатов В.В., 21–22 мая 2016 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *Unio tumidus conus*).

10–12 – экз. *U. t. conus* удлиненно-овальной формы из того же сбора.

Масштаб 3 см.

Замечания. *Unio tumidus conus* среди компараторных подвидов *Unio tumidus* обладает наиболее выпуклой раковиной, при этом форма раковины за счет непропорционального изменения скорости роста различных частей створок может изменяться от яйцевидной до овально-конической.



Таблица 22. *Unio tumidus conus* (Spengler, 1793)

1–7 – крупный экз. *Unio tumidus conus* (Spengler, 1793) из Германии. (ЗИН РАН, = *U. tumidus*, № 18).

8 – первичная этикетка, относящаяся к *U. tumidus*, № 18.

Масштаб 3 см.

Замечания. Приведенный в таблице экземпляр *Unio tumidus conus* имеет овально-коническую форму (фото 1, 5, 6), однако боковой контур створки, обрезанный по линии роста первого года образования раковины (фото 3, 4), имеет удлиненно-овальную форму. Очевидно, что коническая форма этого крупного экземпляра сформировалась под воздействием внешних факторов за счет замедления роста задней части спинного края и верхней части заднего края раковины, в связи с чем коническая форма *Unio tumidus* и его компараторных подвидов не является отличительным морфологическим признаком, как это считалось ранее.

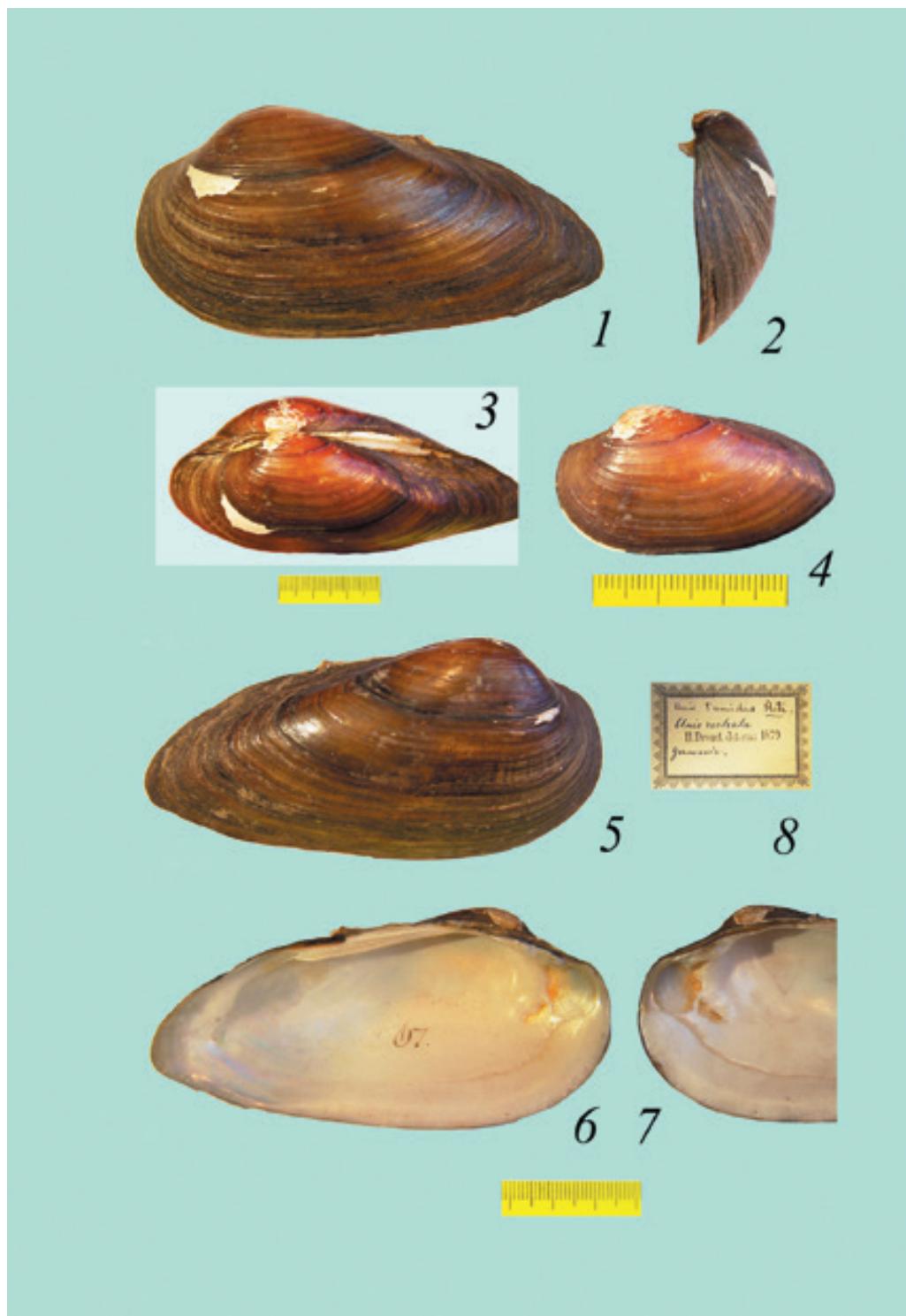


Таблица 23. *Unio crassus* (Philipsson in Retzius, 1788)

1 – сифоны *Unio crassus* (Philipsson in Retzius, 1788) (экз. из р. Ивица, Тверская область).

2 – мягкое тело *U. crassus* самки с вскрытоей половой железой и оранжево-красными яйцами (экз. из р. Ивица, Тверская область).

3, 4 – примеры макушечной скульптуры *U. crassus*.

5–9 – экз. *U. crassus crassus* с разросшимся задним краем раковины из коллекции Вестерлюнда. (ЗИН РАН, = *Crassunio ater* Nilsson, № 3).

10 – примакушечная часть левой створки, изображенной на фото 7, обрезанная по линии роста второго года образования раковины.

11–13 – *U. c. crassus* со стандартной формой раковины из р. Ока у г. Калуга. Сбор: Затравкин М.Н., 15.10.1983 г. (ЗИН РАН, = *Crassiana crassa* var. *nana*, № 1).

14, 15 – тугорослый экз. *U. c. crassus* из р. Великая у г. Псков. Сбор: Богатов В.В., 2002 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *Unio crassus*).

16, 17 – экз. *U. c. crassus* удлиненно-ovalьной формы из р. Ивица, правый приток р. Медведица, бассейн р. Волга, Рамешковский район Тверской области. Сбор: Богатов В.В., 21–22 мая 2016 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *Unio crassus*).

Масштаб 3 см.

Замечания. Полиморфный вид. Наиболее существенный отличительный признак – массивные кардинальные зубы, расположенные под заметным углом к латеральным зубам. Яйца красновато-оранжевого цвета, тогда как у других видов рода яйца беловато-серого или светло-коричневого цвета.

Образует 3 компараторных подвида:

Unio crassus crassus (табл. 23: 5–17) (наиболее выпуклая раковина);

Unio crassus musivus Splender, 1793 (табл. 24) = *Unio irgizlaica* (Lindholm, 1904); = *Unio fusculus* (Rossmässler, 1836); = *Unio cyprinorum* (Burguignat in Locard, 1882) (умеренно выпуклая раковина);

Unio crassus nana (Lamark, 1819) (табл. 25) (наиболее плоская раковина).



Таблица 24. *Unio crassus musivus* Spengler, 1793

1–3 – экз. *Unio crassus musivus* Spengler, 1793 со стандартной формой раковины из р. Ока у г. Калуга. Сбор: Затравкин М.Н., 15.10.1983 г. (ЗИН РАН, = *Crassiana crassa* var. *nana*, № 1).

4–6 – экз. *U. c. musivus* из р. Иргизла, приток р. Белой, бассейн р. Кама, Республика Башкортостан. Сбор: Шмидт, Якобзон, 11.06.1899 г. (ЗИН РАН, = лектотип *Batavusiana irgizlaica* Lindholm, 1904, № 1).

7–9 – экз. *U. c. musivus* из р. Тетерев, Киевская обл., между Ораное (Ивановский р-н) и Фрузиновка (Чернобыльский р-н). Сбор: Старобогатов Я.И., 23.05.1988 г. (ЗИН РАН, = *Batavusiana fuscula* Rossm., № 3).

10–11 – левая створка *U. c. musivus* овально-конической формы из р. Ока в Башкирии. Сбор: Матверов Д.И., август 1935 г. (ЗИН РАН, = *Crassunio crassus* var. *kungurensis*, Kob., № 1).

12, 13 – экз. *U. c. musivus* удлиненно-овальной формы р. Ивица, правый приток р. Медведица, бассейн р. Волга, Рамешковский район Тверской области. Сбор: Богатов В.В., 21–22 мая 2016 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *Unio crassus musivus*).

13 – экз. *U. c. musivus* эллиптической формы из того же сбора.

Масштаб 3 см.

Замечания. В коллекции ЗИН РАН под названием *Crassiana crassa* var. *nana*, № 1 хранится массовый сбор моллюсков, относящихся на самом деле к трем компараторным подвидам: *U. c. crassus*, *U. c. musivus* и *U. c. nana*.

Unio crassus musivus среди компараторных подвидов *Unio crassus* обладает умеренно выпуклой раковиной.

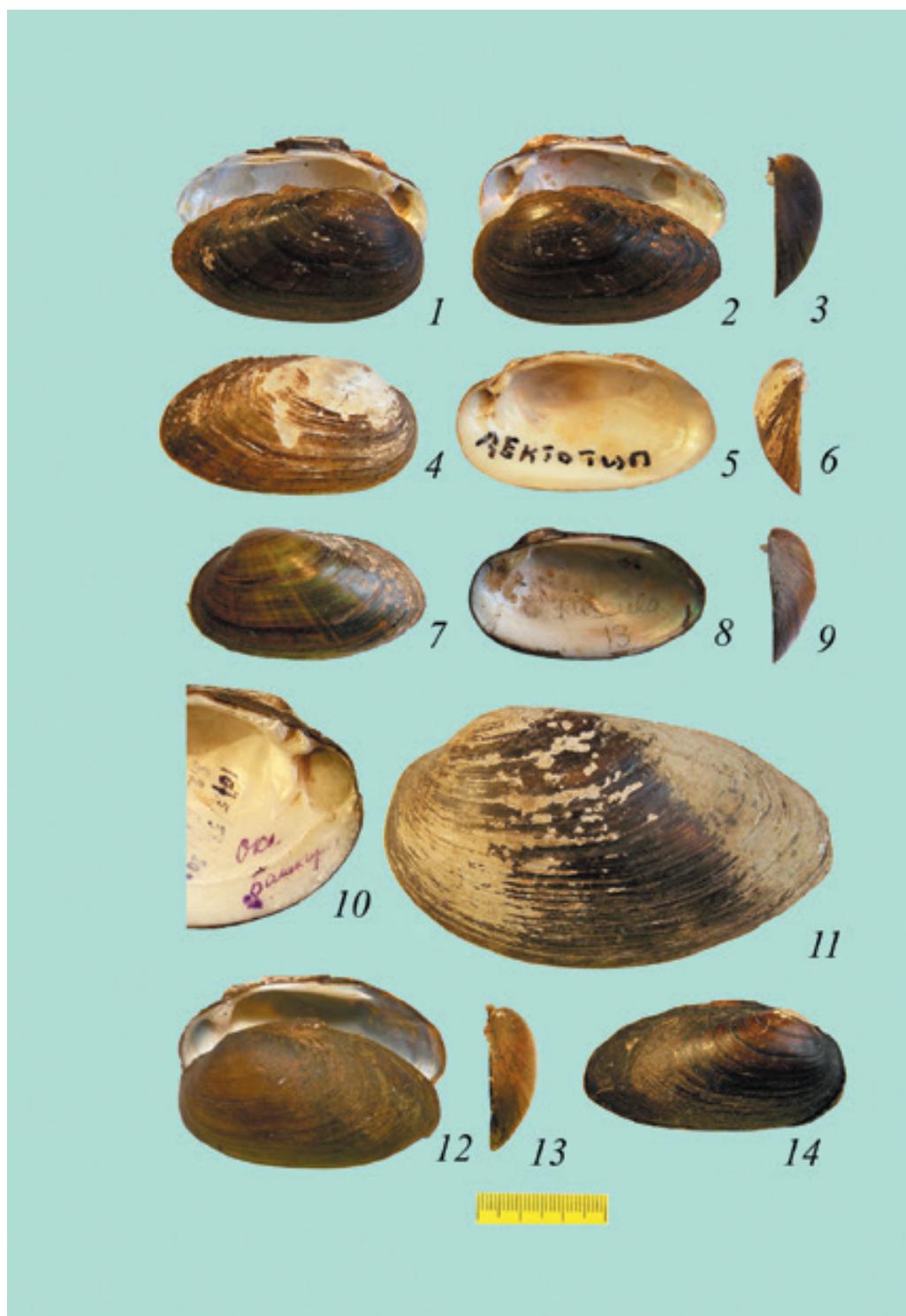


Таблица 25. *Unio crassus nana* (Lamarck, 1819)

1–5 – экз. *U. crassus nana* (Lamarck, 1819) овальной формы из р. Ока у г. Калуга. Сбор: Затравкин М.Н., 15.10.1980 г. (ЗИН РАН, = *Crassiana crassa* var. *nana*, № 1).

6–8 – экз. *U. c. nana* яйцевидной формы из того же сбора.

9, 10 – экз. *U. c. nana* овально-четырехугольной формы с опущенным задним краем из того же сбора.

11, 12 – экз. *U. c. nana* овально-конической формы из р. Ивица, правый приток р. Медведица, бассейн р. Волга, Рамешковский район Тверской области. Сбор: Богатов В.В., 21–22 мая 2016 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *Unio crassus nana*).

13–15 – экз. *U. c. nana* удлиненно-овальной формы из р. Жаксыкар у пос. Жилянка, окр. г. Актюбинск. Сбор: лаборатория экологического развития МГУ, июль 1987 г. (ЗИН РАН, = *Crassunio irgizlaica*, № 3).

Масштаб 3 см.

Замечания. *Unio crassus nana* среди компараторных подвидов *Unio crassus* имеет наиболее плоскую раковину, при этом общая форма раковины подвида может изменяться от удлиненно-овальной до яйцевидной.

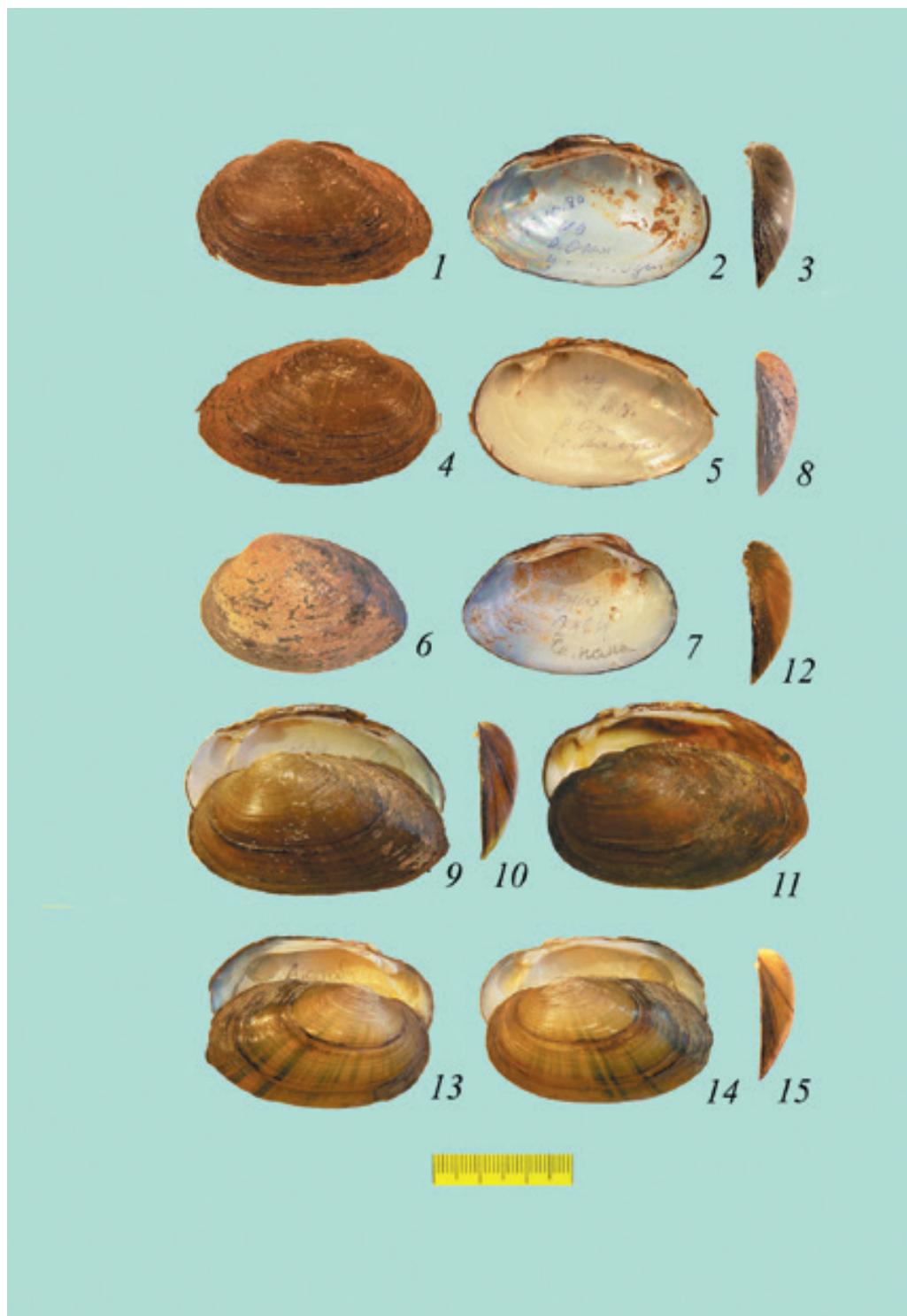


Таблица 26. *Nodularia douglasiae* (Griffith et Pidgeon, 1833)

1 – сифоны *Nodularia douglasiae* (Griffith et Pidgeon, 1833) (экз. из р. Амур у пос. Славянка).

2 – экз. *N. douglasiae* с выраженной макушечной скульптурой из р. Раздольная у п. Раздольное, прав. берег, 200 м ниже моста. Сбор: Богатов В.В., 10.08.2016 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *Nodularia douglasiae*).

3 – экз. *N. douglasiae* с выраженной макушечной скульптурой из того же сбора.

4–8 – экз. *N. d. amurensis* (Mousson, 1887) (цилиндрическая форма) из р. Амур, протока Малышевская у с. Петропавловка. Сбор: Москвичева И.М., 08.06.1971 г. (ЗИН РАН, = *N. amurensis*, № 3, определено Москвичевой).

9–11 – экз. *N. d. amurensis* (цилиндрическая форма) из р. Уссури у Джоады. Сбор: Маак, 1859. (ЗИН РАН, = один из паралектотипов *N. schrencki*, № 6).

12–14 – экз. *N. d. amurensis* (цилиндрическая форма) из р. Уссури у Ноора. Сбор: Шренк Л., 1855 г. (ЗИН РАН, = один из паралектотипов *N. abbreviata*, № 5).

15–17 – экз. *N. d. douglasiae* (почти цилиндрическая форма) из р. Амур, протока Омминская. Сбор: Затравкин М.Н., 02.07.1980 г. (ЗИН РАН, = *N. flavoviridis*, № 30).

18–20 – экз. *N. d. douglasiae* (почти цилиндрическая форма) из р. Амур, левый берег напротив Хабаровска. Сбор: Москвичева И.М., 31.08.1971 г. (ЗИН РАН, = *N. amurensis*, № 1, определено Москвичевой).

Масштаб 3 и 1 см.

Замечания. Полиморфный азиатский вид *Nodularia douglasiae* по морфологическим признакам сходен с представителями европейских *Unio*, от которых отличается наличием папилл на выводном сифоне (фото 1) (у видов рода *Unio* папиллы отсутствуют) и особенностями макушечной скульптуры (фото 2, 3).

На основе генетических исследований [Bolotov et al., 2020] было показано, что род *Nodularia* в бассейне Амура и южном Приморье представлен одним видом *Nodularia douglasiae*. Образует 4 компаративных подвида:

– *Nodularia douglasiae amurensis* (Mousson, 1887) (табл. 26: 4–14) (наиболее выпуклая, цилиндрическая раковина);

– *Nodularia douglasiae douglasiae* (табл. 26: 15–20) = *N. flavoviridis* (Haas, 1910); = *N. vladivostokensis* Moskvicheva, 1973 (раковина выпуклая);

– *Nodularia douglasiae schrencki* (Westerlund, 1897) (табл. 27: 1–9; табл. 28: 2–11, 16, 17) = *N. abbreviata* (Westerlund, 1897); = *N. suifunica* Moskvicheva, 1973; = *N. extremalis* Martynov et Tshernyshev, 1992; = *N. sachalinensis* Bogatov, 2001 (раковина умеренной выпуклости);

– *Nodularia douglasiae middendorffi* (Westerlund, 1890) (табл. 27: 10–15; табл. 28: 12–15) = *N. lebedevi* Zatravkin et Starobogatov, 1984; = *N. moskvichevae* (наиболее плоская раковина).

Таблица 26



Таблица 27. *Nodularia douglasiae* (Griffith et Pidgeon, 1833)

1–3 – *Nodularia douglasiae schrencki* (Westerlund, 1897) из р. Амур. Сбор: Маак, 1855 г. (ЗИН РАН, = один из паралектотипов *N. schrencki*, № 3).

4–6 – *N. d. schrencki* из р. Амур, правый берег у Николаевска. Сбор: Шренк Л., 1854 г. (ЗИН РАН, = лектотип *Nodularia abbreviata* (Westerlund, 1897), № 1 / *N. middendorffii*, № 20).

7–9 – *N. d. schrencki* из оз. Буйр-Нур. Сбор: Анударин Д., август 1950 г. (ЗИН РАН, = *N. flavoviridis* (Haas, 1910), № 1).

10–12 – *N. d. middendorffii* (Westerlund, 1890) из р. Нерча у Нерчинска. Сбор: Сензинов М., 1848 г. (ЗИН РАН, = лектотип *Nodularia middendorffii*, № 1).

13–15 – *N. d. middendorffii* с укороченным задним краем из р. Амур, о-в Сахалин напротив г. Амурск, внутреннее озеро. Сбор: Белов, лето 1979 г. (ЗИН РАН, = голотип *Nodularia lebedevi* Zatravkin et Starobogatov, 1984, № 1).

Масштаб 3 см.

Замечания. *Nodularia douglasiae schrencki* и *N. d. middendorffii* среди компараторных подвидов *Nodularia douglasiae* имеют умеренно выпуклую и плоскую раковины соответственно.

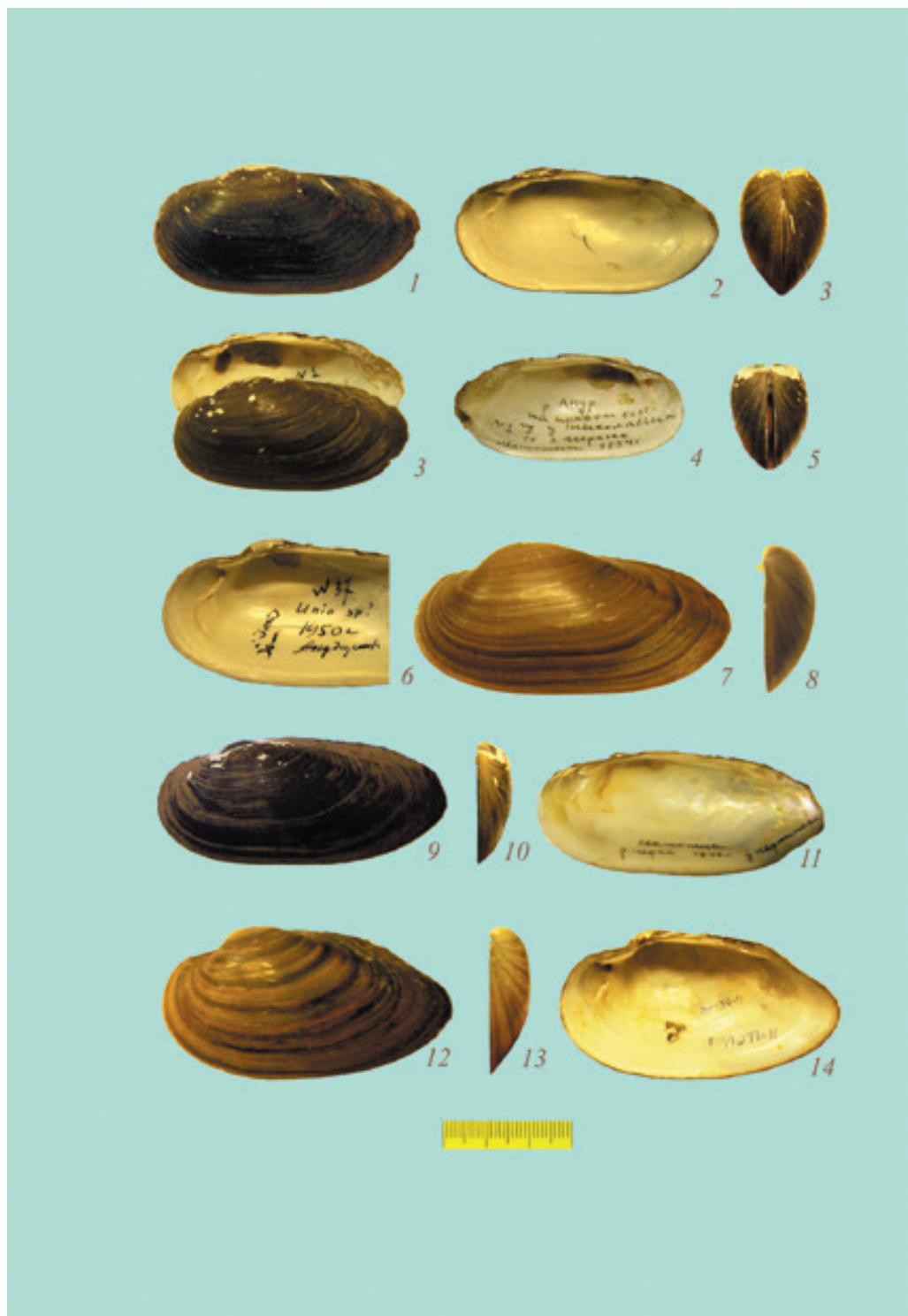


Таблица 28. *Nodularia douglasiae* (Griffith et Pidgeon, 1833)

1 – сифоны *Nodularia douglasiae* (экз. из р. Раздольная у с. Раздольное). Увеличено: × 2.

2, 3 – *N. d. schrencki* (Westerlund, 1897) с приподнятым задним краем из реки недалеко от пос. Мотыклейка, Ольский р-н, Магаданской обл. Сборщик неизвестен. (Зоологический музей ДВФУ, Владивосток, = голотип *N. extreimalis* Martynov et Tchernyshev, 1992, № 254, IX 1969).

4, 5 – левая створка *N. d. schrencki* с приподнятым задним краем из р. Уссури у пос. Красная Речка, Хабаровский край. Сбор: Москвичева И.М., 19.09.1971 г. (ЗИН РАН, = *N. flavoviridis*, № 15).

6–8 – *N. d. douglasiae* из р. Суйфун (Раздольная), затон в 1 км от железнодорожной (ж.-д.) станции Раздольное. Сбор: Старобогатов Я.И., 15.04.1972 г. (ЗИН РАН, = *N. vladivostokensis* Moskvicheva, 1973, № 12 / голотип *N. suifunica* Moskvicheva, 1973, № 1).

9–11 – *N. d. douglasiae* из р. Суйфун (Раздольная) у ж.-д. ст. Барановская. Сбор: Старобогатов Я.И., сентябрь 1956 г. (ЗИН РАН, = голотип *N. vladivostokensis* Moskvicheva, 1973, № 1).

12–14 – *N. d. middendorffi* (Westerlund, 1890) из затона р. Раздольная, в 1 км ниже ж.-д. ст. Раздольная. Сбор: Старобогатов Я.И., 15.04.1971 г. (ЗИН РАН, = голотип *N. moskvichevae* Bogatov et Starobogatov, 1992, № 1).

15 – *N. d. middendorffi* из того же сбора. (ЗИН РАН, = один из паратипов *N. moskvichevae*, № 2).

16, 17 – левая створка *N. d. schrencki* из неолитовой стоянки у р. Лангры, Северо-Сахалинск-1, Охинский р-н, север о-ва Сахалин. Сбор: Колосовский А.С., 1980 г. (ЗИН РАН, = голотип *Nodularia sachalinensis* Bogatov, 2001, № 1).

Масштаб 3 см.

Замечания. Нахождение *Nodularia* в Ольском р-не Магаданской обл. до сих пор не получило подтверждения. Описания самостоятельного вида *N. extreimalis* и подрода *Magadaninaia* Martynov et Tchernyshev, 1992 на основе формы раковины голотипа *N. extreimalis* (для этой формы характерна расширенная и приподнятая задняя часть раковины: см. фото 2, 3) не имели достаточных оснований, поскольку аналогичная форма раковины встречается у *Nodularia* довольно часто (например, фото 4, 5) и не является таксономическим признаком.

Так как генетических различий между амурскими и раздольненскими *Nodularia* не обнаружено [Bolotov et al., 2020], названия южно-приморских компараторных видов *N. vladivostokensis*, *N. suifunica* и *N. moskvichevae* синонимизированы с названиями компараторных подвидов *Nodularia douglasiae douglasiae*, *N. d. schrencki* и *N. d. middendorffi* соответственно.

Левая створка, обнаруженная на неолитовой стоянке у р. Лангры, описанная ранее как *Nodularia sachalinensis* Bogatov, 2001 (фото 16, 17), по кривизне MBK относится к компараторному подвиду *N. d. schrencki*.



Таблица 29. *Middendorffinaia* Moskvicheva et Starobogatov, 1973

1, 2 – сифоны *Middendorffinaia mongolica* (Middendorff, 1851) (экз. из р. Комаровка, левый приток р. Раздольная, южное Приморье). На фото 1 выводной сифон обозначен стрелками.

3 – мягкое тело *M. mongolica* (экз. из среднего течения р. Комаровка напротив с. Кондратеновка, левый приток р. Раздольная, южное Приморье).

4–8 – экз. *M. mongolica* (Middendorff, 1851) со стандартной формой раковины из карьера на правом берегу р. Комаровка в 2 км выше с. Кондратеновка. Сбор: Богатов В.В., 06.08.2015 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *M. mongolica*).

9–13 – экз. *M. suifunensis* (Moskvicheva et Starobogatov, 1973) со стандартной формой раковины из затона р. Комаровка (нижнее течение) у спортивного комплекса «Радужный», Уссурийский городской округ. Сбор: Богатов В.В., 27.08.2021 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *M. suifunensis*).

14–17 – молодой экз. *M. suifunensis* с развитой макушечной скульптурой из того же сбора.

Масштаб 3 см.

Замечания. Выводные сифоны представителей родов *Middendorffinaia* (табл. 29: 1, 2) и *Nodularia* (см. табл. 28: 1) имеют папиллы, что отличает дальневосточных Unionini от европейских, которые папиллы на выводных сифонах не имеют.

Генетическими исследованиями [Klishko et al., 2019] показано, что в бассейне Амура обитает один вид – *M. mongolica*, который также обнаружен и в реках южного Приморья [Sayenko et al., 2020]. Однако утверждение Саенко с соавторами [Sayenko et al., 2020], что в реках южного Приморья обитает исключительно *M. mongolica* не соответствует действительности, так как моллюски, относимые ранее Жадиным к *Unio continentalis* (современный *M. suifunensis*), авторами не были исследованы.

В данной таблице представлены 2 вида *Middendorffinaia* из южно-приморской р. Комаровка (левый приток р. Раздольная) – *Middendorffinaia mongolica* (фото 4–7) и *M. suifunensis* (фото 9–12), – которые отличаются друг от друга как формой раковины, так и строением замка.

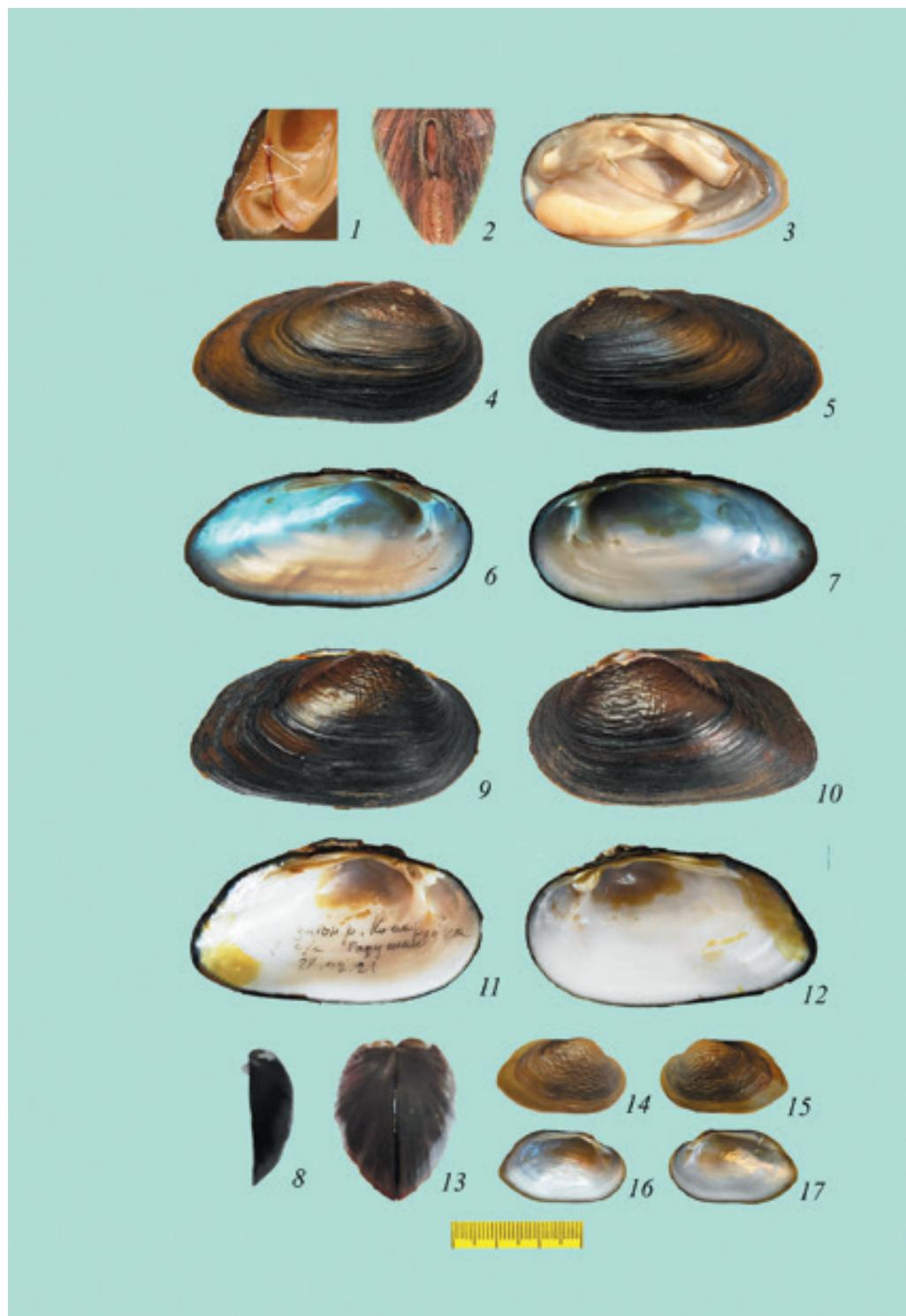


Таблица 30. *Middendorffinaia mongolica* (Middendorff, 1851)

1–3 – *Middendorffinaia mongolica ochotica* Bogatov, 2000 из р. Кухтуй, Среднее Охотоморье, севернее г. Охотск. Сбор: Тиунова Т.М., 10–12.08.2009 г. (ЗИН РАН, = **голотип** *Middendorffinaia ochotica*, № 1).

4–6 – *M. m. ussuriensis* Moskvicheva et Starobogatov, 1973 из р. Даубихе (Арсеньевка) у д. Яковлевка, басс. р. Уссури. Сбор: Резвой П.Д., 24.06.1927 г. (ЗИН РАН, = **голотип** *Middendorffinaia ussuriensis*, № 1 / *Nodularia douglasiae*, № 32).

7–9 – *M. m. ussuriensis* из р. Пашино близ с. Дормидонтовка, басс. р. Уссури, Хабаровский край. Сбор: Москвичева И.М., 17.09.1971 г. (ЗИН РАН, = **голотип** *Middendorffinaia arsenievi* Moskvicheva et Starobogatov, 1973, № 1).

10–12 – *M. m. mongolica* из р. Даубихе (Арсеньевка) у д. Яковлевка, басс. р. Уссури. Сбор: Соколов И., 25.06.1927 г. (ЗИН РАН, = *M. mongolica*, № 1 / *Nodularia douglasiae*, № 9).

13–15 – *M. m. alimovi* Bogatov, 2012 из р. Арги, напротив оз. Орлиное, басс. Верхней Зеи. Сбор: Лебедев Ю.М., 12.09.1975 г. (ЗИН РАН, = **голотип** *Middendorffinaia alimovi*, № 1 / *M. mongolica*, № 7).

Масштаб 3 см.

Замечания. Голотип *Middendorffinaia mongolica* в настоящее время утерян. *M. mongolica* образует 4 компараторных подвида:

– *Middendorffinaia mongolica ochotica* Bogatov, 2000 (фото 1–3) (наиболее выпуклая раковина);

– *Middendorffinaia mongolica ussuriensis* Moskvicheva et Starobogatov, 1973 (фото 4–9) = *M. arsenievi* Moskvicheva et Starobogatov, 1973 (выпуклая раковина);

– *Middendorffinaia mongolica mongolica* (фото 10–12) (умеренно выпуклая раковина);

– *Middendorffinaia mongolica alimovi* Bogatov, 2012 (фото 13–15) (наиболее плоская раковина).

Таблица 30

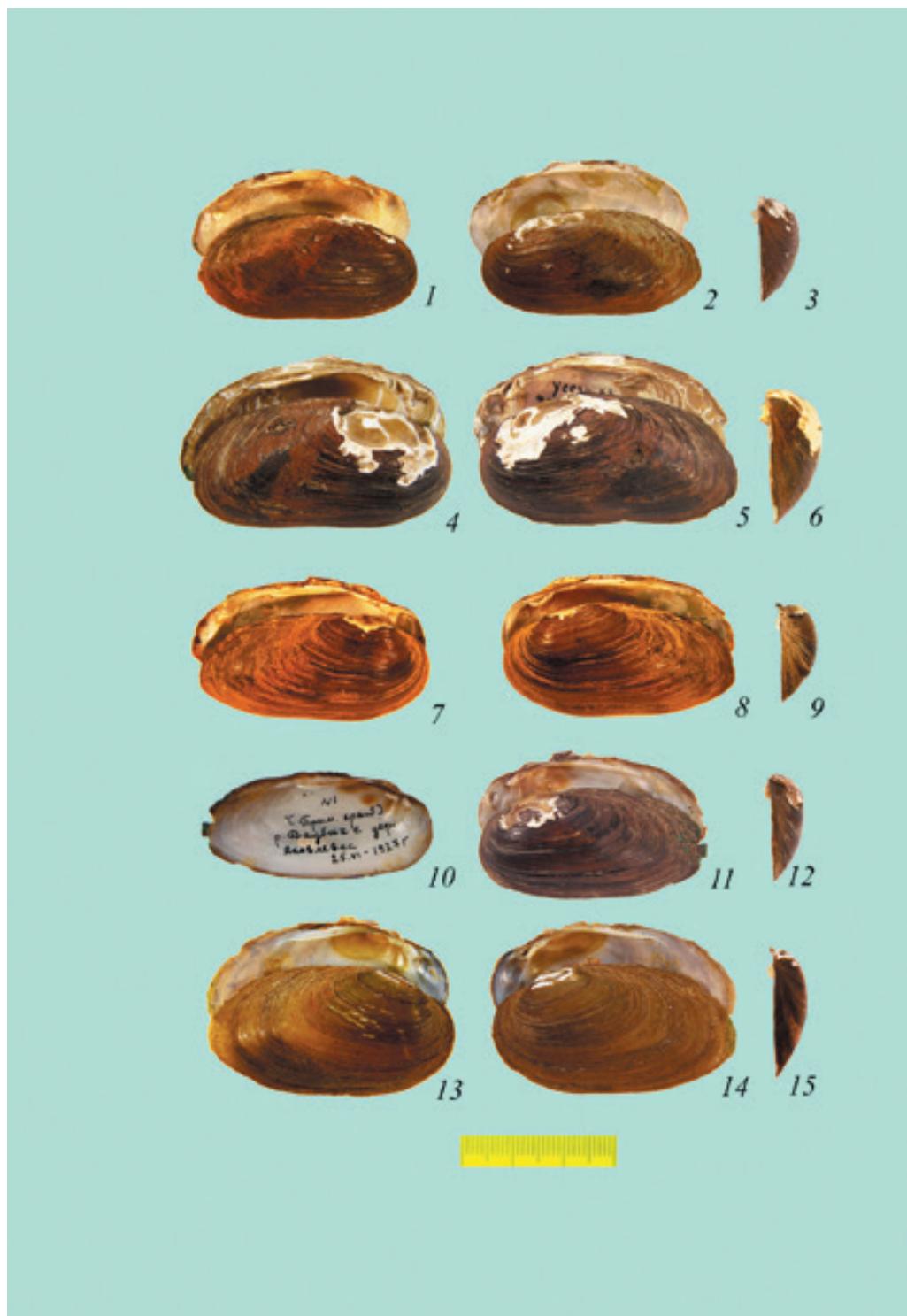


Таблица 31. *Middendorffinaia suifunensis* Moskvicheva et Starobogatov, 1973

1–3 – *Middendorffinaia suifunensis weliczkowskii* Moskvicheva et Starobogatov, 1973 из р. Оленевка, бассейн р. Суйфун (Раздольная) близ г. Никольск-Уссурийский (Уссурийск). Сбор: Величковский В.А., весна 1925 г. (ЗИН РАН, = голотип *M. weliczkowskii*, № 1 / *Nodularia continentalis*, № 6).

4–6 – *M. s. suifunensis* из р. Суйфун (Раздольная) в 4.5 км к югу от пос. Раздольное. Сбор: Я.И. Старобогатов, 15.04.1971 г. (ЗИН РАН, = голотип *M. suifunensis*, № 1).

7–9 – *M. s. shadini* Moskvicheva et Starobogatov, 1973 из р. Раковка, правый приток р. Комаровка, басс. р. Раздольная. Сбор: Дулькейт Г.Д., 22.06.1924 г. (ЗИН РАН, = лектотип *M. shadini*, № 1 / *Nodularia continentalis*, № 1).

10 – первичная этикетка, относящаяся к лектотипу *M. shadini*, № 1.

11–13 – *M. s. shadini* из р. Оленевка, правый приток р. Суйфун (Раздольная). Сбор: Дулькейт Г.Д., 02.05.1924 г. (ЗИН РАН, = один из двух паралектотипов *M. shadini*, № 3 / *Nodularia continentalis*, № 2).

14, 15 – паралектотип *M. s. shadini* из того же сбора.

16–18 – *M. s. dulkeitiana* Moskvicheva et Starobogatov, 1973 из притока р. Супутинка (Комаровка) близ г. Никольск (Уссурийск). Сбор: Величковский В.А., июнь 1924 г. (ЗИН РАН, = голотип *M. dulkeitiana*, № 1 / *Nodularia continentalis*, № 1).

19, 20 – *M. s. dulkeitiana* из бассейна р. Суйфун (Раздольная), Уссурийский край. Сбор: Дулькейт Г.Д., 1924 г. (ЗИН РАН, = паратип *M. dulkeitiana*, № 2).

Масштаб 3 см.

Замечания. *Middendorffinaia suifunensis* образует 4 компаративных подвида:

– *Middendorffinaia suifunensis weliczkowskii* Moskvicheva et Starobogatov, 1973 (фото 1–3) (наиболее плоская раковина);

– *Middendorffinaia suifunensis suifunensis* (фото 4–6) (умеренно выпуклая раковина);

– *Middendorffinaia suifunensis shadini* Moskvicheva et Starobogatov, 1973 (фото 7–15) (выпуклая раковина);

– *Middendorffinaia suifunensis dulkeitiana* Moskvicheva et Starobogatov, 1973 (фото 16–20) (наиболее выпуклая раковина).



Таблица 32. *Anodonta cygnea* (Linnaeus, 1758)

1–3 – варианты макушечной скульптуры *Anodonta cygnea*.

4–7 – экз. *Anodonta cygnea cygnea* из дельты Волги, ильмень Б. Ницанский.

Сбор: Пирогов В.В., 15.10.1980 г. (ЗИН РАН, = *A. zellensis*, № 50).

8–10 – примакушечная поверхность раковины, обрезанная по линиям роста первого года жизни: 8 – экз. *A. cygnea zellensis* (Gmelin, 1791) из оз. Башкирское. (ЗИН РАН, *Anodonta zellensis*, № 47); 9 – экз. *A. cygnea stagnalis* (Gmelin, 1791) из того же сбора; 10 – экз. *A. cygnea zellensis* из оз. Тайное, Брестская обл. (ЗИН РАН, *Anodonta zellensis*, № 51).

Масштаб 3 см.

Замечания. Наиболее существенный отличительный признак *Anodonta cygnea* – взрослые раковины очень крупные, длиной до 20 см и более, боковая поверхность чаще всего морщинистая. Макушечная скульптура в виде тонких концентрических расходящихся валиков (фото 1–3). Для представителей рода характерна удлиненно-угловатая форма молодых раковин (фото 8–10).

Образует 3 компараторных подвида:

– *Anodonta cygnea zellensis* (Gmelin, 1791) (табл. 33) (наиболее выпуклая раковина, причем, если на раковину смотреть сверху под углом около 20°, то примакушечная поверхность значительно приподнята);

– *Anodonta cygnea cygnea* (табл. 32: 4–7) (умеренно выпуклая раковина, причем, если на раковину смотреть сверху под углом около 20°, то примакушечная поверхность умеренно приподнята);

– *Anodonta cygnea stagnalis* (Gmelin, 1791) (табл. 34) (имеет наиболее плоскую раковину на начальных этапах развития. С возрастом выпуклость створок заметно увеличивается, в результате чего особи длиной больше 10 см становятся очень выпуклыми. Если на раковину смотреть сверху под углом около 20°, то примакушечная поверхность очень плоская).

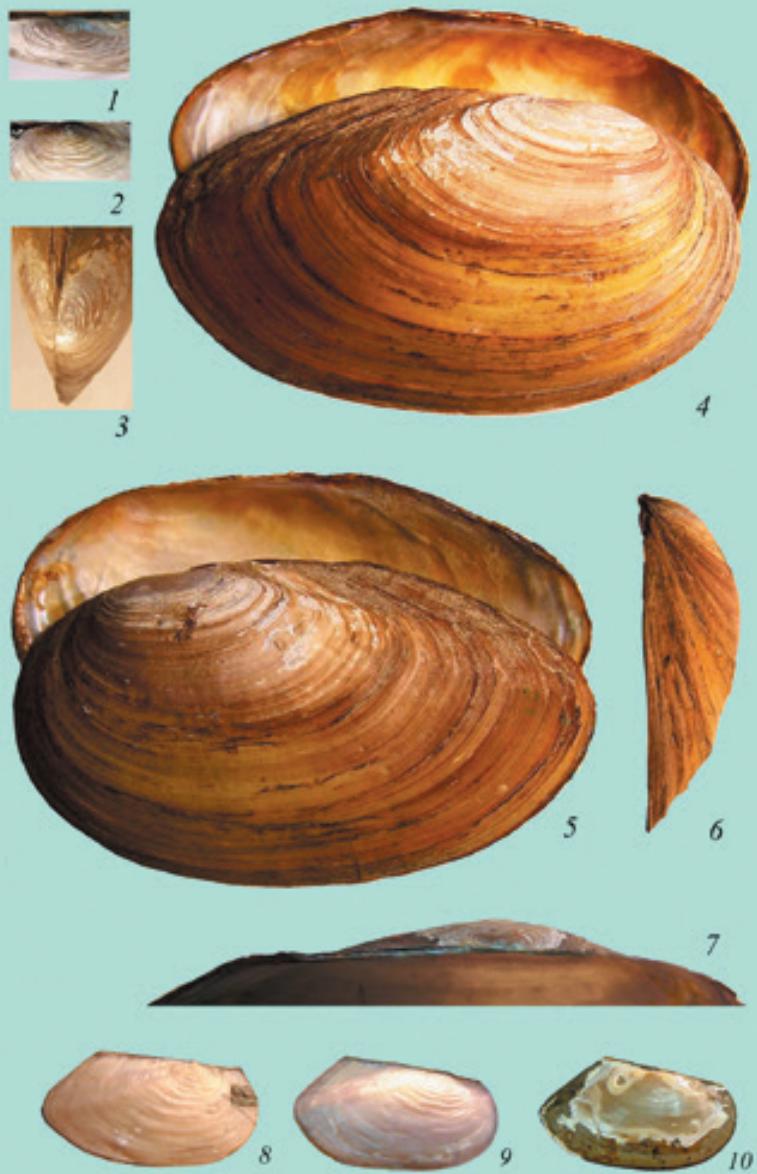


Таблица 33. *Anodonta cygnea zellensis* (Gmelin, 1791)

1–5 – экз. *Anodonta cygnea zellensis* (Gmelin, 1791) из оз. Тайное, Меднянское лесничество, Брестская обл. Сбор: Кохматок Ф.С., Кондратеня Г., Сыч М., июль–август 1971 г. (ЗИН РАН, = *A. zellensis*, № 51).

6–8 – экз. *A. c. zellensis* из того же сбора.

9 – макушечная скульптура *A. c. zellensis* экз. из дельты Волги, ильмень в окр. с. Фунтово. Сбор: Пирогов В.В., сентябрь 1968 г. (ЗИН РАН, = *A. zellensis*, № 49) (увеличено: × 2.0).

Масштаб 3 см.

Замечания. *Anodonta cygnea zellensis* среди компараторных подвидов *Anodonta cygnea* имеет наиболее выпуклую раковину. Если на раковину смотреть сверху под углом около 20°, то примакушечная поверхность этого подвида значительно приподнята (фото 5, 8). Макушечная скульптура в виде расходящихся выгнутых валиков (фото 9).



Таблица 34. *Anodonta cygnea stagnalis* (Gmelin, 1791)

1–4 – экз. *Anodonta cygnea stagnalis* (Gmelin, 1791) из оз. Башкирское у г. Стерлитамак, Республика Башкортостан. Сбор: Зейферт О.А., 15–17.08.1989 г. (ЗИН РАН, = *A. zellensis*, № 47).

5 – примакушечная часть экз. *A. c. stagnalis* из того же сбора с развитой скульптурой и с линией роста первого года образования. Увеличено: × 2.5.

6, 7 – молодой экз. *A. c. stagnalis* из оз. Жушер, Государственный природный заповедник «Большая Коктога», Республика Мэрий Эл. Сбор: Бадова Т.Л., 1996 г. (ЗИН РАН, = *Anodonta* sp., № 4).

Масштаб 3 см.

Замечания. *Anodonta cygnea stagnalis* среди компараторных подвидов *Anodonta cygnea* имеет наиболее плоскую раковину на начальных этапах развития. С возрастом выпуклость створок заметно увеличивается, в результате чего особи длиной больше 10 см становятся очень выпуклыми. Если на раковину смотреть сверху под углом около 20°, то примакушечная поверхность этого подвида очень плоская (фото 4). Макушечная скульптура в виде расходящихся выгнутых валиков (фото 5).

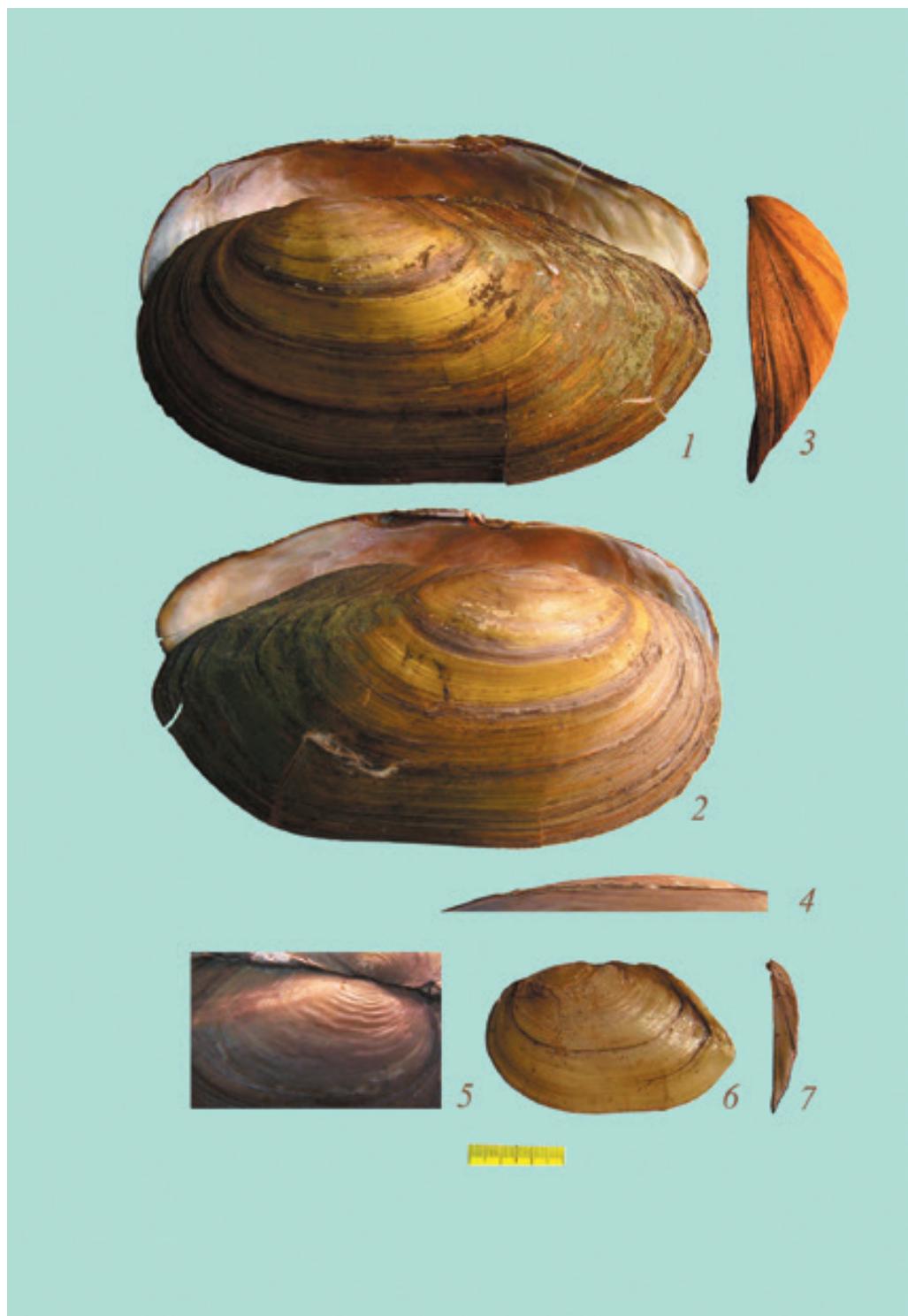


Таблица 35. *Anodonta anatina* (Linnaeus, 1758)

1, 2 – рис. *Anodonta (Anodonta) anatina* var. *lenae* Shadin, 1938, по: [Жадин, 1952, рис. 269].

3 – сифоны *A. anatina* (экз. из р. Ивица, правый приток р. Медведица, бассейн р. Волга, Рамешковский район Тверской области).

4–7 – макушечная скульптура *A. anatina* из разных мест обитаний.

8, 9 – мягкое тело *A. anatina* (экз. из р. Ивица, правый приток р. Медведица, бассейн р. Волга, Рамешковский район Тверской области).

10–12 – экз. *Anodonta anatina anatina* из Швеции, Норкапинг. Коллекция Вестерлюнда. (ЗИН РАН, = *Anodonta anatina*, № 1).

13–15 – экз. *A. a. anatina* из Германии, Дюммер. Коллекция Вестерлюнда. (ЗИН РАН, = *Anodonta anatina*, № 2).

16, 17 – экз. *A. a. anatina* из р. Ивица, Тверская обл. Сбор: Богатов В.В., июнь 2015 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *Colletopterus anatinum*).

18, 19 – экз. *A. a. anatina* из того же сбора.

Масштаб: 3 см.

Замечания. Полиморфный вид. Жадин описывал *Anodonta anatina* следующим образом: «Раковина овальная, небольших размеров, довольно выпуклая, тонкостенная. Верхушка довольно плоская...» [Жадин, 1952, с. 305] (фото 1, 2). На самом деле *A. anatina* представляет собой полиморфный вид, распространенный в Европе, Передней и Средней Азии, Сибири. Водной сифон снабжен несколькими рядами относительно коротких папилл (фото 3). Макушечная скульптура в виде тонких спрямленных или слабо выгнутых расходящихся валиков (фото 4–7). Нога узкая, педальный киль не выражен (фото 8, 9).

Образует 4 компараторных подвида, форма раковины которых может изменяться от овальной до удлиненно-овальной или сильно вытянутой:

– *Anodonta anatina nilssoni* (Küster, 1842) (табл. 36; 39: 7–9) (наиболее плоская раковина);

– *Anodonta anatina anatina* (см. табл. 35; 39: 10–12) (умеренно выпуклая раковина);

– *Anodonta anatina piscinalis* Nilsson, 1822 (табл. 37; 39: 1–6) (выпуклая раковина);

– *Anodonta anatina ponderosa* Pfeiffer, 1825 (табл. 38; 39: 13–15; 40; 41) (наиболее выпуклая раковина).

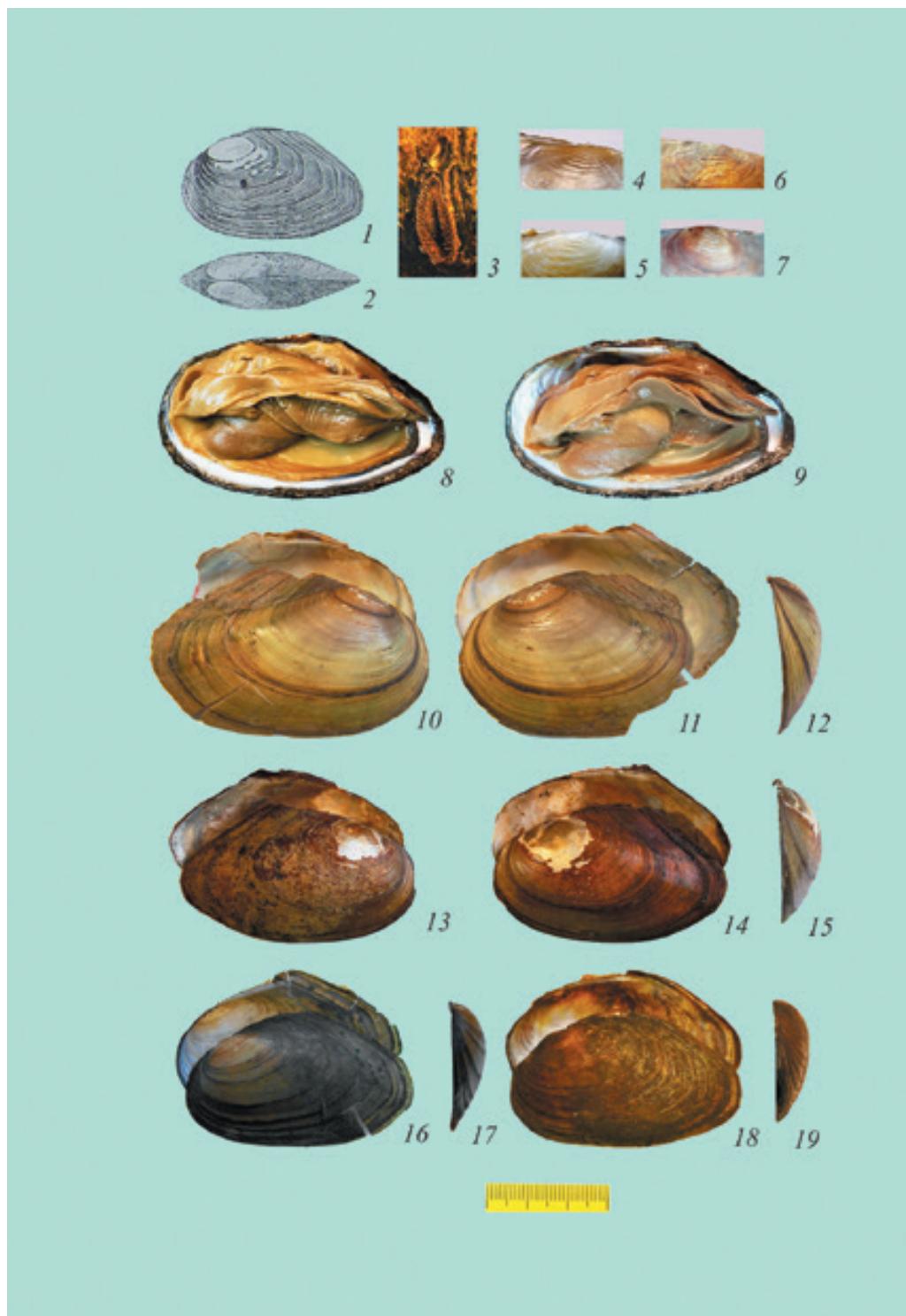


Таблица 36. *Anodonta anatina nilssoni* (Küster, 1838)

1–3 – *Anodonta anatina nilssoni* (Küster, 1838) яйцевидной формы из р. М. Истра у г. Истра, Московская обл. Сбор: Затравкин М.Н., июнь 1973 г. (ЗИН РАН, = *Colletopterum nilssoni*, № 1).

3–5 – *A. a. nilssoni* овально-конической формы из р. Ивица, правый приток р. Медведица, бассейн р. Волга, Рамешковский район Тверской области. Сбор: Богатов В.В., 21–22 мая 2016 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *Colletopterum nilssoni*).

6–9 – *A. a. nilssoni* овальной формы из того же сбора.

10–13 – *A. a. nilssoni* удлиненно-овальной формы из того же сбора.

Масштаб 3 и 1 см.

Замечание. *Anodonta anatina nilssoni* среди компараторных подвидов *Anodonta anatina* имеет наиболее плоскую раковину, форма которой может изменяться от яйцевидной (табл. 36: 1–3) до овально-конической (табл. 36: 3–5) и удлиненно-овальной (табл. 36: 10–13; 39: 7–9).

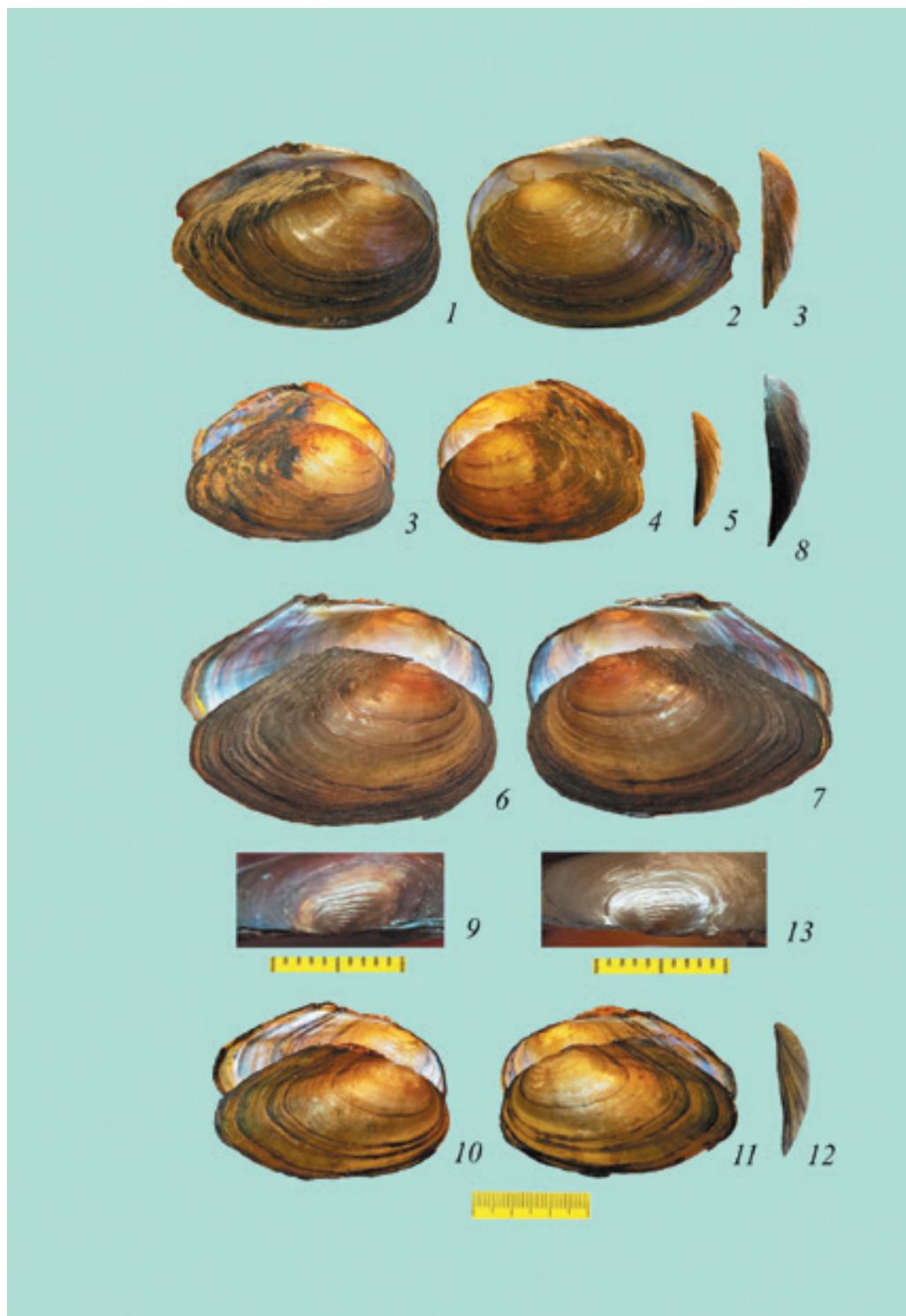


Таблица 37. *Anodonta anatina piscinalis* (Nilsson, 1822)

1–3 – крупный экз. *Anodonta anatina piscinalis* (Nilsson, 1822) из пруда, Германштадт, Трансильвания (ЗИН РАН, = *Anodonta piscinalis*, № 40).

4 – первичная этикетка, относящаяся к экз. *A. piscinalis*, № 40.

5–7 – экз. *A. a. piscinalis* из р. Малая Истра у г. Истра, Московская обл. Сбор: Затравкин М.Н., июнь 1973 г. (ЗИН РАН, = *Colletopterum piscinale*, № 168).

8–11 – экз. *A. a. piscinalis* удлиненно-овальной формы из р. Ивица, правый приток р. Медведица, бассейн Верхней Волги, Тверская обл. Сбор: Богатов В.В. 21–22 мая 2016 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *Colletopterum piscinale*).

12–14 – экз. *A. a. piscinalis* овально-треугольной формы из того же сбора.

15–17 – экз. *A. a. piscinalis* овально-конической формы из того же сбора.

11, 14, 17 – примакушечные участки раковин, обрезанные по линии роста 1-го года образования.

Масштаб 3 и 1 см.

Замечания. Имеющийся в коллекции ЗИН РАН экземпляр из Трансильвании под № 40 на этикетке имеет пометку «*An. piscinalis* Nils. (Rossm. typ!)». Этот экземпляр действительно сходен с рисунком из работы Россмесслера [Rossmässler, 1836; Iconograph., IV: 23–24, Taf. XIX, Fig. 281] за исключением деталей [Богатов и др., 2005]. Данный экземпляр не может быть признан типовым, поскольку типовой экземпляр *Anodonta piscinalis*, описанный Нильсоном, [Nilsson, 1822] происходит из Швеции, а не из Трансильвании (Румыния).

Anodonta anatina piscinalis среди компараторных подвидов *Anodonta anatina* имеет выпуклую раковину. Формы контуров раковин первых лет образования (фото 11, 14, 17), обозначенные соответствующими линиями роста, имеют сходные очертания, несмотря на разную форму взрослых раковин.

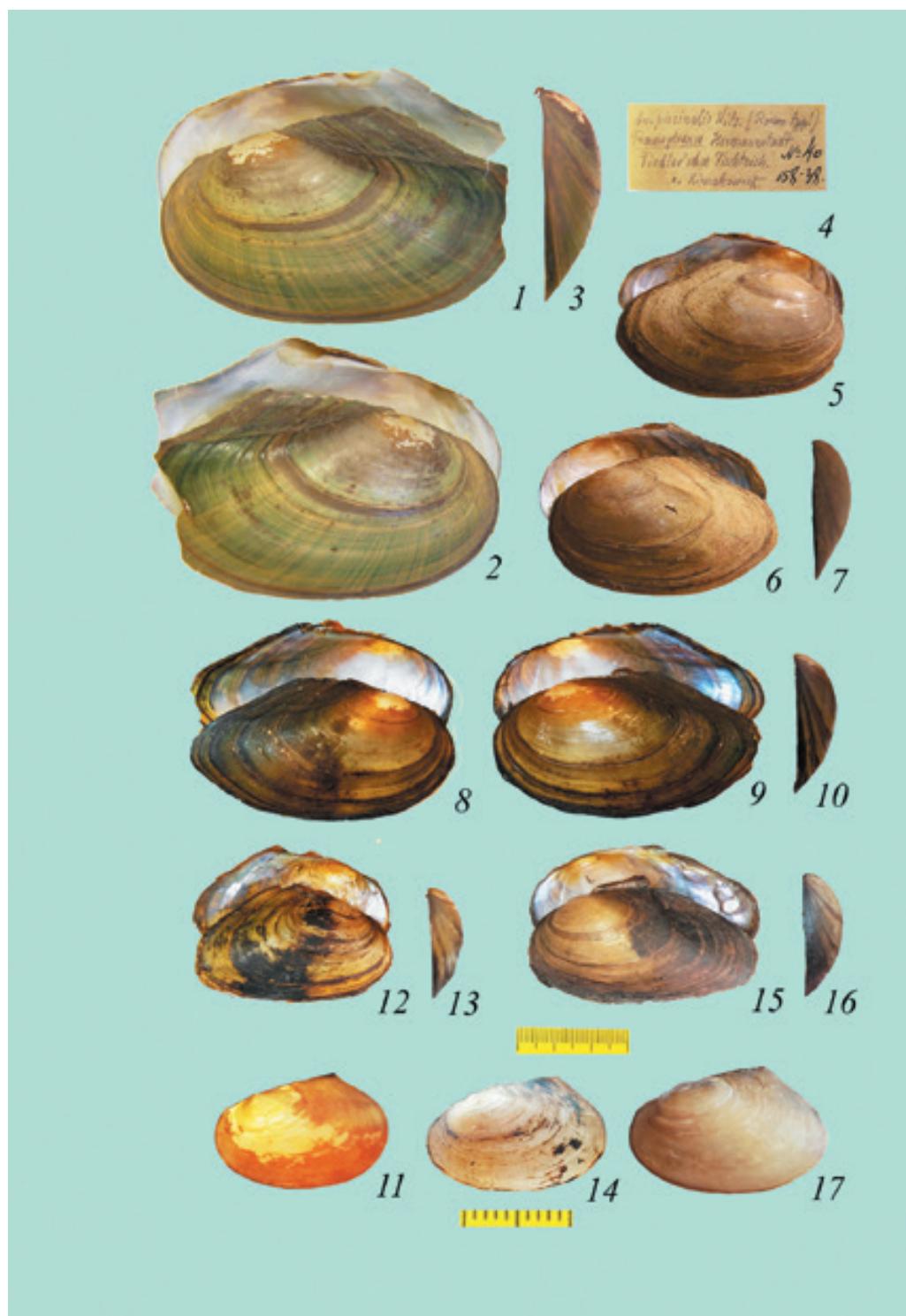


Таблица 38. *Anodonta anatina ponderosa* Pfeiffer, 1825

1–3 – *Anodonta anatina ponderosa* Pfeiffer, 1825 удлиненно-овальной формы из оз. Узьминское, Стругокраснинский район Псковской обл. Сбор: Неелов А., 25.08.1998 г. (ЗИН РАН, = *Colletopterum ponderosum*, № 36). Оригинал для рис. в определителях: [Старобогатов и др., 2004, табл. 25, рис. 3, 4; Богатов, Кияшко, 2016, табл. III, рис. 33 а–г].

4–6 – *A. a. ponderosa* овально-конической формы из р. Ивица, правый приток р. Медведица, бассейн р. Волги, Рамешковский район Тверской области. Сбор: Богатов В.В., 21–22 мая 2016 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *Colletopterum ponderosum*).

7 – примакушечная часть той же раковины (правая створка), обрезанная по линии роста раннего времени образования.

8–10 – *A. a. ponderosa* с задержкой роста задней части спинного края раковины из того же сбора.

11 – примакушечная часть той же раковины (левая створка), обрезанная по линии роста раннего времени образования.

Масштаб 3 и 1 см.

Замечания. *Anodonta anatina ponderosa* среди компараторных подвидов *Anodonta anatina* имеет наиболее выпуклую раковину, причем форма взрослых раковин может изменяться от удлиненно-овальной до овально-конической, однако контуры раковин раннего времени образования, очерченные линиями роста, имеют сходный рисунок (фото 7, 11).

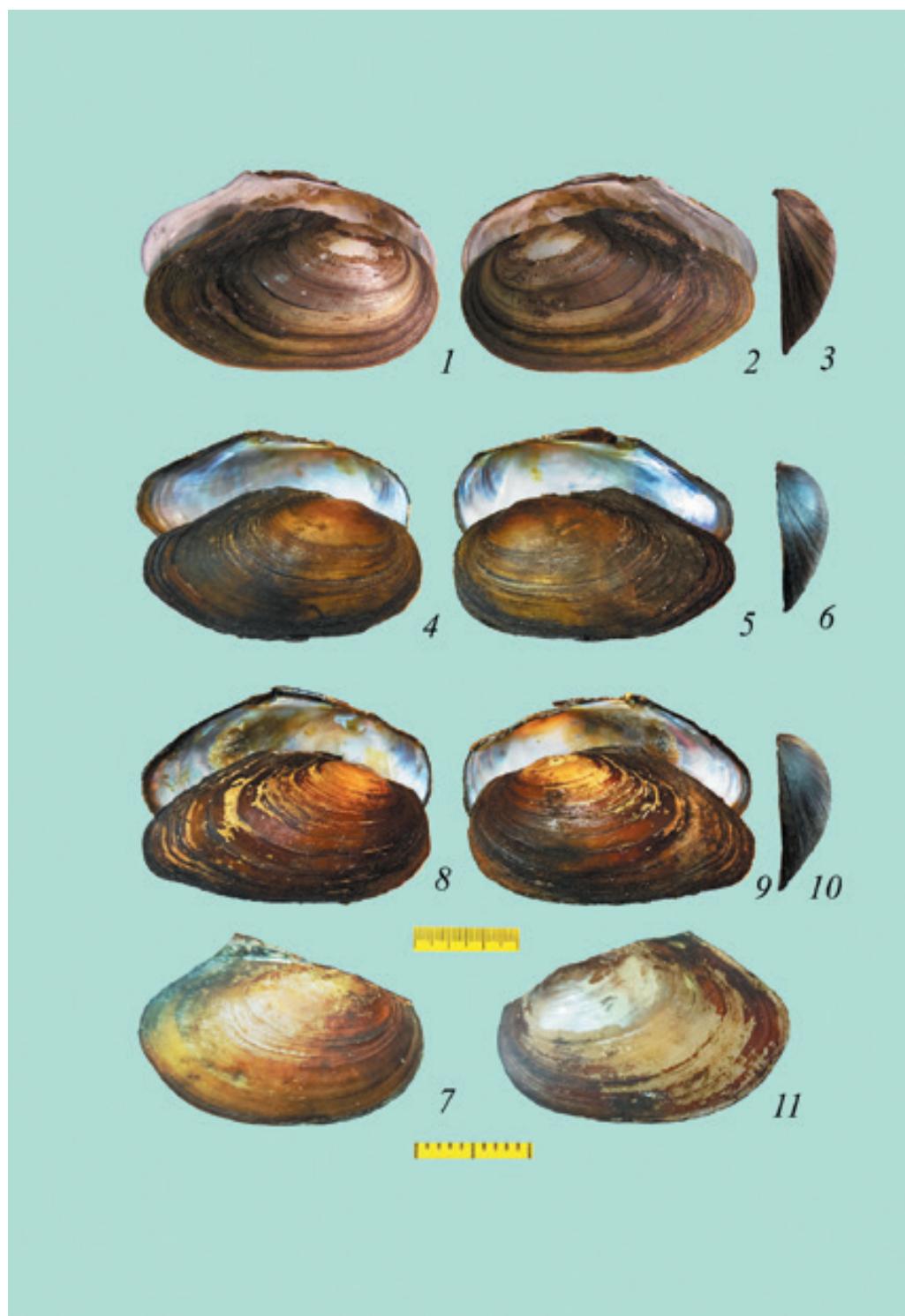


Таблица 39. *Anodonta anatina* (Linnaeus, 1758)

1–6 – крупный экз. *Anodonta anatina piscinalis* Nilsson, 1822 эллиптической формы с выраженным крылом из озера у с. Новомихайловка, Хакасия. Сбор: Родионов И.А., 22.08.2000 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *Colletopterum anatinum*): 1, 2 – левая створка (вид сбоку и спереди); 3 – вид левой створки в примакушечной области (обрезано по линии роста первого года жизни); 4 – мягкое тело; 5 – сифоны; 6 – макушечная скульптура.

7–9 – экз. *A. a. nilssoni* (Küster, 1842) удлиненно-овальной формы из оз. Байкал, Большой сор. Сбор: Дыбовский В., коллекция Дыбовских. (ЗИН РАН, = голотип *Anodonta cellensis* var. *sorensiana* W. Dybowski in B. Dybowski, 1913, № 2).

10–12 – экз. *A. a. anatina* эллиптической формы из р. Ангара у г. Иркутск. (ЗИН РАН, = *Colletopterum piscinale*, № 170).

13–15 – экз. *A. a. ponderosa* Pfeiffer, 1825 эллиптической формы из Германии, р. Зусам (Zusam), Динкельшербен (Dinkelscherben), Бавария. Сбор: Клессин, 1870 г. (ЗИН РАН, = *Anodonta rostrata* Rossmässler, 1836, № 1 / *Anodonta anatina* var. *rostrata*, № 1).

Масштаб 3 и 1 см.

Замечания. Компараторные подвиды *Anodonta anatina* могут приобретать вытянутую или эллиптическую форму, которая иногда малакологами принималась за систематический признак. Причем в последнем случае были описаны отдельные вариететы / виды, например, *Anodonta cellensis* var. *sorensiana* = *Colletopterum sorensianum* и *Anodonta rostrata* = *Colletopterum rostratum*.

Таблица 39

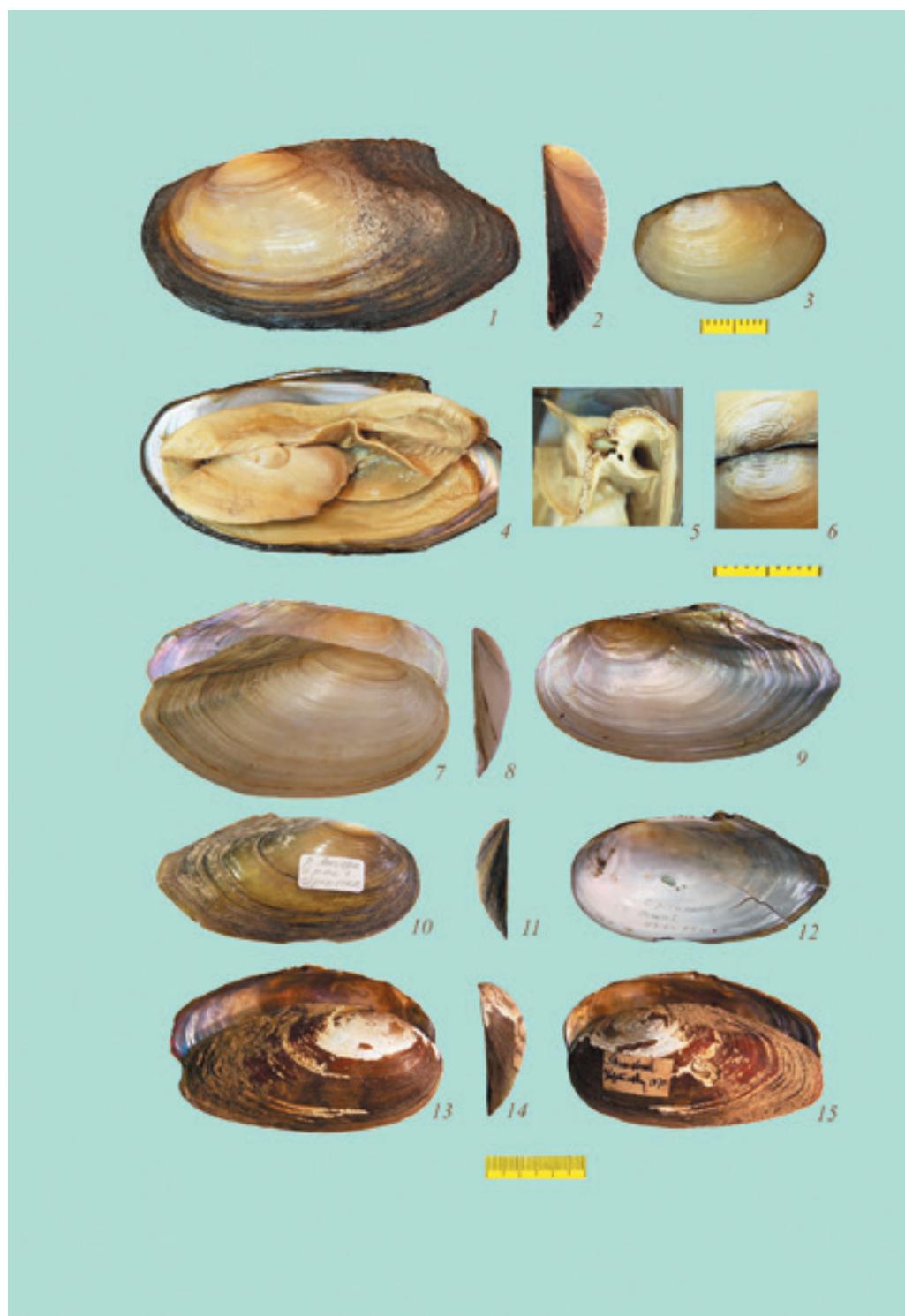


Таблица 40. *Anodonta anatina ponderosa* Pfeiffer, 1825

1–7 – крупный экз. *Anodonta anatina ponderosa* Pfeiffer, 1825 овальной формы из реки Братска в дельте Волги. Сбор: Бенинг А.Л., 06.08.1927 г. (ЗИН РАН, = голотип *Anodonta piscinalis* var. *volgensis* Shadin, 1938, № 2. Оригинал для Фауны СССР по: [Жадин, 1938, фиг. 43; 1952, рис. 268]): 1, 2 – левая створка сбоку и спереди; 3 – правая створка; 4, 5 – правая створка изнутри и часть правой створки в районе передних мускульных отпечатков (увеличенено); 6, 7 – левая створка изнутри и часть левой створки в районе передних мускульных отпечатков (увеличенено).

8, 9 – первичная этикетка и пояснительная записка, относящиеся к голотипу *Anodonta piscinalis* var. *volgensis*, № 2, оформленные Жадиным.

Масштаб 3 и 1 см.

Замечания. Жадин среди отличительных признаков нового вариетета var. *volgensis* отмечал «толстостенность» б. ч. раковины, ее «широкояйцевидную» форму и вздутость [Жадин, 1938, с. 126]. В монографии 1952 г. Жадин обратил внимание на сходство двух вариететов *Anodonta piscinalis*: var. *volgensis* и var. *ponderosa* C. Pfeiffer, 1825, как обладающих наиболее толстыми стенками [Жадин, 1952, с. 305]. По кривизне МВК голотип *A. p.* var. *volgensis* относится к компараторному подвиду *A. anatina ponderosa*.

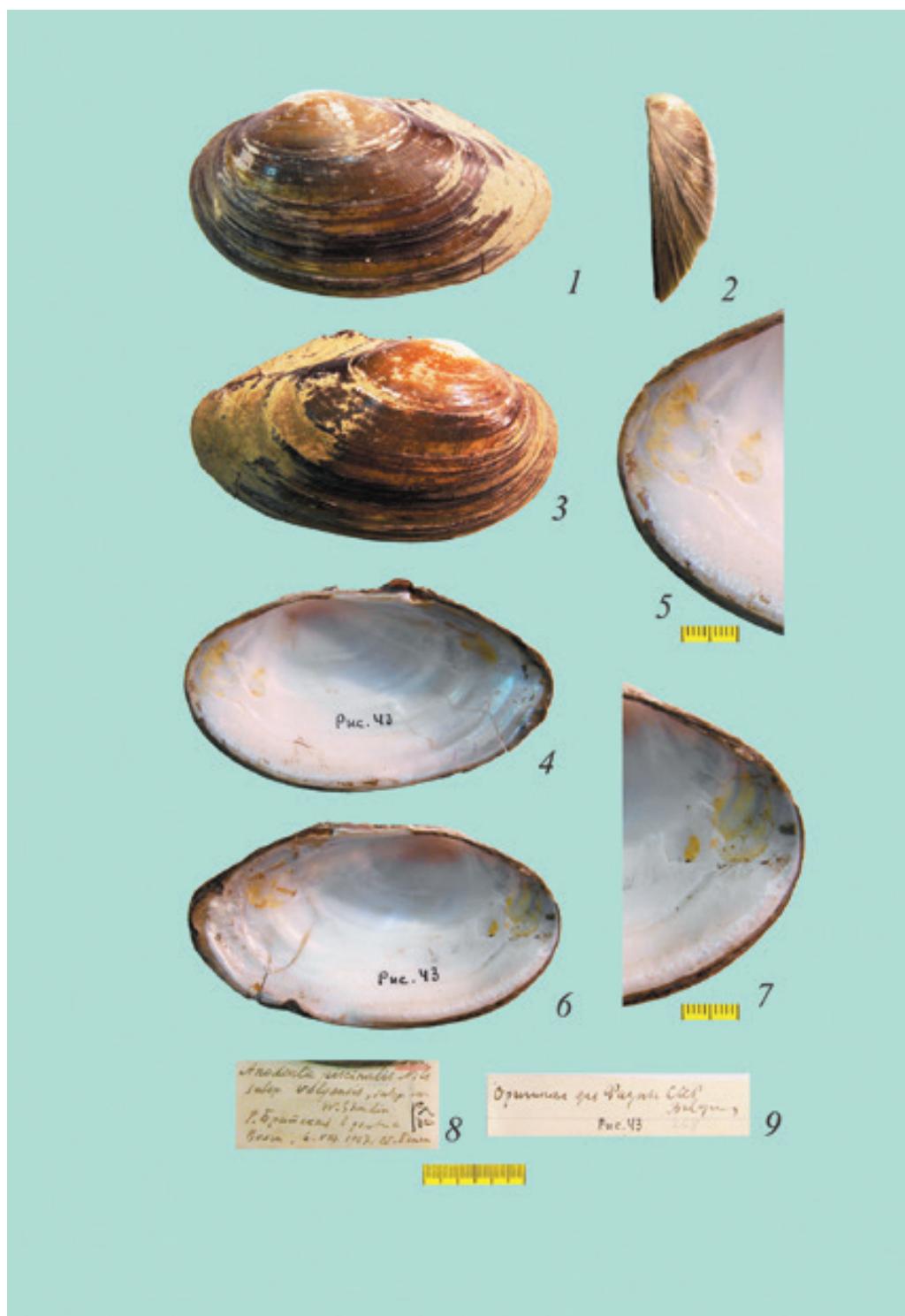


Таблица 41. *Anodonta anatina ponderosa* Pfeiffer, 1825

1–5 – крупный экз. *Anodonta anatina ponderosa* Pfeiffer, 1825 эллиптической формы без выраженного крыла из озера у с. Новомихайловка, Хакасия. Сбор: Родионов И.А., 22.08.2000 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *Colletopterum ponderosum*): 1–3 – левая створка (вид сбоку, спереди и сверху); 4, 5 – вид примакушечной части левой створки (обрезано по линии роста первого и второго года жизни соответственно).

Масштаб 3 и 1 см.

Замечания. Приведенный в таблице крупный экземпляр *Anodonta anatina ponderosa* имеет эллиптическую форму при отсутствии крыла, при этом форма раковины этого же экземпляра первых двух лет ее образования имеет овальную форму с выраженным низким крылом, что характерно для стандартной формы *Anodonta anatina*.

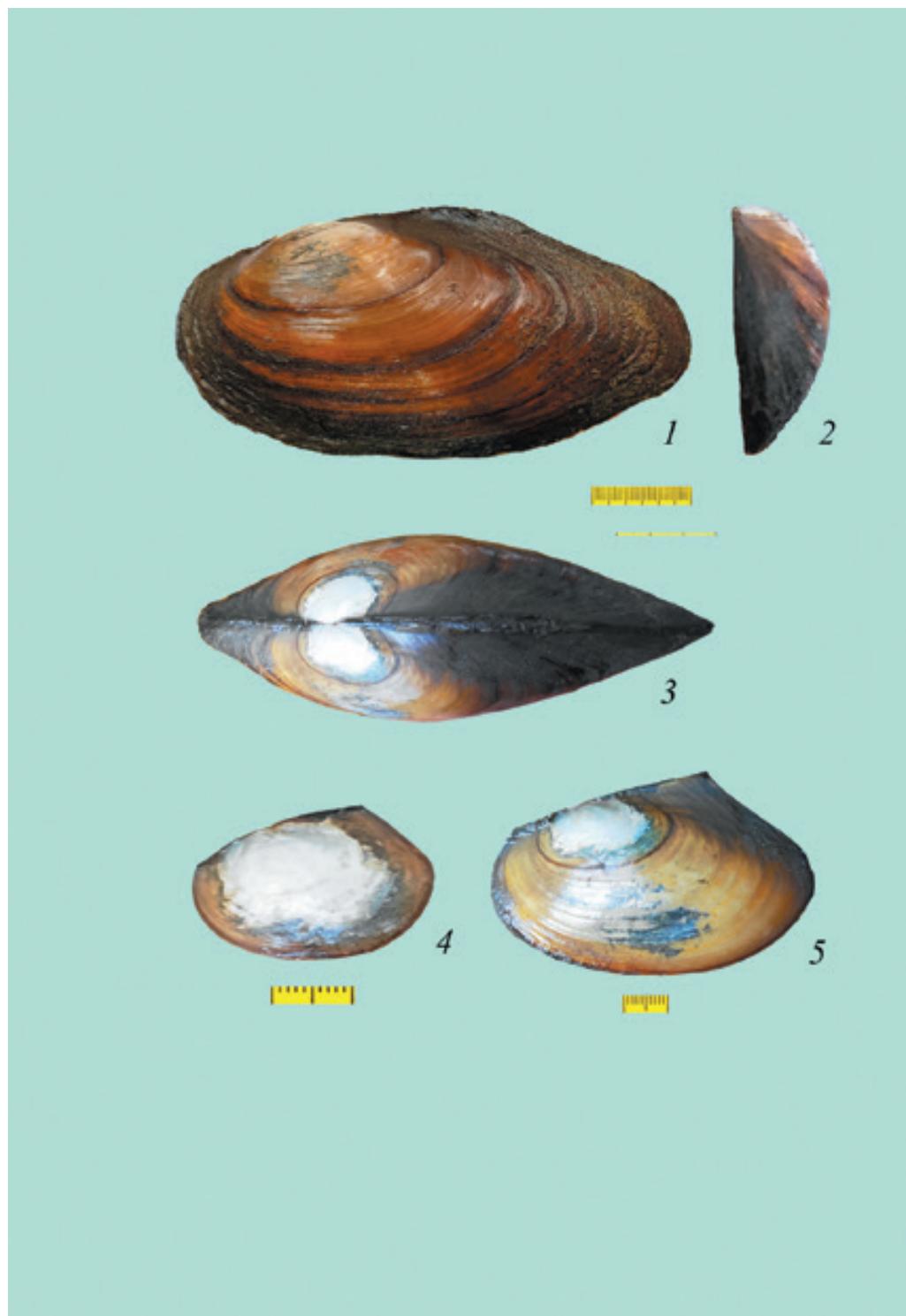


Таблица 42. *Anodonta subcircularis* Clessin, 1873

1, 2 – примеры макушечной скульптуры *Anodonta subcircularis* Clessin, 1873; 1 – экз. из оз. Аполлония, Малая Азия; 2 – экз. из р. Днепр.

3–7 – экз. *Anodonta subcircularis subcircularis* из р. Днепр у г. Павловск, Воронежская обл. Сбор: Сиренко Б.И., 17.07.1991 г. (ЗИН РАН, = *Colletopterum subcirculare*, № 10).

8, 9 – экз. *A. s. subcircularis* из дельты Волги, Бирючья коса. Коллекция Милашевича. (ЗИН РАН, = *Colletopterum subcirculare*, № 15 / **синтип** *Colletopterum volgense* (Shadin, 1938), № 2).

10–12 – экз. *A. s. subcircularis* из Днепровского водохранилища. Сбор: Журавель П.А., 1938 г. (ЗИН РАН, = *Colletopterum subcirculare*, № 14).

Масштаб 3 и 1 см.

Замечания. Компараторная группа «*subcirculare*» представлена одним полиморфным видом *Anodonta subcircularis*. Распространен на юге Европейской части России, Украине, юге центральной Европы, Передней Азии.

Отличается овально-треугольной с высоким крылом раковиной, имеющей средние размеры, часто тонкостенной, ломкой. У взрослых или сильно выпуклых раковин крыло может быть низкое, однако хорошо выраженное. У молодых раковин крыло всегда высокое.

Образует 4 компараторных подвида:

– *Anodonta subcircularis subcircularis* (табл. 42: 3–12) (наиболее плоская раковина);

– *Anodonta subcircularis ostiaria* Drouët, 1881 (табл. 43; 44: 1–3) = *Colletopterum baeri* Bogatov, Starobogatov et Prozorova, 2005 (умеренно выпуклая раковина);

– *Anodonta subcircularis convexa* Drouët, 1888 (табл. 44: 4–9) = *Colletopterum milashevichi* Bogatov, Starobogatov et Prozorova, 2005 (выпуклая раковина);

– *Anodonta subcircularis apollonica* Bourguignat, 1880 (табл. 45) (наиболее выпуклая раковина).

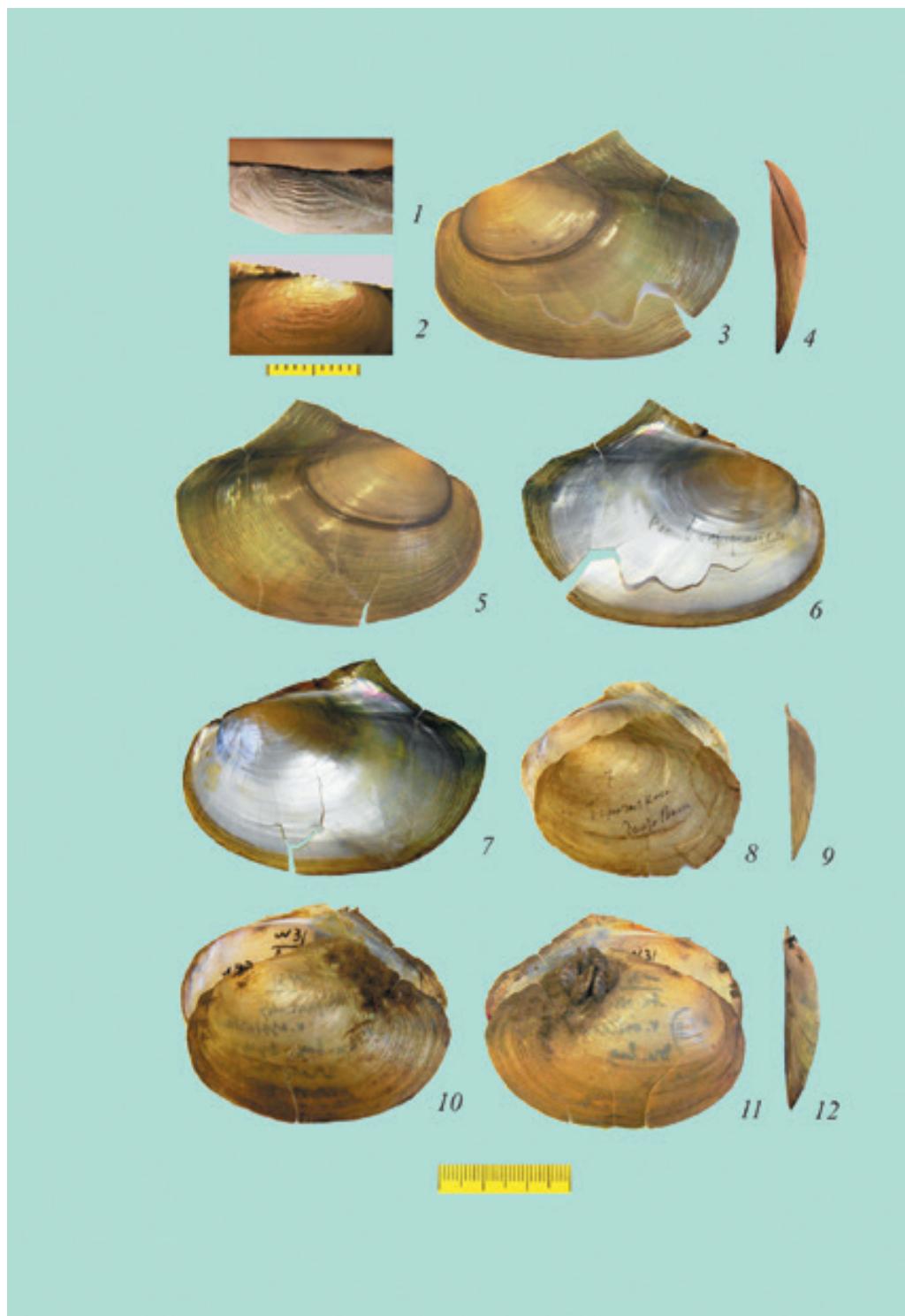


Таблица 43. *Anodonta subcircularis ostiaria* Drouët, 1881

1–6 – экз. *Anodonta subcircularis ostiaria* Drouët, 1881 из р. Днепр, в 3 км ниже г. Кременчуг. Сбор: Затравкин М.Н., 17.07.1983 г. (ЗИН РАН, = *Colletopterum ostiarium*, № 7).

7–9 – экз. *A. s. ostiaria* с укороченным задним краем из того же сбора.

10–12 – правая створка *A. s. ostiaria* яйцевидной формы из Днепра. Сбор: Жадин В.И., 1938 г. (ЗИН РАН, = *Colletopterum ostiarium*, № 10).

Масштаб 3 см.

Замечания. *Anodonta subcircularis ostiaria* среди компараторных подвидов *Anodonta subcircularis* обладает умеренно выпуклой овально-треугольной раковиной с хорошо выраженным крылом и вытянутым задним краем (фото 1–6). Встречаются раковины овально-конические с укороченным задним краем (фото 7–9), что не является таксономическим признаком. В данном случае необходимо обращать внимание на контуры раковины первых лет ее образования, обозначенные соответствующими линиями роста, которые имеют сходные очертания с раковинами со стандартной формой (см. фото 6, 9).

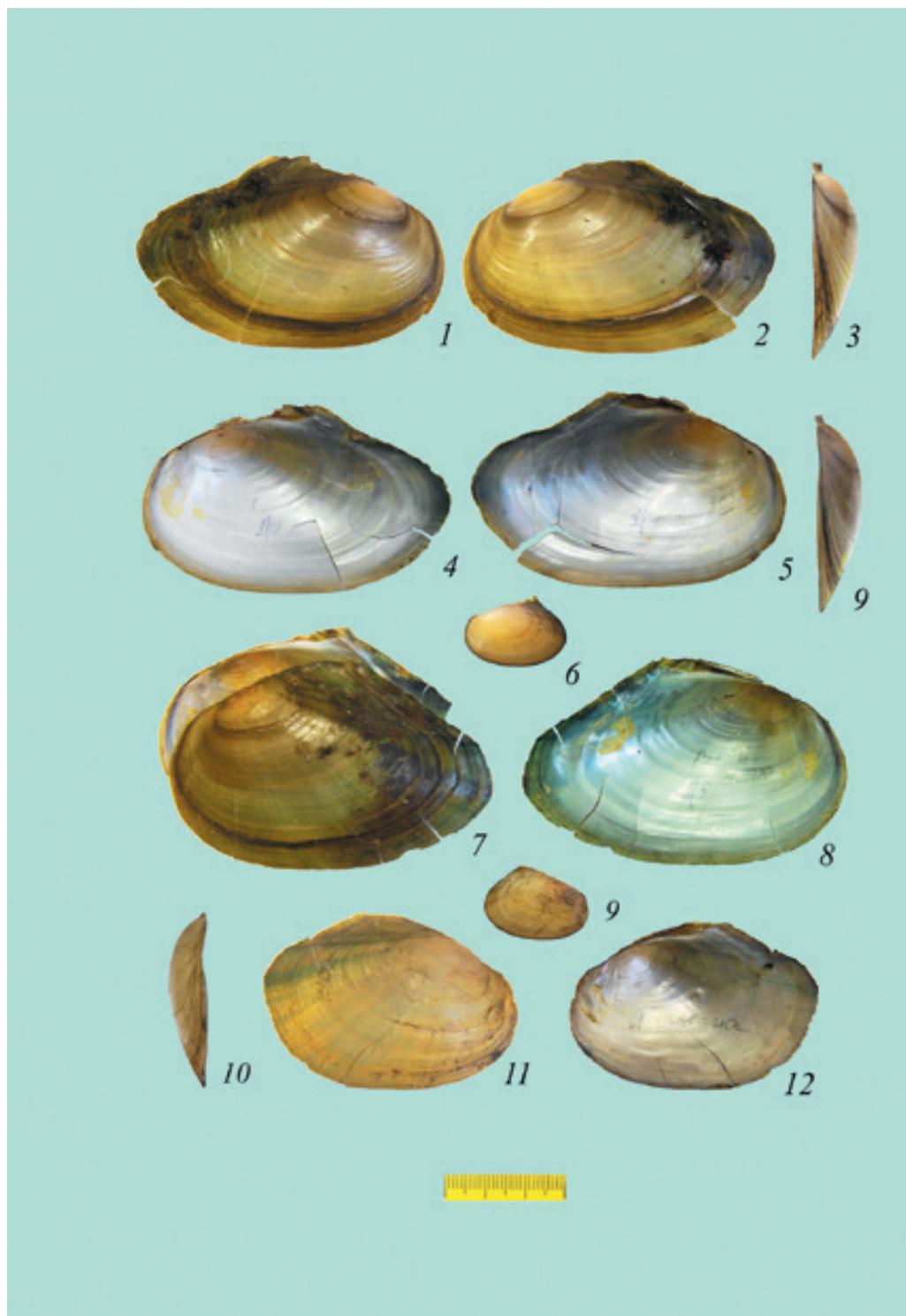


Таблица 44. *Anodonta subcircularis* Clessin, 1873

1–3 – экз. *Anodonta subcircularis ostiaria* Drouët, 1881 из р. Волга у Астрахани. Сбор: Бэр К. (ЗИН РАН, = **голотип** *Colletopterum baeri* Bogatov, Starobogatov et Prozorova, 2005, № 1).

4–6 – экз. *A. s. convexa* Drouët, 1888 из дельты Волги, Кабаний Ильмень. Коллекция Милашевича. (ЗИН РАН, = **леккототип** *Colletopterum volgense* (Shadin, 1932), № 1 / **голотип** *Colletopterum milaschevichi* Bogatov, Starobogatov, Prozorova, 2005).

7–9 – молодой экз. *A. s. convexa* из дельты Волги у д. Оли. Коллекция Милашевича. (ЗИН РАН, = **паралектотип** *Anodonta piscinalis* var. *volgensis* Shadin, № 10 / **паратип** *Colletopterum milaschevichi* Bogatov, Starobogatov, Prozorova, 2005).

10–12 – экз. *A. s. convexa* из дельты Волги, Сухая Яблонка у Кабаньего Ильменя. Коллекция Милашевича. (ЗИН РАН, = **синтип** *Anodonta piscinalis* var. *volgensis* Shadin, № 5).

Масштаб 3 см.

Замечания. *Anodonta subcircularis ostiaria* и *A. s. convexa* среди компараторных подвидов *Anodonta subcircularis* обладают соответственно умеренно выпуклой и выпуклой раковинами.

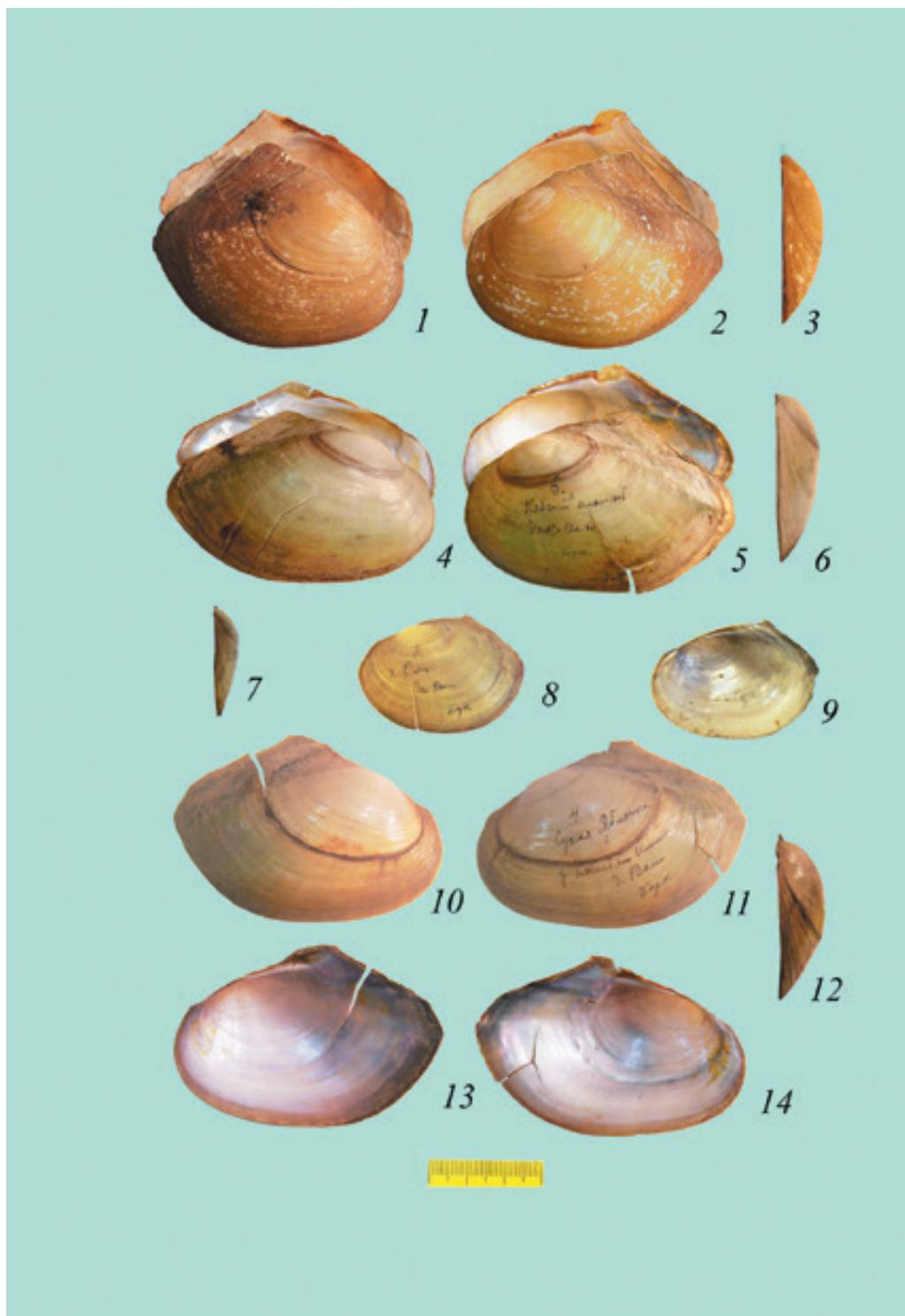


Таблица 45. *Anodonta subcircularis apollonica* (Bourguignat, 1880)

1–3 – экз. *Anodonta subcircularis apollonica* (Bourguignat, 1880) из оз. Аплония (вероятно, оз. Апольонт), Малая Азия. (ЗИН РАН, = *Anodonta apollonica*, № 1).

4–6 – экз. *A. s. apollonica* из дельты Волги. Коллекция Милашевича. (ЗИН РАН, = *Colletopterum apollonicum*, № 4 / **один из паралектотипов *Anodonta volgensis***).

Масштаб 3 см.

Замечания. *Anodonta subcircularis apollonica* среди компараторных подвидов *Anodonta subcircularis* отличается наиболее выпуклой раковиной и относительно низким, но выраженным крылом. У дефинитивных экземпляров крыло может быть обломано.



Таблица 46. *Pseudanodonta complanata* (Rossmässler, 1835)

1 – сифоны *Pseudanodonta complanata* (Rossmässler, 1835) (экз. из р. Ивица, Тверская обл.).

2, 3 – макушечная скульптура *P. complanata*: 2 – экз. из р. Ивица, Тверская обл.; 3 – экз. из Куршской косы, Калининградская обл.

4–6 – экз. *P. complanata complanata* стандартной формы из Калининградской обл., Куршская коса. Сбор: Комендантов А.Ю., октябрь 1982 г. (ЗИН РАН, = *Pseudanodonta elongata*, № 4).

7–10 – экз. *P. c. complanata* стандартной формы из р. Псёл, Полтавская губ. Коллекция Милашевича К.О. (ЗИН РАН, = *Pseudanodonta complanata*, № 17).

11, 12 – экз. *P. c. complanata* эллиптической формы из р. Ивица, правый приток р. Медведица, бассейн р. Волга, Рамешковский район Тверской обл. Сбор: Богатов В.В., 21–22 мая 2016 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *Pseudanodonta complanata*).

13, 14 – экз. *P. c. complanata* овально-конической формы из того же сбора.

15, 16 – экз. *P. c. complanata* овально-треугольной формы из того же сбора.

17 – экз. *P. c. complanata* с неразвитым задним краем из устья Днестра. Сбор Милашевича К.О. (ЗИН РАН, = *Pseudanodonta complanata*, № 35).

Масштаб 3 и 1 см.

Замечания. Раковина клювовидная, задний край заостренный, при этом общая форма раковины за счет непропорционального изменения скорости роста створок может изменяться от овально-треугольной до эллиптической. Макушка значительно смещена к переднему краю и расположена заметно ниже лигамента. Поверхность молодых раковин блестящая, в окраске перистракума могут преобладать зеленые тона. Папиллы вводного сифона уплощенные, широкие у основания, не упругие, при открытом сифоне часто вывернуты наружу (табл. 46: 1). Нога узкая (см. табл. 47: 1). Макушечная скульптура состоит из одного-двух рядов коротких валиков, обычно изогнутых под углом, который направлен к вершине макушки (табл. 46: 2, 3).

Представлен одним видом *Pseudanodonta complanata*. Распространен в Европе. В России обитает в бассейнах Волги, Северной Двины, Черного и Балтийского морей.

Образует 2 компараторных подвида:

– *Pseudanodonta complanata complanata* (табл. 46: 4–17) (плоская раковина);

– *Pseudanodonta complanata elongata* (Hollandre, 1836) (табл. 47) (умеренно выпуклая раковина).

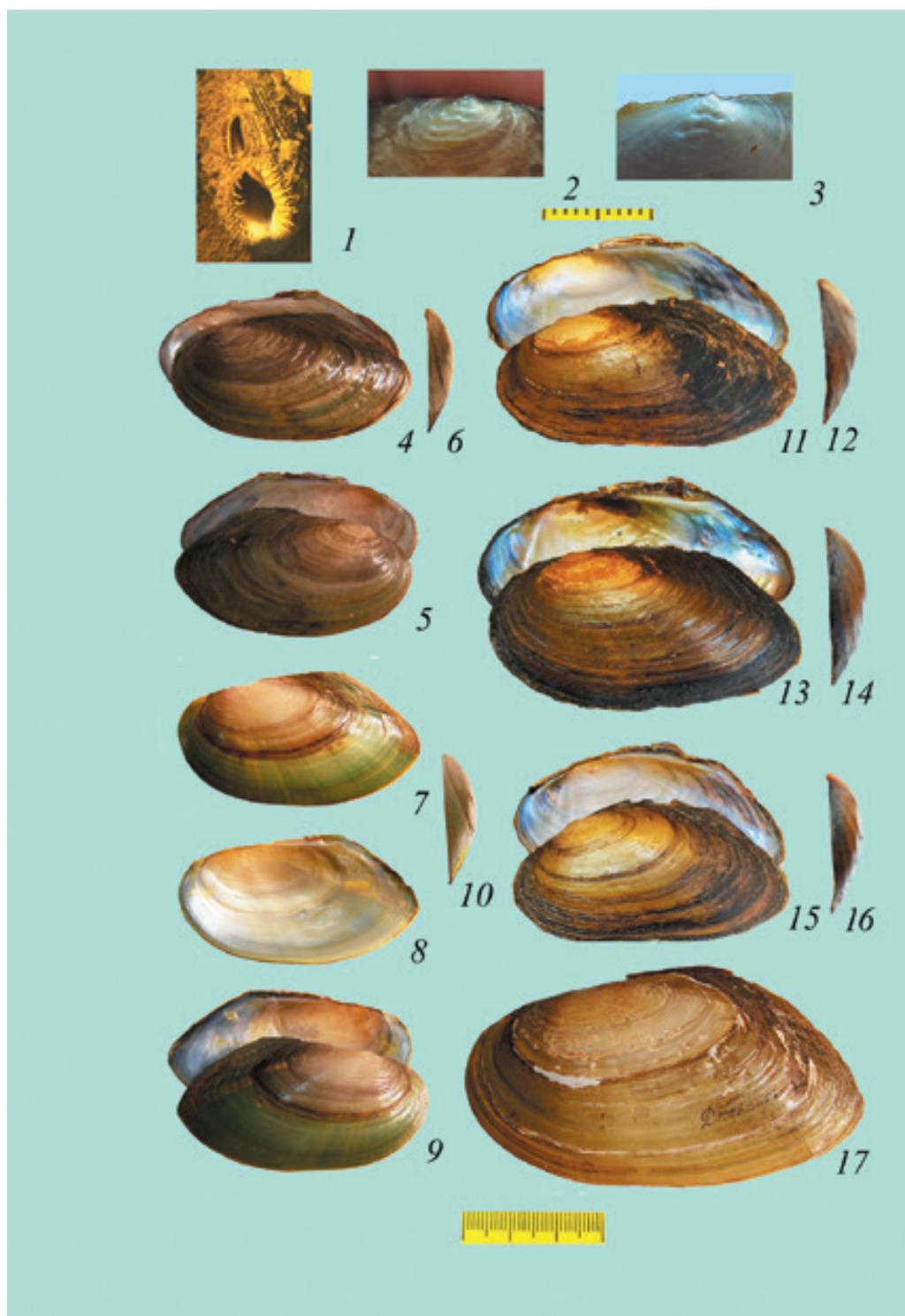


Таблица 47. *Pseudanodonta complanata elongata* (Holladre, 1836)

1 – мягкое тело *Pseudanodonta complanata elongata* (Holladre, 1836) (экз. из р. Ивица, Тверская обл.).

2–4 – левая створка *P. c. elongata* с узким передним краем из р. Северная Двина у устья р. Уемлянка. Сбор: Затравкин М.Н., 14.06.1981 г. (ЗИН РАН, = *Pseudanodonta elongata*, № 2).

5, 6 – экз. *P. c. elongata* со скошенным задним краем из дельты Волги. Коллекция Милашевича. (ЗИН РАН, = *Pseudanodonta complanata*, № 21).

7–9 – экз. *P. c. elongata* удлиненно-овальной формы из Калининградской обл., Куршская коса. Сбор: Комендантов А.Ю., октябрь 1982 г. (ЗИН РАН, = *Pseudanodonta elongata*, № 4).

10, 11 – экз. *P. c. elongata* овально-треугольной формы из р. Ивица, правый приток р. Медведица, бассейн р. Волга, Рамешковский район Тверской обл. Сбор: Богатов В.В., 21–22 мая 2016 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *Pseudanodonta elongata*).

12, 13 – экз. *P. c. elongata* эллиптической формы из того же сбора.

14, 15 – экз. *P. c. elongata* с разросшимся задним краем из низовьев р. Днепр, Основа. Сбор: Белинг Д.Е., 18.08.1924 г. (ЗИН РАН, = *Pseudanodonta complanata*, № 39).

Масштаб 3 см.

Замечания. *Pseudanodonta complanata elongata* среди компараторных подвидов *P. complanata* обладает умеренно выпуклой раковиной, форма которой изменяется от овально-треугольной до эллиптической.

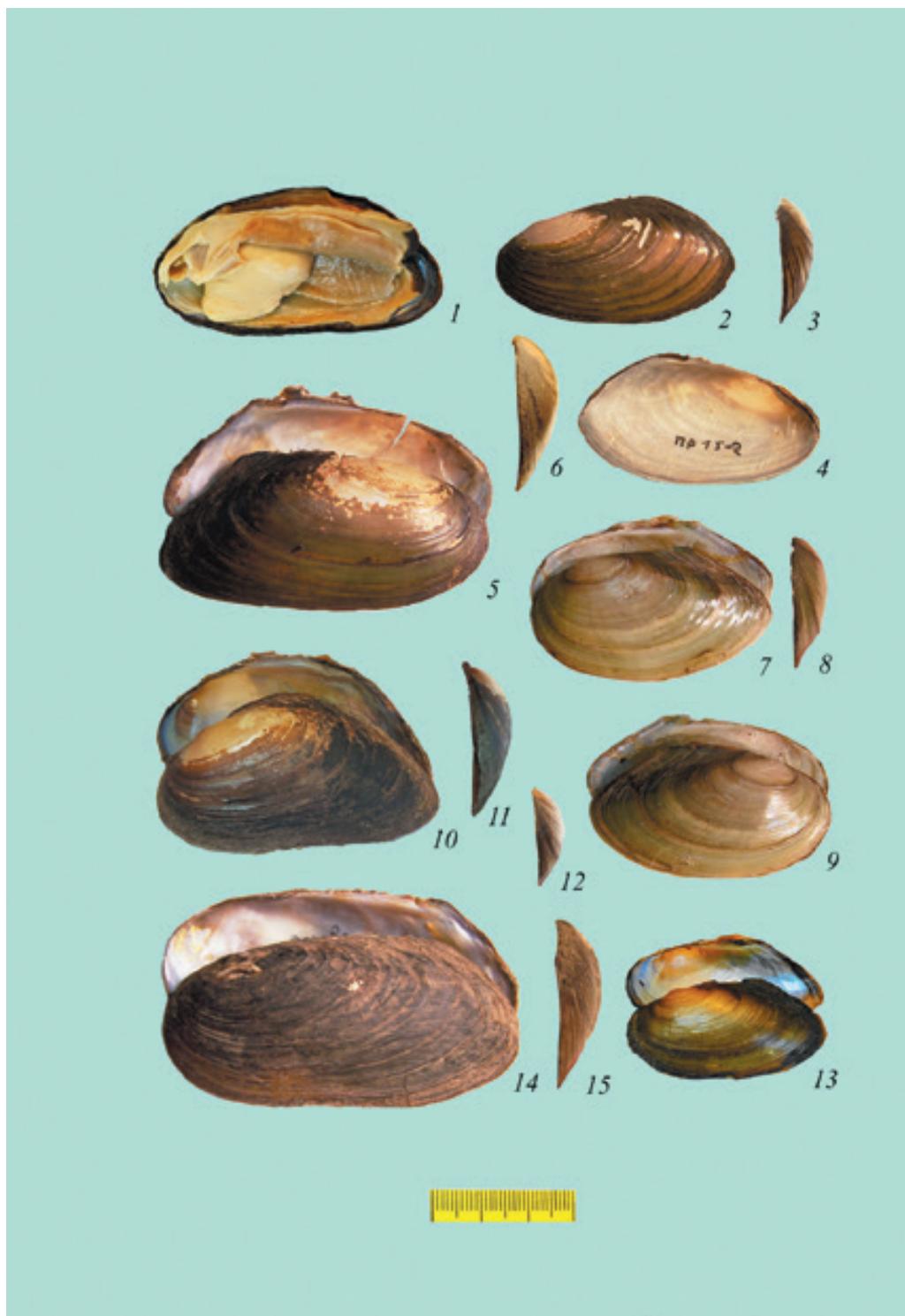


Таблица 48. *Cristaria herculea* (Middendorff, 1847)

1–4 – крупная правая створка с обломанным гребнем *Cristaria herculea* (Middendorff, 1847) из р. Онон у деревни Усть-Улятуй, Читинская обл. Сбор: Сензинов М., 1847 г. (ЗИН РАН, = лектотип *Cristaria herculea*, № 1 / *C. plicata* var. *herculea*, № 1, коллекция Шренка).

5 – первичная этикетка, относящаяся к лектотипу *C. herculea*.

Масштаб 3 см.

Замечания. Виды рода *Cristaria* имеют неправильно ромбовидную раковину. На верхнем крае образуется сжатый гребень, который у взрослых особей может быть обломан. Замок состоит из коротких прямых псевдолатеральных пластинок по одной в каждой створке, не проходящих дальше заднего края лигаментного синуса.

C. herculea широко распространен в бассейне Амура и пойменных озерах нижнего течения р. Тымь (Северный Сахалин). Известен из Китая, Монголии и Японии. Раковина, собранная Сензиновым и исследованная Миддендорфом, имеет возраст не менее 18 лет и размеры, близкие к максимально возможным, которые эти моллюски могут достигать в верхнеамурском регионе (длина раковины 25.5 см), при этом наибольших размеров достигает паралектотип, собранный там же, – 29.0 см.

Возможно, представляет собой внутривидовую форму *C. plicata* (Leach, 1815).



Таблица 49. *Cristaria herculea* (Middendorff, 1847)

1–6 – молодой экз. *Cristaria herculea* (Middendorff, 1847) из лотосового озера у г. Спасск, бассейн р. Спасовка, Приморский край. Сбор: Никулина Т.В., 09.10.1996 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *Cristaria herculea*).

7–15 – экз. *C. herculea* из того же сбора.

Масштаб: 3 см.

Замечания. На молодых экземплярах *Cristaria* некоторые существенные морфологические признаки, которые с возрастом могут быть утрачены или трансформированы, наиболее хорошо выражены. К таким признакам относятся гребни, макушечная скульптура, морщинистость боковой поверхности, скульптурные складки, основные пропорции контуров и пр.

На представленных в таблице фотографиях макушечная скульптура имеет небольшое число крупных выгнутых валиков (фото 7, 12), по своей форме похожих на макушечную скульптуру *Sinanodonta*. На фото прослеживаются этапы нарастания гребня и формирования вдоль спинного края под псевдолатеральными пластинками широких волнообразных поперечных складок, которые хорошо видны при боковом освещении (фото 15). Такие складки повторяются и на внутренней стороне створок (фото 14). Над спинным краем непосредственно на гребне формируются узкие поперечные складки, причем определенным вершинам складок соответствуют ложбинки на противоположной стороне гребня, в связи с чем его край выглядит волнистым (фото 13).

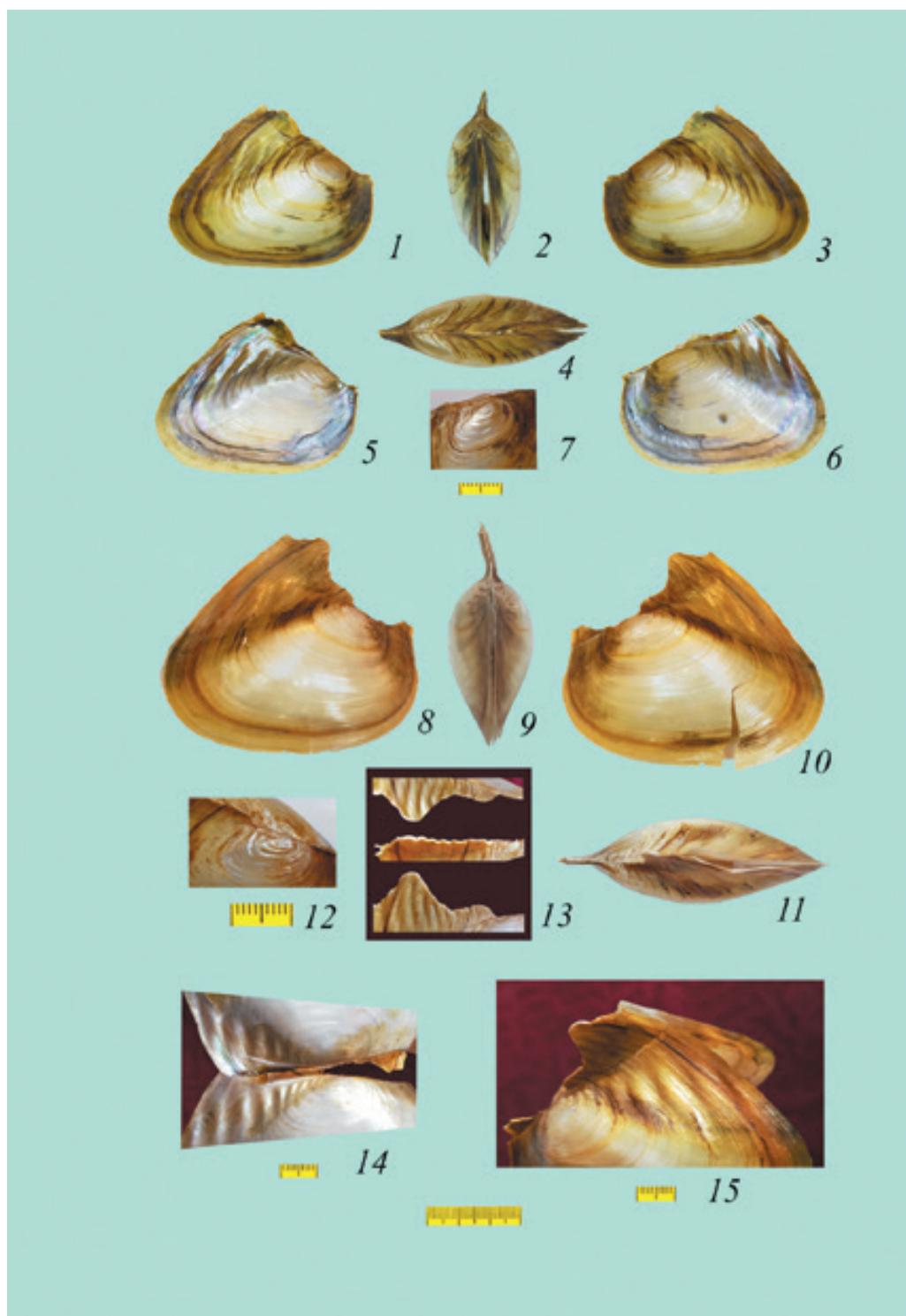


Таблица 50. *Cristaria herculea* (Middendorff, 1847)

1 – общий вид мягкого тела *Cristaria herculea* (Middendorff, 1847). Экз. из протоки из оз. Синдинское у пос. Маяк, бассейн Нижнего Амура. Сбор: Богатов В.В., 14.07.2007 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *Cristaria herculea*).

2 – сифоны того же экземпляра.

3–6 – экз. *C. herculea* из того же сбора. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *Cristaria herculea*): вид сбоку, сверху и спереди.

Масштаб 3 см.

Замечания. Мягкое тело отличается широкой ногой и широкими ротовыми щупальцами, педальный киль не выражен. Папиллы на вводном сифоне небольшие. Раковина плоская, высокая, макушки покатые.



Таблица 51. *Cristaria tuberculata* Schumacher, 1817

1–3 – экз. *Cristaria tuberculata* Schumacher, 1817 из оз. Лебехе (с 1972 г. – оз. Тростниковое), р. Лефу (Илистая), бассейн оз. Ханка, Приморский край. Сбор: Резвой П.Д., 17.07.1927 г. (ЗИН РАН, = *Cristaria tuberculata*, № 2 / *Cristaria plicata*, № 2).

4 – этикетка, относящаяся к экз. *C. tuberculata*, № 2 / *C. plicata*, № 2.
Масштаб 3 см.

Замечания. Распространение *Cristaria tuberculata* в России ограничено бассейном оз. Ханка, р. Уссури, реже встречается в некоторых водоемах бассейна Нижнего Амура примерно до Нанайского района Хабаровского края. От *C. herculea* (Middendorff, 1847) отличается более выпуклой раковиной и выгнутыми макушками.

Возможно, представляет собой внутривидовую форму *C. plicata* (Leach, 1815).



Таблица 52. *Sinanodonta schrenckii* (Lea, 1870)

1–3 – *Sinanodonta schrenckii* (Lea, 1870). Река Уссури у устья р. Хор. Сбор: Маак Р., 1859 г. (ЗИН РАН, = лектотип *Sinanodonta schrenckii* Moskvicheva, 1973, № 1).

4 – первичная этикетка, относящаяся к лектотипу *S. schrenckii*.

5 – общий вид мягкого тела экз. *Sinanodonta schrenckii schrenckii* из р. Нестеровка, бассейн оз. Ханка. Сбор: Шедько М.Б., 13.10.2000 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *Sinanodonta schrenckii*).

6 – сифоны того же экземпляра (увеличено: × 1.5).

7 – макушечная скульптура экз. *S. s. schrenckii* из водозаборного канала у п. Астраханка, бассейн оз. Ханка. Сбор: Прозорова Л.А., 20.09.1993 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *Sinanodonta schrenckii*, № 726) (увеличено: × 1.5).

Масштаб 3 см.

Замечания. Виды рода *Sinanodonta* отличаются крупной овально-треугольной раковиной с выраженным крылом (фото 1–3). Строение мягкого тела (фото 5–6) и форма макушечной скульптуры (фото 7) у видов этого рода и видов из рода *Cristaria* (см. табл. 49: 7, 12; 50: 1, 2) сходны.

Молекулярно-генетическими исследованиями показано, что род *Sinanodonta* в бассейне Амура представлен одним видом *Sinanodonta schrenckii* [Bolotov et al., 2020], к которому также относятся популяции из бассейнов рек Партизанская, Раздольная, Артемовка и Рязановка (юг Приморского края), в то время как более южные популяции, обитающие на юге Хасанского района Приморского края, принадлежат к другим видам.

Sinanodonta schrenckii образует 3 компараторных подвида:

– *Sinanodonta schrenckii schrenckii* (табл. 52) (наиболее выпуклая раковина);

– *Sinanodonta schrenckii likharevi* Moskvicheva, 1973 (табл. 53–55) (умеренно выпуклая раковина);

– *Sinanodonta schrenckii amurensis* Moskvicheva, 1973 (табл. 56) (наиболее плоская раковина).

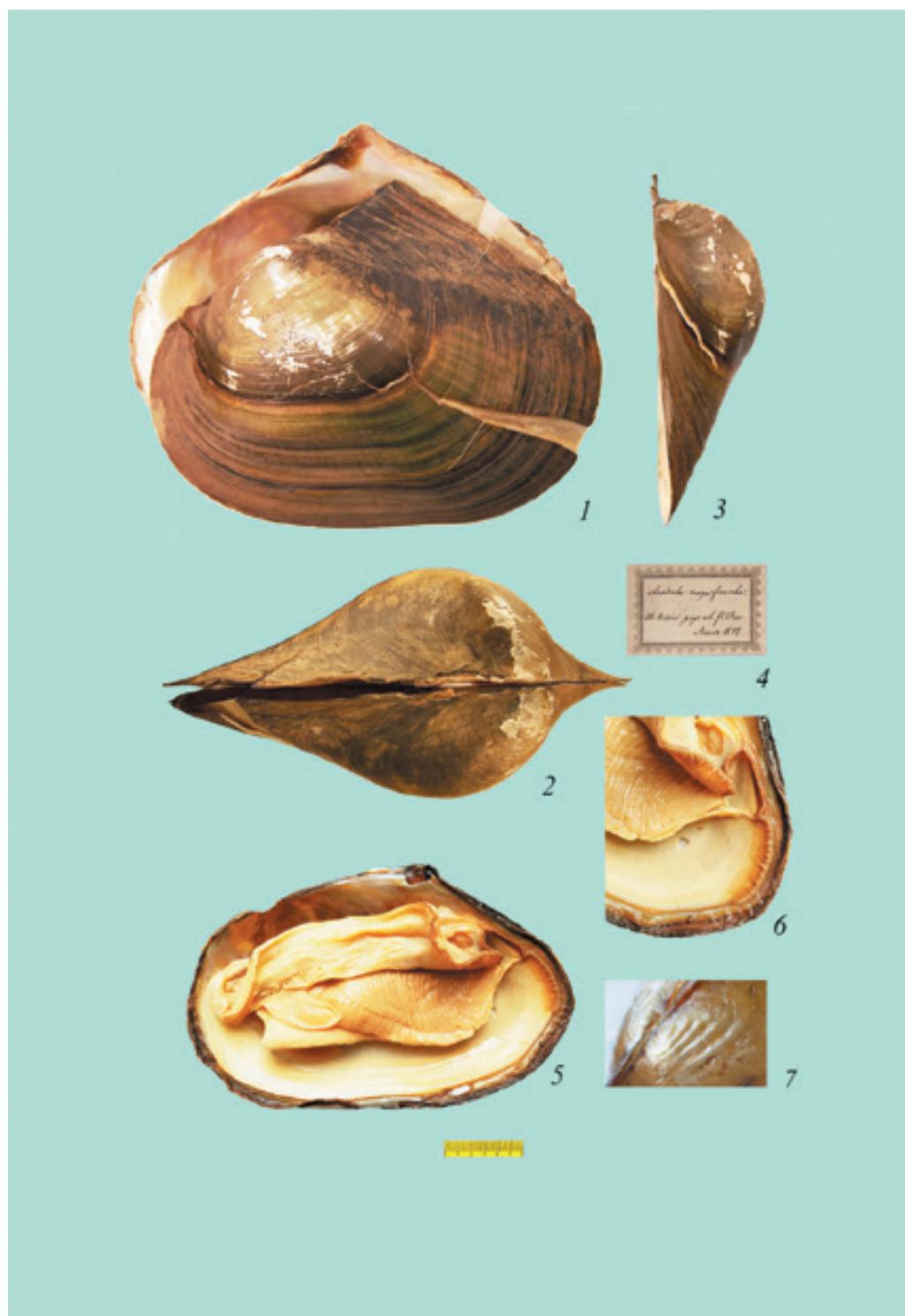


Таблица 53. *Sinanodonta schrenckii likharevi* Moskvicheva, 1973

1–6 – *Sinanodonta schrenckii likharevi* Moskvicheva, 1973 из р. Шилка, Сретенск-Забайкальский, бассейн Амура, Читинская обл. Сбор: Капустин В.К., 25.08.1928 г. (ЗИН РАН, = голотип *Sinanodonta likharevi*, № 1).

7, 8 – этикетки, относящиеся к голотипу *S. likharevi*.

Масштаб 3 см.

Замечания. *Sinanodonta schrenckii likharevi* среди компараторных подвидов *S. schrenckii* обладает умеренно выпуклой раковиной.

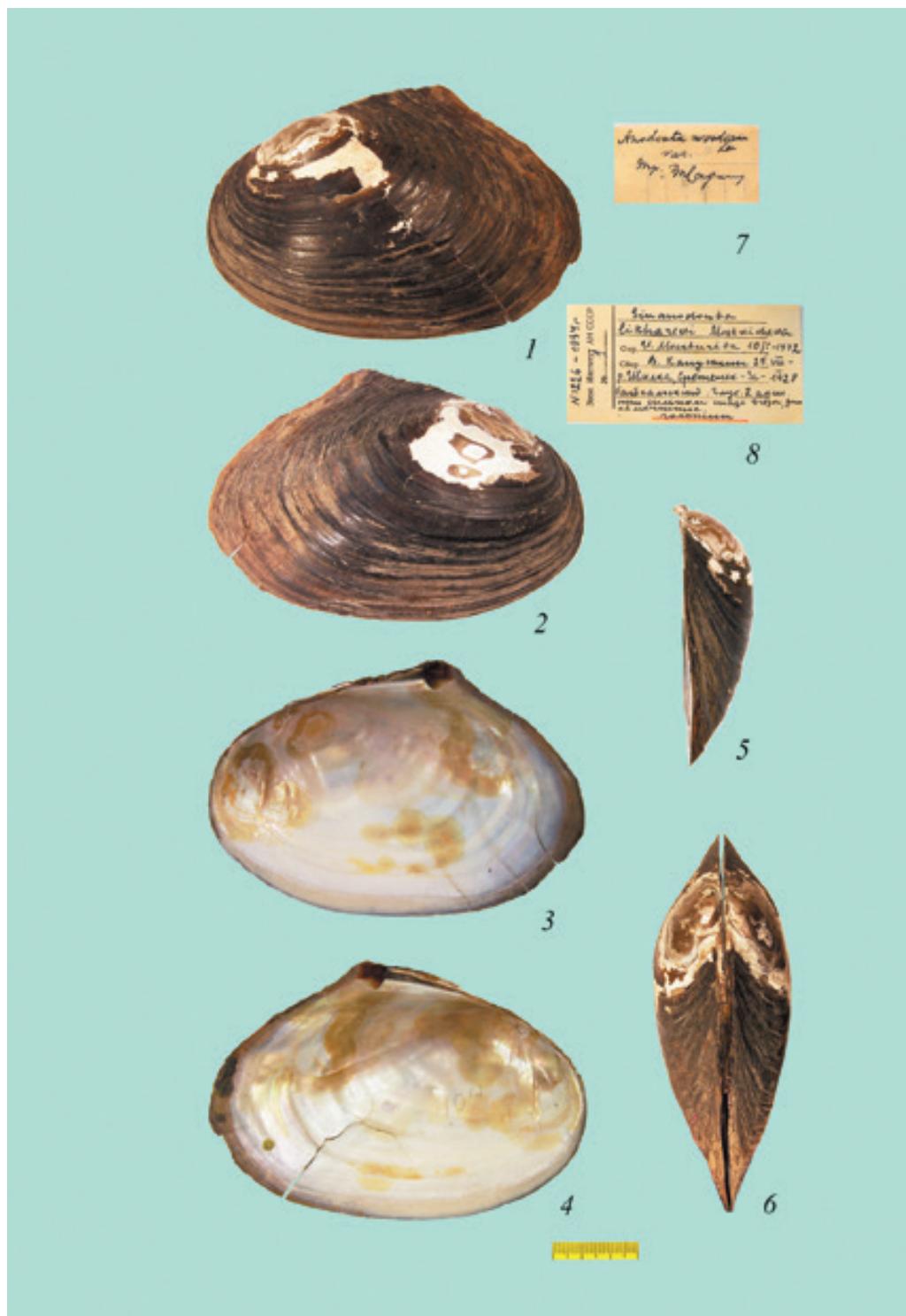


Таблица 54. *Sinanodonta schrenckii likharevi* Moskvicheva, 1973

1–3 – *Sinanodonta schrenckii likharevi* Moskvicheva, 1973 из нижнего течения р. Супутинка (Комаровка), бассейн р. Суйфун (Раздольная). Сбор: Дулькейт Г.Д., 1924 г. (ЗИН РАН, = голотип *Sinanodonta crassitesta* Bogatov et Zatravkin, 1988, № 1).

4–6 – экз. *S. s. likharevi* из озера в пойме р. Славянка близ Уссурийска, левый приток р. Раздольная. Сбор: Прозорова Л.А., 01.09.1993 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *Sinanodonta crassitesta*, № 734).

7, 8 – левая створка *S. s. likharevi* из р. Раздольная в р-не пос. Раздольное ниже ж.-д. станции у левого берега напротив затона. Сбор: Богатов В.В., Прозорова Л.А., 14.07.2021 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *Sinanodonta crassitesta*, № 8976).

9 – макушечная скульптура экз. *S. s. likharevi* из р. Рязановка, в устье старицы, Хасанский р-н, юг Приморского края. Сбор: Егоров, Кононова, 23.08.1989 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *Sinanodonta crassitesta*).

Масштаб 3 и 1 см.

Замечания. В таблице показаны раковины южно-приморского компараторного вида *Sinanodonta crassitesta*, включая раковину голотипа (фото 1–3), название которых, как показали генетические исследования [Bolotov et al., 2020], является младшим синонимом *S. schrenckii* (Lea, 1870). По кривизне МВК принадлежат к компараторному подвиду *S. s. likharevi*.



Таблица 55. *Sinanodonta schrenckii likharevi* Moskvicheva, 1973

1–6 – крупный экз. *Sinanodonta schrenckii likharevi* Moskvicheva, 1973 (длина раковины – 19.05 см) с массивной раковиной из бассейна р. Ананьевка (правый приток р. Раздольная), старица у пос. Виневитино, Надеждинский район Приморского края. Сбор: Шорников Е.И., 02.10.2003 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *Sinanodonta crassitesta* Moskvicheva, 1973): 1–3 – раковина слева, справа и сверху; 4 – левая створка спереди; 5 – верхняя часть правой створки под углом около 30°; 6 – вид левой створки снизу.

Масштаб 3 см.

Замечания. Экземпляр представляет собой компараторный подвид *Sinanodonta schrenckii likharevi* из южной части Приморского края, обозначаемый ранее как *S. crassitesta*. Отличительные признаки данного экземпляра – вздутый участок боковой поверхности раковины близ макушки и сильно утолщенный нижний край раковины (толщина створки у нижнего края – 0.9 см).



Таблица 56. *Sinanodonta schrenckii amurensis* Moskvicheva, 1973

1–3 – *Sinanodonta schrenckii amurensis* Moskvicheva, 1973 из р. Амур, протока Малые Чепчики, Хабаровский край. Сбор: Москвичева И.М., 29.06.1971 г. (ЗИН РАН, = голотип *Sinanodonta amurensis*, № 1).

4 – этикетка, относящаяся к голотипу *Sinanodonta amurensis*.

Масштаб 3 см.

Замечания. *Sinanodonta schrenckii amurensis* среди компараторных подвидов *Sinanodonta schrenckii* обладает наиболее плоской раковиной.



Таблица 57. *Sinanodonta ovata* Bogatov et Starobogatov, 1996

1–6 – *Sinanodonta ovata ovata* из старицы р. Гладкая в 8 км выше устья, бассейна залива Посыста Японского моря, Хасанский район Приморского края. Сбор: Комендантов А., Орлова М., 13.06.1988 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, **паратип** *Sinanodonta ovata*): 1 – левая створка сбоку; 2, 3 – раковина спереди и сверху; 4 – примакушечная поверхность правой створки; 5 – верхняя часть правой створки под углом 30°; 6 – вид правой створки, обрезанной по линии роста второго года жизни.

7–9 – **паратип** *S. ovata* из того же сбора (правая створка): 7, 8 – вид сбоку и изнутри; 9 – вид створки, обрезанной по линии роста второго года жизни.

Масштаб 3 и 1 см.

Замечания. На крайнем юге Приморского края (юг Хасанского района) выделено 2 вида рода *Sinanodonta*: *Sinanodonta ovata* Bogatov et Starobogatov, 1996 и *Sinanodonta lauta* (Martens, 1877) (пояснения в тексте).

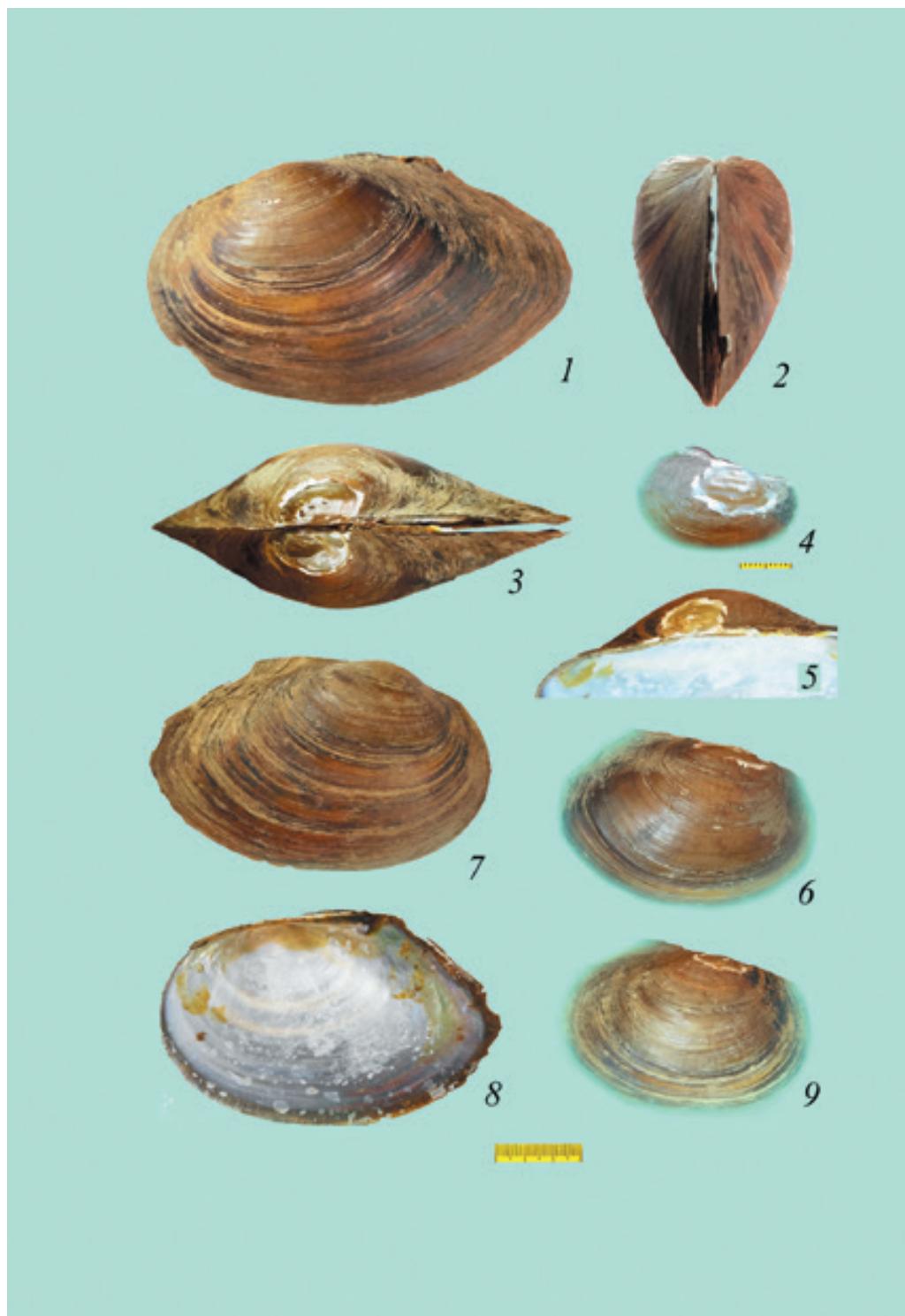
Sinanodonta ovata образует 2 компараторных подвида:

- *Sinanodonta ovata ovata* (табл. 57) (умеренно выпуклая раковина);
- *Sinanodonta ovata manchurica* Bogatov et Starobogatov, 1996 (табл. 58: 1–7) (сильно выпуклая раковина).

Sinanodonta ovata от других видов рода отличается овальной формой раковины с не выраженным крылом, в то же время контуры раковин раннего времени образования этого вида (табл. 57: 4, 6, 9; табл. 58: 5) имеют заметное крыло, что характерно для видов рода *Sinanodonta*. В примакушечной области вздутие отсутствует (табл. 57: 5).

Sinanodonta ovata ovata среди компараторных подвидов *Sinanodonta ovata* обладает умеренно выпуклой раковиной (табл. 57: 1–3, 7, 8).

Может представлять собой внутривидовую форму *Sinanodonta lauta* (Martens, 1877).



**Таблица 58. *Sinanodonta ovata* Bogatov et Starobogatov, 1996;
Sinanodonta lauta (Martens, 1877)**

1, 2 – *Sinanodonta ovata manchurica* Bogatov et Starobogatov, 1996 из старицы р. Гладкая в 2 км ниже пос. Гвоздево, Хасанский район Приморского края. Сбор: Богатов В.В., 28.07.1988 г. (ЗИН РАН, = голотип *Sinanodonta manchurica*, № 1).

3–5 – экз. *S. o. manchurica* из оз. Карасье, юг Хасанского района. Сбор: Барабанчиков Е.И., 2012 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *Sinanodonta manchurica*): 3, 4 – левая створка слева и спереди; 5 – примакушечная часть той же створки, обрезанная по линии роста раннего времени образования.

6, 7 – экз-ры *S. o. manchurica* из оз. Соленое (близ с. Краскино, Хасанский район Приморского края). Сбор: Барабанчиков Е.И., 20.09.2010 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *Sinanodonta manchurica*).

8–11 – экз. *Sinanodonta lauta fukudai* Modell, 1945 из старицы р. Гладкая ниже пос. Гвоздево, Хасанский район Приморского края. Сбор: Богатов В.В., 21.10.2020 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *Sinanodonta fukudai*).

12, 13 – экз. *Sinanodonta lauta lauta* из выбросов р. Туманган (Туманная), коса между Голубиным утесом и мысом о-ва Фальшивый (Японское море). Сбор: 21.09.2020 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *Sinanodonta lauta*).

Масштаб 3 и 1 см.

Замечания. *Sinanodonta ovata manchurica* отличается от *Sinanodonta ovata ovata* очень выпуклой яйцевидной раковиной без выраженного крыла (табл. 58: 1–4, 6, 7). В то же время крыло у раковин этого компараторного подвида первого года развития хорошо заметно (фото 58: 5).

Sinanodonta lauta (Martens, 1877) (табл. 58, 59) отличается от *Sinanodonta ovata* Bogatov et Starobogatov, 1996 удлиненно-ovalьной или овально-треугольной раковиной с выраженным крылом. На юге Приморского края образует 2 компараторных подвида:

– *Sinanodonta lauta fukudai* Modell, 1945 (табл. 58: 8–11) (выпуклая раковина);

– *Sinanodonta lauta lauta* (табл. 58: 12, 13; 59) (уплощенная раковина).



Таблица 59. *Sinanodonta lauta* (Martens, 1877)

1–4 – правая створка *Sinanodonta lauta* (Martens, 1877) из пруда, бассейн р. Юаньцзянь, пров. Юньнань, южный Китай. Сбор: Тиунов М.П., 13.06.2006 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *Sinanodonta lauta*).

5 – макушечная скульптура. Примакушечная часть раковины от экз. из того же сбора.

6–9 – правая створка *Sinanodonta lauta* из того же сбора.

Масштаб 3 и 1 см.

Замечания. В таблице представлены экземпляры *Sinanodonta lauta*, собранные в южной части ареала (провинция Юньнань, Китай) с выраженной макушечной скульптурой. Обычно в северной части ареала макушечная скульптура в популяциях разных видов *Sinanodonta* не проявляется или проявляется слабее, в результате некоторые виды *Sinanodonta* специалисты отождествляют с видами, относящимися к иным близким родам. Например, Хаас [Haas, 1969] синонимизировал *Sinanodonta lauta* с *Anodonta (A.) woodiana japonica* Martens in Clessin, 1874 = *Kunashiria japonica* и *Anodonta haconensis* Ihering, 1893 = *Kunashiria haconensis* макушечная скульптура которых резко отличается от представителей рода *Sinanodonta* (см., например, табл. 77: 1, 2, 17, 18; табл. 80: 8, 17; табл. 83: 5, 10 и др.).

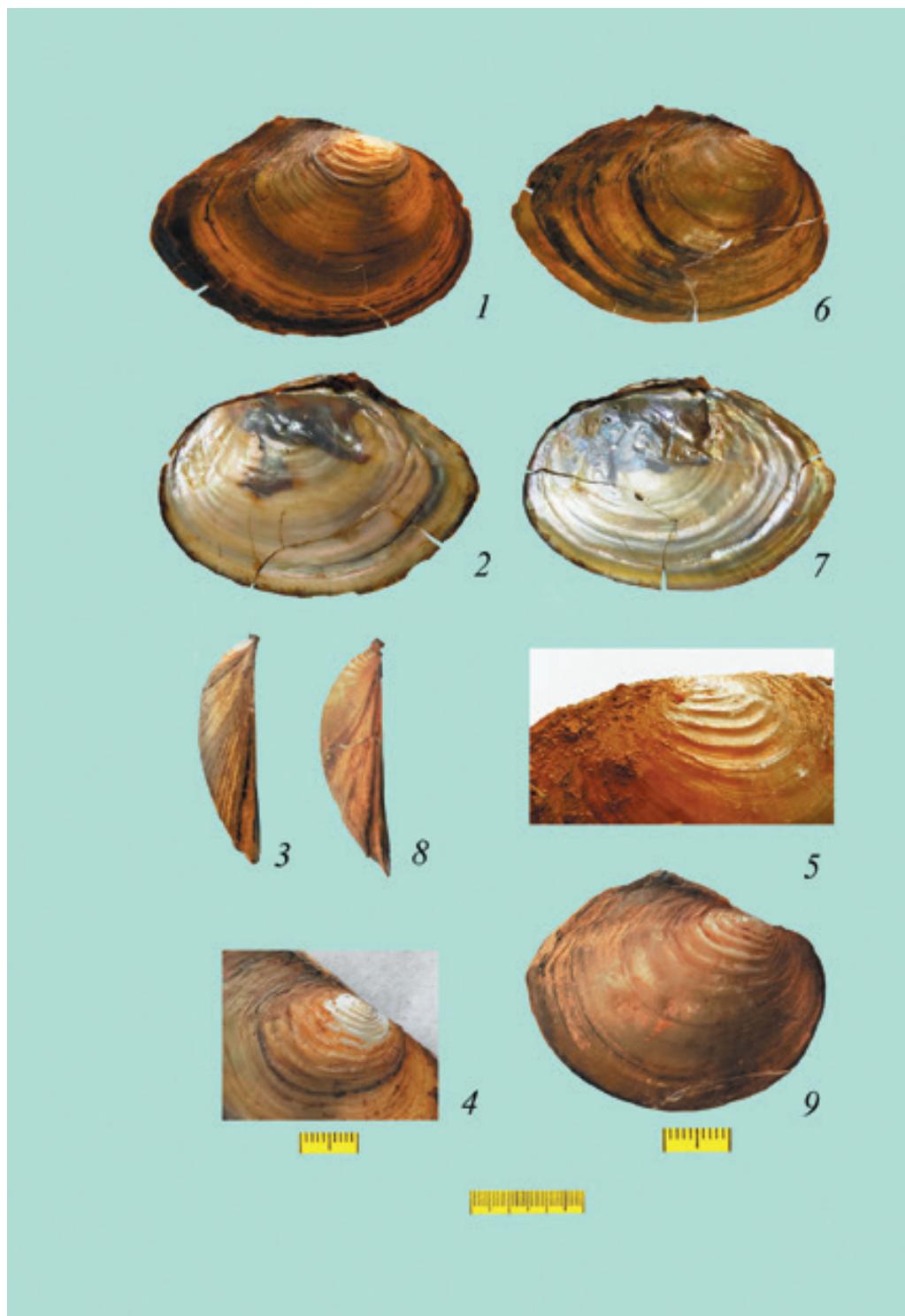


Таблица 60. *Amuranodonta kijaensis* Moskvicheva, 1973

1–5 – *Amuranodonta kijaensis* Moskvicheva, 1973 из оз. Заречное у с. Полетное, бассейн р. Кия (бассейн Нижнего Амура), Хабаровский край. Сбор: Москвичева И.М., 25.09.1971 г. (ЗИН РАН, = голотип *Amuranodonta kijaensis*, № 1): 1 – левая створка; 2 – правая створка изнутри; 3 – вид раковины сверху; 4 – левая створка спереди; 5 – верхняя часть правой створки под углом 30°.

6 – экз. *Am. k. kijaensis* из ямы, заполненной водой, у г. Сретенск-Забайкальский, Забайкальский край. Сбор: Капустин В.К., 01.10.1930 г. (ЗИН РАН, = *Am. kijaensis*, № 9).

7–9 – экз. *Am. k. kijaensis* из оз. Кривое, бассейн р. Чирка (правый приток Уссури), Большехехцирский заповедник, Хабаровский край. Сбор: Долгих А.М., 07.06.1986 г. (ЗИН РАН, = *Am. kijaensis*, № 10): 7 – левая створка; 8 – правая створка; 9 – верхняя часть раковины под углом 30°.

10–12 – экз. *Am. k. kijaensis* из затона р. Большая Уссурка у пос. Рощино, в 2 км ниже моста (басс. р. Уссури), Приморский край. Сбор: Богатов В.В., 17.08.1988 г. (ЗИН РАН, = *Am. kijaensis*, № 11): 10, 11 – левая створка сбоку и спереди; 12 – верхняя часть левой створки под углом 30°.

13, 14 – *Am. k. kijaensis* из придорожного канала у пос. Воскресеновка (о-в Сахалин, бассейн р. Тымь). Сбор: Богатов В.В., 30.07.2003 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *Am. kijaensis*): 13 – правая створка сбоку; 14 – левая створка спереди.

15 – экз. *Am. k. kijaensis* с укороченным задним краем раковины из оз. Арей, бассейн р. Селенга, Читинская обл. Сбор: Клишко О.М., 29.06.2004 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *Am. kijaensis*).

Масштаб 3 и 1 см.

Замечания. Генетическими исследованиями [Bolotov et al., 2020] подтверждена валидность рода *Amuranodonta*, который в бассейне Амура представлен одним видом *Amuranodonta kijaensis* Moskvicheva, 1973. Известен из бассейна Амура и водоемов Тымь-Поронайской долины (о-в Сахалин) [Прозорова и др., 2004].

Образует 3 компараторных подвида:

- *Amuranodonta kijaensis kijaensis* (табл. 60) (раковина в примакушечной области уплощена);
- *Amuranodonta kijaensis pulchra* Bogatov et Starobogatov, 1996 (табл. 61: 1–13) (раковина выпуклая, в том числе в примакушечной области);
- *Amuranodonta kijaensis inflata* Bogatov et Starobogatov, 1996 (табл. 61: 14–16) (раковина сильно выпуклая).

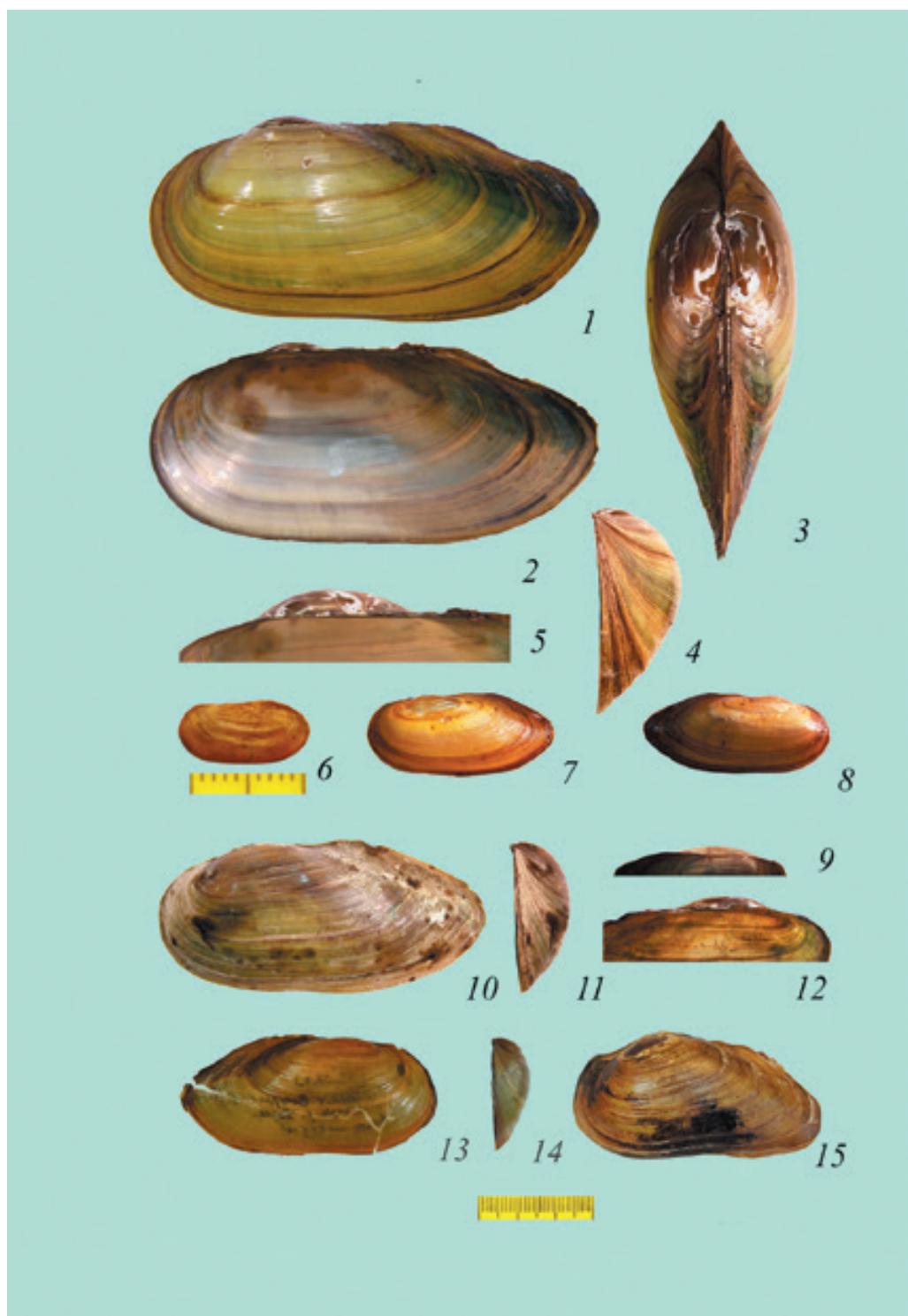


Таблица 61. *Amuranodonta kijaensis* Moskvicheva, 1973

1–5 – *Amuranodonta kijaensis pulchra* Bogatov et Starobogatov, 1996 из стариичного озерца на правом берегу р. Большая Уссурка в 0.5 км выше пос. Вострецово, бассейн р. Уссури, Приморский край. Сбор: Богатов В.В., 17.08.1988 г. (ЗИН РАН, = **голотип *Amuranodonta pulchra*, № 1**): 1 – левая створка; 2 – правая створка; 3, 4 – левая створка изнутри и спереди; 5 – верхняя часть левой створки под углом 30°.

6–10 – *Am. k. pulchra* из того же сбора. (ЗИН РАН, = **паратип *Amuranodonta pulchra*, № 2**): 6 – левая створка; 7 – правая створка; 8, 9 – левая створка изнутри и спереди; 10 – верхняя часть раковины под углом 30°.

11–13 – *Am. k. pulchra* из оз. Ханка, Антоновский плес, Ханкайский заповедник, Приморский край. Сбор: Balan I.B., 18.08.2010 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *Amuranodonta pulchra*): 11 – левая створка; 12 – правая створка; 13 – левая створка спереди.

14–17 – *Am. k. inflata* Bogatov et Starobogatov, 1996 из стариичного озерца на правом берегу р. Большая Уссурка в 0.5 км выше пос. Вострецово, бассейн р. Уссури, Приморский край. Сбор: Богатов В.В., 17.08.1988 г. (ЗИН РАН, = **голотип *Amuranodonta inflata*, № 1**): 14 – левая створка; 15 – правая створка; 16 – раковина сверху; 17 – верхняя часть раковины под углом 30°.

Масштаб 3 см.

Замечания. В таблице показаны компараторные подвиды *Amuranodonta kijaensis*.

В Определителе Старобогатова с соавторами [2004] название *Am. inflata* формально сведено в синоним к *Am. lomakini* (Zatravkin et Bogatov, 1987). В то же время в табл. 72: 6 показано, что *Am. lomakini* относится к роду *Buldowskia* и рассматривается в качестве младшего синонима *Buldowskia flavotincta* (Martens, 1905).

Таблица 61

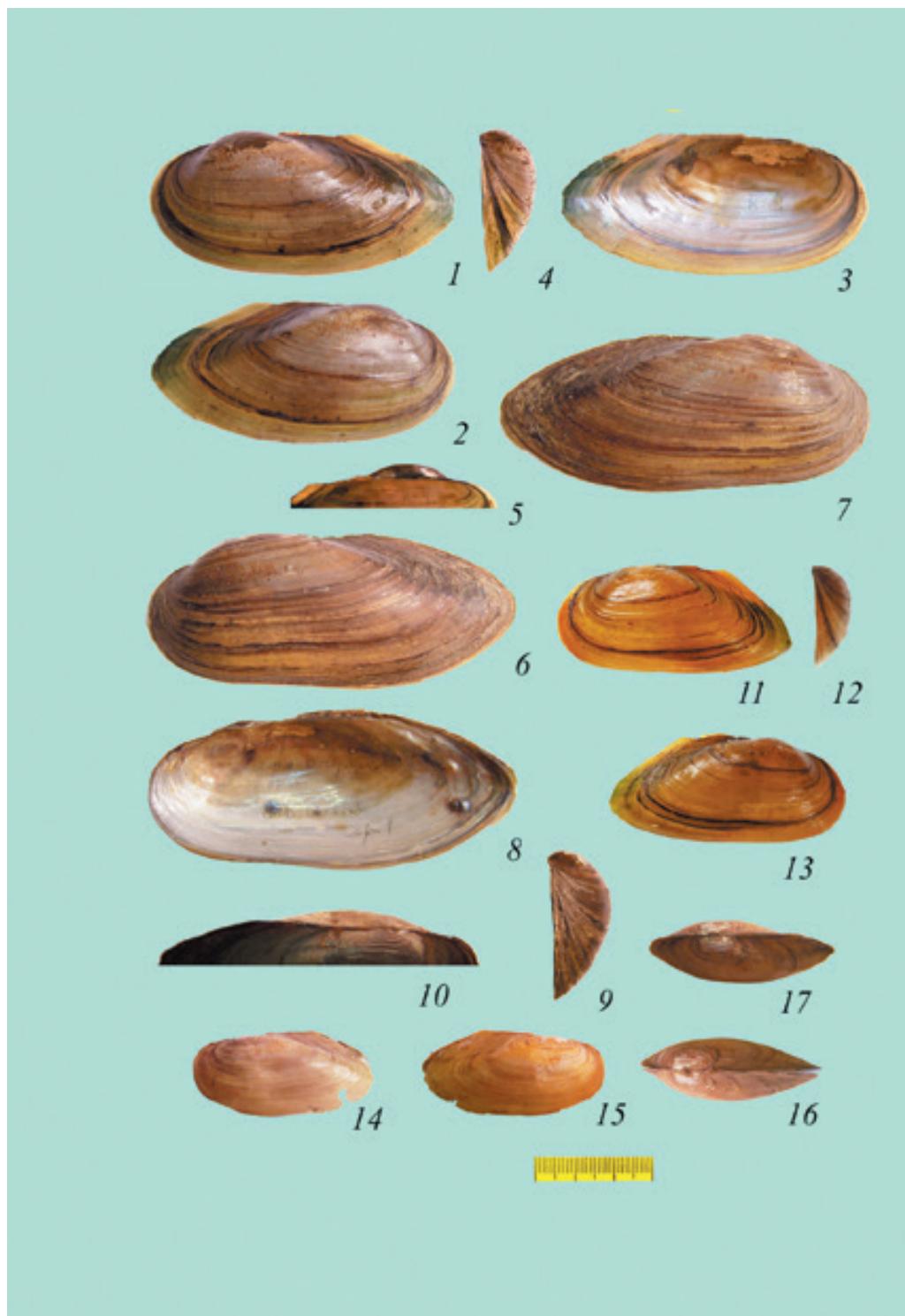


Таблица 62. *Anemina shadini* (Moskvicheva, 1973)

1–3 – *Anemina shadini* (Moskvicheva, 1973) из р. Маньчжурка, бассейн оз. Ханка. Сбор: Черский А.И., 27.07.1914 г. (ЗИН РАН, = лектотип *Sinanodonta (Anemina) shadini* Moskvicheva, 1973, № 1 / *Anodonta (Haasiella) arcaeformis* Heude, № 3).

4 – первичная этикетка, относящаяся к лектотипу *S. (A.) shadini*.

5 – рис. *Anodon arcaeformis*. По: [Heude, 1877: XIX, fig. 40].

6, 7 – экз. *Anemina shadini* из пруда у с. Хороль, Хорольский район Приморского края. Сбор: Богатов В.В., 19.09.1988 г. (ЗИН РАН, = *Anemina shadini*, № 21).

8 – экз. *An. shadini* из оз. Покровское, бассейн р. Амур, Хабаровский край. Сбор: Москвичева И.М., 19.05.1974 г. (ЗИН РАН, = *Sinanodonta shadini*, № 19).

9 – экз. *An. shadini* из монгольского пресного озера в песках севернее Маошандун (долина р. Силяхе). Сбор: Генерального штаба полковник Путята, 1892 г. (ЗИН РАН, = *Sinanodonta (Anemina) shadini*, № 7).

10 – экз. *An. shadini* из оз. Торфянка во Владивостоке около мыса Басаргина. Сбор: неизвестное лицо, 15.09.1988 г. (ЗИН РАН, = *Anemina shadini*, № 22).

11 – экз. *An. shadini* из пруда в с. Кондратенково, Уссурийский городской округ Приморского края, бассейн р. Комаровка (интродуцирован из бассейна Амура). Сбор: Богатов В.В., Прозорова Л.А., 12.08.2015 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *Anemina shadini*).

12–14 – *An. shadini* из р. Улахе (до 1972 г. – название верховьев р. Уссури до впадения с р. Даубихе/Арсеньевка – прим. авт.), Приморский край. Сбор: Булдовский А.Т., 1931 г. (ЗИН РАН, = голотип *Sinanodonta (Anemina) buldowskii* Moskvicheva, 1973, № 1).

15 – макушечная скульптура экз. *An. shadini* из оз. на окраине г. Хабаровск. Сбор: Москвичева И.М., 01.08.1978 г. (ЗИН РАН, = *Sinanodonta shadini*, № 16).

Масштаб 3 см.

Замечания. В России род *Anemina* представлен одним видом: *Anemina shadini* (Moskvicheva, 1973) = *Anemina buldowskii* (Moskvicheva, 1973). Компаративные подвиды не выявлены. Распространен в бассейне Амура, бессточных озерах Монголии, северо-восточном Китае.

Таблица 62



Таблица 63. *Buldowskia suifunica* (Lindholm, 1925)

1–4 – *Buldowskia suifunica* (Lindholm, 1925) из залива р. Суйфун (Раздольная) в окрестностях г. Никольск (Уссурийск). Сбор: Величковский В.А., 20.06.1924 г. (ЗИН РАН, = голотип *Buldowskia suifunica*, № 1). Оригинал для рис. 57, по: [Жадин, 1938]: 1–3 левая створка сбоку, спереди и со стороны макушки; 4 – та же створка, обрезанная по линии роста первого года жизни.

5 – молодой экз. *B. s. suifunica* из затона р. Раздольная выше п. Раздольное. Сбор: Богатов В.В., 18.08.2021 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *B. suifunica*).

6–8 – экз. *B. s. suifunica* из бассейн р. Суйфун (Раздольная), Самойленский залив. Сбор: Дулькейт Г.Д., 1924 г. (ЗИН РАН, = *B. suifunica*, № 2 / паралектотип *Sinanodonta (Anemina) shadini* Moskvicheva, 1973, № 5).

9, 10 – экз. *B. s. suifunica* из озерца на Красноярской сопке, окрестности Никольска (Уссурийска). Сбор: Величковский В.А., 21.06.1924 г. (ЗИН РАН, = голотип *Amuranodonta starobogatovi* Moskvicheva, 1973, № 1).

11, 12 – экз. *B. s. suifunica* из канала у станции Кипарисово, бассейн р. Раздольная, Сбор: Богатов В.В., 09.10.1986 г. (ЗИН РАН, = *B. suifunica*, № 8).

13–15 – экз. *B. s. suifunica* из озера в окрестностях Никольска (Уссурийска), луг р. Супутинка (Комаровка). Сбор: Величковский В.А., 21.06.1924 г. (ЗИН РАН, = голотип *Buldowskia suputinensis* Moskvicheva, 1973, № 1).

16 – экз. *B. suifunica* из р. Батальянза (Кневичанка) ниже оз. Эль-Пауза (Кролевецкое). Сбор: Москвичева И.М., Старобогатов Я.И., 27.09.1972 г. (ЗИН РАН, = паратип *B. suputinensis*, № 5).

17, 18 – экз. *B. s. suifunica* из стариичного озера р. Раздольная у пос. Раздольное. Сбор: Богатов В.В., 30.08.2021 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, *B. suifunica*).

19–22 – молодой экз. *B. s. suifunica* из затона р. Комаровка у парка «Радужный», окрестности Уссурийска. Сбор: Богатов В.В., 27.08.2021 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *B. suifunica*).

Масштаб 3 и 1 см.

Замечания. Описанный Линдгольмом экземпляр под названием *Anodonta arcaeformis* Heude var. *suifunica*, который впоследствии Москвичева обозначила в качестве голотипа *Buldowskia suifunica* (Lindholm, 1925) (фото 1–4), имеет макушки, расположенные близ середины раковины из-за замедления роста заднего края створок, что малакологами ошибочно принималось в качестве таксономического признака. В то же время контуры раковины этого экземпляра раннего времени образования (фото 4) оказались сходны с молодыми раковинами *Buldowskia* (фото 5). На экз. *B. suifunica*, № 2 (фото 8) стрелкой показан участок остановки роста, в результате чего данная раковина получила сходство с *Anemina shadini* (Moskvicheva, 1973). Это обстоятельство стало поводом для ошибочного обозначения Москвичевой данного экземпляра в качестве паралектотипа *Sinanodonta (Anemina) shadini* Moskvicheva, 1973.

Buldowskia suifunica образует 2 компараторных подвида:

– *Buldowskia suifunica suifunica* (табл. 63–66) = *Amuranodonta starobogatovi*; = *Buldowskia suputinensis* (выпуклая раковина);

– *Buldowskia suifunica suifunensis* (Shadin, 1938) (табл. 67, 68) (умеренно выпуклая раковина).

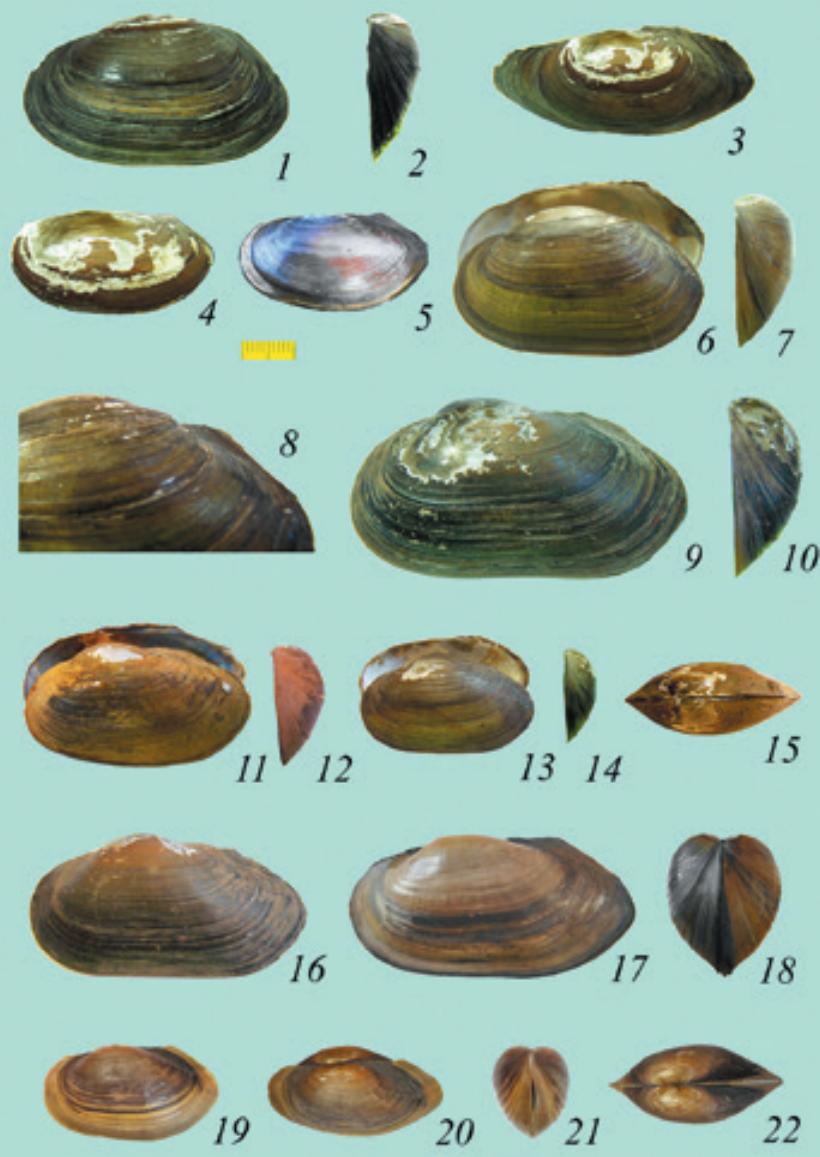


Таблица 64. *Buldowskia suifunica* (Lindholm, 1925)

1–7 – крупный экз. *Buldowskia suifunica suifunica* из озера между реками Камышовая и Цукановка у пос. Краскино, Хасанский район Приморского края. Сбор: Богатов В.В., 26.05.1998 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *Buldowskia suifunica*): 1–3 – раковина слева, спереди и сверху; 4 – правая створка изнутри; 5 – правая створка под углом 30° к вертикальной оси; 6 – вид левой створки, обрезанной по линии роста второго года жизни; 7 – вид левой створки, обрезанной по линии роста третьего года жизни.

Масштаб 3 см.

Замечания. В таблице представлена одна из наиболее крупных раковин *Buldowskia suifunica* (длина раковины – 129 мм, примерный возраст – 11 лет). Отличительные особенности экземпляра: раковина удлиненная, выпуклая, макушки узкие, правая створка более вздута, чем левая; самая задняя точка раковины в процессе роста опустилась ниже середины ее высоты, однако форма раковины раннего времени образования, обрезанная по линиям роста второго (фото 6) или третьего (фото 7) года жизни соответствует форме голотипа *B. suifunica* на участках раковины раннего времени образования.

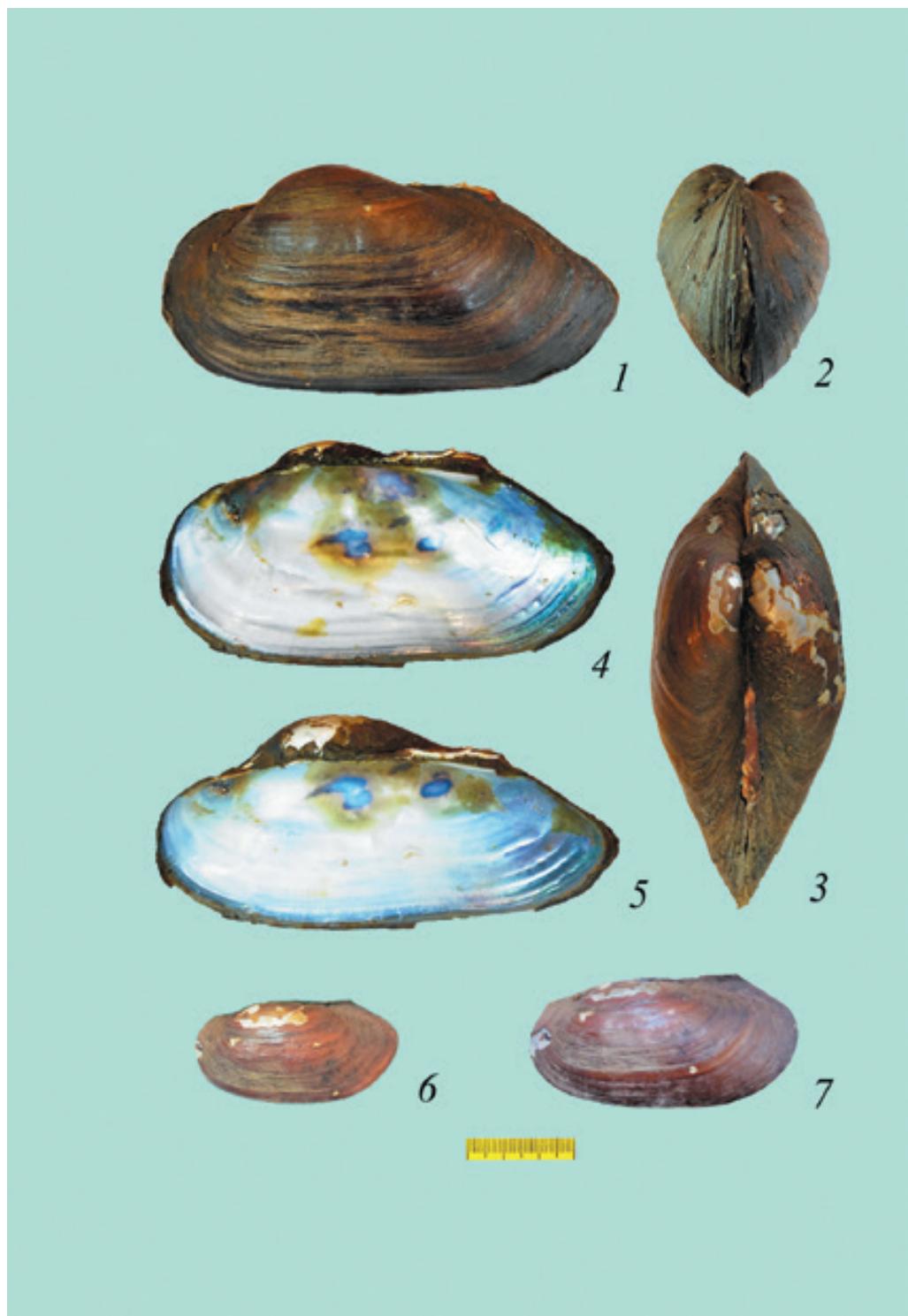


Таблица 65. *Buldowskia suifunica* (Lindholm, 1925)

1–7 – крупный экз. *Buldowskia suifunica suifunica* из р. Орловка, Артемовский городской округ Приморского края. Сбор: Богатов В.В., июнь 1988 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *Buldowskia suifunica*): 1 – левая створка сбоку; 2 – правая створка сбоку; 3 – створки изнутри; 4 – раковина сверху; 5 – верхняя часть правой створки под углом 30°; 6 – вид правой створки, обрезанной по линии роста второго года жизни; 14 – вид левой створки, обрезанной по линии роста второго года жизни; 7 – левая створка спереди.

8–14 – крупный экз. *B. s. suifunica* из того же сбора: 8 – левая створка сбоку; 9 – правая створка сбоку; 10 – левая створка спереди; 11 – створки изнутри; 12 – раковина сверху; 13 – верхняя часть правой створки под углом 30°; 15 – вид левой створки, обрезанной по линии роста второго года жизни.

16 – голотип *B. suifunica* – вид левой створки, обрезанной по линии роста второго года жизни.

Масштаб 3 и 1 см.

Замечания. В малой равнинной р. Орловка (бассейн р. Артемовка, юг Приморского края) сборы моллюсков проводились с интервалом в 33 года: в 1988 и 2021 гг. В 1988 г. в реке в массе обнаружены крупные экз. *Buldowskia suifunica suifunica* (табл. 64: 1–15), которые имели характерную удлиненно-ovalную форму, слабо выступающие и сдвинутые вперед макушки, причем форма раковин раннего времени образования полностью соответствовала таковой *B. suifunica* (фото 14–16). Эти моллюски обитали совместно с *B. s. suifunensis* (Shadin, 1938) (см. табл. 67). В 2021 г. на том же участке реки отмечено сообщество двустворчатых моллюсков, состоящее исключительно из *Buldowskia cylindrica* Mokvicheva, 1973 (см. табл. 71).

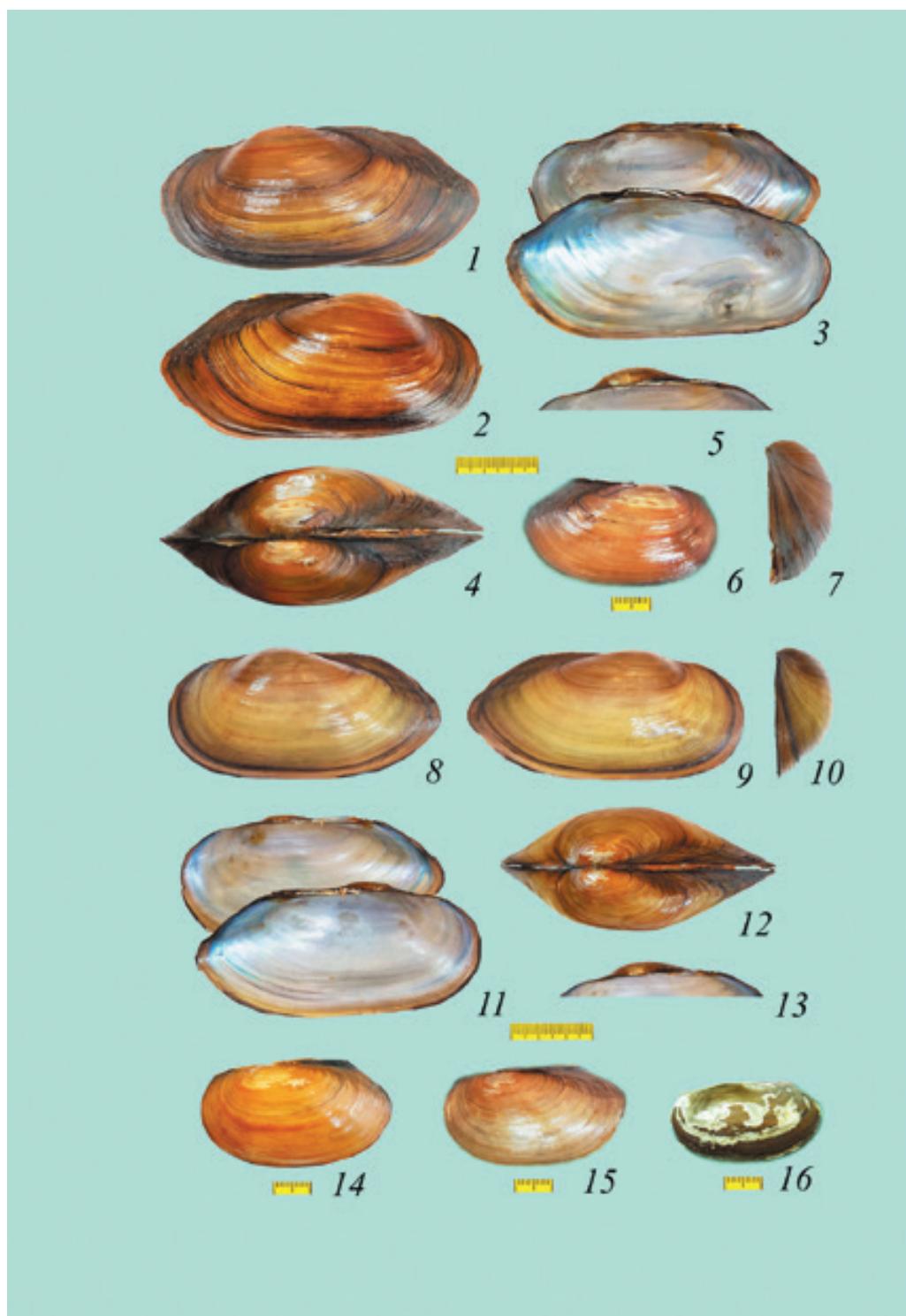


Таблица 66. *Buldowskia suifunica* (Lindholm, 1925)

1–7 – тугорослый экз. *Buldowskia suifunica* (Lindholm, 1925) из оз. Гусиное, о-в Путятин, Уссурийский залив Японского моря, Приморский край. Сбор: Макарченко Е.А., 11.07.1999 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *Buldowskia suifunica*): 1–4 – вид раковин с разных позиций; 5 – примакушечная часть створки, обрезанная по линии роста первого года жизни; 6 – макушечная скульптура; 7 – общий вид мягкого тела.

8–10 – быстрорастущий экз. из того же сбора: 8, 9 – вид раковины с разных позиций; 10 – примакушечная часть створки, обрезанная по линии роста первого года жизни.

11–13 – экз. из того же сбора: 11, 12 – раковина сбоку и спереди; 13 – примакушечная часть створки, обрезанная по линии роста раннего времени образования.

Масштаб 3 и 1 см.

Замечания. Оз. Гусиное представляет собой одну из наиболее восточных точек распространения *Buldowskia suifunica* в Азии. Представленные в таблице экземпляры имеют разную скорость нарастания створок, при этом боковые контуры раковин первого года жизни моллюсков имеют сходную удлиненно-ovalную форму (фото 5, 10, 13).

Таблица 66



Таблица 67. *Buldowskia suifunica suifunensis* (Shadin, 1938)

1–3 – *Buldowskia suifunica suifunensis* (Shadin, 1938) из оз. Бохийское, бассейн р. Суйфун (Раздольная). Сбор: Дулькейт Г.Д., 11.06.1924 г. (ЗИН РАН, = лектотип *Amuranodonta suifunensis*, № 1). Оригинал для рис. № 48, по: [Жадин, 1938].

4, 5 – экз. *B. s. suifunensis* из оз. Бохийское, бассейн р. Суйфун (Раздольная). Сбор: Дулькейт Г.Д., 11.06.1924 г. (ЗИН РАН, = один из паралектотипов *Am. suifunensis*, № 2).

6 – Паралектотип *Am. suifunensis* из того же сбора.

7–10 – экз. *B. s. suifunensis* из оз. Утиное между пос. Андреевка и Зарубино, Хасанский район Приморского края. Сбор: Богатов В.В., 07.09.2017 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *B. suifunensis*).

11, 12 – экз. *B. suifunensis* из оз. Лотос близ пос. Кондратеновка, бассейн р. Комаровка, Приморский край. Сбор: Богатов В.В., 29.10.2021 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *B. suifunensis*).

13, 14 – молодой экз. *B. s. suifunensis* из затона р. Комаровка у парка «Радужный», окрестности Уссурийска, Приморский край. Сбор: Богатов В.В., 27.08.2021 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *B. suifunensis*).

Масштаб 3 см.

Замечания. *Buldowskia suifunica suifunensis* среди компараторных подвидов *Buldowskia suifunica* обладает умеренно выпуклой раковиной.

Отличительная особенность – раковина удлиненно-овальная, у молодых экземпляров развито низкое крыло. Макушки даже у взрослых раковин слабо выступающие. Часто обитает совместно с *B. suifunica suifunica*, причем молодые раковины обоих подвидов, собранные в местах совместного обитания, заметно отличаются друг от друга как по форме раковины, так и по ее выпуклости. С возрастом морфологические различия между *B. s. suifunica* и *B. s. suifunensis* могут нивелироваться.

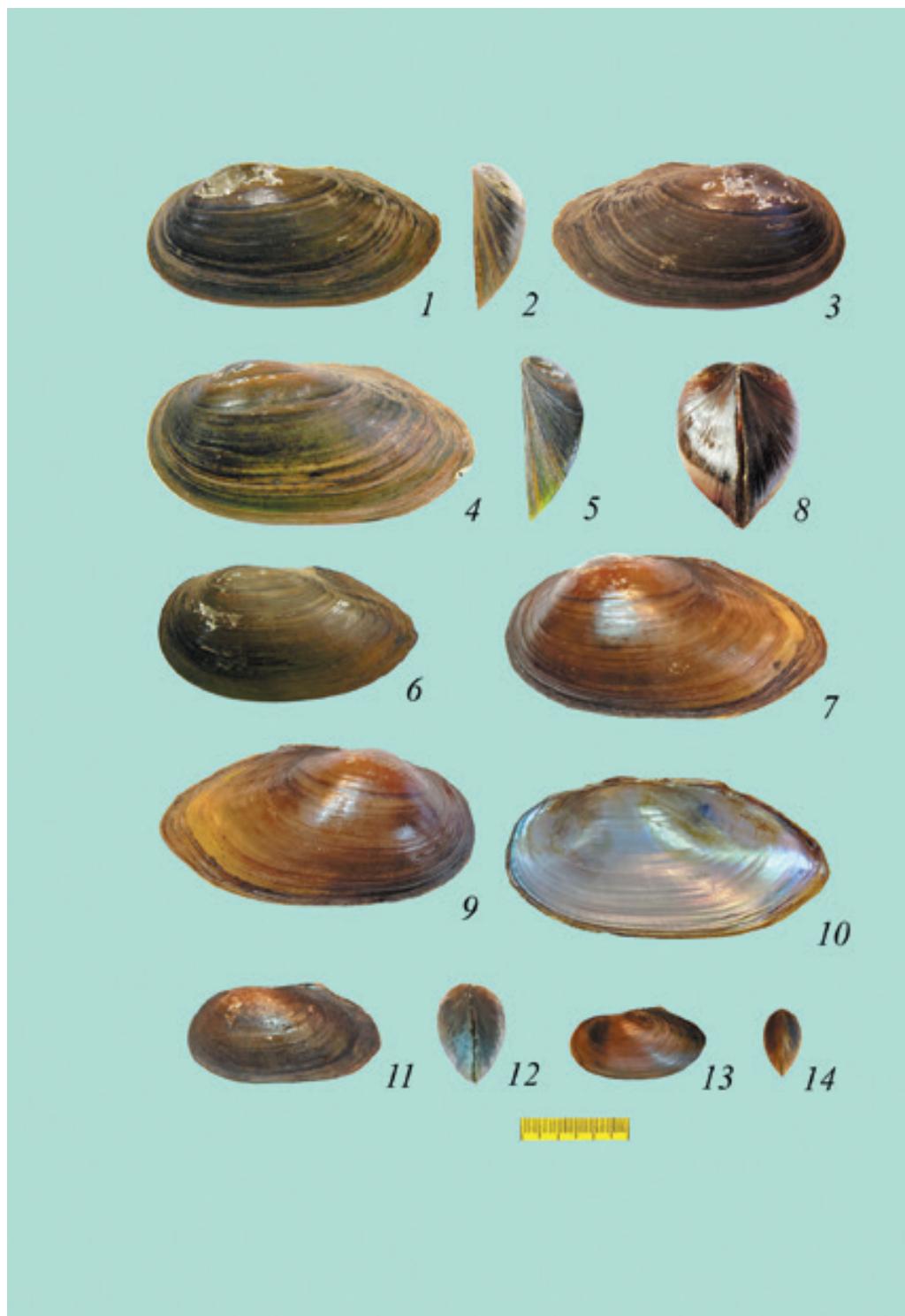


Таблица 68. *Buldowskia suifunica suifunensis* (Shadin, 1938)

1–5 – крупный экз. *Buldowskia suifunica suifunensis* из р. Орловка, ниже оз. Орловское, правый приток р. Кневичанка, бассейн р. Артемовка, Приморский край. Сбор: Богатов В.В., июнь 1988 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *Buldowskia suifunensis*): 1, 2 – левая створка сбоку и спереди; 3 – правая створка изнутри; 4 – раковина сверху; 5 – верхняя часть раковины под углом 30°.

6, 7 – макушечная скульптура.

Масштаб 3 и 1 см.

Замечания. В 1988 г. *Buldowskia suifunica suifunensis* в р. Орловка обитала совместно с *B. s. suifunica* (см. табл. 65). В 2021 г. на том же участке реки отмечена только *Buldowskia cylindrica* Moskvicheva, 1973 (см. табл. 71).

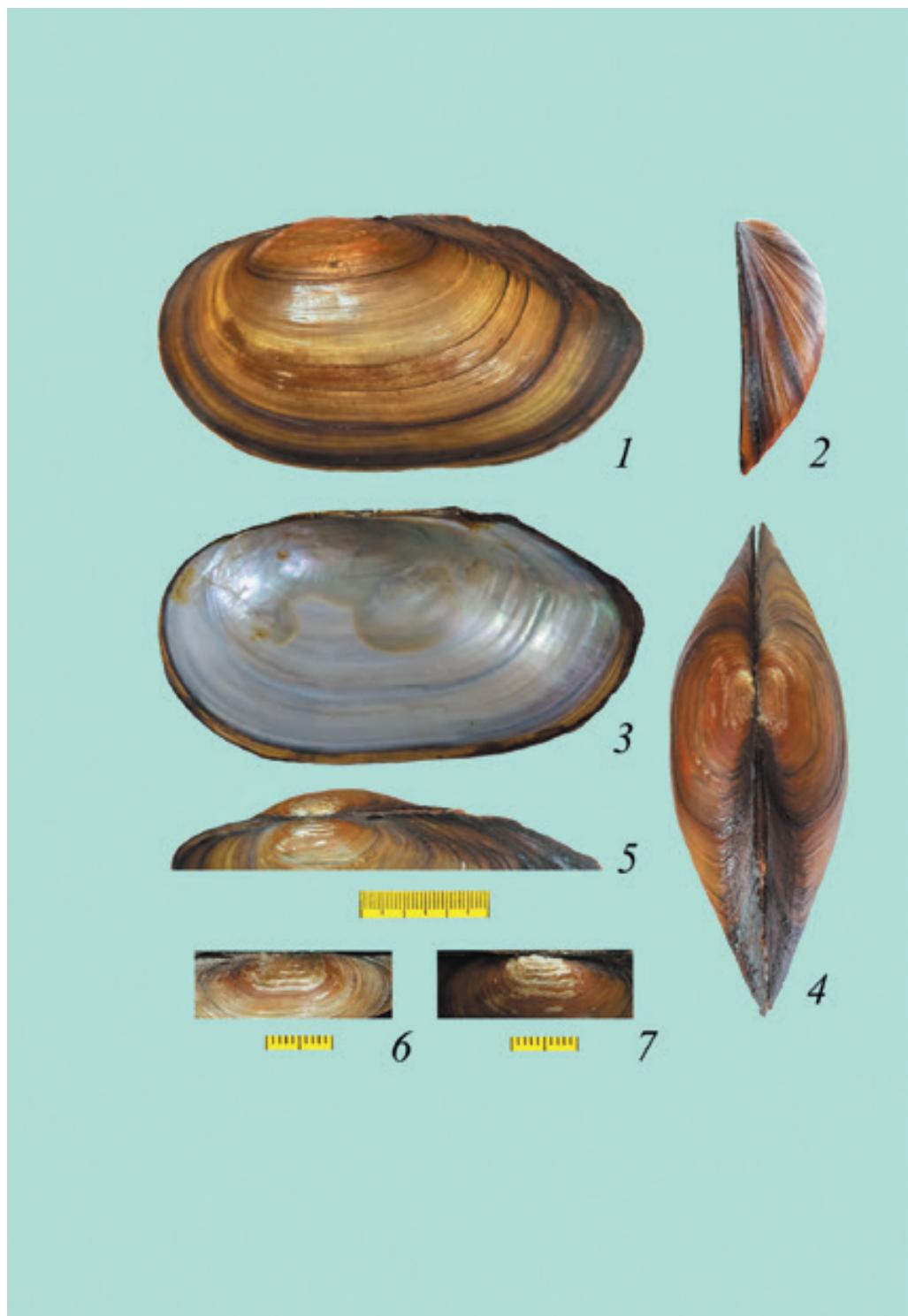


Таблица 69. *Buldowskia cylindrica* Moskvicheva, 1973

1–7 – *Buldowskia cylindrica* Moskvicheva, 1973 из затона (береговые выбросы) р. Майхэ (Кневичанка), бассейн р. Майхэ (Артемовка), Артемовский городской округ Приморского края. Сбор: Москвичева И.М., Старобогатов Я.И., 27.09.1972 г. (ЗИН РАН, = голотип *Buldowskia cylindrica*, № 1).

8, 9 – правая створка *B. cylindrica* из оз. Эль-Пауза (оз. Кролевецкое), р. Батальянза (Кневичанка). Сбор: Москвичева И.М., Старобогатов Я.И., 27.09.1972 г. (ЗИН РАН, = паратип *Buldowskia cylindrica*, № 2).

10, 11 – экз. *B. cylindrica* из затона (береговые выбросы) р. Майхэ (Кневичанка), бассейн р. Майхэ (Артемовка). Сбор: Москвичева И.М., Старобогатов Я.И., 27.09.1972 г. (ЗИН РАН, = *Buldowskia suifunica*, № 5).

12, 13 – экз. *B. cylindrica* из затона р. Комаровка (нижнее течение) у спортивного комплекса «Радужный», Уссурийский городской округ. Сбор: Богатов В.В., 27.08.2021 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *B. cylindrica*).

14–16 – экз. *B. cylindrica* из затона р. Раздольная, левый берег у шоссейного моста в пос. Раздольное. Сбор: Богатов В.В., 01.09.2021 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *Buldowskia cylindrica*).

17–20 – экз. *B. cylindrica* из р. Кневичанка, примерно 200–300 м ниже оз. Кролевецкое. Сбор: Богатов В.В., Прозорова Л.А., 30.06.2021 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *Buldowskia cylindrica*, № 4986).

21, 22 – экз. *B. cylindrica* из того же сбора.

Масштаб 3 см.

Замечания. В коллекционном сборе *Buldowskia suifunica* под № 5 (систематический каталог ЗИН РАН) был выделен экземпляр, полностью соответствующий морфологическим параметрам типовых экземпляров *B. cylindrica*, что указывает на высокую степень морфологического сходства двух описанных Москвичевой видов: *Buldowskia suifunica* и *B. cylindrica* (табл. 69: 1–9 и 10, 11 соответственно). В 2021 г. при комплексном обследовании типового местонахождения *B. cylindrica* (р. Кневичанка) были обнаружены раковины *Buldowskia*, имеющие цилиндрическую форму, но со вздутием в примакушечной области раковины (табл. 69: 17–22), что не характерно для *B. cylindrica*. Сегодня нет однозначного мнения о видовой самостоятельности *Buldowskia cylindrica*. Не исключено, что двусторонки, близкие по форме к *B. cylindrica*, могут представлять собой как собственно *B. cylindrica*, так и иные виды *Buldowskia* со сходной формой раковины.



Таблица 70. *Buldowskia cylindrica* Moskvicheva, 1973

1–17 – экземпляры *Buldowskia cylindrica* из массового сбора раковин в водоотводном канале перед выходом в р. Кневичанка, примерно 300 м ниже озера Кролевецкое (типовое местонахождение вида), Артемовский городской округ Приморского края. Ил, глубина 0.4–0.8 м. N43 20.079, E132 16.037. Сбор: Богатов В.В., 15.09.2021 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *Buldowskia cylindrica*).

1–5 – наиболее мелкий экз. сбора (длина раковины – 41.9 мм): 1–3 – вид слева, сверху и спереди; 4, 5 – вид створок, наклоненных под углом 30° к вертикальной оси.

6, 7 – наиболее крупный экз. сбора (длина раковины – 57.1 мм): вид слева и спереди.

8–13 – два экземпляра средних размеров: 8, 11 – вид слева; 5, 12 – вид сверху; 10, 13 – вид спереди.

14–17 – два экземпляра с прикрепленными на раковине баланусами: 14 – вид первого экземпляра справа; 15 – вид первого экземпляра справа под углом 30°; 16 – вид второго экземпляра слева; 17 – вид второго экземпляра слева под углом 30° к вертикальной оси.

18–22 – молодой экз. из р. Орловка (правый приток р. Кневичанка), 200 м ниже оз. Орловское. Сбор: Богатов В.В., 03.09.2021 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *Buldowskia cylindrica*).

Масштаб 3 и 0.5 см.

Замечания. В таблице представлены раковины *Buldowskia cylindrica*, собранные 15.09.2021 г. в водоотводном канале (рис. 38) перед впадением в р. Кневичанка (правый приток р. Артемовка, впадает в Уссурийский залив Японского моря) – типовое местонахождения *B. cylindrica*. Всего было собрано более 50 экз. исключительно пустых раковин (без тел), что явилось следствием массового мора двустворчатых моллюсков на юге Приморского края в аномально жаркий вегетационный сезон 2021 г. На двух створках (фото 14–19) обнаружены раковины баланусов (усоногие раки *Balanus* из подотряда морских желудей *Balanomorpha*), что указывает на активное проникновение в этот период соленых вод Уссурийского залива Японского моря в зону местообитания беззубок.

Таблица 70

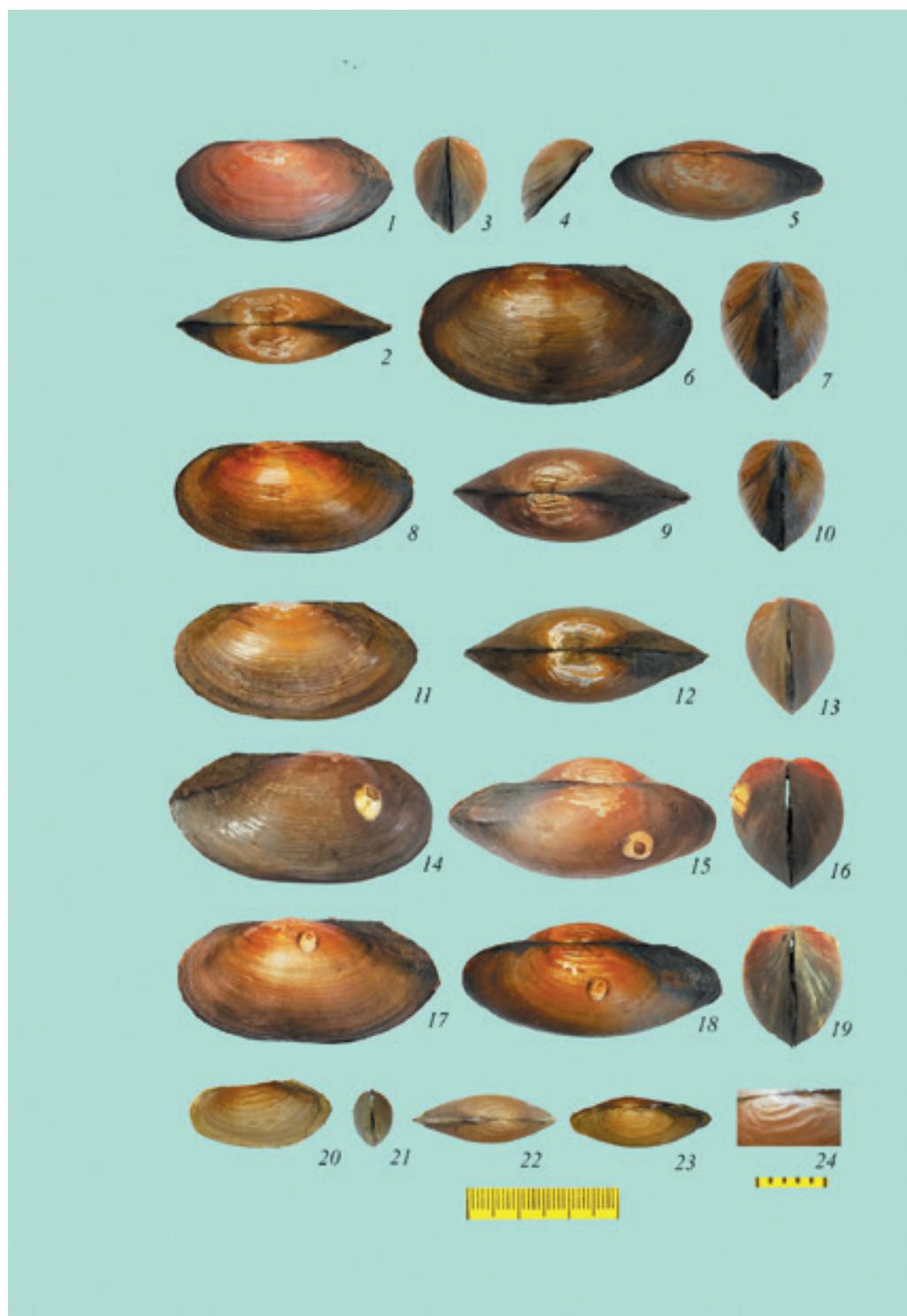


Таблица 71. *Buldowskia cylindrica* Moskvicheva, 1973

1–7 – крупный экз. *Buldowskia cylindrica* Moskvicheva, 1973 из р. Орловка (200 м ниже оз. Орловское), правый приток р. Кневичанка, Артемовский городской округ Приморского края. Сбор: Богатов В.В., 03.09.2021 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *Buldowskia cylindrica*): 1–5 – раковина с разных позиций; 6 – примакушечная часть левой створки, обрезанной по линии роста первых месяцев образования раковины; 7 – макушечная скульптура.

8 – макушечная скульптура экз. *B. cylindrica* из того же сбора.

9–14 – экз. *B. cylindrica* из того же сбора: 9–12 – раковина с разных позиций; 13, 14 – примакушечная часть левой створки, обрезанная по линии роста первых месяцев (13) и первого года (14) образования раковины.

15–17 – экз. *B. cylindrica* из того же сбора.

Масштаб 3 и 1 см.

Замечания. В таблице представлены раковины *Buldowskia cylindrica*, собранные в р. Орловка после их мора из-за высоких температур воды в жаркий летний сезон 2021 г. Раковины овальные или удлиненно-овальные, макушечная скульптура типична для представителей родов *Anemina*, *Amuranodonta* и *Buldowskia*. В популяции имеются створки с узкими (фото 1–7) и широкими (фото 9–17) макушками, расположенными близ середины длины раковины, что делает их похожими на амурских *Anemina*. Не исключено, что представленные в таблице особи *Buldowskia cylindrica* или часть из них могут представлять собой компараторный подвид *B. suifunica*.

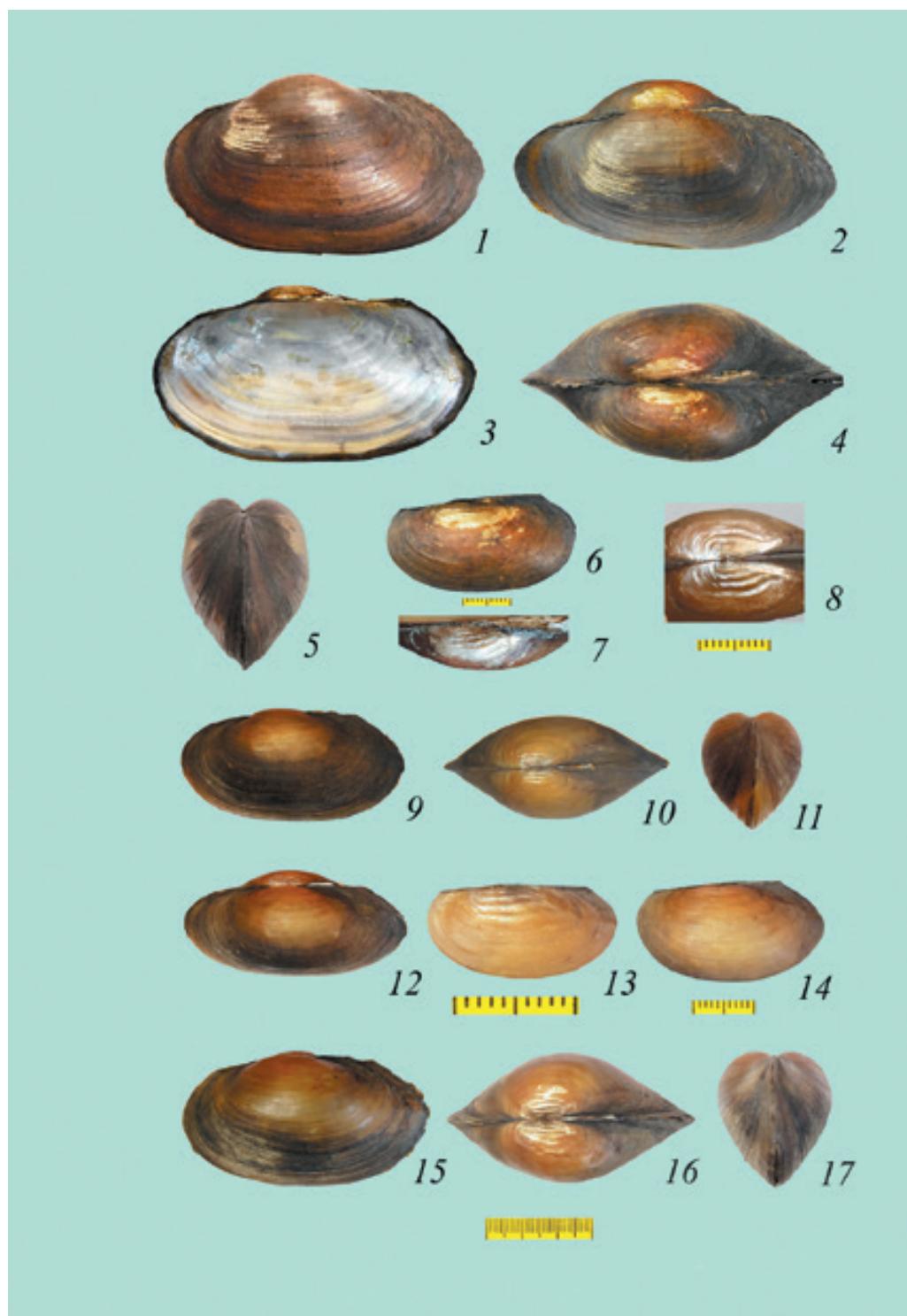


Таблица 72. *Buldowskia flavotincta* (Martens, 1905)

1 – *Anodonta arcaeformis* var. *flavotincta* Martens, 1905. По: [Martens, 1905, Taf. 2, Fig. 4].

2 – голотип *Buldowskia boloniensis* / *Buldowskia (Amuranodonta) boloniensis* Zatravkin et Bogatov, 1987 из оз. Болонь, бассейн Нижнего Амура. Сбор: Амурск. гидробиол. экспедиция ДВ Филиала. Сбор: Булдовский А.Т., 20.07.1934 г. (ЗИН РАН, № 1).

3 – голотип *Buldowskia parva* / *Amuranodonta parva* Moskvicheva, 1973 из р. Амур возле Николаевска. Сбор: Шренк Л., 1854 г. (ЗИН РАН, № 1).

4, 5 – экз. *Buldowskia flavotincta* / *Amuranodonta suifunensis* (Shadin, 1938) из оз. Хасан, юг Приморского края. Сбор: Черский А.И., 18.06.1913 г. (ЗИН РАН, № 8).

6 – голотип *Buldowskia lomakini* / *Buldowskia (Amuranodonta) lomakini* Zatravkin et Bogatov, 1987 из р. Амур у с. Сусанино. Сбор: Гаркалина Н.Н., 01.10.1972 г. (ЗИН РАН, № 1).

7, 8 – голотип *Buldowskia possietica* / *Buldowskia (Buldowskia) possietica* Bogatov et Starobogatov, 1996 из старицы р. Гладкая в 2 км от пос. Гвоздево, Хасанский район Приморского края. Сбор: Богатов В.В., 27–28.07.1988 г. (ЗИН РАН, № 1).

9, 10 – голотип *Buldowskia koreana* / *Buldowskia (Buldowskia) koreana* Bogatov et Starobogatov, 1996 из того же сбора. (ЗИН РАН, № 1).

11, 12 – голотип *Buldowskia sitaensis* / *Buldowskia (Amurbuldowskia) sitaensis* Bogatov et Starobogatov, 1996 из затона р. Сита у с. Князе-Волконка, бассейн Нижнего Амура. Сбор: Богатов В.В., 08.07.1988 г. (ЗИН РАН, № 1).

13, 14 – экз. *B. flavotincta* из канала у рисовых чеков. Jangwon, Sacheon R., Южная Корея. Сбор: Прозорова Л.А., 2016 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *Buldowskia* sp., 024-К).

15 – экз. *B. flavotincta* из Лян-Чжоу-Фу (Китай), Монголо-Сычуанская экспедиция. Сбор: Козлов П.К., 24–25.07.1908 г. (ЗИН РАН, = *Amuranodonta pumile* / *Anodonta pumile* (Heude) № 1).

16, 17 – экз. *B. flavotincta* из р. Кневичанка близ пос. Кневичи, 200 м ниже моста. Сбор: Богатов В.В., 10.09.2021 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *B. flavotincta*).

18, 19 – крупный экз. *B. flavotincta* из озерца на р. Ивнянка у пос. Заводской, бассейн р. Кневичанка, Артемовский городской округ. Сбор: Богатов В.В., 20.08.2021 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *B. flavotincta*).

Масштаб 3 см.

Замечания. *Buldowskia flavotincta* (Martens, 1905) отличается от *B. suifunica* (Lindholm, 1925) и *B. cylindrica* Moskvicheva, 1973 овальной формой раковины, в том числе на начальных этапах роста.

При сопоставлении рисунка голотипа *Anodonta arcaeformis* var. *flavotincta* (фото 1) с голотипами *Buldowskia (Amuranodonta) boloniensis*, *Amuranodonta parva*, *Buldowskia lomakini*, *B. (Buldowskia) possietica*, *B. (B.) koreana*, *B. (Amurbuldowskia) sitaensis* (фото 1, 3, 6–12), а также с раковинами, относимыми к *B. flavotincta* (фото 4, 5, 13–19), нетрудно заметить их морфологическое сходство. По-видимому все вышеперечисленные *Buldowskia* относятся к одному виду с приоритетным названием *B. flavotincta*. Тем не менее валидность *B. flavotincta* должна быть подтверждена молекулярно-генетическими методами.



Таблица 73. *Buldowskia fuscoviridis* (Moskvicheva, 1973)

1 – рисунок *Anodon euscaphus* по: [Heude, 1877: XIX, fig. 40].

2–4 – *Buldowskia fuscoviridis* (Moskvicheva, 1973) из притока р. Улахе (р. Уссури в верховьях; переименована в 1972 г. – Авт.) в заливе возле дер. Кошкарковка. Сбор: Булдовский А.Т., 23.08.1931 г. (ЗИН РАН, = лектотип *Sinanodonta (Anemina) fuscoviridis*, № 1).

5 – этикетка, относящаяся к лектотипу *S. (A.) fuscoviridis*.

6, 7 – экз. *B. fuscoviridis* из р. Большая Уссурка у пос. Роцино, в 0.2 км ниже моста в затоне, Приморский край. Сбор: Богатов В.В., 17.08.1988 г. (ЗИН РАН, = *Anemina fuscoviridis*, № 3).

8, 9 – крупный экз. *B. fuscoviridis* из озерца на р. Ивнянка (бассейн р. Кневичанка) у пос. Заводской, Артемовский городской округ Приморского края. Сбор: Богатов В.В., Прозорова Л.А., 20.07.2021 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *Buldowskia fuscoviridis*).

11–16 – экземпляры *B. fuscoviridis* из того же сбора.

Масштаб 3 см.

Замечания. Лектотип *Sinanodonta (Anemina) fuscoviridis* (фото 2–4), выделенный Москвичевой [Москвичева, 1973а], Жадин относил к описанному Heude [1877] из низовьев р. Янцзы (Китай) *Anodonta euscaphus* (Heude, 1877) [Жадин, 1938, фиг. 58] (распространен в Китае, на Корейском п-ове, севере о-ва Кюсю, вероятно интродуцирован на о-в Хонсю [Uchino et al., 2021]). В то же время, если сравнивать рисунок Heude (фото 1) с вышеуказанным лектотипом, то хорошо заметны существенные различия в пропорциях их раковин. В связи с этим *Buldowskia fuscoviridis* (Moskvicheva, 1973) рассматривается в качестве самостоятельного вида, представители которого обитают в бассейне Амура и на юге Приморского края. Между тем валидность *B. fuscoviridis* должна быть подтверждена молекулярно-генетическими методами.



Таблица 74. *Beringiana beringiana* (Middendorff, 1851)

1 – *Beringiana beringiana* (Middendorff, 1851) из о-ва Уналашка, Алеутские о-ва. Сбор: Вознесенский И.Г., 1848 г. (ЗИН РАН, = голотип *Beringiana beringiana*, № 1).

2 – общий вид мягкого тела *B. beringiana* (экз. из оз. Явинское, юго-восток п-ова Камчатка).

3–7 – экз. *Beringiana beringiana beringiana* из оз. Явинское, юго-восток п-ова Камчатка. Сбор: Богатов В.В., 28.07.1999 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *Beringiana beringiana*).

8 – пример макушечной скульптуры *B. beringiana* (экз. из того же сбора).

9–13 – экз. *B. b. beringiana* из того же сбора.

Масштаб 3 и 1 см.

Замечания. *Beringiana beringiana* образует 3 компараторных подвида и 1 внутривидовую форму с неясным таксономическим статусом:

– *Beringiana beringiana beringiana* (табл. 74) (наиболее выпуклая раковина);

– *Beringiana beringiana kamchatica* Bogatov et Starobogatov, 2001 (табл. 75) = *B. derzhavini* Bogatov et Starobogatov, 2001 (умеренно выпуклая раковина);

– *Beringiana beringiana youkonensis* (Lea, 1867) (табл. 76) = *B. chereshnevi* Bogatov et Starobogatov, 2001; = *B. georgiensis* Bogatov et Starobogatov, 2001 (уплощенная раковина);

– *Beringiana beringiana f. compressa* Sayenko et Bogatov, 1998 (плоская раковина). Форма известна из оз. Пернатое (о-в Парамушир), сформировалась в результате глубокого нарушения процессов роста, природа которого пока не ясна).

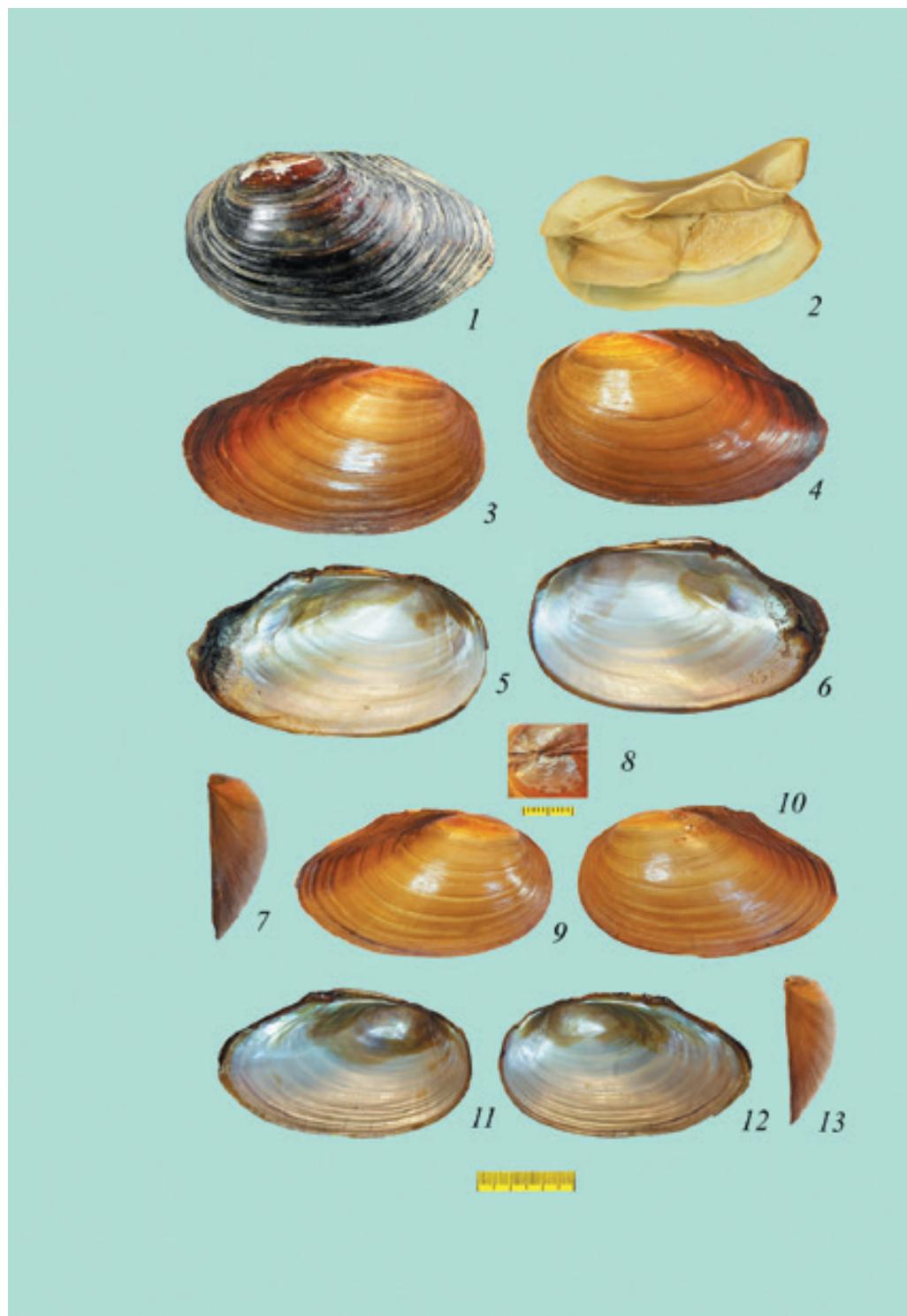


Таблица 75. *Beringiana beringiana kamchatica* Bogatov et Starobogatov, 2001

1–4 – экз. *Beringiana beringiana kamchatica* Bogatov et Starobogatov, 2001 длиной 5.8 мм из оз. Наличево, п-ов Камчатка. Сбор: Чернышко О., 02.09.2017 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *Beringiana kamchatica*): 1 – левая створка сбоку; 2 – вид левой створки, обрезанной по линии роста второго года жизни; 3, 4 – раковина спереди и сверху.

5–10 – экз. *B. b. kamchatica* длиной 4.7 мм из того же сбора: 5 – правая створка сбоку; 6 – левая створка сбоку; 7 – вид левой створки, обрезанной по линии роста второго года жизни; 8, 9 – раковина спереди и сверху; 10 – раковина с левой стороны под углом 30°.

11–14 – экз. *B. b. kamchatica* длиной 5.5 мм из того же сбора: 11 – левая створка; 12 – вид левой створки, обрезанной по линии роста второго года жизни; 13, 14 – раковина сверху и спереди.

Масштаб 3 см.

Замечания. Типовое местонахождение *Beringiana beringiana kamchatica* – у истока из оз. Ближнее, окрестности Петропавловска-Камчатского. Известен из водоемов п-ова Камчатка, оз. Пернатое (о-в Кунашир, Северные Курильские острова) и с о-ва Уналашка (Алеутские о-ва, США).

Взрослые раковины удлиненно-ovalные, умеренно выпуклые, задний край раковины часто вытянут в виде клюва. В то же время моллюски первых 2–3 лет жизни имеют овальную форму с выраженным коротким крылом, расположенным в задней трети длины раковины (фото 2, 7, 12).

Beringiana beringiana kamchatica среди подвидов *Beringiana beringiana* обладает умеренно выпуклой раковиной.

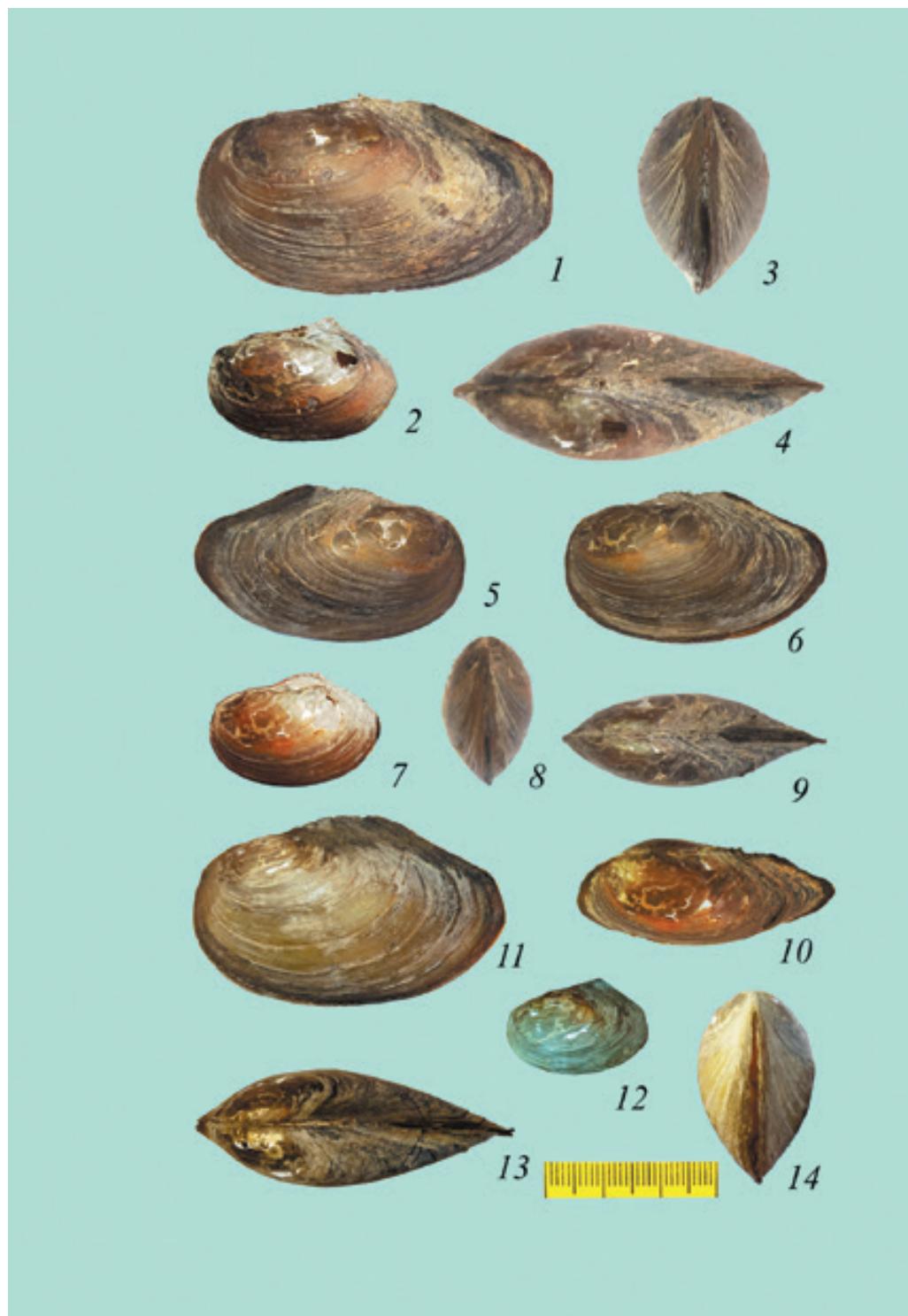


Таблица 76. *Beringiana beringiana youkonensis* (Lea, 1867)

1–4 – крупный экз. *Beringiana beringiana youkonensis* (Lea, 1867) из оз. Явинское, п-ов Камчатка. Сбор: Богатов В.В., 28.07.1999 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *Beringiana youkonensis*): 1, 3, 4 – вид раковины с разных позиций; 2 – примакушечная часть створки, обрезанная по линии роста раннего времени образования.

5–10 – экз. *B. b. youkonensis* средних размеров из того же сбора: 5, 6, 8–10 – вид раковины с разных позиций; 7 – примакушечная часть створки, обрезанная по линии роста раннего времени образования.

11–14 – экз. *B. b. youkonensis* из оз. Азабачье, п-ов Камчатка. Сбор: Шедько М.Б., август 1998 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *Beringiana chereshnevi* Bogatov et Starobogatov, 2001): 11, 13, 14 – вид раковины с разных позиций; 12 – примакушечная часть створки, обрезанная по линии роста раннего времени образования.

Масштаб 3 и 1 см.

Замечания. *Beringiana beringiana youkonensis* среди компараторных подвидов *Beringiana beringiana* обладает уплощенной раковиной. К данному подвиду относится также *Beringiana chereshnevi* (фото 11–14), который «от всех видов рода отличается высокой... раковиной» [Богатов, Старобогатов, 2001, с. 27] (см. фото 1). Тем не менее на фото 12 хорошо видно, что линии роста раннего времени образования этого таксона образуют удлиненно-овальные контуры, сходные с аналогичными контурами других форм *Beringiana* (например, фото 2, 7). Очевидно, что высокая яйцевидная форма, характерная для *B. chereshnevi*, не имеет таксономического значения, а с учетом особенностей МВК этого таксона название *B. chereshnevi* стало младшим синонимом *B. beringiana youkonensis*.

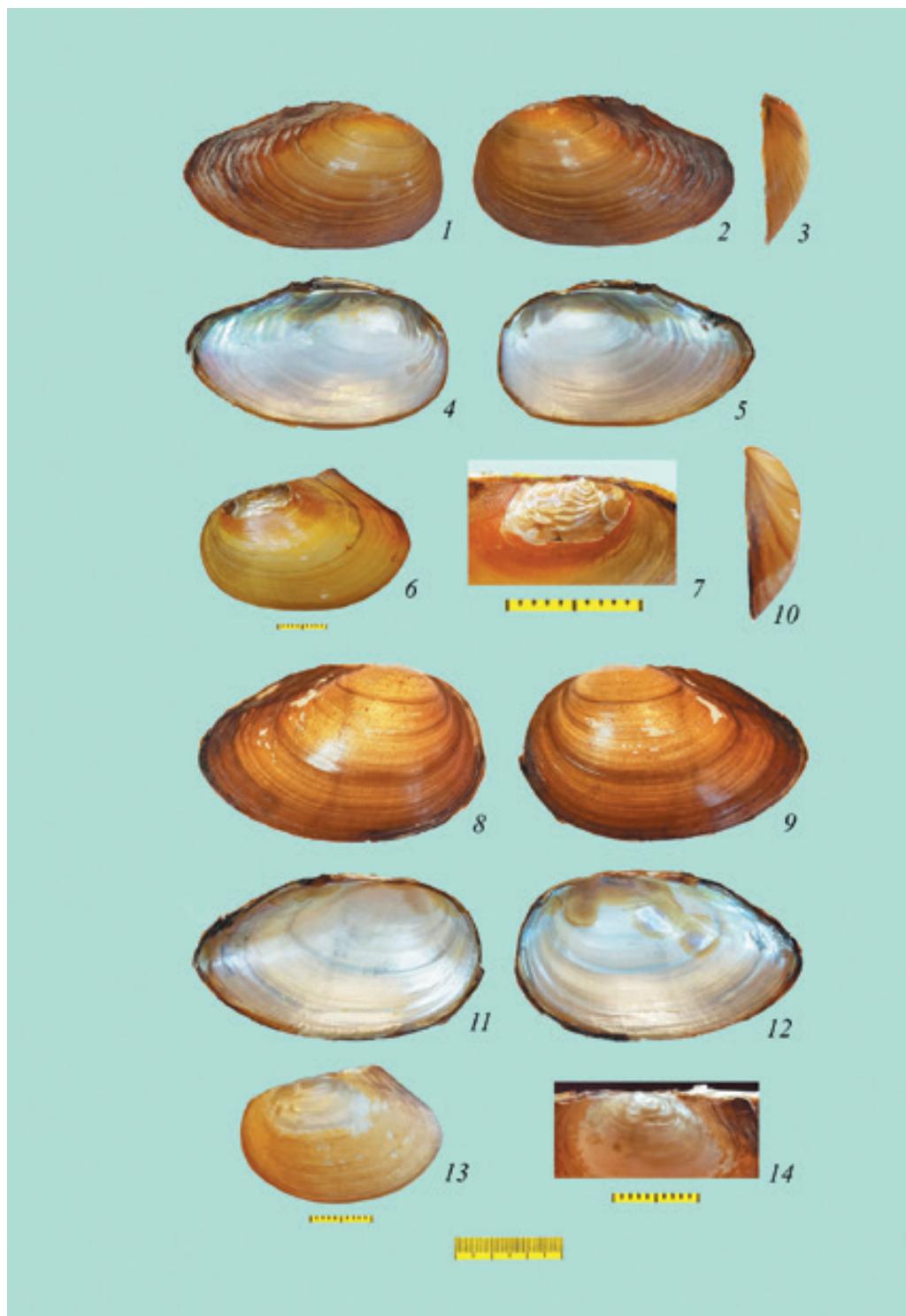


Таблица 77. *Kunashiria japonica* (Martens in Clessin, 1874)

1, 2, 17, 18 – примеры макушечной скульптуры *Kunashiria japonica*.

3–8 – экз. *Kunashiria japonica japonica* из оз. Серебряное, о-в Кунашир, Южные Курильские о-ва. Сбор: Богатов В.В., 01.08.1994 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *Kunashiria japonica*).

9–12 – экз. *K. j. japonica* из того же сбора.

13–16 – экз. *K. j. japonica* из оз. Алигер, о-в Кунашир. Сбор: Прозорова Л.А., 31.07.1994 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *Kunashiria japonica*, К-9).

Масштаб 3 и 1 см.

Замечания. Род *Kunashiria* Starobogatov in Zatravkin, 1983 = *Arsenievinaia* Zatravkin et Bogatov, 1987 распространен на восточном склоне Сихотэ-Алиня, Сахалине, Южных Курильских о-вах, Японии. В пределах Российской Федерации представлен одним видом – *Kunashiria japonica*, у которого выделено 4 компараторных подвида и 1 внутривидовая форма с неясным таксономическим статусом:

– *Kunashiria japonica iwakawai* (Suzuki, 1939) (табл. 79) (наиболее выпуклая раковина);

– *Kunashiria japonica japonica* (табл. 77, 78) = *Arsenievinaia zarjaensis* Bogatov et Zatravkin, 1988; = *Kunashiria japonica boreosakhalinensis* Labay et Shulga, 1999 (выпуклая раковина);

– *Kunashiria japonica haconensis* (Ihering, 1893) (табл. 80–82) = *K. sihotealinica* (Zatravkin et Starobogatov, 1984); = *Arsenievinaia zimini* Zatravkin et Bogatov, 1987; = *A. coptzevi* Zatravkin et Bogatov, 1987 (умеренно выпуклая раковина);

– *Kunashiria japonica taranetzi* (Shadin, 1938) (табл. 83–85) = *Arsenievinaia alimovi* Bogatov et Zatravkin, 1988; = *A. zatravkini* Bogatov et Starobogatov, 1996; = *K. sinanodontoides* Bogatov, Sayenko et Starobogatov, 1999; = *K. iturupica* Bogatov, Sayenko et Starobogatov, 1999 (плоская раковина);

– *Kunashiria japonica* f. *compressa* (Bogatov et Starobogatov, 1996) (табл. 86) (аномально плоская раковина, которая, по-видимому, формируется в результате нарушения процессов роста, природа которых пока не ясна).

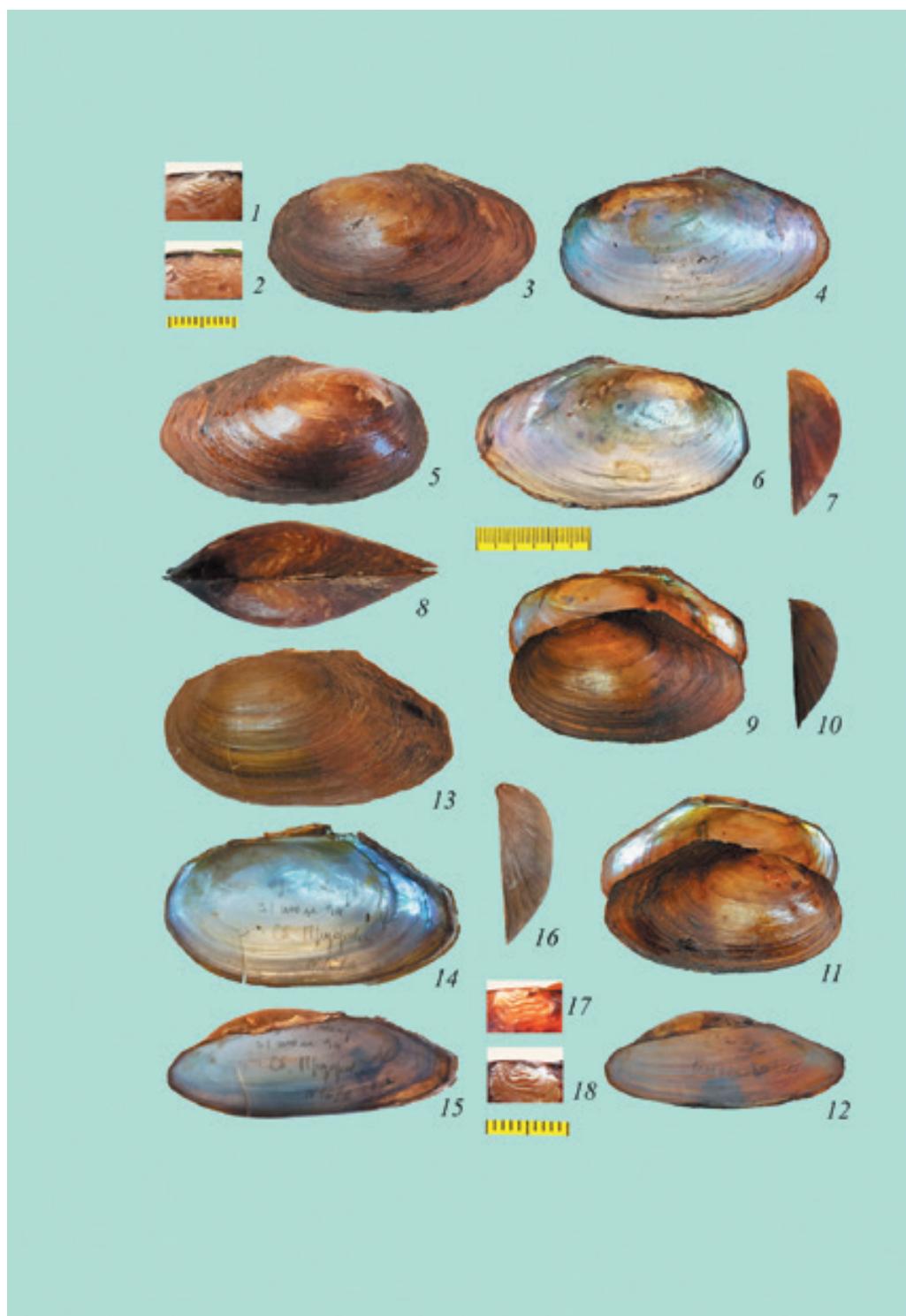


Таблица 78. *Kunashiria japonica* (Martens in Clessin, 1874)

1–7 – экз. *Kunashiria japonica japonica* из оз. Заря, Лазовский заповедник, Приморский край. Сбор: Богатов В.В., 17.08.1986 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *Kunashiria zarjaensis* (Bogatov et Zatravkin, 1988)): 1–5 – вид створок с разных позиций; 6 – примакушечная часть левой створки, обрезанная по линии роста раннего времени образования; 7 – макушечная скульптура.

8, 9 – экз. *K. j. japonica* из того же сбора. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *Kunashiria zarjaensis*).

10–13 – крупный экз. *K. j. japonica* из протоки оз. Каменское, о-в Зеленый, Южные Курильские о-ва. Сбор: Богатов В.В., 06.08.1994 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *Kunashiria japonica*): 10 – левая створка сбоку; 11 – правая створка изнутри; 12 – раковина сверху; 13 – левая створка спереди; 14 – примакушечная часть левой створки, обрезанная по линии роста второго года жизни.

15–17 – экз. *K. j. japonica* из оз. Лагунное, о-в Кунашир, Южные Курильские о-ва. Сбор: Прозорова Л.А., 31.07.1994 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *Kunashiria japonica*): 15, 17 – левая створка сбоку и спереди; 16 – правая створка изнутри.

Масштаб 3 см.

Замечания. Экземпляры *Kunashiria japonica japonica* из оз. Заря (Лазовский заповедник) отличаются от других представителей рода *Kunashiria* наиболее удлиненной формой раковины (фото 1–9), что, по-видимому, объясняется особенностями их образа жизни: моллюски обитают на притопленных участках сплавины до глубины 1 м, в связи с чем раковина испытывает постоянное механическое воздействие макрофитов, особенно в зимний период, когда моллюски проникают внутрь сплавины до незамерзающих горизонтов.

У крупных особей с Южных Курильских о-вов (фото 10–11) задний край раковины может быть вытянут в клюв, в то же время моллюски первых 2–3 лет жизни имеют овальную форму с выраженным коротким крылом, расположенным близ задней трети или четверти длины раковины (фото 14).



Таблица 79. *Kunashiria japonica iwakawai* (Suzuki, 1939)

1–7 – экз. *Kunashiria japonica iwakawai* (Suzuki, 1939) из оз. Лагунное, о-в Кунашир, Южные Курильские о-ва. Сбор: Прозорова Л.А., 31.07.1994 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *Kunashiria iwakawai*): 1, 2 – левая створка сбоку и изнутри; 3, 4 – правая створка сбоку и изнутри; 5 – раковина сверху; 6 – правая створка под углом 30°; 7 – левая створка спереди.

8–12 – экз. *K. j. iwakawai* из того же сбора: 8, 9 – вид створок слева и справа; 10 – раковина сверху; 11 – правая створка под углом 30°; 12 – левая створка спереди.

Масштаб 3 см.

Замечания: Сузуки [Suzuki, 1939] под названием *Anodonta iwakawai* объединил беззубок, имеющих сильно вздутые раковины, в основном овальной или овально-вытянутой формы, с островов Хоккайдо и Сахалин. *Kunashiria japonica iwakawai* среди компараторных подвидов *Kunashiria japonica* обладает наиболее выпуклой раковиной.

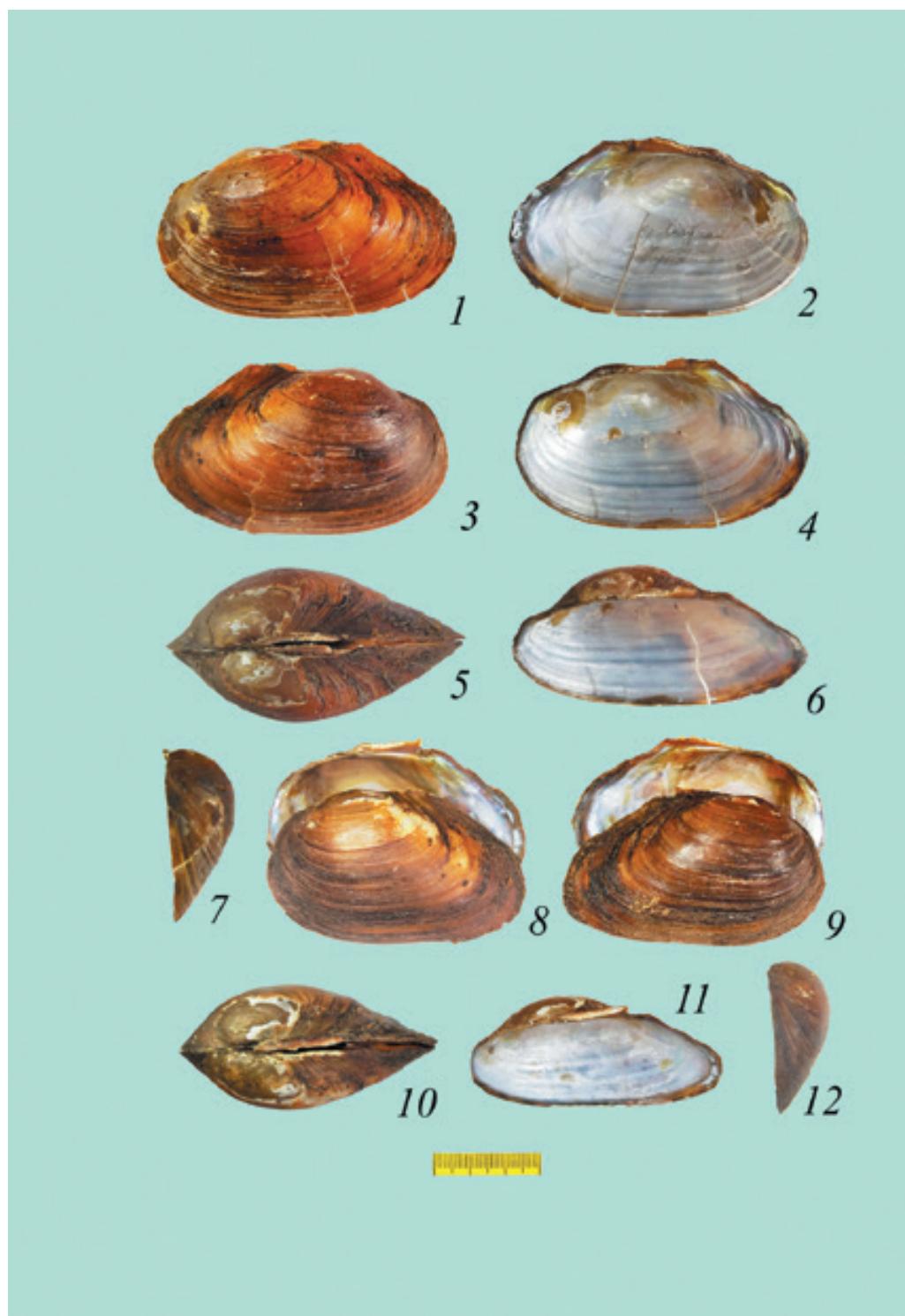


Таблица 80. *Kunashiria japonica haconensis* (Ihering, 1893)

1–8 – экз. *Kunashiria japonica haconensis* (Ihering, 1893) из р. Славная, север о-ва Итуруп, Южные Курильские о-ва. Сбор: Богатов В.В., 29.08.1994 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *Kunashiria haconensis*). Ориг. для рис. 3–4, табл. 31 по: [Старобогатов и др., 2004].

9–12 – экз. *K. j. haconensis* из оз. Японское, бассейн р. Серебрянка против м. Порванец, Тернейский район Приморского края. Сбор: Колпаков Е.В., июль 2000 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *K. sihotealinica* (Zatravkin et Starobogatov, 1984)).

13–17 – экз. *K. j. haconensis* из оз. Алигер, о-в Кунашир, Южные Курильские о-ва. Сбор: Богатов В.В., 31.07.1994 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *Kunashiria haconensis*).

Масштаб 3 см.

Замечания. *Kunashiria japonica haconensis* среди компараторных подвидов *Kunashiria japonica* обладает умеренно выпуклой раковиной.

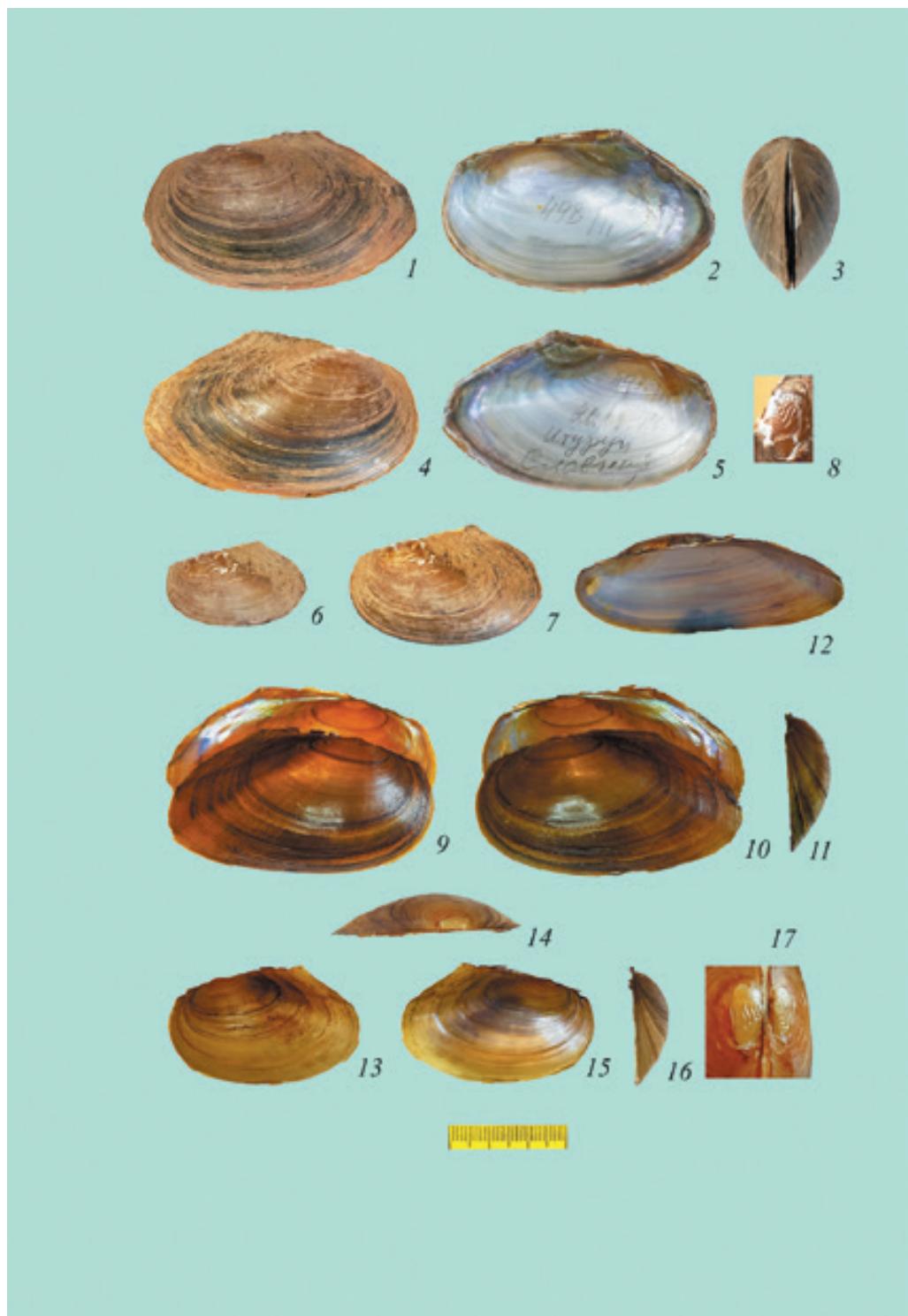


Таблица 81. *Kunashiria japonica haconensis* (Ihering, 1893)

1–7 – экз. *Kunashiria japonica haconensis* (Ihering, 1893) из оз. Васьковское (Васьково) у пос. Смычка, Дальнегорский городской округ Приморского края. Сбор: Богатов В.В., 01.07.1988 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *Kunashiria coptzevi* (Bogatov et Zatravkin, 1987)): 1–5 – створки с разных позиций; 6 – вид раковины сверху; 7 – примакушечная часть раковины *K. j. haconensis* с макушечной скульптурой.

8–12 – экз. *K. j. haconensis* из того же сбора. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *Kunashiria coptzevi*).

Масштаб 3 и 1 см.

Замечания. В таблице представлены раковины из оз. Васьковское – типового местонахождения *Kunashiria coptzevi* = *Arsenievinaia coptzevi* Bogatov et Zatravkin, 1987. При исследовании морфологическими методами этих раковин установлено, что *Kunashiria coptzevi* относится к компараторному подвиду *Kunashiria japonica haconensis* (Ihering, 1893). Кроме того, молекулярно-генетическими методами показано, что моллюски из оз. Васьковское (центральная часть восточного склона Сихотэ-Алиня) генетически неотличимы от моллюсков из р. Аввакумовка (южная часть восточного склона Сихотэ-Алиня, Ольгинский район Приморского края) [Bolotov – типового местонахождения *Arsenievinaia alimovi* Bogatov et Zatravkin, 1988].

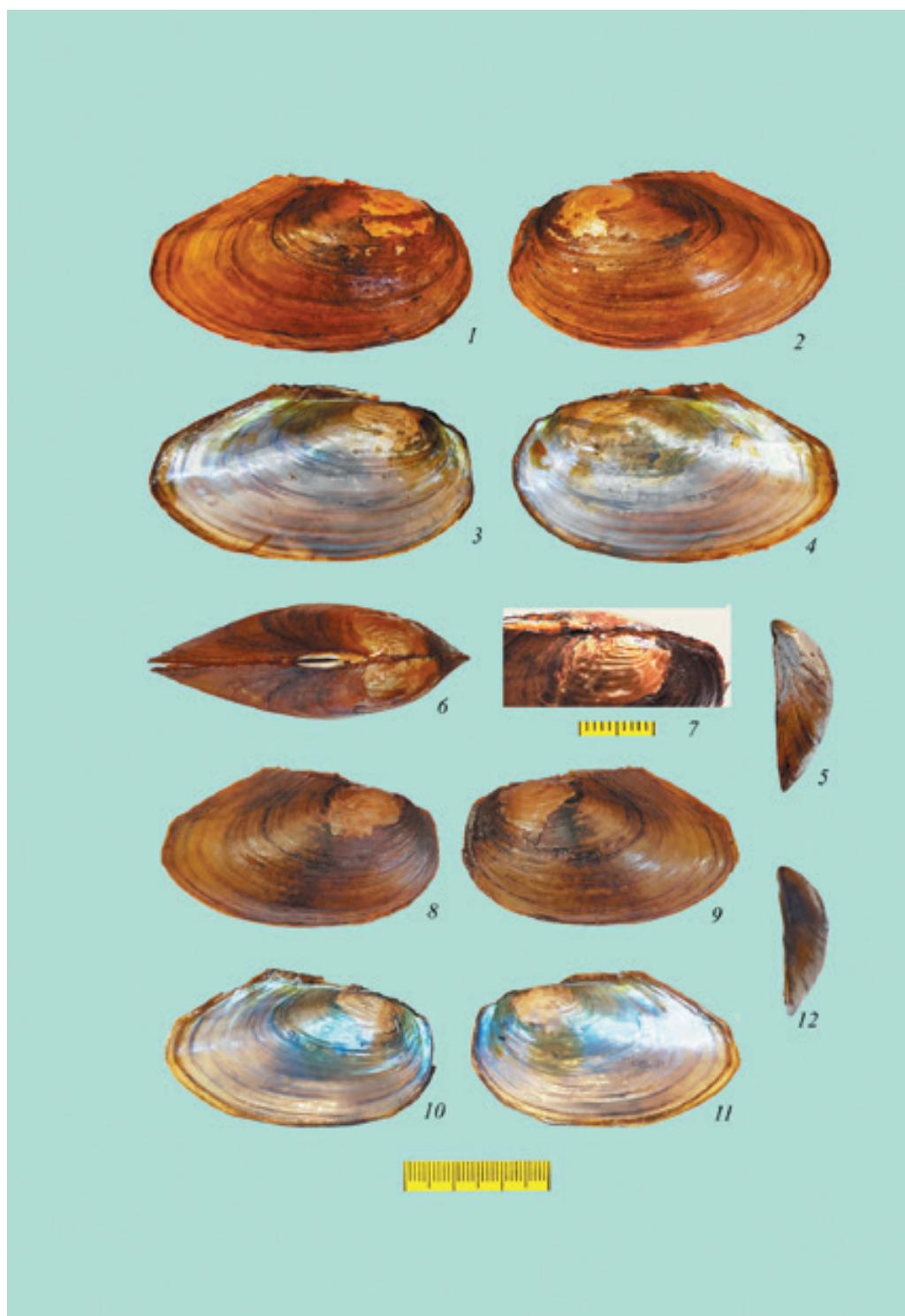


Таблица 82. *Kunashiria japonica haconensis* (Ihering, 1893)

1–4 – экз. *Kunashiria japonica haconensis* (Ihering, 1893) из оз. Заря, Лазовский заповедник, Приморский край. Сбор: Зорина О.В., Сундуков Ю. 22.05.2007 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *Kunashiria zimini* (Bogatov et Zatravkin, 1987)); 1–3 – створки с разных позиций; 4 – примакушечная часть правой створки, обрезанная по линии роста второго года жизни.

5–6 – экз. *K. j. haconensis* с расширенным задним краем раковины из того же сбора. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *Kunashiria zimini*).

Масштаб: 3 см.

Замечания. В таблице представлены раковины из оз. Заря – типового местонахождения *Kunashiria zimini* = *Arsenievinia zimini* Bogatov et Zatravkin, 1987. При исследовании морфологическими методами этих раковин установлено, что *Kunashiria zimini* относится к компараторному подвиду *Kunashiria japonica haconensis* (Ihering, 1893). Обитает совместно с *Kunashiria japonica japonica* = *Arsenievinia zarjaensis* Bogatov et Zatravkin, 1988 (табл. 78: 1–9).

Моллюски в оз. Заря обитают на притопленной части сплавины, при этом среди всех *Kunashiria* могут достигать максимальных для этой группы двустворок значений. Например, длина раковины голотипа и одного из паратипов *Arsenievinia zimini* составляет 130.5 и 163.0 мм соответственно. При первоописании *A. zimini* было указано, что этот таксон имеет неправильно-эллиптическую раковину, спинной край за макушками почти параллелен продольной оси раковины или слабо наклонен вперед [Затравкин, Богатов, 1987] (см., например, фото 1, 2). В то же время, если рассматривать контуры этих крупных раковин раннего времени образования (например, фото 4), то форма контуров окажется сходной со стандартной формой *Kunashiria japonica*, у которой спинной край ровный и на всем протяжении заметно наклонен вперед. Кроме того, в популяции из оз. Заря можно встретить крупные раковины, у которых спинной край также значительно наклонен вперед, в результате чего задний край створок становится расширенным (фото 5).



Таблица 83. *Kunashiria japonica taranetzi* (Shadin, 1938)

1, 2 – *Kunashiria japonica taranetzi* (Shadin, 1938) из бассейна р. Тымь, близ оз. Котик, о-в Сахалин. Сбор: Таранец А.Я., 26.06.1934 г. (ЗИН РАН, = лектотип *Kunashiria taranetzi* (Shadin, 1938), № 1).

3 – первичная этикетка, относящаяся к лектотипу *K. taranetzi*.

4 – указание Жадина на публикацию рисунка раковины в Фауне СССР.

5 – макушечная скульптура (экз. *K. j. taranetzi* из оз. Киран, п-ов Шмидта, о-в Сахалин, район Северного залива).

6–11 – экз. *K. j. taranetzi* из оз. Японское, бассейн р. Серебрянка, Тернейский район Приморского края. Сбор: Колпаков Е.В., август 2000 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *Kunashiria taranetzi*).

12–14 – экз. *K. j. taranetzi* из оз. Киран, п-ов Шмидта, о-в Сахалин. Сбор: Лабай В.С., август 2006 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *Kunashiria taranetzi*).

Масштаб 3 и 1 см.

Замечания. Форма раковины *Kunashiria japonica taranetzi* может изменяться от удлиненно-ovalьной (фото 1, 2) до ovalально-клиновидной с опущенными (фото 6, 7) или не опущенными (фото 12) задними краями. В то же время контуры раковин раннего времени образования имеют удлиненно-ovalную форму с выраженным крылом (фото 9, 14). Макушечная скульптура типичная для рода (фото 5, 10).

Kunashiria japonica taranetzi среди компараторных подвидов *Kunashiria japonica* обладает уплощенной раковиной.

Таблица 83

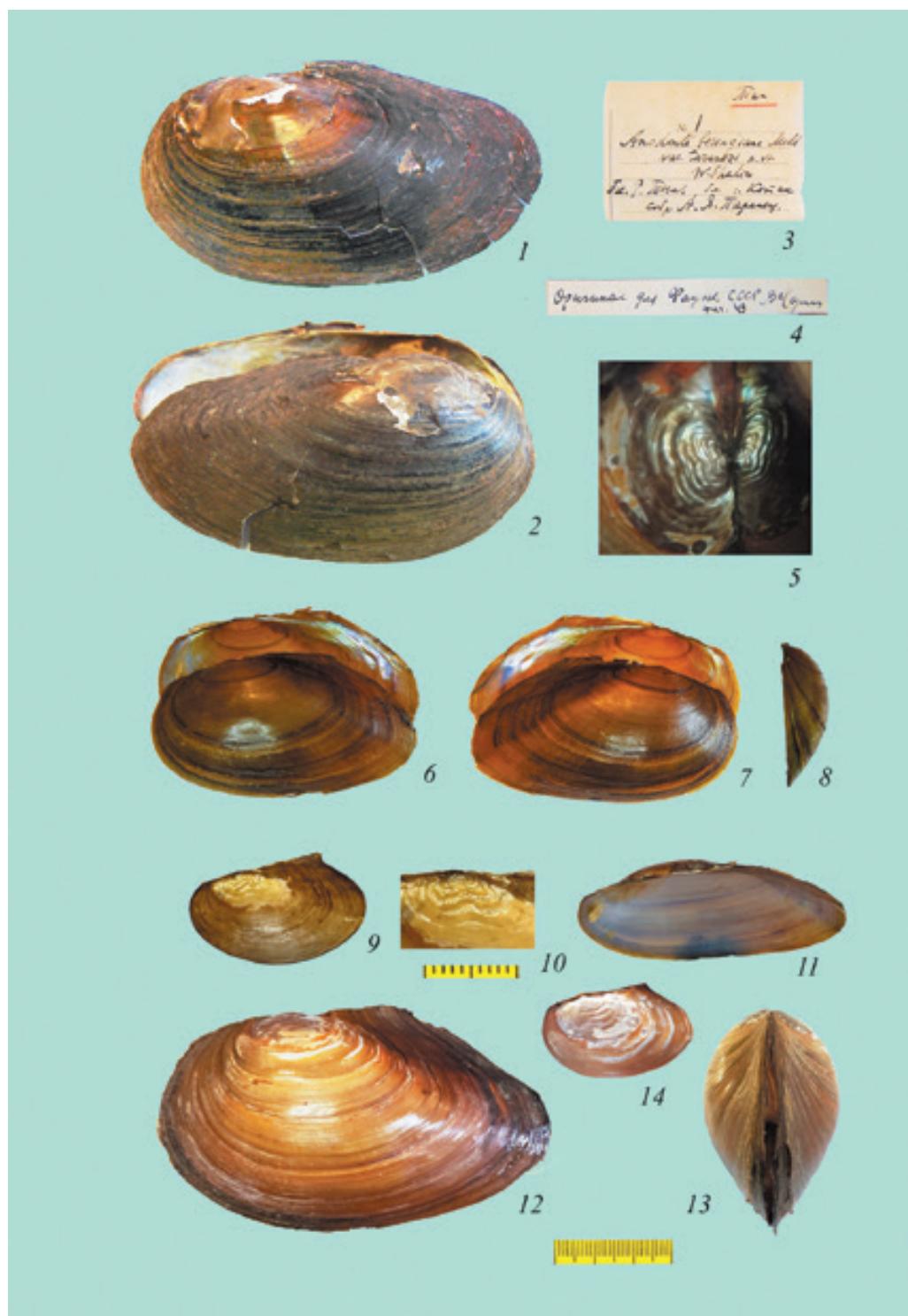


Таблица 84. *Kunashiria japonica taranetzi* (Shadin, 1938)

1–5 – крупный экз. *Kunashiria japonica taranetzi* (Shadin, 1938) длиной 10.34 см из оз. Доброе, о-в Итуруп, Южные Курильские о-ва. Сбор: Никулина Т.В., Богатов В.В., 15.08.1999 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *Kunashiria sinanodontoides* Bogatov, Sayenko et Starobogatov, 1999).

7, 8 – крупный экз. *K. j. taranetzi* длиной 12.25 см из того же сбора. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *K. sinanodontoides*).

9–11 – молодой экз. *K. j. taranetzi* с высоким крылом из того же сбора. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *K. sinanodontoides*).

12–14 – молодой экз. *K. j. taranetzi* с низким крылом из оз. Малое, о-в Итуруп, Южные Курильские о-ва. Сбор: Прозорова Л.А., Саенко Е.А. 13.08.1999 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *K. sinanodontoides*, It-99-EMS-14).

Масштаб 3 и 1 см.

Замечания. В таблице представлены раковины из оз. Доброе, о-в Итуруп (фото 1–11) – типовое местонахождение *Kunashiria sinanodontoides*. При исследовании этих раковин морфологическими методами установлено, что *K. sinanodontoides* относится к компараторному подвиду *Kunashiria japonica taranetzi*. Молодые экземпляры из типового местонахождения имеют синанодонтическую форму (рис. 9, 10), для которой характерно высокое крыло и выгнутый брюшной край, в то время как у молодых экземпляров, имеющих аналогичную кривизну МВК, но из других местообитаний, крыло, как правило, более низкое, а брюшной край слабо выгнут (рис. 12).

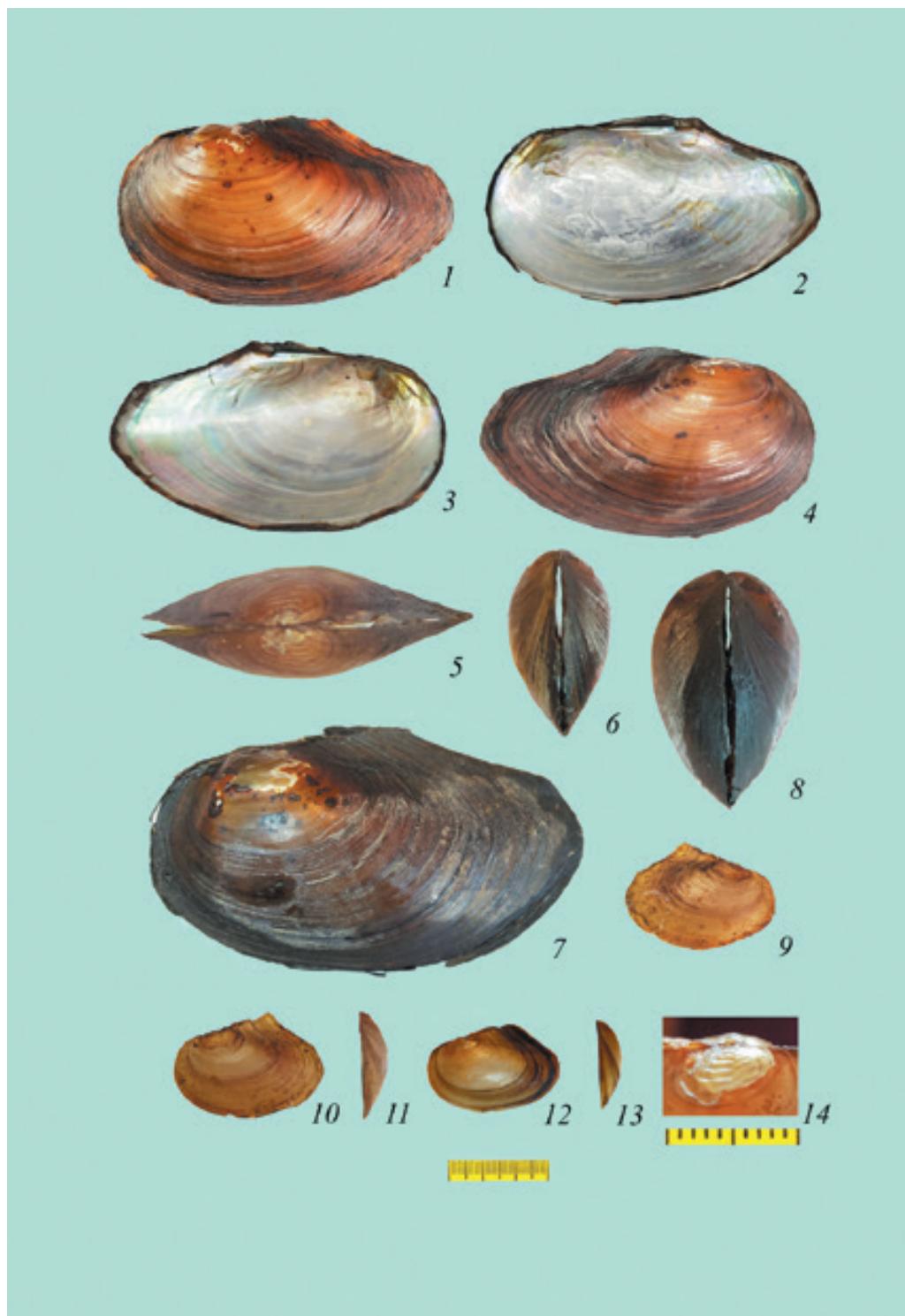


Таблица 85. *Kunashiria japonica taranetzi* (Shadin, 1938)

1–5 – экз. *Kunashiria japonica taranetzi* (Shadin, 1938) из оз. Куйбышевское, о-в Итуруп, Южные Курильские о-ва. Сбор: Богатов В.В., 22.08.1994 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = паратип *Kunashiria iturupica* Bogatov, Sayenko et Starobogatov, 1999, № Ку-3).

6–8 – небольшой экз. *K. j. taranetzi* из того же сбора. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = паратип *K. iturupica*).

9–12 – экз. *K. j. taranetzi* средних размеров из того же сбора. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = паратип *K. iturupica*): 9 – створки сбоку; 10 – левая створка изнутри; 11 – правая створка изнутри под углом 30°; 12 – левая створка спереди.

13–16 – экз. *K. j. taranetzi* средних размеров из того же сбора. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = паратип *K. iturupica*): 13 – обе створки сбоку; 14 – левая створка изнутри; 15 – правая створка изнутри под углом 30°; 16 – левая створка спереди.

Масштаб 3 см.

Замечания. В таблице представлены раковины из оз. Куйбышевское (о-в Итуруп) – типовое местонахождение *Kunashiria iturupica* Bogatov, Sayenko et Starobogatov, 1999. При первоописании *K. iturupica* было указано, что этот таксон имеет широкий передний край, спрямленный в передней части, и макушки, сдвинутые к переднему краю и заметно изнутри оттянутые за край створки [Bogatov et al., 1999], что, по-видимому, не является таксономическим признаком и связано с экологическими условиями местообитания. Установлено, что *K. iturupica* относится к компараторному подвиду *Kunashiria japonica taranetzi*.

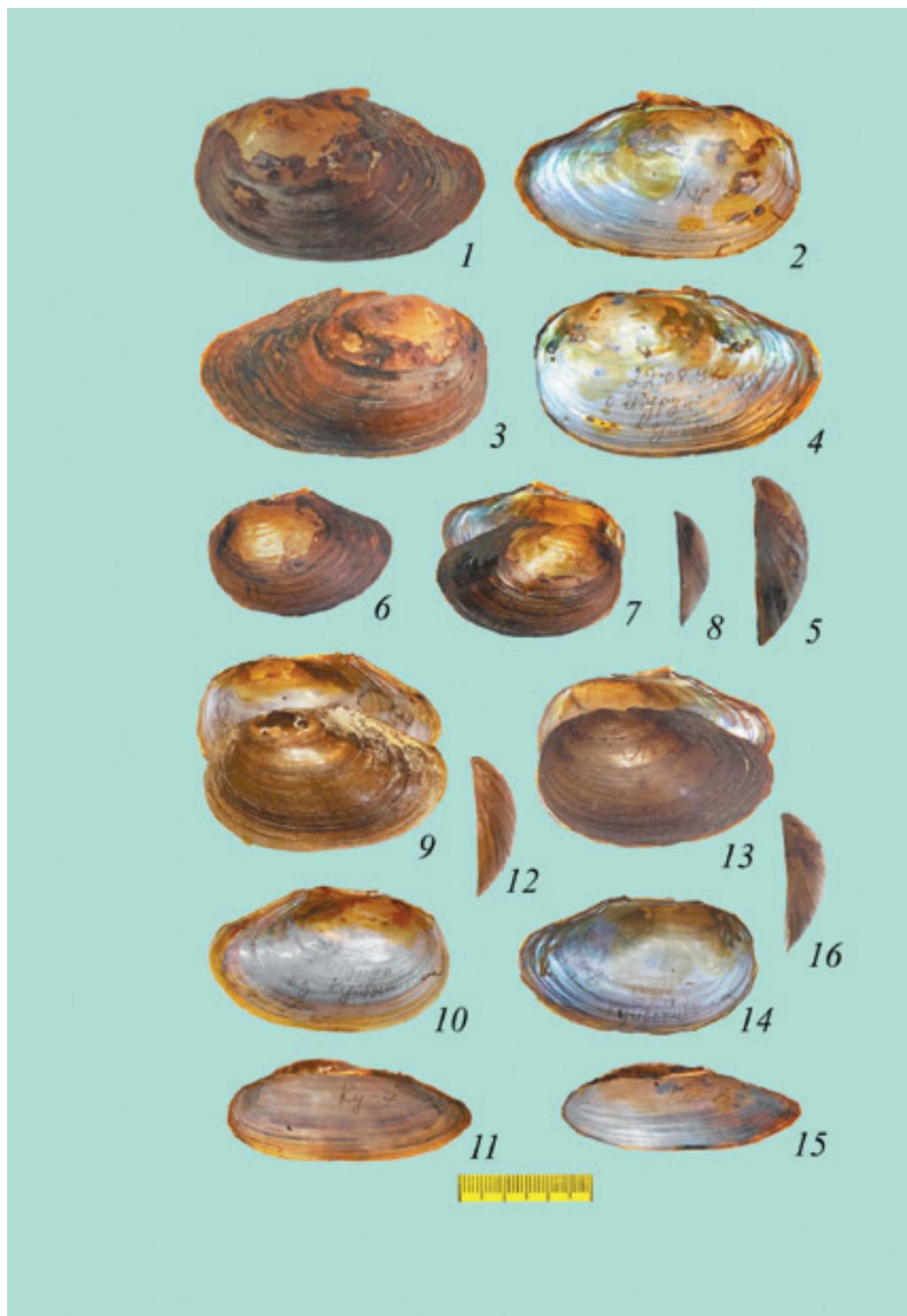


Таблица 86. *Kunashiria japonica* f. *compressa* (Bogatov et Starobogatov, 1996)

1–8 – экз. *Kunashiria japonica* f. *compressa* (Bogatov et Starobogatov, 1996) из оз. Киран, п-ов Шмидта, о-в Сахалин. Сбор: Лабай В.С., август 2006 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *Kunashiria compressa*): 1, 2 – правая створка сбоку и изнутри; 3, 4 – левая створка сбоку и спереди; 5 – примакушечная часть левой створки, обрезанная по линии роста раннего времени образования; 6 – макушечная скульптура; 7 – общий вид мягкого тела; 8 – общий вид мягкого тела с приподнятыми жаберными листами.

9–13 – экз. из того же сбора: 9 – правая створка сбоку; 10–12 – левая створка сбоку, спереди и изнутри; 13 – примакушечная часть левой створки, обрезанная по линии роста раннего времени образования.

Масштаб 3 и 1 см.

Замечания. *Kunashiria japonica* f. *compressa* = *Arsenievinia compressa* Bogatov et Starobogatov, 1996 спорадически встречается в водоемах восточного склона Сихотэ-Алиня и о-ва Сахалин.

Раковина очень плоская, во взрослом состоянии, как правило, овальная или яйцевидная, что, по-видимому, связано с задержками роста заднего края раковины, поскольку боковые контуры раковин первого года жизни моллюсков имеют удлиненно-овальную форму, характерную для *K. japonica taranetzi* (Shadin, 1938) (фото 5, 13). Аномально плоская форма раковины, по-видимому, формируется в результате нарушений процессов роста, природа которых пока не ясна.

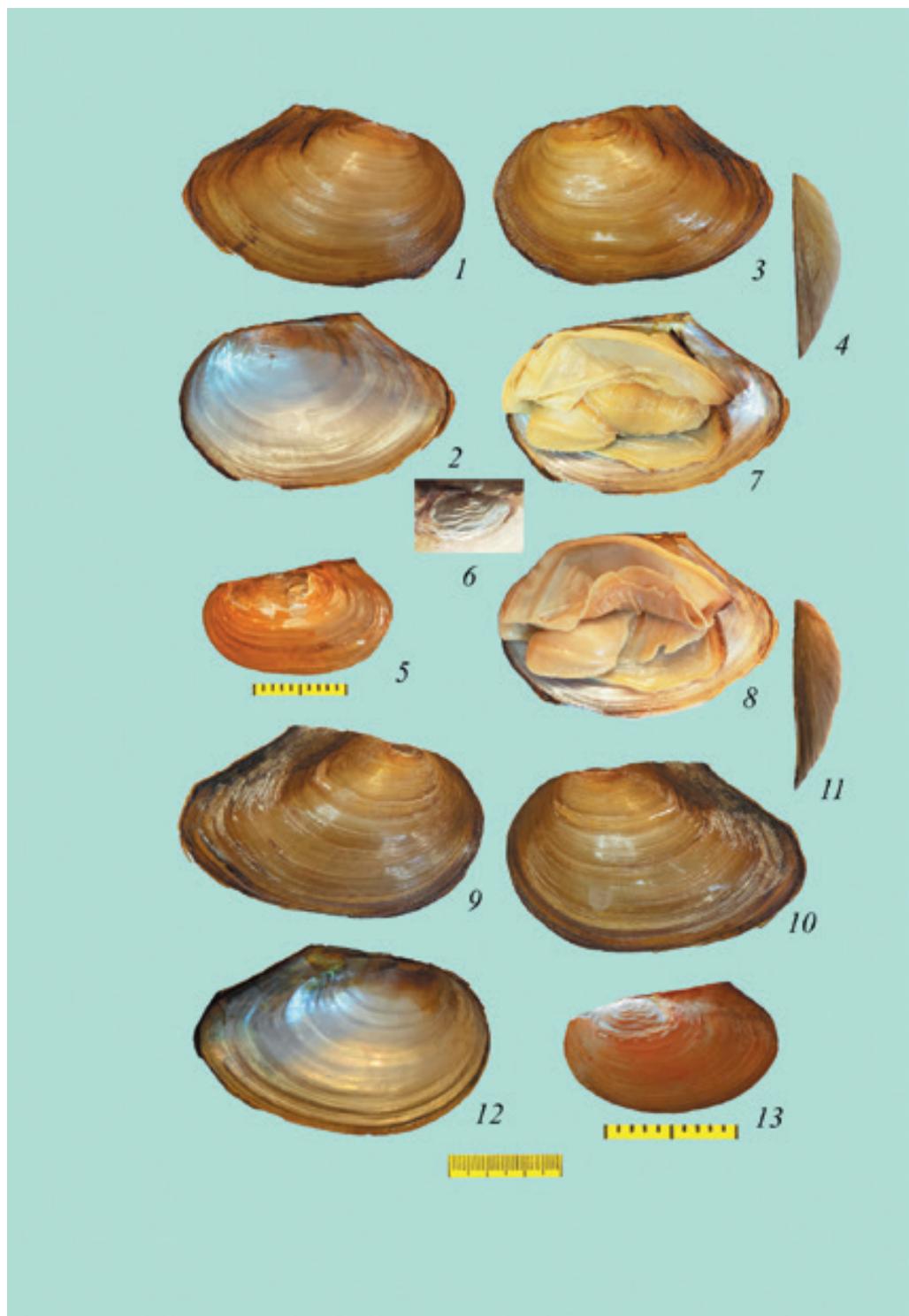


Таблица 87. *Dreissena* Van Beneden, 1835

1–5 – *Dreissena bugensis* (Andrusov, 1897) из Самарского отрога Днепровского водохр. у г. Днепропетровск. Сбор: Журавель П.А., февраль 1965 г. (ЗИН РАН, = *Dreissena bugensis*, № 2): 1, 2 – вид сбоку и изнутри; 3–5 – вид спереди, снизу и сверху.

6–10 – *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) без указания места сбора (ЗИН РАН, = *Dreissena polymorpha*): 6, 7 – вид сбоку и изнутри; 8–10 – вид спереди, снизу и сверху.

Масштаб 3 см.

Замечания. В настоящее время известно около 30 рецензентных видов семейства Dreissenidae, сгруппированных в 3 рода [Богатов, Кияшко, 2016]. В европейской части России обитают 2 вида, относящихся к роду *Dreissena*: *Dreissena bugensis* (фото 1–5) и *D. polymorpha* (фото 6–10). Оба вида известны из Европы, кроме севера, Черноморско-Каспийского бассейна, Передней Азии, интродуцированы в Великие озера Северной Америки и прилегающие водоемы, отмечен в Объ-Иртышском бассейне (р. Пышма) [Бабушкин и др., 2022].

Моллюски прикрепляются нитями биссуса к твердому субстрату. Длина раковины до 50 мм. По способу питания – фильтраторы. Особи раздельнополые. Развитие с пелагической личинкой.

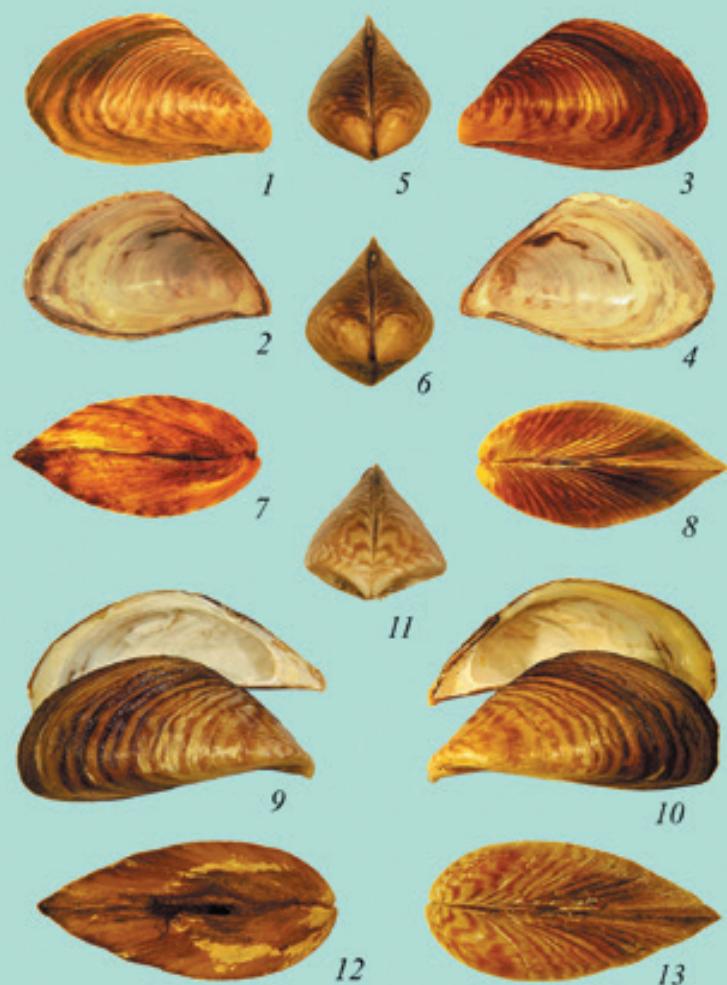


Таблица 88. *Corbicula japonica* Prime, 1864

1–8 – экземпляры *Corbicula japonica japonica* из эстуарного участка р. Гладкая, Хасанский р-н Приморского края. Сбор: Богатов В.В., 07.09.2017 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *Corbicula japonica*).

9–21 – экземпляры *C. j. japonica* из эстуарного участка р. Шкотовка в пос. Шкотово, Шкотовский р-н Приморского края. Сбор: Богатов В.В., 26.05.2021 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *Corbicula japonica*, № 8883).

22–24 – экземпляры *C. j. japonica* из эстуарного участка р. Артемовка, Артемовский городской округ, Приморский край. Сбор: Богатов В.В., 02.06.2021 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *Corbicula japonica*, № 8888).

Масштаб 3 см.

Замечания. Полиморфный вид. В пределах российского Дальнего Востока у *Corbicula japonica* Prime, 1864 выявлено 3 компараторных подвида:

- *Corbicula japonica suifunensis* Lindholm, 1925 (табл. 89: 1–8) (наиболее выпуклая раковина);
- *Corbicula japonica japonica* (табл. 88) (умеренно выпуклая раковина);
- *Corbicula japonica finitima* Lindholm, 1928 (табл. 89: 9–16) (наиболее плоская раковина).

В таблице 88 представлены раковины компараторного подвида *Corbicula japonica japonica*, форма которых изменяется от высоко-треугольной с округлым основанием (фото 1–8) до овально-треугольной (фото 9–13) и овальной (фото 14–16), что ранее принималось за систематический признак [Жадин, 1952]. *C. j. japonica* среди компараторных подвидов *C. japonica* обладает умеренно выпуклой раковиной.



Таблица 89. *Corbicula japonica* Prime, 1864

1–6 – экз. *Corbicula japonica suifunensis* Lindholm, 1925 из нижнего течения р. Пачихеза (Кипарисовка), протока р. Суйфун (Раздольная), Уссурийский (Приморский) край. Сбор: Дулькейт Г.Д., 23–25.07.1924 г. (ЗИН РАН, = **голотип** *Corbicula lindholmi* Kursalova et Starobogatov, 1971, № 1 / **паратип** *Corbicula suifunensis*, № 5).

7, 8 – экз. *C. j. suifunensis* из р. Суйфун (Раздольная), протока Пачихеза (Кипарисовка). Сбор: Державин А., 18.08.1928 г. (ЗИН РАН, = *Corbicula elatior* Martens, 1905, № 3).

9, 10 – экз. *C. j. finitima* Lindholm, 1928 из р. Майхэ (Артемовка), Приморский край. Сбор: Тихоокеанск. эксп. ГГИ, 15.07.1927 г. (ЗИН РАН, = **голотип** *Corbicula suifunensis finitima* Lindholm, № 1).

Масштаб 1 см.

Замечания. *Corbicula japonica suifunensis* среди компараторных подвидов *Corbicula japonica* обладает максимально выпуклой раковиной (фото: 3, 5), а *Corbicula japonica finitima* – наиболее плоской (фото: 10, 13, 16).

Таблица 89

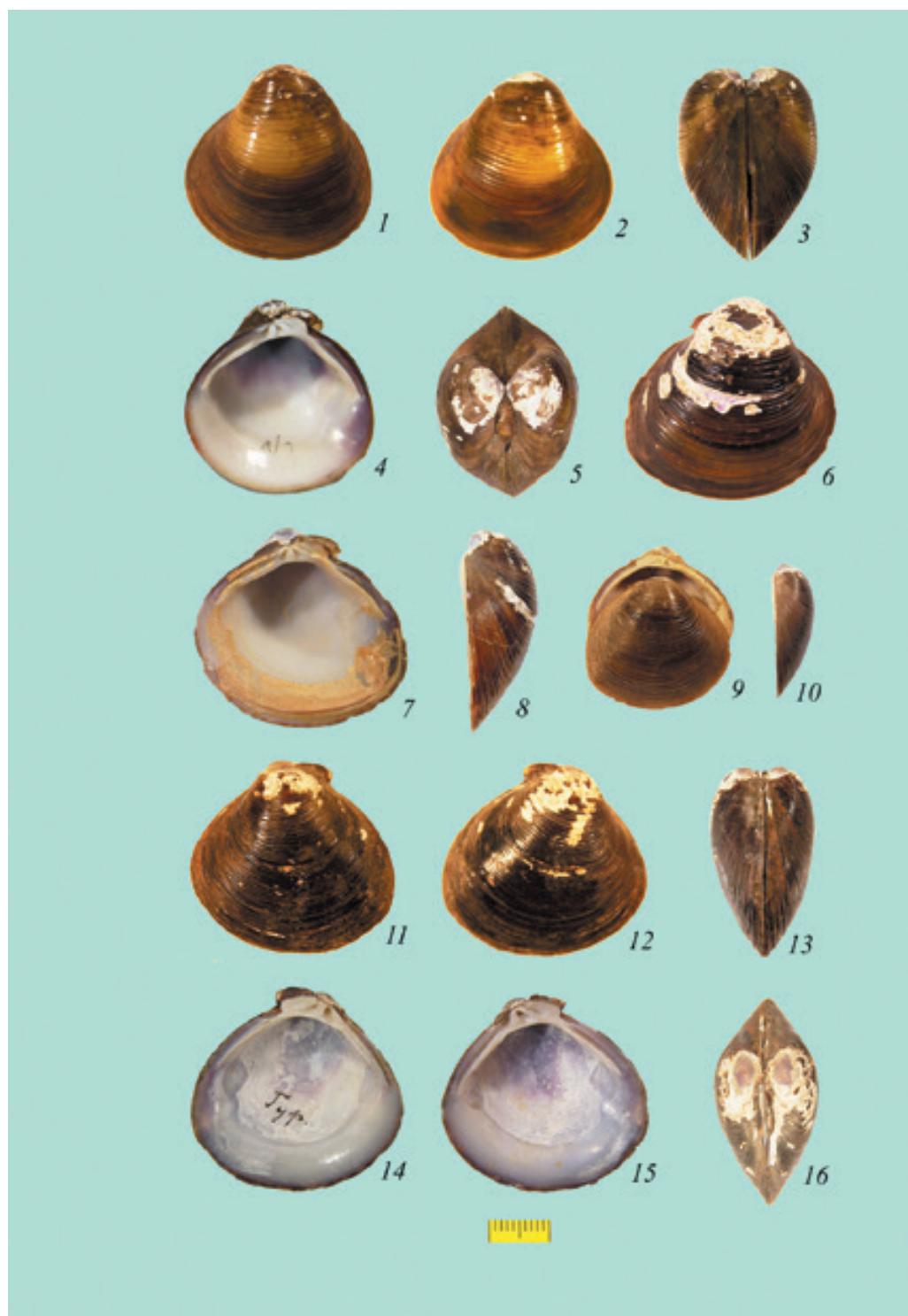


Таблица 90. *Corbicula producta* Martens, 1905

2–4 – экз. *Corbicula producta* Martens, 1905 из залива Славянка, вершина бух. Северная (зал. Петра Великого Японского моря), штормовые выбросы на песчаном грунте. Сбор: Разин А., 05.09.1932 г. (ЗИН РАН, = *Corbicula producta* Martens, 1905, № 8).

5 – рис. голотипа *C. producta* по: [Martens, 1905, Taf. 2, Fig. 8].

6–10 – экз. *Corbicula fluminalis* (Müller, 1774) из р. Потомак, ниже Вашингтона (ОК), Мериленд, США. Сбор: Богатов В.В., 2002 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *Corbicula fluminalis*).

11–18 – экземпляры *C. fluminalis* из р. Бак-Крик (верхняя часть басс. Миссисипи), юго-восток г. Индианаполис, Индиана, США. Сбор: Богатов В.В., 31.05.2017 г. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, = *Corbicula fluminalis*).

19–24 – экз. *C. japonica japonica* из нижнего течения р. Пачихеза (Кипарисовка), протока р. Суйфун (Раздольная), Уссурийский (Приморский) край. Сбор: Дулькейт Г.Д., 23–25.07.1924 г. (ЗИН РАН, = *Corbicula producta*, № 1 / паратип *Corbicula suifunensis* Lindholm, № 4).

Масштаб 3 см.

Замечания. *Corbicula producta* Martens, 1905 отличается от *C. japonica* Prime, 1864 более развитыми латеральными зубами, концы которых лежат ниже середины высоты мускульных отпечатков (фото 2, 3, 5), тогда как у *C. japonica* концы латеральных зубов заканчиваются на уровне середины высоты мускульных отпечатков или чуть выше (фото 20, 23). Аналогичная форма замка с развитыми латеральными зубами характерна для *Corbicula fluminalis* (Müller, 1774) из северо-американских пресных вод (фото 6–18) (интродуцирован из Восточной Азии).

Если сравнивать раковины *C. producta* из залива Славянка, вершина бух. Северная (зал. Петра Великого Японского моря) (фото 1–4) с раковинами, например, пресноводных *C. fluminalis* (Müller, 1774) из водотоков США (фото 6–18), обращает на себя внимание примерно одинаковая степень развития латеральных зубов. В то же время американские корбикулы являются обитателями пресных вод, тогда как южно-приморские *C. producta* обитают в солоноватых водах. Сказанное позволяет приморских корбикул из залива Славянка отнести к описанному Мартенсом виду *C. producta* Martens, 1905. Что касается корбикул из бассейна р. Раздольная, ранее определенных как *C. producta* (фото 19–24), то по морфологическим признакам их следует отнести к *Corbicula japonica japonica*.

Таблица 90



Таблица 91. *Corbicula nevelskoyi* Bogatov et Starobogatov, 1996

1–6 – экз. *Corbicula nevelskoyi sirotskii* Bogatov et Starobogatov, 1996 из р. Амур в 7 км выше пос. М. Горький (397 км от устья). Сбор: Юдин Б.Д., июль 1973 г. (ЗИН РАН, = голотип *Corbicula sirotskii*, № 1).

7–11 – экз. *C. n. amurensis* Bogatov et Starobogatov, 1996 из р. Амур напротив Бальбинского утеса, Хабаровский край. Сбор: Сиротский С.Е., 30.06.1987 г. (ЗИН РАН, = голотип *Corbicula amurensis*, № 1).

12–15 – экз. *C. n. nevelskoyi* из р. Амур против Бальбинского утеса, Хабаровский край. Сбор: Сиротский С.Е., 30.06.1987г. (ЗИН РАН, = голотип *Corbicula nevelskoyi*, № 1).

16–20 – *C. nevelskoyi* (?) из р. Интухэ, окр. Чень-Чунь, 250 в (верст. – Авт.) на юг от Харбина, КНР (бассейн р. Сунгари, правый приток Амура). Сбор: Величковский В.А., 1927 г. (ЗИН РАН, = *Corbicula elatior*, № 5).

Масштаб 3 см.

Замечания. В таблице представлены пресноводные *Corbicula nevelskoyi* Bogatov et Starobogatov, 1996 (фото 1–15), обитающие в русле р. Амур на участках, где есть течение и не оказывается влияние моря (до Хабаровска и, по-видимому, выше). Пресноводные корбикулы известны также из бассейна р. Сунгари (правый приток Амура, Китай) (фото 16–20), которые, возможно, принадлежат к *Corbicula nevelskoyi* или относятся к другому виду, интродуцированному из более южных речных бассейнов Азии.

В пределах российской части Амура *Corbicula nevelskoyi* образует 3 компонентных подвида:

- *Corbicula nevelskoyi sirotskii* (фото 1–6) (наиболее выпуклая раковина);
- *Corbicula nevelskoyi amurensis* (фото 7–11) (умеренно выпуклая раковина);
- *Corbicula nevelskoyi nevelskoyi* (фото 12–15) (наиболее плоская раковина).



ЛИТЕРАТУРА

- Алимов А.Ф. Особенности жизненного цикла и роста пресноводного моллюска *Sphaerium corneum* (L.) // Зоол. журн. 1967. Т. 46, № 2. С. 192–199.
- Алимов А.Ф. Функциональная экология пресноводных двустворчатых моллюсков. Л.: Наука, 1981. 247 с.
- Алимов А.Ф., Богатов В.В. Рост беззубки *Anodonta piscinalis* в водохранилищах Калининской области // Зоол. журн. 1975. Т. 54, № 1. С. 27–31.
- Алимов А.Ф., Богатов В.В., Голубков С.М. Продукционная гидробиология. СПб.: Наука, 2013. 343 с.
- Андрусов Н.И. Ископаемые и живущие Dreisseniidae Евразии // Тр. СПб. о-ва естествоисп. Отд. геол. и минерал. 1897. Т. 25. С. i–iv, 1–683.
- 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. Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Л.: Наука, 1988. Т. 187. С. 129–154.
- Антонова Л.А., Старобогатов Я.И., Богатов В.В. Использование электронного сканирующего микроскопа для идентификации родовой принадлежности глохидиев унионид // Зоол. журн. 1990. Т. 69, № 11. С. 134–137.
- Бабушкин Е.С., Винарский М.В., Герасимова А.А., Иванов С.Н., Шарапова Т.А. Первая находка *Dressena polymorpha* (Pallas, 1771) (Mollusca, Bivalvia) в Сибири // Российский журн. биол. инвазий. 2022. № 1. С. 13–21. DOI: 10.35885/1996-1499-15-1-13-21
- Богатов В.В. Первые находки *Middendorffinaia* (Bivalvia, Unionoidea) в Прихотье // Зоол. журн. 2000. Т. 79, № 7. С. 861–862.
- Богатов В.В. Новые сведения об Unioniformes острова Сахалин // Бюл. Дальневост. малакол. о-ва. 2001. Вып. 5. С. 71–77.
- Богатов В.В. Беззубки рода *Sinanodonta* (Bivalvia, Anodontinae) бассейна Амура и Приморья // Зоол. журн. 2007. Т. 80, № 2. С. 147–153.
- Богатов В.В. Принадлежат ли европейские жемчужницы рода *Margaritifera* (Mollusca, Bivalvia) к одному виду? // Изв. РАН. Сер. биол. 2009. № 4. С. 497–499.
- Богатов В.В. Как правильно применять компаративный метод при диагностике крупных двустворчатых моллюсков // Проблемы экологии: Чтения памяти проф. М.М. Кожова: тез. докл. Междунар. научн. конф. Иркутск, 2010. С. 244.
- Богатов В.В. Жемчужницы (Bivalvia, Margaritiferidae, Dahirinaia) бассейна Амура // Зоол. журн. 2012а. Т. 91, № 3. С. 273–276.
- Богатов В.В. Перловицы Амура подсемейства Nodulariinae (Bivalvia, Unionidae) // Зоол. журн. 2012б. Т. 91, № 4. С. 393–404.

Богатов В.В. О затянувшейся дискуссии по поводу состава рода *Margaritifera* Schum., 1915 (Mollusca, Bivalvia) // Изв. РАН. Сер. биол. 2013. № 5. С. 637–640.

Богатов В.В. Есть ли будущее у компараторного метода при диагностике крупных двустворчатых моллюсков (Bivalvia, Unionida)? // Изв. РАН. Сер. биол. 2014. № 3. С. 309–320.

Богатов В.В. Таксономические проблемы и форма раковины у пресноводных Unionidae (Bivalvia) // Теоретические проблемы экологии и эволюции: VI Любичевские чтения, 11-й Всероссийский популяционный семинар и Всероссийский семинар «Гомеостатические механизмы биологических систем» с общей темой «Проблемы популяционной экологии» / Под ред. Г.С. Розенберга. Тольятти: Кассандра, 2015. С. 67–72.

Богатов В.В., Голиков А.Н., Зотин А.А., Зюганов В.В., Сиренко Б.И. Моллюски // Красная книга Российской Федерации. Животные. Раздел 4. М.: АТС: Астрель, 2001. С. 51–96.

Богатов В.В., Затравкин М.Н. Новые виды отряда Unioniformes (Mollusca: Bivalvia) южной части советского Дальнего Востока // Систематика и фауна брюхоногих, двустворчатых и головоногих моллюсков: Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Л., 1988. Т. 187. С. 155–168.

Богатов В.В., Кияшко П.В. Класс двустворчатые моллюски – Bivalvia Linnaeus, 1758 // Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 2. Зообентос. М.; СПб.: Т-во науч. изданий КМК, 2016. С. 285–334.

Богатов В.В., Неретина Т.В., Анисомова А.С., Абдрахманов А. Оценка применимости компараторного метода для видовой диагностики Unionidae (Bivalvia) с помощью генетического анализа // ДАН. 2018. Т. 482, № 5. С. 614–617.

Богатов В.В., Никулина Т.В. Придонное эвтрофирование эстуариев Приморского края (Россия) // Экология. 2018. № 5. С. 399–402. DOI: 10.1134/S0367059718050025

Богатов В.В., Прозорова Л.А. Таксономия и разнообразие пресноводных двустворчатых моллюсков (Mollusca: Bivalvia) Китая (на основе анализа каталога He & Zhuang, 2013) // Зоол. журн. 2017. Т. 96, № 2. С. 153–171.

Богатов В.В., Прозорова Л.А. К таксономии и распространению пресноводных жемчужниц (Bivalvia: Unionida: Margaritiferidae) в России // Бюл. Дальневост. малакол. о-ва. 2021. Вып. 25, № 1/2. С. 57–70.

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

Богатов В.В., Саенко Е.М. О составе и систематическом положении рода *Sinanodonta* (Bivalvia, Unionidae) // Бюл. Дальневост. малакол. о-ва. 2003. Вып. 7. С. 85–93.

Богатов В.В., Саенко Е.М., Старобогатов Я.И. О систематическом положении рода *Kunashiria* (Bivalvia, Unioniformes) // Зоол. журн. 2002. Т. 81, № 5. С. 521–528.

Богатов В.В., Старобогатов Я.И. Перловицы (Bivalvia, Unionoidea) юга Приморского края // Зоол. журн. 1992. Т. 71, № 1. С. 132–136.

Богатов В.В., Старобогатов Я.И. Беззубки (Bivalvia, Anodontinae) бассейна Амура // Зоол. журн. 1996а. Т. 75, № 6. С. 973–976.

- Богатов В.В., Старобогатов Я.И.* Беззубки (*Bivalvia, Anodontinae*) восточного и южного Приморья // *Зоол. журн.* 1996. Т. 75, № 9. С. 1326–1335.
- Богатов В.В., Старобогатов Я.И.* Беззубки рода *Beringiana* (*Bivalvia, Anodontinae*) // *Зоол. журн.* 2001. Т. 80, № 1. С. 26–31.
- Богатов В.В., Старобогатов Я.И., Прозорова Л.А.* Моллюски рода *Colletopterum* (*Anodontinae, Bivalvia*) России и сопредельных территорий // *Зоол. журн.* 2005. Т. 84, № 9. С. 1050–1063.
- Богатов В.В., Федоровский А.С.* Основы речной гидрологии и гидробиологии. Владивосток: Дальнаука, 2017. 384 с.
- Богуцкая Н.Г., Кияшко П.В., Насека А.М., Орлова М.И.* Определитель рыб и беспозвоночных Каспийского моря. Т. 1. Рыбы и моллюски. СПб.; М.: Т-во науч. изданий КМК, 2013. 543 с.
- 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., Рудзитис М., Ворошилова И.С., Соколова С.Е.* Итоги тестирования компараторного метода: кривизна фронтального сечения створки раковины не может служить систематическим признаком у пресноводных жемчужниц рода *Margaritifera* // *Изв. РАН. Сер. биол.* 2013. № 2. С. 245–256.
- Ворошилова И.С.* Видоспецифичны ли контуры фронтального сечения створок раковин у двустворчатых моллюсков? // *Изв. РАН. Сер. биол.* 2013. № 3. С. 324–331.
- Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2020 год. М.: Росгидромет, 2021. 104 с.
- Жадин В.И.* Пресноводные моллюски СССР. Л.: ОГИЗ: Ленснабтехиздат, 1933. 232 с.
- Жадин В.И.* Семейство Unionidae. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938. 169 с. (Фауна СССР. Моллюски. Т. 4, вып. 1).
- Жадин В.И.* Моллюски пресных и солоноватых вод СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. 346 с. (Определители по фауне СССР; т. 46).
- Затравкин М.Н.* Unionoidea фауны СССР и их роль как промежуточных хозяев и элиминаторов trematod // Моллюски. Систематика, экология и закономерности распространения. Л.: Наука, 1983. Сб. 7. С. 40–44.
- Затравкин М.Н., Богатов В.В.* Крупные двустворчатые моллюски пресных и солоноватых вод Дальнего Востока СССР. Владивосток: Изд-во ДВО АН СССР, 1987. 153 с.
- Затравкин М.Н., Старобогатов Я.И.* Новые виды подсемейства Unionoidea (*Bivalvia, Unionoformes*) Дальнего Востока СССР // *Зоол. журн.* 1984. Т. 63, № 12. С. 1785–1791.
- Кантор Ю.И., Сысоев А.В.* Каталог моллюсков России и сопредельных стран. М.: Т-во науч. изданий КМК, 2005. 627 с.
- Кантор Ю.И., Шилейко А.А.* О разнообразии моллюсков // В.Е. Соколов, Ю.С. Решетников (ред.). Биоразнообразие. Степень таксономической изученности. М.: Наука, 1994. С. 86–97.

Кафанов А.И. Об интерпретации логарифмической спирали в связи с анализом изменчивости и роста двустворчатых моллюсков // Зоол. журн. 1975. Т. 54, № 10. С. 1457–1467.

Кафанов А.И. К анализу творческого наследия Я.И. Старобогатова // Теоретические и практические проблемы изучения сообществ беспозвоночных: памяти Я.И. Старобогатова. М.: Т-во науч. изданий КМК, 2007. С. 5–16.

Клишко О.К. *Dahurinaia transbaicalica* sp. n. (*Bivalvia, Margaritiferidae*) – новый вид жемчужниц из Забайкалья с замечаниями по естественной истории дальневосточных наяд // Вестн. зоологии. 2008. Т. 42, № 4. С. 291–302.

Клишко О.К. Беззубки (*Bivalvia, Anodontinae*) из озера Арейского – водоема рефугиума Забайкалья // Ruthenica. 2009. Т. 19, № 1. С. 37–52.

Клишко О.К. Жемчужницы рода *Dahurinaia* (*Bivalvia, Margaritiferidae*) – разноразмерные группы вида *Margaritifera dahurica* Middendorff, 1850 // Изв. РАН. Сер. биол. 2014. № 5. С. 481–491.

Курсалова В.И., Старобогатов Я.И. Моллюски рода *Corbicula* антропогена северной и западной Азии и Европы // Моллюски. Пути, методы и итоги их изучения. Четвертое совещание по изучению моллюсков. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1971. Сборник четвертый. С. 93–96.

Линдгольм В.А. Пресноводные моллюски из плиоценовых отложений по р. Иртышу // Тр. Всесоюз. геол.-развед. объединения НКТП СССР. 1932. Вып. 239. С. 3–27 + 7 табл.

Логвиненко Б.М., Старобогатов Я.И. Кривизна фронтального сечения створки как систематический признак у двустворчатых моллюсков // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1971. № 5. С. 7–11.

Ляхнович В.П., Карапаев А.Ю., Ляхов С.М., Андреев Н.И., Андреева С.И., Афанасьев С.А., Дыга А.К., Закутский В.П., Золотарева В.И., Львова А.А., Некрасова М.Я., Осадчих В.Ф., Плигин Ю.В., Протасов А.А., Тищиков Г.М. Условия обитания // Я.И. Старобогатов (ред.). Дрейссена, *Dreissena polymorpha* (Pall.) (*Bivalvia, Dreissenidae*). Систематика, экология и практическое значение. М.: Наука, 1994. С. 109–119.

Мартынов А.В., Чернышев А.В. Новые и редкие виды пресноводных двустворчатых моллюсков Дальнего Востока СССР // Зоол. журн. 1992. Т. 71, № 6. С. 18–23.

Москевичева И.М. Моллюски подсемейства *Anodontinae* (*Bivalvia, Unionidae*) бассейна Амура и Приморья // Зоол. журн. 1973а. Т. 52, № 6. С. 822–834.

Москевичева И.М. Наяды (*Bivalvia, Unionoidea*) бассейна Амура и Приморья // Зоол. журн. 1973б. Т. 52, № 10. С. 1458–1471.

Москевичева И.М., Старобогатов Я.И. О восточноазиатских потомидоподобных унионидах (*Bivalvia*) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1973. Т. 78, вып. 2. С. 21–37.

Прозорова Л.А., Богатов В.В., Беляев Л.А., Стороженко С.Ю., Лелей А.С., Шабалин С.А., Куприн А.В., Прощалякин М.Ю., Сундуков Ю.Н., Купянская А.Н., Тесленко В.А., Тиунова Т.М., Вишукова Т.С., Макарченко Е.А., Сидоров Д.А., Михалева Е.В., Лутаенко К.А., Гульбин В.В., Чернышев А.В., Барабанчиков Е.И.

Сиренко Б.И., Мартынов А.В., Коршунова Т.А. Нуждающиеся в охране виды беспозвоночных Приморского края Дальнего Востока России (к обновлению региональной Красной книги) // Биота и среда природных территорий. 2021. № 4. С. 88–105. DOI: 10.37102/2782-1978_2021_3_6

Прозорова Л.А., Богатов В.В., Саенко Е.М. Новые данные по фауне пресноводных моллюсков острова Сахалин // Растильный и животный мир острова Сахалин (Материалы Международного сахалинского проекта). Владивосток: Дальнаука, 2004. Ч. 1. С. 138–144.

Прозорова Л.А., Саенко Е.М. К биологии беззубок рода *Cristaria* (Bivalvia, Unionidae) // Ruthenica. 2001. Т. 11, № 1. С. 33–36.

Прозорова Л.А., Саенко Е.М., Богатов В.В. Пресноводные моллюски // Растильный и животный мир Курильских островов (Материалы Международного курильского проекта). Владивосток: Дальнаука, 2002. С. 82–95.

Розен О.В. Наземные и пресноводные моллюски, собранные Камчатской экспедицией в 1908–1909 гг. // Ежегодн. Зоол. музея Акад. наук. 1926. Т. 27. С. 261–274.

Саенко Е.М. Морфология глохидиев беззубок (Bivalvia: Unionidae: Anodontinae) фауны России. Владивосток: Дальнаука, 2006. 72 с.

Саенко Е.М. Новые данные по морфологии мягкого тела анодонтии (Bivalvia: Anodontinae) фауны России // Бюл. Дальневост. малакол. о-ва. 2007. Вып. 11. С. 100–106.

Саенко Е.М. Первые данные по морфологии глохидиев дальневосточной перловицы *Lanceolaria chankensis* (Bivalvia: Unionidae: Unioninae) // Бюл. Дальневост. малакол. о-ва. 2008. Вып. 12. С. 98–105.

Саенко Е.М. Морфология глохидиев трех видов беззубок рода *Amuranodonta* (Bivalvia: Unionidae) // Зоол. журн. 2009. Т. 88, № 3. С. 280–288.

Саенко Е.М. Сравнение микроскульптуры глохидиев *Beringiana* и *Kunashiria* (Bivalvia: Unionidae: Anodontinae) // Бюл. Дальневост. малакологич. о-ва. 2015а. Вып. 19. С. 17–24.

Саенко Е.М. Морфология глохидиев дальневосточных перловиц *Nodularia amurensis* и *Middendorffinaia suifunensis* (Bivalvia: Unionidae: Nodulariinae) // Бюл. Дальневост. малакол. о-ва. 2015б. Вып. 19. С. 37–45.

Саенко Е.М., Богатов В.В. Новый вид рода *Beringiana* (Bivalvia, Unionidae) с острова Парамушир (Северные Курильские острова) // Зоол. журн. 1998. Т. 77, № 12. С. 1414–1418.

Саенко Е.М., Богатов В.В. Новые сведения о беззубках острова Сахалин // Зоол. журн. 2001. Т. 80, № 11. С. 1297–1301.

Саенко Е.М., Богатов В.В. Морфология мягких тканей моллюсков подсемейства Anodontinae российского Дальнего Востока // Бюл. Дальневост. малакол. о-ва. 2004. Вып. 8. С. 17–25.

Саенко Е.М., Богатов В.В., Зайкин Д.В. О систематическом положении дальневосточных родов *Kunashiria* и *Arsenieviniaia* (Bivalvia, Unionidae) // Зоол. журн. 2009. Т. 88, № 11. С. 1298–1310.

Саенко Е.М., Сорока М., Холин С.К. Сравнение видов *Sinanodonta amurensis* Moskvicheva, 1973 и *Sinanodonta primorjensis* Bogatov et Zatrawkin, 1988 (Bivalvia: Unionidae: Anodontinae) на основе анализа изменчивости *cox1* гена митохондриальной ДНК и конхологических признаков // Изв. РАН. Сер. биол. 2017. № 3. С. 250–261.

Сергеева И.С., Болотов И.Н., Беспалая Ю.В., Махров А.А., Буханова А.Л., Артамонова В.С. 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) // Изв. РАН. Сер. биол. 2008. № 1. С. 119–122.

Скарлато О.А., Старобогатов Я.И., Антонов Н.И. Морфология раковины и микроанатомия // Методы изучения двустворчатых моллюсков. Л.: Изд-во Зоол. ин-та АН СССР, 1990. С. 4–31. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 219).

Старобогатов Я.И. Фауна моллюсков и зоogeографическое районирование водоемов земного шара. Л.: Наука, 1970. 372 с.

Старобогатов Я.И. Класс двустворчатые моллюски Bivalvia // Определитель пресноводных беспозвоночных европейской части СССР (планктон и бентос). Л.: Гидрометеоиздат, 1977. С. 123–151.

Старобогатов Я.И. Систематика и палеонтология // Я.И. Старобогатов (ред.). Виды фауны России и сопредельных стран. Дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia, Dreissenidae). М.: Наука, 1994. С. 18–46.

Старобогатов Я.И., Андреева С.И. Ареал // Я.И. Старобогатов (ред.). Виды фауны России и сопредельных стран. Дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia, Dreissenidae). М.: Наука, 1994. С. 47–53.

Старобогатов Я.И., Иззатулаев З.И. Двустворчатые моллюски семейства Unionidae Средней Азии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1984. Т. 89. Вып. 5. С. 74–81.

Старобогатов Я.И., Пирогов В.В. Моллюски семейства Unionidae Волжской дельты // Тр. Астраханского заповедника им. В.И. Ленина. 1970. Вып. 13. С. 226–248.

Старобогатов Я.И., Прозорова Л.А., Богатов В.В., Саенко Е.М. Моллюски // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий / Под общ. ред. С.Я. Цалолихина. Т. 6. Моллюски; Полихеты; Немертины / Под ред. В.В. Богатова, С.Я. Цалолихина. СПб.: Наука, 2004. С. 9–491.

Тимошкин О.А., Бондаренко Н.А., Волкова Е.А., Томберг И.В., Вишняков В.С., Мальник В.В. Массовое развитие зеленых нитчатых водорослей родов *Spirogyra* Link и *Stigeoclonium* Kutz. (Chlorophyta) в прибрежной зоне Южного Байкала // Гидробиол. журн. 2014. Т. 50, № 5. С. 15–26.

Фролов А.В. (ред.). Второй оценочный доклад Росгидромета об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации. Общее резюме. М.: Росгидромет / ЗАО «Группа Море», 2014. 59 с. <http://voeikovmgo.ru/download/2014/od/od2.pdf> (дата обращения: 20.07.2017).

Цалолихин С.Я., Пржиборо А.А., Кияшко П.В., Ципленкина И.Г., Березина Н.А., Иванова Л.В., Гонтарь В.И., Туманов Д.В., Курашов Е.А., Степаньянц С.Д., Богатов В.В., Солдатенко Е.В., Винарский М.В. Определитель зоопланктона

и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 2. Зообентос. М.; СПб.: Т-во науч. изданий КМК, 2016. 457 с., 18 цв. вкл.

Цветков П.А., Буряк Л.В. Исследования природы пожаров в лесах Сибири // Сибир. лесн. журн. 2014. № 3. С. 25–42.

Чернышев А.В. О родственных связях беззубок рода *Anemina* Haas, 1969 (Bivalvia, Unionidae) // Бюл. Дальневост. малакол. о-ва. 1998. Вып. 3. С. 75–80.

Чернышев А.В. Родовая систематика наяд (Bivalvia, Unionida) Дальнего Востока России // Бюл. Дальневост. малакол. о-ва. 2004. Вып. 8. С. 5–16.

Чернышев А.Е., Саенко Е.М., Богатов В.В. Надвидовая систематика дальневосточных унионид (Bivalvia, Unionidae) – обзор и анализ // Изв. РАН. Сер. биол. 2020. № 3. С. 283–292. DOI: 10.31857/S000233292001004X

Шевченко Т.К. О движении дрейссены // Природа. 1949. № 9. С. 82–83.

Шкорбатов Г.Л., Старобогатов Я.И. (ред.) Методы изучения двустворчатых моллюсков. Л., 1990. 208 с. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР; т. 219).

Akiyama Y.B., Kimura R., Nomoto K., Usui T., Machida Y. New Record of the Freshwater Pearl Mussel *Margaritifera togakushiensis* from Northern Sakhalin, the Russian Far East // Venus. (Jap. Jour. Malac.). 2013. V. 71, No 3–4. P. 191–198.

Bespalaya Y.V., Bolotov I.N., Aksenova O.V., Gofarov M.Y., Kondakov A.V., Vikhrev I.V., Vinarski M.V. DNA barcoding reveals invasion of two cryptic *Sinanodonta* mussel species (Bivalvia: Unionidae) into the largest Siberian river // Limnologica. 2017. V. 69. P. 94–102. <https://doi.org/10.1016/j.limno.2017.11.009>

Bieler R., Carter J.G., Coan E.V. Classification of Bivalve families / Eds Bouchet P., Rocroi J.-P. Nomenclator of Bivalve Families // Malacologia. 2010. V. 52, No 2. P. 113–133.

Bogan A.E. Global diversity of freshwater mussels (Mollusca, Bivalvia) in freshwater // Hydrobiologia. 2008. V. 595. P. 139–147. <http://dx.doi.org/10.1007/s10750-007-9011-7>

Bogan A.E., Roe A.E. Freshwater bivalve (Unioniformes) diversity, systematics, and evolution: Status and future directions // Journal of the North American Benthological Society. 2008. V. 27. P. 349–369. <http://dx.doi.org/10.1899/07-069.1>

Bogatov V.V. Subfamily Nodulariinae (Unionidae, Bivalvia) from the Russian Far East: myth or reality? // X International Congress on Medical and Applied Malacology (August 26–29, 2009, Busan, Korea). Busan, 2009. P. 70.

Bogatov V.V., Fedorovskiy A.S. Freshwater ecosystems of the southern region of the Russian far east are undergoing extreme environmental change // Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems. 2016. V. 417, No 34. P. 1–10. DOI: 10.1051/kmae/2016021

Bogatov V.V., Neretina T.V., Anisimova A.S., Abdurakhmanov A. Evaluation of the Applicability of the Comparative Method for Species Diagnosis of Unionidae (Bivalvia) by Genetic Analysis // Doklady Biological Sciences. 2018. V. 482. P. 202–205. DOI: 10.1134/S0012496618050137

Bogatov V.V., Nikulina T.V. Near-bottom water eutrophication in estuaries of Primorye, Russia // Russian Journal of Ecology. 2018. V. 49, No 5. P. 456–458. DOI: 10.1134/S0367059718050028

Bogatov V.V., Prozorova L.A. Caddisflies *Stenopsyche marmorata* exploit river mussels as anchors for their nets // Far Eastern Entomologist. 2022. No 461. P. 31–36.

Bogatov V.V., Prozorova L.A., Starobogatov Y.I. The family Margaritiferidae (Mollusca: Bivalvia) in Russia // Ruthenica. 2003. V. 13, No 1. P. 41–52.

Bogatov V.V., Sayenko E.M., Starobogatov Ya.I. Anodontine bivalves of the genus *Kunashiria* Starobogatov from the Southern Kuril Islands, with descriptions of two new species // Ruthenica. 1999. V. 9, No 1. P. 57–62.

Bogatov V.V., Starobogatov Y.I. Genus *Corbicula* in the Amur River (Bivalvia, Corbiculidae) // Ruthenica. 1994. V. 4, No 2. P. 147–150.

Bolotov I.N., Bespalaya Y.V., Gofarov M.Y., Kondakov A.V., Konopleva E.S., Vikhrev I.V. Spreading of the Chinese pond mussel, *Sinanodonta woodiana*, across Wallacea: one or more lineages invade tropical island and Europe // Biochemical Systematics and Ecology. 2016. V. 67. P. 58–64. <https://doi.org/10.1016/j.bse.2016.05.018>

Bolotov I.N., Bespalaya Y.V., Vikhrev I.V., Aksenova O.V., Aspholm P.E., Gofarov M.Y., Klishko O.K., Kolosova Y.V., Kondakov A.V., Lyubas A.A., Paltser I.S., Konopleva I.S., Tumpeesuwan S., Bolotov N.I., Voroshilova I.S. Taxonomy and distribution of freshwater pearl mussels (Unionoida: Margaritiferidae) of the Russian Far East // PLoS One. 2015. V. 10, No 5. e0122408. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0122408>.

Bolotov I.N., Kondakov A.V., Konopleva E.S., Vikhrev I.V., Aksenova O.V., Aksenov A.S., Bespalaya Y.V., Borovskoy A.V., Danilov P.P., Dvoryankin G.A., Gofarov M.Y., Kabakov M.B., Klishko O.K., Kolosova Y.S., Lyubas A.A., Novoselov A.P., Palatov D.M., Savvinov G.N., Solomonov N.M., Spitsyn V.M., Sokolova S.E., Tomilova A.A., Frouse E., Bogan A.E., Lopes-Lima M., Makhrov A.A., Vinarski M.V. Integrative taxonomy, biogeography and conservation of freshwater mussels (Unionidae) in Russia. // Scientific Reports. 2020. V. 10, No 3072. P. 1–20. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-59867-7>

Bolotov I.N., Makhrov A.A., Gofarov M.Y., Aksenova O.V., Aspholm P.E., Bespalaya Y.V., Kabakov M.B., Kolosova Y.S., Kondakov A.V., Ofenböck T., Ostrovsky A.N., Popov I. Yu., von Proschwitz T., Rudzīte M., Rudzītis M., Sokolova S.E., Valovirta I., Vikhrev I.V., Vinarski M.V., Zotin A.A. Climate warming as a possible trigger of keystone mussel population decline in oligotrophic rivers at the continental scale // Scientific Reports. 2018. V. 8, No 35. P. 1–9. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-18873-y>

Bouchet P., Rocroi J.-P., Fryda J., Hausdorf B., Ponder W., Valdes A., Waren A. Classification and nomenclator of gastropod families // Malacologia: International Journal of Malacology. V. 47, No 1–2. Hackenheim. Germany: ConchBooks, 2005. 397 pp.

Bourguignat J.R. Matériaux pour servir à l'histoire des mollusques acéphales du système Européen. 1. S. Lejay & Cie, Poissy. 1880. 408 pp.

Carter J.G., Altaba C.R., Anderson L.C., Araujo R., Biakov A.S., Bogan A.E., Campbell D.C., Campbell M., Jin-hua Ch., Cope J.C.W., Delvene G., Dijkstra H.H., Zong-jie F., Gardner R.N., Gavrilova V.A., Goncharova I.A., Harries P.J., Hartman J.H., Hautmann M., Hoeh W.R., Hylleberg J., Bao-yu J., Johnston P., Kirkendale L., Kleemann K., Koppka J., Kříž J., Machado D., Malchus N., Márquez-Aliaga A.,

Massé J.-P., McRoberts Ch.A., Middelfart P.U., Mitchell S., Nevesskaja L.A., Özer S., Pojeta J., Polubotko I.V., Pons J.M., Popov S., Sánchez T., Sartori A.F., Scott R.W., Sey I.I., Signorelli J.H., Silantiev V.S., Skelton P.W., Steuber Th., Waterhouse J.B., Wingard G.L., Yancey Th. A Synoptical Classification of the Bivalvia (Mollusca) // Paleontol Contrib. 2011. No 4. P. 1–47. doi: 10.17161/PC.1808.8287

Chong J.P., Brim Box J.C., Howard J.K., Wolf D., Myers T.L., Mock K.E. Three deeply divided lineages of the freshwater mussel genus *Anodonta* in western North America // Conserv. Genet. 2008. V. 9, No 5. P. 1303–1309.

Chumnanpuen P., Kovitvadhi U., Chatchavalvanich K., Thongpan A., Kovitvadhi S. Morphological development of glochidia in artificial media through early juvenile of freshwater pearl mussel, *Hyriopsis (Hyriopsis) bialatus* // Invertebr. Reprod. Dev. 2011. V. 55, No 1. P. 40–52.

Clessin S. Die Familie der Najaden // Malakozool. Bpatter. 1874. V. 22. P. 1–29.

Davis G.M. Genetic relationships among some North American Unionidae (Bivalvia): sibling species, convergence, and cladistic relationships // Malacologia. 1984. V. 25. P. 629–648.

Dyduch-Falniowska A., Koziol R. Anatomical and conchological characters in the systematics of the Unionidae of Poland (Bivalvia, Eulamellibranchiata) // Malakol. Abh. (Dresd.). 1989a. Bd 14, No 1. S. 35–52.

Dyduch-Falniowska A., Koziol R. On the anatomical differences between *Anodonta anatina* (L., 1758) and *Anodonta cygnea* (L., 1758) (Bivalvia, Eulamellibranchiata: Unionidae) // Malakol. Abh. (Dresd.). 1989b. Bd 14, No 1. S. 93–102.

Froufe E., Gonçalves D.V., Teixeira A., Sousa R., Varandas S., Ghamizi M., Zieritz A., Lopes-Lima M. Who lives where? Molecular and morphometric analyses clarify which *Unio* species (Unionida, Mollusca) inhabit the southwestern Palearctic // Org. Divers. Evol. 2016. V. 16, No 3. P. 597–611.

Froufe E., Sobral C., Teixeira A., Sousa R., Varandas S.C., Aldridge D., Lopes-Lima M. Genetic diversity of the pan-European freshwater mussel *Anodonta anatina* (Bivalvia: Unionoida) based on CO1: new phylogenetic insights and implications for conservation // Aquat Conserv Mar Freshw Ecosyst. Wiley-Blackwell. 2014. V. 24. P. 561–574. doi: 10.1002/aqc.2456

Gmelin J.F. Caroli a Linne Systema Naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species; cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Editio decimo tertia, reformata. Lipsia (Leipzig): G.E. Beer, 1791. Tomus 1, pars 6. P. 3021–3910.

Goldman C.R., Kumagai M., Robarts R.D. (Eds). Climatic Change and Global Warming of Inland Waters. Impacts and Mitigation for Ecosystems and Societies. The Atrium, Southern Gate, Chichester, West Sussex (UK): Wiley-Blackwell – A John Wiley & Sons, Ltd. 2012. 496 pp.

Graf D.L. Molecular phylogenetic analysis of two problematic freshwater mussel genera (*Unio* and *Gonidea*) and a re-evaluation of the classification of the classification of Nearctic Unionidae (Bivalvia: Palaeoheterodontia: Unionoida) // J. Mollus. Stud. 2002. V. 68, No 1. P. 65–71.

Graf D.L. Palearctic freshwater mussel (Mollusca: Bivalvia: Unionoida) diversity and the Comparatory Method as a species concept // Proc. Acad. Nat. Sci. Phila. 2007. V. 156, No 1. P. 71–88.

Graf D.L. Funeral for the Nouvelle École –iana Generic Names Introduced for Freshwater Mussels (Mollusca: Bivalvia: Unionoida) // Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia. 2010. V. 159. P. 1–23. <https://doi.org/10.1635/053.159.0101>

Graf D.L., Cummings K.S. Palaeoheterodont diversity (Mollusca: Trigonioida + Unionoida): what we know and what we knew about freshwater mussel evolution // Zool. J. Linn. Soc. Lond. 2006. V. 148, No 3. P. 343–394.

Graf D.L., Cummings K.S. Review of the systematics and global diversity of freshwater mussel species (Bivalvia: Unionoida) // J. Mollus. Stud. 2007. V. 73, No 4. P. 291–314.

Graf D.L., Cummings K.S. The Freshwater Mussels (Unionoida) of the World (and other less consequential bivalves) // The MUSSEL Project web site. <http://mussel-project.uwsp.edu>. Accessed 05.04.2022.

Griffith E., Pidgeon E. Mollusca and Radiata. // Griffith E.: The Animal Kingdom arranged in conformity with its organization. London: Whittaker, 1833. V. 12. 601 pp.

Haas F. New Unionidae from East Asia // Annals and Magazine of Natural History. 1910. V. 8, No 6. P. 496–499.

Haas F. Superfamilia Unionacea // Das Tierreich. Lfg 88. Berlin: Walter de Gruyter, 1969. S. 1–663.

Habe T. Description of new taxa in the catalogue of the molluscan shells donated by Mr. Yohtaro Nomura // Catalogue of the Molluscan Shells Donated by Mr. Yohtaro Nomura to the Kanagawa Prefectural Museum. 1991. P. 169–173.

He J., Zhuang Z. The Freshwater Bivalves of China. Germany: ConchBooks, 2013. 198 pp.

Heard W.H. Anatomical systematics of freshwater mussels // Malacol. Rev. 1974. V. 7, No 1. P. 41–42.

Heude R.P. Conchyliologie fluviale de la province de Nanking. 1876–1886. 72 tab.

Higo S., Goto Y. A systematic list of molluscan shells from the Japanese Is. and the adjacent areas. Osaka: Kairu shuppansha. 1993. 148 pp.

Hoggarth M.A. Descriptions of some of the glochidia of the Unionidae (Mollusca: Bivalvia) // Malacologia. 1999. V. 41, No 1. P. 1–118.

Holandre J. Faune de département de la Moselle. Mollusques ou coquilles terrestres et fl uviales des environs de Metz. Metz, Thiel. 1836. 58 pp.

Huang Y., Liu H., Wu X.-P., Ouyang S. Testing the relationships of Chinese freshwater unionidae (Bivalvia) based on analysis of partial mitochondrial 16S rRNA sequences // J. Mollus. Stud. 2002. V. 68, No 4. P. 359–363.

Ihering H., von. Die Süßwasser-Bivalven Japans // Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft. 1893. V. 18. P. 145–166.

Inaba S. Morphological and ecological studies on the glochidia larvae of the Unionidae // Sci. Rep. Fac. Liberal Arts Educ., Gifu Univ. 1964. V. 3. P. 275–307.

International Commission on Zoological Nomenclature (ICZN). International Code of Zoological Nomenclature. Fourth Edition. ITZN, London. 1999. i–xxx + 1–306.

[Международный кодекс зоологической номенклатуры. Издание четвертое. Пер. с англ. и фр. СПб. 2000. 221 с.

Kantor Yu.I., Vinarski M.V., Schileyko A.A., Sysoev A.V. Continental molluscs of Russia and adjacent territories, version 2.3.1. // Ruthenica. 2010. http://www.ruthenica.com/documents/Continental_Russian_molluscs_ver2-3-1.pdf

Klishko O.K., Lopes-Lima M., Bogan A.E., Matafonov D.V., Froufe E. Morphological and molecular analyses of Anodontinae species (Bivalvia, Unionidae) of Lake Baikal and Transbaikalia. PLoS One. Public Library of Science. 2018.13: e0194944. doi:10.1371/journal.pone.0194944

Klishko O.K., Lopes-Lima M., Froufe E., Bogan A.E. Solution of taxonomic status of *Unio mongolicus* Middendorff, 1851 (Bivalvia: Unionidae) from the locality in Transbaikalia and history of its taxonomy // Ruthenica. 2019. V. 29, No. 1. P. 55–70.

Klishko O., Lopes-Lima M., Froufe E., Bogan A., Abakumova V. Systematics and distribution of *Cristaria herculea* (Bivalvia, Unionidae) from the Russian Far East // ZooKeys. 2016. V. 580. P. 13–27. <http://dx.doi.org/10.3897/zookeys.580.7588>

Klishko O., Lopes-Lima M., Froufe E., Bogan A., Vasiliev L., Yanovich L. Taxonomic reassessment of the freshwater mussel genus *Unio* (Bivalvia: Unionidae) in Russia and Ukraine based on morphological and molecular data // Zootaxa. 2017. V. 4286, No 1. P. 93–112. doi: 10.11646/zootaxa.4286.1.4

Klunzinger M.W., Beatty S.J., Morgan D.L., Thomson G.J., Lymbery A.J. Glochidia ecology in wild fish populations and laboratory determination of competent host fishes for an endemic freshwater mussel of south-western Australia // Aust. J. Zool. 2012. V. 60, No 1. P. 26–36.

Kondakov A.V., Bespalaya Y.V., Vikhrev I.V., Konopleva E.S., Gofarov M. Yu., Tomilova A.A., Vinarski M.V., Bolotov I.N. The Asian pond mussels rapidly colonize Russia: successful invasions of two cryptic species to the Volga and Ob rivers // BioInvasions Records. 2020. V. 9, No 3. P. 504–518.

Kondo T. Taxonomic revision of *Inversidens* (Bivalvia: Unionidae) // Venus (Jap. Jour. Malac.). 1982. V. 41. P. 181–198.

Kondo T. Revision of the genus *Inversiunio* (Bivalvia: Unionidae) // Venus (Jap. Jour. Malac.). 1998. V. 57. P. 85–93.

Kondo T. Monograph of Unionoida in Japan (Mollusca: Bivalvia) // Special Publication of the Malacological Society of Japan. No 3. Tokyo, 2008. 69 pp.

Kondo T., Kobayashi O. Revision of the Genus *Margaritifera* (Bivalvia: Margaritiferidae) of Japan, with Description of a New Species // Venus (Jap. Jour. Malac.). 2005. V. 64. P. 135–140.

Kovitvadhi U., Chatchavalvanich K., Noparatnaraporn N., Machado J. Scanning electron microscopy of glochidia and juveniles of the freshwater mussel, *Hyriopsis myersiana* // Invertebr. Reprod. Dev. 2001. V. 40, No 2/3. P. 143–151.

Küster H.C. Die Gattung *Anodonta* nebst den ubrigen Najaden mit unvollkommenem Schloss Systematisches Conchylien-Cabinet von Martini und Chemnitz. 1838. Bd 9. Abth. 1. P. 41–64.

Küster H.C., Clessin S. Die Gattung *Anodonta* nebst den übrigen Najaden mit unvollkommen Schloss // Abbildungen nach der Natur mit Beschreibungen. Nürnberg, 1876. 287 pp.

Labay V.S., Shulga O.P. Two new species and a new subspecies of large Bivalvia (Unionidae) from fresh waters of Sakhalin Island // Ruthenica. 1999. V. 9, No 1. P. 77–80.

Lamarck J.P.B.A. de Monet de. Histoire naturelle des animaux sans vertebres, presentant les caracteres generaux et particuliers de ces animaux, leur distribution, leurs classes, leurs familles, leurs genres, et la citation des principales especes qui s'y rapportent; precede d'une introduction offrant la determination des caracteres essentiels de l'animal, sa distinction du vegetal et des autres corps naturels, enfin, l'exposition des principes fondamentaux de la zoologie. Tome sixieme. Premiere partie. Paris: Verdiere, 1819. P. i–vi + 1–343.

Lea I. Observations on the genus *Unio*, together with descriptions of new genera and species in the families naiades, Conchae, Colimacea, Lymnaeana, Melaniana and Peristomiana. Philadelphia, Pennsylvania, USA: James Kay, Jun. and Co. 1834. 1: vii + 233 pp. 46 pls.

Lea I. A synopsis of the family Unionidae. Philadelphia, Pennsylvania, USA. Henry C. Lea. 1870. 4th ed. Xxx + 184 pp.

Leach W.E. The zoological miscellany; being descriptions of new, or interesting animals. Illustrated with coloured figures, drawn from nature, by R.P. Nodder. London. Nodder. 1814. V. 1. P. 1–144, pls. 1–60.

Lindholm W.A. *Anodonta arcaeformis* Heude im Süd Ussuri-Gebiet // Arch. für Molluskenkunde. 1925. Bd 57, H. 4. S. 137–139.

Lindholm W.A. Einige neue Mollusken (Pelecypoda und Gastropoda) aus dem Gewässern Südost-Sibiriens // Докл. АН СССР. 1929. С. 302–306.

Linnaeus C. Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Tomus 1. Editio decima, reformata. Holmia (Stockholm): Laurentii Salvii, 1758. iv + 824 pp.

Lopes-Lima M. Perspectives on Current Knowledge and Conservation of Freshwater Mussels (Bivalvia: Unionoida). Porto: Faculdade de Ciências Universidade Porto, 2005. 129 pp.

Lopes-Lima M., Froufe E., Tu Do V., Ghamizi M., Mock K.E., Kebapçi Ü., Klishko O., Kovitvadhi S., Kovitvadhi U., Paulo O.S., Pfeiffer III J.M., Raley M., Riccardi N., Şereflişan H., Sousa R., Teixeira A., Varandas S., Wu X., Zanatta D.T., Zieritz A., Bogan A.E. Phylogeny of the most species-rich freshwater bivalve family (Bivalvia: Unionida: Unionidae): Defining modern subfamilies and tribes // Mol. Phylogenetic Evol. 2017. V. 106. P. 174–191. doi: 10.1016/J.YMPVE.2016.08.021

Lopes-Lima M., Hattori A., Kondo T., Lee J.H., Kim S.K., Shirai A., Hayashi H., Usui T., Sakuma K., Toriya T., Sunamura Y., Ishikawa H., Hoshino N., Kusano Y., Kumaki H., Utsugi Y., Yabe S., Yoshinari Y., Hiruma H., Tanaka A., Sao K., Ueda T., Sano I., Miyazaki J.-I., Gonçalves D., Klishko O.K., Konopleva E.S., Vikhrev I.V., Kondakov A.V., Gofarov M. Yu., Bolotov I.N., Sayenko E.M., Soroka M., Zieritz A.,

Bogan A.E., Froufe E. Freshwater mussels (Bivalvia: Unionidae) from the rising sun (Far East Asia): phylogeny, systematics, and distribution // Mol. Phylogenet. Evol. 2020. V. 146, No 106755. P. 1–27. DOI: 10.1016/j.ympev.2020.106755

Lopes-Lima M., Sousa R., Geist J., Aldridge D.C., Araujo R., Bergengren J., Bespalaya Y., Bódis E., Burlakova L., Damme D.V., Douda K., Froufe E., Georgiev D., Gumpinger C., Karatayev A., Kebapci Ü., Killeen I., Lajtner J., Larsen B.M., Lauceri R., Legakis A., Lois S., Lundberg S., Moorkens E., Motte G., Nagel K.-O., Ondina P., Outeiro A., Paunovic M., Prié V., Proschwitz T. von, Riccardi N., Rudzīte M., Rudzītis M., Scheder C., Seddon M., Şereflişan H., Simić V., Sokolova S., Stoeckl K., Taskinen J., Teixeira A., Thielen F., Trichkova T., Varandas S., Vicentini H., Zajac K., Zajac T., Zogaris S. Conservation status of freshwater mussels in Europe: state of the art and future challenges // Biol Rev. 2017. V. 92. P. 572–607. <https://doi.org/10.1111/brv.12244>

Martens E. Uebersicht über die von den Herren Dr. Fr. Hilgendorf und Dr. W. Dönitz in Japan gesammelten Binnemollusken // Sitzungs-Berichte der Gesellschaften naturforschender Freunde zu Berlin. 1877. P. 97–123.

Martens E. Koreanische Süßwasser-Mollusken // Zool. Jahrb. Suppl. (Festschr. Z. 80 Geburtstage des K. Möbius). 1905. Bd 8. S. 23–70.

Middendorff A. Sur un envoi adressé al ‘Academie per M. Sensinov de Nertchinsk et sur une nouvelle espece d’Anodonte // Bull. phys.-math. Acad. Sci. St. Petersburg, 1847. V. 6. P. 302–304.

Middendorff A. Malacozoologia rossica 2, 3 // Mem. Acad.Sci. St. Peterburg. Ser. Sci. Nat. 1849. V. 6. P. 1–187.

Middendorff A. Beschreibung einiger Mollusken-Arten, nebsteinem Blicke auf der geographischen Mollusken-Arten, nebsteinem Blicke auf der geographischen Character der Land-und Süsswasser-Mollusken Nord-Asians // Bull. phys.-math. Acad. Sci. St. Petersburg, 1850. V. 9. P. 108–112.

Middendorff A. Mollusken // Reise in den äussersten Norden und Oster Sibiriens während der Jahre 1843 und 1844. St. Petersburg, 1851. Bd 2, Th. 1. S. 163–464. Taf. 8–30.

Modell H. Das natürliche system der najaden // Arch. für Molluskenkd. 1942. Bd 74. S. 161–191.

Modell H. Die Anodontinae, Ortm. emend. (Najad. Mollusca). Eine Studie über die Zusammenhänge von Klimazonen und Entwicklungsgeschichte (Klimazonentheorie) // Jenaische Z. Med. Naturwiss. 1945. Bd 78. S. 58–100.

Modell H. Das natürliche system der najaden 2 // Arch. für Molluskenkd. 1949. Bd 78. S. 29–46.

Modell H. Das natürliche system der najaden 3 // Arch. für Molluskenkd. 1964. Bd 93. S. 71–126.

Moss B. Ecology of Freshwaters. A view for the twenty-first century. 4th ed. The Atrium, Southern Gate, Chichester, West Sussex (UK): Wiley-Blackwell – A John Wiley & Sons, Ltd. 2010. 433 pp.

Müller O.F. Vermium terrestrium et fluviatilium, seu animalium infusoriorum, helminthicorum, et testaceorum, non marinorum suecincta historia. Volumen alterum. Havniae et Lipsiae, Heineck et Faber. 1774. 390 pp.

Nagel K.O. Anatomische und morphologische Merkmale europäischer Najaden (Unionoidea: Margaritiferidae und Unionidae) und ihre für die Systematik // *Heldia*. 1999. Bd 2 (Sonderheft 3). S. 33–48.

Nagel K.O., Badino G., Celebrano G. Sistematics of European naiades (Bivalvia: Margaritiferidae and Unionidae): a review and some new aspects // *Malacol. Rev.* 1998. Suppl. 7. P. 83–104.

Nilsson S. Historia Molluscorum Sveciae terrestrium et fluviatilim breviter delineata. Lund. 1822. 124 p.

Pallas P.S. Reise durch verschiedene Provinzen des Russischen Reichs. Erster Theil. Physicalische Reise durch verschiedene Provinzen des Russischen Reichs im 1768 und 1769-sten Jahre. St. Petersburg: Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften. 1771. [12] + 504 pp. Tabs. 1–11 + Tabs. A–L.

Pfeiffer C. Naturgeschichte Deutcher Land- und Süsswasser-Mollusken, 2. Weimar, Verlage des Grossherzogl. Sachs, 1825. 40 pp.

Pfeiffer J.M., Graf D.L. Evolution of bilaterally asymmetrical larvae in freshwater mussels (Bivalvia: Unionoida: Unionidae) // *Zool. J. Linn. Soc.* 2015. V. 175. P. 307–318.

Pilsbry H.A. On Japanese species of *Corbicula* // *Annotationes Zoologicae Japonenses* (Tokyo). 1907. V. 6, No 3. P. 153–160.

Prime T. Nortes on Species of the family Corbiculinae // *Ann. Lyceum Nat. Hist.* N.Y, 1864. V. 8, No 2, 3. P. 68. Fig. 15.

Protasov A., Sulaieva A., Morozovska I., Lopes-Lima M., Sousa R. A massive freshwater mussel bed (Bivalvia: Unionidae) in a small river in Ukraine // *Folia Malacologica*. 2015. V. 23, No 4. P. 273–277.

Prozorova L.A., Bogatov V.V. Large bivalve molluscs (Bivalvia, Unioniformes) of Lake Baikal // *Hydrobiologia*. 2006. S. 568. P. 201–205.

Retzius A.J. Dissertatio historico-naturalis sistens nova Testaceorum genera. Quam venia ampliss. facult. philosophicae preside D.M. Andr. J. Retzio ... defert L.M. Philipsson ... in-4o, Lundae, 1788. 23 pp.

Rhoades C.C., Entwistle D., Butler D. The influence of wildfire extent and severity on streamwater chemistry, sediment and temperature following the Hayman Fire, Colorado // *Int. J. of Wildland Fire*. 2011. V. 20. P. 430–442.

Rossmässler E.A. Iconographie der Land- und Süsswasser-Mollusken, Europa's, mit vorzuglicher Berücksichtigung der Europaischen noch nicht abgebildeten Arten. Dresden, Leipzig, 1835. V. 1, No 1. P. 1–132.

Rossmässler E.A. Iconographie der Land- und Süsswasser-Mollusken, Europa's, mit vorzuglicher Berücksichtigung der Europaischen noch nicht abgebildeten Arten. Dresden; Leipzig, 1836a. V. 1, No 3. P. 1–33.

Rossmässler E.A. Iconographie der Land- und Süsswasser-Mollusken, Europa's, mit vorzuglicher Berücksichtigung der Europaischen noch nicht abgebildeten Arten. Dresden; Leipzig, 1836b. V. 1, No 4. P. 1–27.

Sano I., Shirai A., Kondo T., Miyazaki J.-I. Phylogenetic relationships of Japanese Unionoida (Mollusca: Bivalvia) based on mitochondrial 16S rDNA sequences // *JWARP*. 2017. V. 9, No 5. P. 493–509.

Sayenko E.M. Data on ultra-sculpture of glochidia of *Cristaria tuberculata* (Unionidae: Anodontinae) from the Khanka Lake (Russian Far East) // Bull. RFEMS. 2016. V. 20, No 2. P. 81–88.

Sayenko E.M., Pearce T.A., Shea E.K. Glochidial morphology of selected species of the genera *Cristaria* Schumacher, 1817 and *Sinanodonta* Modell, 1945 (Bivalvia: Unionidae) from Far Eastern Russia // Amer. Malac. Bull. 2005. V. 20. P. 11–21.

Sayenko E.M., Soroka M., Akiyama Y.B., Uechi T., Ito K., Kondo M. Taxonomic status of genera *Nodularia*, *Middendorffinaia* and *Inversiunio* (Bivalvia: Unionidae) from South-East Asia: morphometric, genetic and GenBank data // Systematics and Biodiversity. 2021. V. 19, No 1. P. 54–73. DOI: 10.1080/14772000.2020.1844817

Sayenko E.M., Soroka M., Kholin S.K. Comparison of the species *Sinanodonta amurensis* Moskvicheva, 1973 and *Sinanodonta primorjensis* Bogatov et Zatravkin, 1988 (Bivalvia: Unionidae: Anodontinae) in view of variability of the mitochondrial DNA cox1 gene and conchological features // Biol. Bull. 2017. V. 3. P. 266–276.

Schrenck L. Reisen und Forschungen im Amur-Lande. 2. Mollusken des Amur-Lande und des Nordjaponischen Meeres. Spb, 1867. P. 257–973.

Schumacher F.C. Oversigt over det Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs Forhandlinger og dets Medlemmers Arbeider; i de sidste to Aar; af professor Órsted, ridder af Dannebroggen, Selskabets Secretaip. 1813–1815.

Schumacher F.C. Essai d'un nouveau système des habitations des vers testacès, avec XXII planches. Copenhague, Schultz. 1817. [3]+287 pp.

Shikhov E.V., Zatravkin M.N. The comparative method of taxonomic study of Bivalvia used by Soviet malacologists // Malakologische Abhandlungen. Staatliches Museum für Tierkunde Dresden. 1991. Bd 15, No 17. S. 149–159.

Simpson C.T. Synopsis of the Najades, or pearly freshwater mussels // Proc. United States Nat. Museum. 1900. V. 22. P. 601–1044.

Simpson C.T. A descriptive catalogue of the Najades or pearly freshwater mussels. 1914. Detroit. Pt. I, I–XI. P. 1–524.

Spengler L. Beskrivelse over et nyt Slaegt af de toskallede Konkylier, forhen af mig kaldet Chaena, saa og over det Linneiske Slaegt Mya, hvilket noiere bestemmes, og inddeles i tvende Slaegter. Skrivter af Naturhistorie-Selskabet, Kiobenhavn, 1793. Bd 3, No 1. P. 16–69.

Strayer D.L. Freshwater mussel ecology. A Multifactor Approach to Distribution and Abundance. University of California Press. 2008. Freshwater Ecology Series, 1. 204 pp.

Strayer D.L., Dudgeon D. Freshwater biodiversity conservation: recent progress and future challenges // J.N. Amer. Benthol. Soc. 2010. V. 29. P. 344–358.

Suzuki K. New form of *Anodonta* from Hokkaido and Karahuto // Venus (Jap. Jour. Malac.). 1939. V. 9. P. 129–145.

Thompson A.W. Growth and Form. Cambridge; N.Y.: Univ. Press, 1946. 1116 pp.

Timoshkin O.A., Samsonov D.P., Yamamuro M., Moore M.V., Belykh O.I., Malnik V.V., Sakirko M.V., Shirokaya A.A., Bondarenko N.A., Domysheva V.M., Fedorova G.A., Kochetkov A.I., Kuzmin A.V., Lukhnev A.G., Medvezhonkova O.V., Nepokrytykh A.V.,

Pasynkova E.M., Poberezhnaya A.E., Potapskaya N.V., Rozhkova N.A., Sheveleva N.G., Tikhonova I.V., Timoshkina E.M., Tomberg I.V., Volkova E.A., Zaitseva E.P., Zvereva Yu.M., Kupchinsky A.B., Bukshuk N.A. Rapid ecological change in the coastal zone of Lake Baikal (East Siberia): Is the site of the world's greatest freshwater biodiversity in danger? // *J. Great Lakes Research*. 2016. No 42. P. 487–497. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jglr.2016.02.011>

Turton W. A manual of the land and freshwater shells of the British Islands arranged according to the more modern systems of classification; and described from perfect specimens in the author's cabinet: with coloured plates of every species. London, 1831. 152 pp. 10 plates.

Uchino T., Shirako T., Yoshizato N., Yoshinari G., Torii T., Nakamura M. A Species of *Anemina* (Bivalvia: Unionidae) from Shizuoka Prefecture, Central Japan // *Venus (Jap. Jour. Malac.)*. 2021. V. 79. P. 1–14. http://doi.org/10.18941/venus.79.1-4_1

Vinarski M.V., Kantor Y.I. Analytical Catalogue of Fresh and Brackish Water Molluscs of Russia and Adjacent Countries. Moscow: A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of RAS, 2016. 544 p.

Vörösmarty C.J., McIntyre P.B., Gessner M.O., Dudgeon D., Prusevich A., Green P., Glidden S., Bunn S.E., Sullivan C.A., Reidy Liermann C., Davies P.M. Global threats to human water security and river biodiversity // *Nature*. 2010. V. 467. P. 555–561. doi: 10.1038/nature09440

Wächtler K., Mansur M.C.D., Richter T. Larval types and early postlarval biology in naiads (Unionida) // *Ecology and evolution of the freshwater mussels Unionoida. Ecological Studies*. Springer. 2001. V. 145. P. 93–125.

Watters G.T. Form and function of unionoidean shell sculpture and shape (Bivalvia) // *Am. Malacol. Bull.* 1994. V. 11. P. 1–20.

Westerlund C.A. Exposé critique des mollusques de terre et d'eau douce de la Suede et de la Norvege // *Nova Acta Societatis Regiae Scientiarum Upsaliensis*. 1871. Ser. 3. V. 8, No 1. P. 1–200.

Westerlund C.A. Fauna der in der Paläarctischen Region lebenden Binhencoconchylien. VII. Malacozoa Acephala. Lund: H. Ohlsson's Buchdr., 1890. P. 1–319.

Westerlund C.A. Beiträge zur Molluskenfauna Russlands // Ежегодн. Зоол. музея Акад. наук. 1897. Т. II. Spb. C. 117–143.

Wu X., Liang Y., Wang H., Oyang Sh. Morphological characters of glochidia of Unionidae and the taxonomic significance // *Acta Hydrobiol. Sin.* 1999. V. 23 (Suppl.). P. 139–147.

Wu X., Liang Y., Wang H., Ou Y. A comparative study on glochidial morphology of Unionidae (Bivalvia). II. *Lanceolaria, Lamprotula, Hyriopsis* and *Cristaria* // *Acta Hydrobiol. Sin.* 2000. V. 24, No 3. P. 252–258.

Zieritz A., Sartori A.F., Bogan A.E., Aldridge D.C. Reconstructing the evolution of umbonal sculptures in the Unionida // *J. Zool. Syst. Evol. Res.* 2015. V. 53, No 1. P. 76–86.

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ

А

abbreviata, *Nodularia* – 58, 59, 130, 132
abbreviatus, *Unio douglasiae* var. – 58
alimovi, *Arsenievinaia* – 75, 232, 240
alimovi, *Middendorffinaia* – 60, 138
alimovi, *Middendorffinaia mongolica* – 61, 138
Amuranodonta – 52, **68**, 69, 198, 220
(*Amuranodonta*) *boloniensis*,
 Buldowskia – 70
Amurbuldowskia – 70, 222
(*Amurbuldowskia*) *sitaensis*,
 Buldowskia – 224
amurensis, *Corbicula* – 260
amurensis, *Corbicula nevelskoyi* – 78, 260
amurensis, *Nodularia* – 58
amurensis, *Nodularia douglasiae* – 59,
 130
amurensis, *Sinanodonta* – 67, 190
amurensis, *Sinanodonta schrenckii* – 68,
 182, 190
Amurunio – 29
(*Amurunio*) *lebedevi*, *Nodularia* – 57
anatina, *Anodonta* – 23, 24, 26, 61–63,
 71, 148, 150, 152, 154, 156, 158
anatina, *Anodonta anatina* – 63, 148
anatina anatina, *Anodonta* – 63, 148
anatina nilssoni, *Anodonta* – 63, 148, 150
anatina piscinalis, *Anodonta* – 62, 63,
 148, 152
anatina ponderosa, *Anodonta* – 63, 148,
 154
anatina var. *lenae*, *Anodonta*
 (*Anodonta*) – 148

anatina var. *rostrata*, *Anodonta* – 156
anatinum, *Colletopterum* – 23, 148, 156
Anemina – 53, **69**, 70, 220
(*Anemina*) *buldowskii*, *Sinanodonta* – 69,
 70, 202
Anemina buldowskii – 69
(*Anemina*) *fuscoviridis*, *Sinanodonta* –
 224
Anemina shadini – 70
(*Anemina*) *shadini*, *Sinanodonta* – 69, 70,
 202
Anodonta – 10, 11, 30, 51, **61**, 62, 64
Anodontinae – 50, 52, 61, 65, 74
Anodontini – 50, 65
apollonica, *Anodonta* – 168
apollonica, *Anodonta subcircularis* – 64,
 162, 168
apollonicum, *Colletopterum* – 62, 168
arcaeformis, *Anodon* – 69, 70
arcaeformis, *Anodonta* – 26
arcaeformis, *Anodonta (Haasiella)* – 69, 71
arcaeformis var. *flavotincta*, *Anodonta* –
 222
arcaeformis var. *suifunica*, *Anodonta* –
 26, 70, 204
Arsenievinaia – 73, 74, 232
arsenievi, *Middendorffinaia* – 59, 60, 138
ater, *Crassunio* – 124

Б

baeri, *Colletopterum* – 62, 63, 162, 166
Balanomorpha – 218
Balanus – 218
behningi, *Unio limosus* – 57, 112

- Beringiana – 53, **73**, 74, 75, 230
 beringiana, *Anodonta cellensis* var. – 73
 beringiana, *Beringiana* – 73, 74, 75, 226,
 228
 beringiana beringiana, *Beringiana* – 73,
 226
 beringiana, *Beringiana beringiana* – 73,
 226
 beringiana f. *compressa*, *Beringiana* – 73,
 226
 beringiana kamchatica, *Beringiana* – 73,
 226, 228
 beringiana youkonensis, *Beringiana* – 73,
 226, 230,
Bivalvia – 5, 7, 8, 16, 18, 19, 21, 22, 31,
 43, 45, 79
 bogatovi, *Lanceolaria* – 54, 98, 102
 bogatovi, *Lanceolaria maacki* – 54, 98,
 102
 boloniensis, *Amuranodonta* – 68
 boloniensis, *Buldowskia* – 71, 222
 boloniensis, *Buldowskia*
 (*Amuranodonta*) – 70, 222
borealis, *Margaritifera* – 47, 80, 86
borealis, *Margaritifera margaritifera* – 48,
 80, 86
boreosakhalinensis, *Kunashiria*
 japonica – 75, 232
bugensis, *Dreissena* – 76, 252
Buldowskia – 12, 26, 37, 38, 42, 43, 53,
 68, 70, 71, 72, 200, 216, 220
(Buldowskia) zatravkini, *Anemina* – 42
buldowskii, *Anemina* – 69, 70, 202
buldowskii, *Anodonta (Haasiella)* – 70
buldowskii, *Sinanodonta (Anemina)* – 69,
 70, 202
- C**
- Cardiida* (*Cardiiformes*) – 45, 75
cellensis var. *beringiana*, *Anodonta* – 73
cellensis var. *sorensiana*, *Anodonta* – 63,
 156
chankensis, *Lanceolaria* – 53, 54, 98, 108
chereshnevi, *Beringiana* – 230
Colletopterum – 62, 264
complanata, *Anodonta* – 64
complanata complanata, *Pseudanodonta* –
 64, 170
complanata elongata, *Pseudanodonta* –
 64, 170, 172
complanata, *Pseudanodonta* – 23, 24, 64,
 170, 172
complanata, *Pseudanodonta complanata* –
 64, 170
compressa, *Arsenievinaia* – 250
compressa, *Beringiana beringiana* f. – 73,
 226
compressa, *Kunashiria japonica* f. – 75,
 232, 250
continentalis, *Nodularia* – 140
continentalis, *Unio* – 59, 60, 136
conus, *Tumidiana* – 55
conus, *Unio* – 23, 24
conus, *Unio tumidus* – 57, 116, 120, 122
convexa, *Anodonta subcircularis* – 64,
 162, 166
convexum, *Colletopterum* – 62
coptzevi, *Arsenievinaia* – 74, 75, 232,
 240
coptzevi *Kunashiria* – 240
Corbicula – 10, 32, 45, **76**, 77, 78
Corbiculidae – 31, 76
Courtillieri, *Unio* cf. – 23
crassa, *Crassiana* – 23, 24, 55, 126
crassa var. *nana*, *Crassiana* – 124
Crassiana – 54, 55
crassitesta, *Sinanodonta* – 67, 68, 188,
 186
crassitesta, *Sinanodonta (Cristariopsis)* –
 66
crassus crassus, *Unio* – 57, 124

crassus musivus, *Unio* – 57, 124
crassus nana, *Unio* – 57, 124
crassus, *Unio* – 16, 18, 23, 24, 54, 55, 57, 124
crassus, *Unio crassus* – 57, 124
crassus var. *kungurensis*, *Crassunio* – 126
Cristariini – 52, 65
Cristaria – 52, **65**, 66, 174, 176, 182
Cristariopsis – 66
(*Cristariopsis*) *crassitesta*, *Sinanodonta* – 66
cygnea, *Anodonta* – 23, 24, 61, 62, 64, 65, 142, 144, 146
cygnea cygnea, *Anodonta* – 63, 142
clypeatus, *Mytilus* – 61
cygnea stagnalis, *Anodonta* – 63, 142, 146
cygnea zellensis, *Anodonta* – 63, 142, 144
cylindrica, *Buldoeskia* – 41, 70–72, 208, 216, 218, 220
cylindrica, *Lanceolaria* – 53, 104
cylindrical, *Unio* (*Lanceolaria*) – 98
cyprinorum, *Unio* – 57, 124

D

dahurica, *Dahurinaia* – 47
dahurica dahurica, *Margaritifera* – 48, 88
dahurica komarovi, *Margaritifera* – 48, 88, 90
dahurica, *Margaritifera* – 43, 46, 48, 49, 88
dahurica, *Margaritifera dahurica* – 48, 88
dahurica, *Unio* – 88
dahurica tiunovae, *Margaritifera* – 48, 88
Dahurinaia – 23, 46, 47
derzhavini, *Beringiana* – 73, 226
douglasiae amurensis, *Nodularia* – 59, 130
douglasiae douglasiae, *Nodularia* – 59, 130, 134

douglasiae middendorffi, *Nodularia* – 59, 130, 132, 134
douglasiae, *Nodularia* – 50, 58, 130, 132, 134, 138
douglasiae, *Nodularia douglasiae* – 59, 134
douglasiae var. *abbreviatus*, *Unio* – 58
douglasiae var. *mongolicus*, *Unio* – 59
douglasiae schrencki, *Nodularia* – 59, 130, 132, 134
douglasiae var. *schrencki*, *Unio* – 58
douglasiae, *Unio* – 57, 58
dulkeitiana, *Middendorffinaia* – 59, 60, 140
dulkeitiana, *Middendorffinaia suifunensis* – 61, 140
Dreissena – 9, 10, 13, 30, 45, **75**, 76, 252
Dreissenidae – 9, 45, 75, 252

E

elatior, *Corbicula* – 77, 78, 256, 260
Ellipsanodon – 66
(*Ellipsanodon*) *ovata*, *Sinanodonta* – 66
elongata, *Margaritifera* – 47, 84
elongata, *Margaritifera margaritifera* – 48, 80, 84
elongata milachewichi, *Pseudanodonta* – 64
elongata, *Pseudanodonta* – 23, 24, 64, 170, 172
elongata, *Pseudanodonta complanata* – 64, 170, 172
extrema, *Corbicula fluminalis* var. – 77, 78
extremalis, *Nodularia* – 58, 130
extremalis, *Nodularia* (*Magadaninaia*) – 57, 59
euscaphus, *Anodon* – 224
euscaphus, *Anodonta* – 224
euscaphus suifonica, *Haasiella* – 204

F

- finitima, Corbicula suifunensis – 256
 finitima, Corbicula japonica – 78, 254, 256
 flavotincta, Buldowskia – 69, 70, 72, 200, 222
 flavotincta, Anodonta arcaeformis var. – 222
 flavoviridis, Nodularia – 58, 59, 130, 132, 134
 fluminalis, Corbicula – 77, 258, 260
 fluminalis, Tellina – 76
 fluminalis var. extrema, Corbicula – 77, 78
 fukudai, Sinanodonta – 194
 fukudai, Sinanodonta lauta – 68, 194
 fuscoviridis, Anemina – 224
 fuscoviridis, Buldowskia – 71, 72, 224
 fuscoviridis, Sinanodonta (Anemina) – 224
 fuscula, Batavusiana – 126
 fusculus, Unio – 124

G

- georgiensis, Beringiana – 73, 226
 grayana, Lanceolaria – 53, 106
 grayanus, Unio – 53, 98
 grayii, Lanceolaria – 54, 106

H

- (Haasiella) arcaeformis, Anodonta – 69, 71
 (Haasiella) buldowskii, Anodonta – 70
 hassanica, Middendorffinaia – 60
 haconensis, Anodonta – 74
 haconensis, Kunashiria – 238
 haconensis, Kunashiria japonica – 75, 232, 238, 240, 242, 244, 246, 248
 herculea, Cristaria – 65, 66, 174, 176, 178
 herculea, Cristaria plicata var. – 174

I

- inflata, Amuranodonta – 68, 200
 inflata, Amuranodonta kijaensis – 69, 198, 200
 irgizlaica, Batavusiana – 126
 irgizlaica, Crassunio – 128
 irgizlaica, Unio – 57, 124
 iturupica, Kunashiria – 75, 232, 248
 iwakawai, Anodonta – 236
 iwakawai, Kunashiria – 236
 iwakawai, Kunashiria japonica – 75, 232, 236

J

- japonica, Anodonta – 74, 232
 japonica, Anodonta (A.) woodiana – 196
 japonica boreosakhalinensis, Kunashiria – 75, 232
 japonica, Corbicula – 31, 34, 77, 78, 254, 256, 258
 japonica, Corbicula japonica – 78, 254
 japonica f. compressa, Kunashiria – 75, 232, 250
 japonica finitima, Corbicula – 78, 254, 256
 japonica haconensis, Kunashiria – 75, 232, 238, 240, 242, 244, 246, 248
 japonica iwakawai, Kunashiria – 75, 232, 236
 japonica, Kunashiria – 75, 232, 234, 238, 242, 244
 japonica, Kunashiria japonica – 75, 232, 234
 japonica suifunensis, Corbicula – 78, 254, 256
 japonica taranetzi, Kunashiria – 75, 232, 244, 246, 248, 250
 japonica japonica, Corbicula – 78, 254, 258

japonica japonica, Kunashiria – 75, 232,
242
japonica zimini, Kunashiria – 242

K

kamchatica, Beringiana – 228
kamchatica, Beringiana beringiana – 73,
226, 228
kamchatica, Kurilinaia – 47, 92
kamchatica, Margaritifera middendorffii –
kijaensis, Amuranodonta – 69, 198
kijaensis, Amuranodonta kijaensis – 69,
198
kijaensis inflata, Amuranodonta – 198,
200
kijaensis pulchra, Amuranodonta – 198,
200
kletti, Pseudanodonta – 64, 170
komarovi, Dahirinaia – 88
komarovi, Margaritifera dahirica – 88,
90
koreana, Buldowskia – 70, 222
koreana, Buldowskia (Buldowskia) –
222, 224
Kunashiria – 53, 73, 74, 75, 232, 263,
266, 269
kungurensis, Crassunio crassus var. – 126
kurilensis, Dahirinaia – 46, 96
kurilensis, Kurilinaia – 47
kurilensis, Margaritifera – 48, 49, 96
Kurilinaia – 46, 47

L

laevis, Dahirinaia – 46
laevis, Ptychorhynchus – 46
laevis, Kurilinaia – 47
laevis, Margaritifera – 48, 49, 94
Lanceolaria – 50, 53, 54, 98, 106
Lanceolariini – 50, 53
lauta fukudai. Sinanodonta – 68, 194

lauta lauta, Sinanodonta – 68, 192, 194
lauta, Sinanodonta – 67, 68, 192, 194,
196
lauta, Sinanodonta lauta – 68, 192, 194
lebedevi, Nodularia – 28, 29, 58, 59, 130,
132
lebedevi, Nodularia (Amurunio) – 57
Lemma – 39
lenae, Anodonta (Anodonta) anatina
var. – 148
letourneuxi, Anodonta – 62
likharevi, Sinanodonta – 67, 184
likharevi, Sinanodonta schrencki – 68,
182, 184, 186, 188
limosus behningi, Unio – 57, 112
limosus, Unio – 55, 112
limosus, Unio pictorum – 57, 110, 112
lindholmi, Corbicula – 78, 256
lomakini, Amuranodonta – 68, 200,
lomakini, Buldowskia – 71
longirostris, Tumidiana – 55
longirostris, Unio – 118
longirostris, Unio tumidus – 57, 116, 118

M

maacki, Lanceolaria – 53, 54, 98, 100,
104
maacki bogatovi, Lanceolaria – 54, 98,
102
maacki, Lanceolaria maacki – 54, 98, 100
maacki maacki, Lanceolaria – 54, 98, 100
maacki ussuriensis, Lanceolaria – 54, 98,
104
Magadaninaia – 57, 58, 59, 134
(Magadaninaia) extremalis, Nodularia –
57
magnifica, Anodonta – 67
magnifica, Sympnynota – 66
manchurica, Sinanodonta – 67, 194
manchurica, Sinanodonta ovata – 68,
192, 194

- Margaritana – 92
 Margaritifera – 23, 45, **46**, 48, 49
 margaritifera, Margaritana – 46
 margaritifera, Margaritifera – 23, 24, 48,
 80, 82, 84, 86
 margaritifera, Margaritifera
 margaritifera – 48, 80, 82
 margaritifera margaritifera,
 Margaritifera – 48, 80, 82
 margaritifera borealis, Margaritifera – 48,
 80, 86
 margaritifera elongata, Margaritifera –
 48, 80, 84
 margaritifera, Mya – 46, 55
 Margaritiferidae – 8, 9, 12, 31
 marmorata, Stenopsyche – 36, 37, 38
 martensi, Middendorffinaia – 60
 maihensis, Middendorffinaia – 60
 Middendorffinaia – 37, **59**, 60, 136
 middendorffi kamchatica, Daurinaia –
 92
 middendorffi kamchatica, Margaritifera –
 49, 92
 middendorffi, Kurilinaia – 47
 middendorffi, Margaritifera – 46, 47, 49,
 92
 middendorffi, Margaritifera
 middendorffi – 49, 92
 middendorffi middendorffi,
 Margaritifera – 49, 92
 middendorffi, Nodularia – 58, 132
 middendorffi, Nodularia douglasiae – 59,
 130, 132, 134
 Middendorffinaia – 37, 38, 42, 136, 262,
 275
 milachewichi, Pseudanodonta elongata –
 64
 milashevichi, Colletopterum – 62, 64,
 162, 166
 mongolica alimovi, Middendorffinaia –
 61, 138
 mongolica, Middendorffinaia – 36, 37,
 38, 39, 60, 136, 138
 mongolica, Middendorffinaia
 mongolica – 60, 138
 mongolica mongolica,
 Middendorffinaia – 60, 138
 mongolica ochotica, Middendorffinaia –
 60, 138
 mongolica ussuriensis,
 Middendorffinaia – 60, 138
 mongolicus, Unio – 59, 271
 mongolicus, Unio douglasiae var. – 59
 moskvichevae, Nodularia – 58, 59, 130,
 131
 musiva, Crassiana – 23, 24, 55
 musivus, Unio crassus – 124, 126
- N**
- nana, Crassiana – 23, 24, 55
 nana, Crassiana crassa var. – 124, 126,
 128
 nana, Unio crassus – 57, 124, 126, 128
 nevelskoyi, Corbicula – 77, 78, 260
 nevelskoyi, Corbicula nevelskoyi – 78
 nevelskoyi amurensis, Corbicula – 78, 260
 nevelskoyi nevelskoyi, Corbicula – 78,
 260
 nevelskoyi sirotskii, Corbicula – 78, 260
 nilssoni, Anodonta anatina – 63, 148, 150
 nilssoni, Colletopterum – 23, 24, 150
 Nodularia – 22, 37, 50, 51, **57**, 58, 59,
 130, 134, 136
 nordenskioldi, Pseudanodonta – 64
- O**
- ochotica, Middendorffinaia – 59, 138
 ochotica, Middendorffinaia mongolica –
 60, 138
 ostiaria, Anodonta subcircularis – 63,
 162, 164, 166

ostiarium, *Colletopterum* – 164
ovata ovata, *Sinanodonta* – 68, 192, 194
ovata manchurica, *Sinanodonta* – 68,
192, 194
ovata, *Sinanodonta* – 66, 68, 192
ovata, *Sinanodonta* (*Ellipsanodon*) – 66
ovata, *Sinanodonta ovata* – 68, 192, 194

P

parva, *Amuranodonta* – 68, 70, 222
parva, *Buldowskia* – 222
pictorum limosus, *Unio* – 57, 110, 112
pictorum, *Mya* – 55
pictorum pictorum, *Unio* – 57, 110
pictorum protractus, *Unio* – 57, 110, 114
pictorum, *Unio* – 7, 16, 23, 24, 55, 56,
110
pictorum, *Unio pictorum* – 57, 110
piscinale, *Colletopterum* – 23, 24, 62,
152, 156
Piscinaliana – 62
piscinalis, *Anodonta* – 26, 27, 28, 62,
152, 262
piscinalis, *Anodonta anatina* – 62, 63,
148, 152
piscinalis var. *volgensis*, *Anodonta* – 63,
158, 166
plicata, *Cristaria* – 65, 174, 180
plicata var. *herculea*, *Cristaria* – 174
primorjiensis, *Sinanodonta* – 67, 68, 266
polymorphus, *Mytilus* – 75
polymorpha, *Dreissena* – 30, 43, 76, 252
ponderosa, *Anodonta anatina* – 63, 148,
154
ponerousum, *Colletopterum* – 23, 24, 154
producta, *Corbicula* – 77, 78, 258
protractus, *Unio* – 23, 24, 114
protractus, *Unio pictorum* – 57, 110, 114
prozorovae, *Dahurinaia* – 47, 88
Pseudanodonta – 51, 64, 65
Pseudanodontinae – 65, 74

Pseudopotomida – 59, 60
Psilunioninae – 12, 55
Psilunio – 55
pulchra, *Amuranodonta* – 68, 200
pulchra, *Amuranodonta kijaensis* – 69,
198, 200
pumile, *Amuranodonta* – 222
pumile, *Anodonta* – 222

R

renzini, *Sinanodonta* – 67, 68
rostrata, *Anodonta* – 63, 156
rostrata, *Anodonta anatina* var. – 156
rostratum, *Colletopterum* – 82, 156

S

sachalinensis, *Margaritana* – 46, 49, 94
sachalinensis, *Nodularia* – 58, 59, 130,
134
schrenckii amurensis, *Sinanodonta* – 68,
182, 190
schrenckii likharevi, *Sinanodonta* – 68,
182, 184, 186, 188
schrenckii schrenckii, *Sinanodonta* – 67
schrenckii, *Sinanodonta* – 67
schrenckii, *Sinanodonta schrenckii* – 67
schrencki, *Nodularia* – 130, 132
schrencki, *Nodularia douglasiae* – 59,
130, 132, 134
schrencki, *Unio douglasiae* var. – 58
shadini, *Anemina* – 69, 70, 202
shadini, *Buldowskia* – 70
shigini, *Dahurinaia* – 46, 49, 92
shigini, *Kurilinaia* – 47
shadini, *Middendorffinaia* – 59, 60, 140
shadini, *Middendorffinaia suifunensis* –
61, 140
shadini, *Sinanodonta* – 202, 204
shadini, *Sinanodonta* (*Anemina*) – 69, 70,
202

- sihotealinica, Amuranodonta – 74
 sihotealinica, Arsenieviniaia – 74
 sihotealinica, Kunashiria – 75, 232, 238
 Sinanodonta – 21, 37, 38, 42, 43, **66**, 67,
 69, 176, 182, 192, 196
 sinanodontoides, Kunashiria – 75, 232,
 246
 sirotskii, Corbicula – 260
 sirotskii, Corbicula nevelskoyi – 78, 260
 sitaensis, Amuranodonta – 68
 sitaensis, Buldowskia – 70, 222
 sitaensis, Buldowskia
 (Amurbulidowskia) – 222
 sorensiana, Anodonta cellensis var. – 63,
 156
 sorensianum, Colletopterum – 156
 Sphaeriidae – 11
 Spirogira – 34
 stagnalis, Anodonta cygnea – 63, 142,
 146
 starobogatovi, Amuranodonta – 54, 70
 Stenopsyche – 36
 Stenopsychidae – 36
 Stigeoclonium – 34
 subcirculare, Colletopterum – 62, 162
 subcircularis, Anodonta – 62, 63, 162,
 166, 168
 subcircularis, Anodonta subcircularis –
 63, 162
 subcircularis apollonica, Anodonta – 64,
 162, 168
 subcircularis convexa, Anodonta – 64,
 162, 166
 subcircularis ostiaria, Anodonta – 63,
 162, 164, 166
 subcircularis subcircularis, Anodonta –
 63, 162
 suifunensis, Amuranodonta – 212, 222
 suifunensis, Buldowskia – 26, 212, 214
 suifunensis, Buldowskia suifunica – 72,
 204, 208, 212, 214
 suifunensis, Corbicula – 78, 256, 258
 suifunensis, Corbicula japonica – 78,
 254, 256
 suifunensis, Dahirinaia – 46, 47, 48, 88
 suifunensis dulkeitiana,
 Middendorffinaia – 61, 140
 suifunensis, Middendorffinaia – 59, 60,
 61, 136, 140
 suifunensis, Middendorffinaia
 suifunensis – 61, 140
 suifunensis shadini, Middendorffinaia –
 61, 140
 suifunensis suifunensis,
 Middendorffinaia – 61, 140
 suifunensis weliczkowskii,
 Middendorffinaia – 61, 140
 suifunica, Anodonta arcaeformis var. –
 26, 70, 204
 suifunica, Buldowskia – 26, 70–71, 204,
 206, 208, 210, 216
 suifunica, Buldowskia suifunica – 72,
 204, 206, 208, 212, 214
 suifunica, Haasiella euscaphus – 204
 suifunica, Nodularia – 58, 59, 130, 134
 suifunica suifunica, Buldowskia – 72,
 204, 206, 208, 212, 214
 suifunica suifunensis, Buldowskia – 72,
 204, 208, 212, 214
 Suifununio – 59, 60
 suputinensis, Buldowskia – 70, 204

Т

- taranetzi, Beringiana – 74
 taranetzi, Kunashiria – 244
 taranetzi, Kunashiria japonica – 75, 232,
 244, 246, 248, 250
 tiunovae, Dahirinaia – 46, 47, 88
 tiunovae, Margaritifera dahurica – 48, 88
 togakushiensis, Margaritifera – 48, 49, 96
 transbaicalica, Dahirinaia – 47, 88, 90
 tuberculata, Cristaria – 65, 66, 180

tumida, *Tumidiana* – 55
Tumidiana – 54, 55
tumidus conus, *Unio* – 57, 116, 120, 122
tumidus longirostris, *Unio* – 57, 116, 118
tumidus tumidus, *Unio* – 57, 116
tumidus, *Unio* – 23, 24, 26, 27, 54, 55,
57, 114, 116, 118, 120, 122
tumidus, *Unio tumidus* – 57, 116

U

Unio – 18, 26, 30, 50, 54, 55–58, 92, 114,
130
Unionida (*Unioniformes*) – 16, 45, 67
Unionidae – 8, 9, 12, 13, 16, 22–24, 33,
45, 50, 62
Unioninae – 12, 50, 53, 65
Unionini – 50, 54, 55, 136
ussuriensis, *Dahurinaia* – 47–49, 88, 90
ussuriensis, *Lanceolaria* – 53, 54, 104,
106
ussuriensis, *Lanceolaria maacki* – 54, 98,
104
ussuriensis, *Middendorffinaia* – 59, 60,
138
ussuriensis, *Middendorffinaia*
mongolica – 60, 138

V

vladivostokensis, *Nodularia* – 58, 59,
130, 134
volgense, *Colletopterum* – 162, 166

volgensis, *Anodonta* – 168
volgensis, *Anodonta piscinalis* var. – 63,
158, 166

W

weliczkowskii, *Middendorffinaia* – 60,
140
weliczkowskii, *Middendorffinaia*
suifunensis – 60, 140
woodiana, *Sinanodonta* – 66
woodiana japonica, *Anodonta* (A.) – 196

Y

youkonensis, *Beringiana* – 74, 230
youkonensis, *Beringiana beringiana* – 73,
226, 230

Z

zatravkini, *Kurilinaia* – 47, 49, 92
zarjaensis, *Arsenievinaia* – 75, 232, 242,
zarjaensis, *Kunashiria* – 234
zatravkini, *Anemina* (*Buldowskia*) – 42
zatravkini, *Arsenievinaia* – 75, 232
zellensis, *Anodonta* – 142, 144, 146
zellensis, *Anodonta cygnea* – 63, 142,
144
zimini, *Arsenievinaia* – 74, 75, 232, 242
zimini, *Kunashiria* – 242

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	5
Морфология раковины и мягких тканей.....	7
Методы сбора и камеральной обработки	13
Компараторный метод	16
Особенности биологии	30
Определительные ключи.....	44
Таблицы фотографий и рисунков	79
Литература	262
Указатель латинских названий.....	278

Научное издание

Виктор Всеволодович Богатов

КРУПНЫЕ ДВУСТВОРЧАТЫЕ МОЛЛЮСКИ
ПРЕСНЫХ ВОД РОССИИ

(иллюстрированный атлас)

Корректор *Л.А. Русова*

Компьютерная верстка *С.В. Филатов*

На обложке – все фото автора:
«озеро Эврон, бассейн Нижнего Амура»,
«раковина Кристарии гигантской / *Cristaria herculea* (Middendorff, 1847)
из бассейна Нижнего Амура»

Подписано к печати 29.04.2022.

Формат 70x100/16. Усл. п. л. 23,3. Уч.-изд. л. 18.

Тираж 300 экз. Заказ 1883.

Издательство ООО «Дальнаука»
690106, г. Владивосток, пр. Красного Знамени, 10, каб. 20
Тел. +7 9242630160. E-mail: naukadv@mail.ru
<http://www.dalnauka.ru>

Отпечатано в АО «ИПК «Дальпресс»
690106, г. Владивосток, пр-т «Красного Знамени», 10