№22 2020
International independent scientific journal
VOL. 1

ISSN 3547-2340

Frequency: 12 times a year – every month.
The journal is intended for researches, teachers, students and other members of the scientific community. The journal has formed a competent audience that is constantly growing.

All articles are independently reviewed by leading experts, and then a decision is made on publication of articles or the need to revise them considering comments made by reviewers.

Editor in chief – Jacob Skovronsky (The Jagiellonian University, Poland)

- Teresa Skwirowska - Wrocław University of Technology
 - Szymon Janowski - Medical University of Gdańsk
 - Tanja Swosiński – University of Łódź
 - Agnieszka Trpeska - Medical University in Lublin
 - María Caste - Politecnico di Milano
 - Nicolas Stadelmann - Vienna University of Technology
 - Kristian Kiepmann - University of Twente
 - Nina Haile - Stockholm University
 - Marlen Knüppel - Universität Jena
 - Christina Nielsen - Aalborg University
 - Ramon Moreno - Universidad de Zaragoza
 - Joshua Anderson - University of Oklahoma
- and other independent experts

Częstotliwość: 12 razy w roku – co miesiąc.
Czasopismo skierowane jest do pracowników instytucji naukowo-badawczych, nauczycieli i studentów, zainteresowanych działalnością naukową. Czasopismo ma wzrastającą kompetentną publiczność.

Artykuły podlegają niezależnym recenzjom z udziałem czołowych ekspertów, na podstawie których podejmowana jest decyzja o publikacji artykułów lub konieczności ich dopracowania z uwzględnieniem uwag recenzentów.

Redaktor naczelny – Jacob Skovronsky (Uniwersytet Jagielloński, Poland)

- Teresa Skwirowska - Politechnika Wrocławska
 - Szymon Janowski - Gdański Uniwersytet Medyczny
 - Tanja Swosiński – Uniwersytet Łódzki
 - Agnieszka Trpeska - Uniwersytet Medyczny w Lublinie
 - María Caste - Politecnico di Milano
 - Nicolas Stadelmann - Uniwersytet Techniczny w Wiedniu
 - Kristian Kiepmann - Uniwersytet Twente
 - Nina Haile - Uniwersytet Sztokholmski
 - Marlen Knüppel - Jena University
 - Christina Nielsen - Uniwersytet Aalborg
 - Ramon Moreno - Uniwersytet w Saragossie
 - Joshua Anderson - University of Oklahoma
- i inni niezależni eksperci

BIOLOGICAL SCIENCES

VARIABILITY OF SHELL SHAPE OF MOLLUSCS (BIVALVIA: MARGARITIFERIDAE, UNIONIDAE) AND THEIR REAL SPECIES DIVERSITY

Klishko O.

*Candidate of biological sciences,
Institute of Natural Resources, Ecology and Cryology, Siberian Branch RAS, Chita, Russia*

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ФОРМЫ РАКОВИН МОЛЛЮСКОВ (BIVALVIA: MARGARITIFERIDAE, UNIONIDAE) И ИХ РЕАЛЬНОЕ ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ

Клишко О.К.

*Кандидат биологических наук
Институт природных ресурсов, экологии и криологии СО РАН, Чита, Россия*

Abstract

Comparative morphological analysis of the fossil and numerous recent species of bivalve mussels from genera Margaritifera, Unio, Middendorffinaia, Nodularia, Lanceolaria, Cristaria, Sinanodonta, Buldowskia, Anodonta, Amuranodonta and Beringiana recorded in the Russia, shown that their shell, bearing generic features from past geological epochs is rather variable. The variability of shell shape in addition with conchological peculiarities served as the basis for description of unwarranted numerous morphological species of which only 18 out of 127 are valid according to molecular genetic data.

Аннотация

Сравнительный морфологический анализ ископаемых и современных видов двустворчатых моллюсков из родов Margaritifera, Unio, Middendorffinaia, Nodularia, Lanceolaria, Cristaria, Sinanodonta, Buldowskia, Anodonta, Amuranodonta и Beringiana, отмеченных на территории России показал, что их раковины, наследуя родовые признаки с прошлых геологических эпох, довольно изменчивы. Изменчивость формы раковин в дополнении с конхологическими особенностями послужили основанием для описания неоправданного множества видов, из которых лишь 18 из 127 являются валидными, согласно молекулярно-генетическим данным.

Keywords: fossil and recent species, shell variability, species diversity, taxonomy

Ключевые слова: ископаемые и современные виды, изменчивость раковины, видовое разнообразие, таксономия

Введение. Пресноводные двустворчатые моллюски (Bivalvia: Margaritiferidae, Unionidae) представляют довольно древнюю по происхождению группу животных [1]. В процессе эволюции, в течение огромного периода времени (юра-мел-палеоген-неоген), форма их раковин в процессе эволюции могла изменяться под воздействием фациально-климатических условий и дополнительно антропогенного влияния в современное время. У всех живых организмов наследственная или генетическая информация содержится в геноме и передается от поколения к поколению в виде молекул ДНК. Биологи придерживались теории, что эволюционное изменение – это медленный процесс, включающий множество мелких генетических мутаций и непрерывный естественный отбор. Согласно этой теории в семействах Margaritiferidae и Unionidae стабильные порядки митохондриальных генов ДНК, сохранялись без изменений около 200 млн. лет [1, 2].

Исследования современных моллюсков показали значительную изменчивость формы их раковин, которая зависит от фенотипической пластичности вида, обусловленной особенностями роста в различных условиях среды [3-8]. Заметные изменения формы раковины и варьирующие конхологиче-

ские признаки (морфология зубов, размер и положение макушек, кривизна фронтального сечения створки и др.) российскими малакологами принимались за отличительные диагностические признаки для описания новых видов [9-26]. Их валидность не была подтверждена генетическими данными – надежными индикаторами истинных биологических видов. В результате масштабных ревизий последних лет с использованием интегративных морфологических и молекулярно-генетических данных система крупных двустворчатых моллюсков России претерпела коренные изменения; названия многих ранее выделенных видов и некоторых родов были сведены в синонимы валидных таксонов [27-29].

Цель работы – исследовать морфологическую изменчивость раковин моллюсков, известных из прошлых геологических эпох и существующих в современное время; выделить внутривидовые формы современных валидных видов, их реальное видовое разнообразие и таксономию, подтвержденную молекулярно-генетическими данными.

Материалы и методы

Материалом для исследования послужили раковины двустворчатых моллюсков (Margaritiferidae, Unionidae) от палеогена-плейстоцена до голоцена, и современных видов из разных

регионов России. Для выявления изменчивости формы раковин было использовано 127 фоссильных и более 300 образцов и доступных изображений раковин современных видов из родов *Margaritifera*, *Unio*, *Nodularia*, *Lanceolaria*, *Middendorffinaia*, *Cristaria*, *Sinanodonta*, *Anodonta*, *Buldotskia*, *Amuranodonta* и *Beringiana* из собственных сборов, научных и музейных коллекций:

ИПРЭК СО РАН (INREC SB RAS) – Институт природных ресурсов, экологии и криологии, Сибирского отделения Российской Академии Наук, Чита;

ЗИН РАН (ZISP RAS) – Зоологический институт Российской Академии Наук, Санкт-Петербург;

ФИЦКИА (FICCIA) – Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики Российской Академии Наук, Архангельск;

ДВФУ (FEFU) – музей Дальневосточного Федерального Университета, Владивосток;

ЖДУ – Житомирский Державний Университет імені Івана Франка, Україна, Житомир.

Раковины современных моллюсков фотографировали и использовали опубликованные изображения фоссильных видов, учитывая описание строения зубов замка, положения макушки и ее скульптуры. Выделяли боковые контуры раковин для сравнения у фоссильных и современных видов в обсуждаемых родах из разных местообитаний в ареале. Для обсуждения изменчивости формы раковин составляли фототаблицы видов для каждого рода. Прослежена специфичность формы раковины на родовом уровне в историческом аспекте и ее внутривидовая изменчивость у современных видов, таксономия которых подтверждена молекулярно-генетическими данными.

Результаты и обсуждение

Сравнительный анализ раковин фоссильных и современных видов моллюсков из родов *Margaritifera*, *Unio*, *Nodularia*, *Lanceolaria*, *Middendorffinaia*, *Cristaria*, *Sinanodonta*, *Anodonta* и *Buldotskia* из разных регионов России показал внутривидовую изменчивость формы раковин, существовавшую как в прошлом, так и в настоящем времени. Ранее было выявлено, что морфометрические характеристики раковин (длина, высота и ширина), выраженные

индексами (Н/Л, В/Н) у особей из разных местообитаний, не пригодны для разделения видов в родах [30-34]. Эти индексы у видов из всех обсуждаемых родов изменяются в процессе роста раковины, значительно варьируют и перекрываются у особей из разных местообитаний. Также признано, что используемые в компараторном методе кривые фронтального сечения створки раковины также не могут служить этой цели [8, 34]. При идентификации и описании множества видов внутри родов, используемые признаки, были весьма условны и не имели существенных различий. Представленный в работе материал наглядно показал проблему идентификации видов моллюсков из разных мест обитания.

Род *Margaritifera* Schumacher, 1816

Описание и изображения раковин жемчужниц прошлых геологических эпох [35, 36] и современных видов [8, 27, 28, 38] сходны. Их толстостенные раковины имеют крупные размеры, удлиненно-овальную форму с выгнутым спинным краем и почти прямым или незначительно вогнутым брюшным краем, низкую макушку, смещенную к переднему краю раковины на 0.22-0.35 ее длины. Форма раковин ископаемых жемчужниц от юрского и палеоген-неогенового времени до голоцена довольно сходна (рис. 1А-Е, Q). По морфологическим признакам фауна современных жемчужниц России (рис. 1F-P) насчитывала 14 видов из трех родов: *Margaritifera*, *Kurilinaia* и *Dahurinaia* [38]. По молекулярно-генетическим данным их число сократилось до четырех валидных видов одного рода *Margaritifera* [27, 28]. Форма раковин слабо варьирует у видов из географических популяций в весьма обширном ареале: *M. margaritifera* (Linnaeus, 1758) – северо-запад России, *M. dahurica* Middendorff, 1850 – Забайкалье и Дальний Восток, *M. laevis* (Haas, 1910) и *M. middendorffi* (Rosen, 1927) – Сахалин, Курильские острова, Камчатка (рис. 1R-S). Форма раковин этих четырех видов довольно сходна с формой ископаемых жемчужниц от юрского времени до голоцена (рис. 1Q, T). Параметрический индекс раковины Н/Л у всех форм значительно варьирует и перекрывается (рис. 1U).

Рисунок 1. Форма раковин жемчужницы. Ископаемые: А – *Margaritifera* sp. отпечаток раковины в угольном пласте, север Забайкалья (юра), В – *Margaritana elongata* Martinson, 1956, Восточное Прибайкалье (неоген-миоцен), С – *Dahurinaia baicalica* Popova, 1981, Южно-Байкальская впадина (палеоген-неоген), D, E – *Margaritifera dahurica*, бассейн р. Амур в Забайкалье (голоцен, ИПРЭК СО РАН). Современные виды *Margaritifera*: F-I – *M. dahurica*, Забайкалье и J-L – бассейн Амура и Дальний Восток России (ИПРЭК СО РАН, ЗИН РАН); M, N – *M. laevis*, о-в Сахалин и Курилы, O-P – *M. middendorffi*, п-в Камчатка и о-в Сахалин и Р – *M. margaritifera*, северо-запад России (ЗИН РАН). Боковые контуры раковин: Q – ископаемые из Прибайкалья и Забайкалья; R – современные из Забайкалья и северо-запада России, S – из Дальнего Востока; T – сходство формы раковин современных *Margaritifera*: 1 – *M. dahurica*, 2 – *M. middendorffi*, 3 – *M. margaritifera* и 4 – *M. laevis* с ископаемой *Margaritifera* sp. юрского времени (T). U – индекс раковины H/L у особей из разных регионов России.

Изменения формы раковины могут быть связаны с особенностями их роста в различных локальных условиях среды (рис. 2A-E), образованием жемчуга (рис. 3F-H), механической травмы моллюска, антропогенным влиянием и вследствие каких-либо заболеваний [39].

Род *Unio* Retzius, 1788

Форма раковин ископаемых видов рода *Unio* из Восточной Сибири (рис. 3A-C) [35, 36] весьма сходна с формами трех современных видов (рис. 3D-F) при заметной внутривидовой изменчивости раковин каждого вида из мест обитания в Украине и Европейской России.

Рисунок 3. Форма раковин видов рода *Unio*. Ископаемые: **A** – *U. annulatus* Kobelt, 1912, Предгорный Алтай (плейстоцен); **B** – *U. subdactylinus* Martinson, 1956, Восточное Прибайкалье (средний-верхний миоцен); **C** – *Crassiana angarensis* Popova, 1981, террасы р. Ангара (плейстоцен, ЗИН РАН). Форма раковин современных видов: **D** – *U. pictorum*, **E** – *U. tumidus*, **F** – *U. crassus* (ИПРЭК СО РАН, ЖДУ).

Раковины *Unio* относительно крупные, прочные, в разной степени выпуклые, макушки расположены от переднего края створок на 0.21-0.32 их длины. Значения индекса H/L значительно варьируют и перекрываются у ископаемых и современных видов (рис. 3G, H). 13 современных видов, ранее выделенные в трех родах *Unio*, *Tumidiana* и *Crassiana*, различали по форме раковины, морфологии зубов, положению макушки и ее скульптуре, а также кривизне фронтального сечения створки [18, 38]. По молекулярно-генетическим данным 13 видов представляют три валидных вида единого рода *Unio* [31]. Для каждого вида характерна форма раковины, унаследованная с прошлых геологических эпох: удлинненно-эллиптическая – для *U. pictorum* (Linnaeus, 1758) (рис. 3A, D), клиновидная – для *U. tumidus* Retzius, 1788 (рис. 4B, E) и овальная – для *U. crassus* Retzius, 1788 (рис. 3C, F). Изменчивость

формы раковины у видов может быть обусловлена экологическими факторами среды [3, 4, 6].

Род *Nodularia* Conrad, 1853

В геологическом прошлом род *Nodularia* представляли 14 видов, обитавших в Казахстане и на Алтае (эоцен-миоцен), Прибайкалье и Японии (олигоцен-миоцен), Западной Сибири (плиоцен), Забайкалье (палеоген-неоген и голоцен) [35-37, 40]. Форма раковины у ископаемых форм от палеогена до голоцена изменялась значительно, чем в современное время (рис. 4A-E, 4F-H). Для видов *Nodularia* из Дальнего Востока России, Забайкалья и сопредельной Монголии характерна удлинненно-овальная или клиновидно-овальная форма раковины с широкой макушкой, смещенной к переднему краю раковины на 0.26-0.33 ее длины, индекс H/L варьирует от 0.46 до 0.58 (рис. 4F-H, I).

Рисунок 4. Форма раковин *Nodularia*. Ископаемые: **A** – *N. falsunio* Popova et Starobogatov, 1970, Горный Алтай (неоген), **B** – *U. (N.) douglasiae* var. *fossilis* Martinson, 1956, Восточное Прибайкалье (неоген, миоцен), **C** – *N. paradouglasiae* Popova, 1981, Приморье (палеоген – неоген), **D** – *N. cf. douglasiae*, Восточное Забайкалье (миоцен) и **E** – *N. douglasiae* (голоцен, ИПРЭК СО РАН). Современная *N. douglasiae*: **F** – бассейн Верхнего и Среднего Амура (ИПРЭК СО РАН); **G** – бассейн Нижнего Амура и Приморье и **H** – Монголия (ЗИН РАН, ДВФУ). **I** – Значения индекса раковины H/L.

Крайняя задняя точка раковины находится на линии близкой к середине ее высоты. Макушечная скульптура в виде крупных шевронов или прерывистых валиков. Псевдокардинальные и латеральные зубы сходны у всех форм. По данным молекулярно-генетических анализов девять компараторных видов принадлежат одному валидному *Nodularia douglasiae* Griffith & Pidgeon, 1833 [32]. Вид широко распространен в бассейне Амура и на Дальнем Востоке России, в Монголии, Китае, Южной Корее, Японии и северном Вьетнаме. Внутривидовая изменчивость раковины, вероятно, обусловлена климатическими условиями обитания вида в ареале и локальными факторами среды.

Род *Lanceolaria* Conrad, 1853

Ископаемые *Lanceolaria* известны из юрских отложений Азии [36]. В Восточном Прибайкалье, Южном Приморье и Монголии (палеоген, средний

неоген, верхний миоцен) отмечено пять видов [35, 36] (рис. 5A-C). *Lanceolaria grayii* (рис. 5D) из археологических раскопок в Забайкалье (голоцен) уже совершенно сходна с раковинами современной *L. grayii* из Дальнего Востока России (рис. 5E-G). По морфологическим характеристикам было описано четыре вида рода *Lanceolaria* [6, 19, 21, 38]. По молекулярно-генетическим данным эти виды принадлежат одному валидному виду *L. grayii* (Griffith & Pidgeon, 1833) [45]. Для раковин *Lanceolaria* характерна узкая удлинённо-клиновидная форма с прямым или плавно изогнутым спинным краем, низкой макушкой, не выступающей над спинным краем и смещённой от переднего края на 0,15-0,17 ее длины. Индексы раковины фоссильных и современных видов значительно варьируют и частично перекрываются (рис. 6I).

Рисунок 5. Ископаемые и современные раковины *Lanceolaria*. **A** – *L. subcylindrica* Martinson, 1956, Восточное Прибайкалье (неоген, средний-верхний миоцен), **B** – *Lanceolaria* sp. Popova, 1981 и **C** – *L. (Pericylindrica) subcylindrica* Martinson, 1956, Южно-Байкальская впадина (палеоген-неоген), **D** – *L. grayii*, Забайкалье (голоцен, ИПРЭК СО РАН). Современные: **E** – *L. chankensis* (= *L. grayii*), оз. Ханка, **F**, **G** – *L. bogatovi* (= *L. grayii*) Нижний Амур (ЗИН РАН). Масштабная линейка 2 см.

Род *Middendorffinaia* Moskvicheva, 1973

Род *Middendorffinaia*, включал девять видов в составе трех подродов – *Middendorffinaia* s. str., *Sujfunio* и *Pseudopotomida* [21, 38]. По результатам современных ревизий с использованием морфологических и молекулярно-генетических анализов только род *Middendorffinaia* признан самостоятельным с одним валидным видом *M. mongolica*

(Middendorff, 1851) [34, 45]. Субфоссильные *M. mongolica* были обнаружены из археологических раскопок в Приморье [41]. Их раковины с укороченной и удлиненной формой (рис. 6A-C) довольно сходны с современными формами из бассейна Верхнего Амура и рек Приморского края (рис. 6D-R).

Рисунок 6. Форма раковин *Middendorffinaia mongolica*. **A-C** – фоссильные *M. mongolica* из археологических раскопок средневекового городища Чернятино-2, Приморье (Саенко и др., 2019: 12, Рис. 5C-D); **D**, **E**, **G**, **L**, **M** – из бассейн р. Раздольная (сбор 1925-1988 гг., ЗИН РАН), **F** голотип *Unio mongolicus* Middendorff, 1851 из ручья Горбица в Забайкалье (сбор 1851 г.); **I** – *M. mongolica* из р. Горбица (сбор 2016 г., ИПРЭК СО РАН), и **H**, **J**, **K** – из рек Шилка и Ингода Забайкалье; **N** – неотип *M. mongolica* (ФИЦКИА biv229_5), р. Гладкая, Приморье, **O-R** – *M. mongolica*, из рек юга Приморского края (сбор 2018 г., ФИЦКИА РАН). **S** – Значения индекса раковины H/L. Масштабная линейка 1 см.

По сходству раковины голотипа *Unio mongolicus* Middendorff, 1851 (рис. 7D) с представителями других родов виду давали разные названия: *Margaritana mongolica*, *Unio douglasiae* var. *mongolicus*

[6], *Nodularia mongolica* и *Unio crassus mongolicus* Middendorff, 1851 [42, 43]. Раковины *M. mongolica* из разных водоемов имеют довольно изменчивую форму – от коротко-овально-трапецевидной до

удлиненно-овальной; макушки слабо или значительно выступающие над спинным краем, расположены от переднего края раковины на 0,21-0,30 ее длины. Положение крайней задней точки раковины находится ниже линии середины ее высоты. Изменчивость формы раковины *M. mongolica* может быть связана с климатическими условиями и экологическими факторами среды на обширной территории от Забайкалья до юга Приморского края.

Род *Cristaria* Schumacher, 1817

Ископаемые *Cristaria* известны из Южного Приморья, юга Сибири и Японии (эоцен-олигоцен-миоцен) [35, 36]. Их раковины трапецевидной

формы с крыловидным выростом (гребнем) позади макушки имеют близкое сходство с современными формами. Так *Cristaria pseudostriata* и *C. languilata* Martinson, 1956 (неоген-миоцен) из Восточного Прибайкалья (рис. 7А, В) сходны по форме с современной *C. plicata* (Leach, 1814) из оз. Ханка и его бассейна (рис. 7F-I и J-M). Форма раковин из археологических раскопок (голоцен) в Забайкалье (рис. 7С-Е), восстановленных по фрагментам, достаточно хорошо совпадает с современной *C. plicata* из рек Нерча, Шилка (рис. 7 N, O) и бассейна р. Онон (рис. 7D/P и E/P).

Рисунок 7. Форма раковин *Cristaria*. Ископаемые виды: А – *C. pseudostriata* и В – *C. languilata* Martinson, 1956, Восточное Прибайкалье (палеоген, неоген, миоцен), С, D, Е – фрагменты *C. cf. plicata* из археологических раскопок в бассейне р. Шилка (голоцен, ИПРЭК СО РАН). Современная *C. plicata*: N, O – из рек Нерча, Шилка и P – из водохранилища (ИПРЭК СО РАН); F, G, H – раковины молодых особей и I-M – взрослые из оз. Ханка и его бассейна (ЗИН РАН); C/O – фоссильные фрагменты совмещенные с современной раковиной *C. plicata* из р. Шилка, D/P и E/P – тоже с раковиной из водохранилища, бассейн р. Онон (вид снаружи и изнутри). R – боковые контуры раковин *C. plicata* в онтогенезе, S – значения индекса раковины H/L. Масштабная линейка 2 см.

Считавшиеся самостоятельными виды *C. tuberculata* Schumacher, 1817 и *C. herculea* (Middendorff, 1847) из Забайкалья и Дальнего Востока России [38, 44], по молекулярно-генетическим данным принадлежат *C. plicata*, виду широко распространенному от бассейна Амура до Монголии и Индокитая [30]. Изменчивость формы раковины *C. plicata*, по наблюдениям автора и публикациям, связана с локальными гидрологическими и физико-химическими условиями среды [30, 44].

Род *Sinanodonta* Modell, 1945

По палеонтологическим данным ископаемые виды *Sinanodonta* известны из Прибайкалья (олигоцен-миоцен), Казахстана и Камчатки (миоцен) [36], отмечены в археологических раскопах в Забайкалье (голоцен) [40]. У кайнозойских видов *Sinanodonta* из Прибайкалья раковина округло-удлиненная или яйцевидная со слабо наклоненным спинным краем, слегка или сильно выгнутым брюшным краем (рис. 8А-С). У голоценовых *Sinanodonta* из Забайкалья и современных видов из Дальнего Востока России раковина относительно высокая и укороченная, почти

прямой спинной край более резко наклонен к переднему краю, образует в задней части за макушкой невысокое крыло, брюшной край значительно выгнут (рис. 8E-I). По морфологическим признакам на

территории России от верховья бассейна Амура до крайнего юга Приморского края, было описано семь видов рода *Sinanodonta* [12, 16, 38].

Рисунок 8. Раковины *Sinanodonta*. Ископаемые формы: **A** – *S. martinsoni* Popova, 1961, **B** – *S. gigantea* (Rammelmeyer, 1931) и **C** – *S. subpiscinalis* Martinson, 1951, Южно-Байкальская впадина (палеоген-неоген), **D** – боковые контуры ископаемых форм; **E** – *S. cf. schrenkii* из археологических раскопов (неолит), бассейн р. Шилка, Забайкалье (ИПРЭК СО РАН) и **F** – боковые контуры их раковин. Современная *S. schrenkii*: **G** – из рек Шилка и Нерча (ИПРЭК СО РАН), **I** – бассейн р. Раздольная и реки юга Приморья (ЗИН РАН) и **J** – боковые контуры их раковин. **K** – варьирование индекса раковины H/L. Масштабная линейка 2 см.

Виды различали, главным образом, по степени выпуклости створок. По молекулярно-генетическим данным все они являются внутривидовыми формами валидного вида *Sinanodonta schrenkii* (Lea, 1870) [29]. Боковой профиль раковин у ископаемых форм (рис. 8D) более изменчив, чем у современных (рис. 8F, H, J). Значения индекса раковины H/L значительно варьируют и полностью перекрываются у всех форм (рис. 8K).

Род *Anodonta* Lamarck, 1799

Беззубки рода *Anodonta* известные с палеогена, ныне широко распространены в Европе на юге от Средиземноморья до северо-востока Азии, включая Байкал и Забайкалье. В Восточной Сибири палеонтологи по морфологии раковин различали три таксона *Anodonta* – *A. ex. gr. sedakovi* (Siemaschko, 1848), *A. pseudostriata* и *A. subpiscinalis* Martinson,

1956 (рис. 9A-D). В числе современных *Anodonta* в Европейской России и Сибири было известно 12 видов рода *Colletopterum* Bourguignat, 1881 из двух подродов *Colletopterum* s. str. и *Piscinaliana* [17, 18]. Форма их раковин и выраженность крыла довольно изменчивы у особей из географически отдаленных популяций (рис. 9E, F). Анализ морфологии раковин большой выборки из оз. Байкал и Забайкалья показал, что раковина молодых особей с возрастом удлиняется, а хорошо выраженное крыло снижается или полностью редуцируется [33]. По комплексу морфологических и молекулярно-генетических данных выявлено, что 12 видов рода *Colletopterum* представляют внутривидовые формы валидного вида *Anodonta anatina* Linnaeus, 1758 [33].

Рисунок 9. Раковины *Anodonta anatina*. Ископаемые формы: **A** – *Anodonta ex. gr. sedakovi* (Siemaschko, 1848), террасы р. Ангара (плейстоцен), **B** – *A. pseudostrata*, и **C**, **D** – *A. subpiccinalis* Martinson, 1956, Южнобайкальская впадина Восточное Прибайкалье (палеоген, неоген, миоцен, плиоцен). **E** – современная *A. anatina*, Байкал и Забайкалье (ИПРЭК СО РАН), **F** – *A. anatina*, Европейская Россия [Богатов, Кузяшко, 2016: Приложение, Табл. III, Рис. 26–36]. Боковые контуры раковин *A. anatina*: **G** – из Байкала и Забайкалья, **H** – из Европейской России. Масштабная линейка 1 см.

Изменчивость раковин *A. anatina* связана с особенностями роста в различных условиях среды в весьма обширном дизъюнктивном ареале. Боковые контуры раковин хорошо отражают изменчивость раковины полиморфного вида *A. anatina* (рис. 9H–I).

Род *Buldowskia* Moskvicheva, 1973

В качестве валидного род *Buldowskia* был выделен из близких по морфологическим характеристикам родов *Anemina* Haas, 1969, *Buldowskia* Moskvicheva, 1973, *Anodonta* Lamarck, 1799 и подрода *Amurbuldowskia* Bogatov, Старобогатов, 1996 [29, 45]. Разделение родов и видов было крайне затруднительным и запутанным. Виды различали по степени выпуклости раковины или кривизне фронтального сечения створки, учитывали размер макушки, в разной степени выступающей над спинным краем и ее положению относительно переднего края раковины, а также распространению в разных речных бассейнах [15, 16, 21, 38]. По результатам молекулярно-генетических анализов

установлено, что из множества морфовидов, ранее входивших в состав нескольких родов, валидными являются два вида *Buldowskia*, обитающих в России – *B. shadini* Moskvicheva, 1973 и *B. suifunica* (Lindholm, 1925) [29, 45]. К внутривидовым формам *B. shadini* относятся: *Sinanodonta (Anemina) shadini* + *S. (A.) fuskoviridis* + *S. (A.) buldowskii* Moskvicheva, 1973 (рис. 10A–I) и *Buldowskia (Amurbuldowskia) sitaensis* Bogatov & Starobogatov, 1996 (рис. 10L).

Второй валидный вид *B. suifunica* включает 12 морфовидов: *Anodonta arcaeformis* var. *suifunica* Lindholm, 1925, *Anodonta beringiana suifunensis* + *Anodonta woodiana* var. *elliptica* + *Anodonta arcaeformis* + *Anodonta euscaphys* [partim] Shadin, 1938, *Buldowskia suputinensis* + *B. starobogatovi* + *B. cylindrica* Moskvicheva, 1973, *B. possietica* + *B. koreana* Bogatov & Starobogatov, 1996, *Anemina (Buldowskia) zatravkini* + *Anemina (Anemina) shadini deflexa* Martynov & Chernyshev, 1992.

Рисунок 10. А – ископаемая форма [Попова, 1981]. Внутривидовые формы *Buldowskia shadini*: В – современная *Buldowskia shadini* из р. Раздольная, С, D – из р. Манджурка, Приморье (ЗИН РАН); E-G – из оз. Кенон, H-I – из р. Онон, J-K – из р. Шилка, L – из оз. Арей, Забайкалье (ИПРЭК СО РАН). Внутривидовые формы *Buldowskia suifunica*: M – (голотип) из р. Раздольная (ЗИСР РАС), N-T – из рек юга Приморья (ЗИСР РАС). Масштабная линейка 1 см.

Форма их раковин из разных местообитаний на юге Приморского края варьирует по высоте раковины, выгнутому или вогнутому брюшному краю, размеру макушек, в разной степени выступающих над спинным краем, и их положению от переднего края раковины (рис. 10M-T). Значения индекса раковины H/L обоих видов варьируют и частично перекрываются (рис. 10U).

Род *Amuranodonta* Moskvicheva, 1973

В качестве валидного род *Amuranodonta* выделен по результатам современных ревизий с использованием молекулярно-генетических данных [29, 45]. В состав рода входили шесть видов, выделенных компараторным методом: *A. kijaensis* и *A. parva* Moskvicheva, 1973, *A. lomakini* и *A. boloniensis* (Zatravkin, et Bogatov, 1987), *A. pulchra* и *Buldowskia* (*Amurbuldowskia*) *sitaensis* Bogatov & Starobogatov, 1996, известных на Дальнем Востоке и в Приморье России [38]. Все эти виды были обнаружены в оз.

Арей в Забайкалье [46] и один – как новый вид *Anemina ussuriensis* Qion, Fang & He, 2015, описанный из р. Уссури на территории Китая [26] (рис. 11). По результатам молекулярно-генетических анализов все эти виды, кроме *A. (B.) sitaensis* (= *Buldowskia shadini*), являются внутривидовыми формами валидного вида *Amuranodonta kijaensis* Moskvicheva, 1973 [29, 45].

Изменчивость формы раковины и значительное варьирование ее параметров у особей из Забайкалья и Дальнего Востока России (рис. 11 M), очевидно, связаны с обитанием в различных климатических условиях и региональными факторами среды. Так в разных биотопах озера Арей в Забайкалье отмечено разнообразие форм раковины этих беззубок – от удлиненно-овальной до коротко-овальной, с удлиненным или коротким крылом, широкой или узкой макушкой, выступающей или не выступающей над спинным краем раковины.

Рисунок 11. Раковины *Amuranodonta kijaensis* из оз. Арей, Забайкалье (ИПРЭК СО РАН), L – *Anemina ussuriensis* (= *A. kijaensis*) из р. Уссури, Кумай [Qian et al., 2015: 32, Fig. 1].

Род *Beringiana* Starobogatov in Zatravkin, 1983
Род *Beringiana* признан валидным по результатам современных ревизий [29, 45]. В его состав вошли виды рода *Kunashiria* Starobogatov in Zatravkin, 1983, объединенные с видами рода *Arsenievinaia*

Zatravkin et Starobogatov, 1987 [47]. Всего на Дальнем Востоке и в Приморье России было зарегистрировано 16 видов (рис. 12), описанных по морфологическим и мерным характеристикам [38].

Рисунок 12. Изменчивость формы раковины *Beringiana beringiana*. 1-6 – морфы *Beringiana*, 7-16 – морфы *Kunashiria* [Старобогатов и др., 2004: 128-137, Табл. 27-31]. А – боковые контуры раковин *Beringiana* и В – *Kunashiria*. С – значения индекса раковины H/L. Масштабная линейка 1 см.

Согласно молекулярно-генетическим анализам, 16 описанных видов являются внутривидовыми формами *Beringiana beringiana* (Middendorff, 1851) [29, 45]. Названия внутривидовых форм из разных регионов Дальнего Востока России сведены в синонимы валидного вида *B. beringiana*.

Выводы

В результате масштабных ревизий с использованием интегративных морфологических и молекулярно-генетических данных, система двустворчатых моллюсков (Margaritiferidae, Unionidae) России

с неоправданным множеством видов, описанных по морфологическим характеристикам и компараторным методом, претерпела коренные изменения с кардинальным сокращением видов в родах. Реальное видовое разнообразие оказалось крайне низким, в среднем 1,5 вида/род (рис. 13). Из 127 видов, описанных по морфологическим признакам, лишь 18 являются валидными по молекулярно-генетическим данным [29].

Рисунок 13.

Видовое разнообразие моллюсков России по морфологическим и молекулярно-генетическим данным.

При значительной морфологической изменчивости раковин генетических различий между морфологическими видами в родах из разных частей ареалов по молекулярно-генетическим данным не выявлено [8, 27-34, 45]. Внутривидовая изменчивость раковин является экофенотипической, не имеет генетической поддержки и не относится к факторам видообразования. Чрезвычайно медленная генетическая эволюция двустворчатых моллюсков в течение огромного периода геологического времени [1, 2] обуславливает низкую скорость видообразования [2, 48].

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ:

1. Araujo R., Shneider S., Roe K., Erpenbeck D., Machordom A. The origin and phylogeny of Margaritiferidae (Bivalvia, Unionoida): a synthesis of molecular and fossil data. // *Zoologica Scripta*, 2016. Doi: 10.1111/zsc.12217
2. Froufe E., Bolotov I., Aldridge D.C., Bogan A.E., Breton S., Gan H.M., Kovitvadhi U., Kovitvadhi S., Ricardi N., Secci-Petretto G., Sousa R., Teixeira A., Varandas S., Zanatta D., Zieritz A., Fonseca M.M., Lope-Lima M. Mesozoic mitogenome rearrangement and freshwater mussel (Bivalvia: Unionoida) macroevolution. // *The Genetics Society*, 2020. Vol. 124. P. 182–196.
3. Zieritz A. and Aldridge D.C. Identification of ecophenotypic trends within three European freshwater mussel species (Bivalvia: Unionoida) using traditional and modern morphometric techniques. // *Biological journal of the Linnean Society*. 2009. Vol. 98. P. 814–825.
4. Zieritz A., Hoffman J.I., Amos W., Aldridge D.C. Phenotypic plasticity and isolation-by distance in the freshwater mussel *Unio pictorum* (Mollusca: Unionoida). // *Evolutionary Ecology*. 2010. Vol. 24(4). P. 923–938.
5. Зотин А.А. Особенности линейного роста *M. margaritifera* (Bivalvia, Unionidae), влияющие на морфометрические параметры раковины. // *Известия РАН. Серия Биологическая*, 2015. № 3. С. 285–292.
6. Жадин В.И. Фауна СССР. Моллюски, Т. IV(1). М.: АН СССР. 1938. 168 с.
7. Клишко О.К. Морфологическая изменчивость и экотоксикологическое состояние перловиц (Bivalvia, Unionidae, Unioninae) Среднего Амура. Пресноводные экосистемы бассейна Амура (ред. Е.А. Макаренко). Владивосток: Дальнаука, 2008а. С. 123–133.
8. Клишко О.К. Жемчужницы рода *Dahurinaia* (Bivalvia, Margaritiferidae) – разноразмерные группы вида *Margaritifera dahurica* Middendorff, 1850. // *Известия РАН, Серия Биологическая*. 2014. № 5. С. 481–491.
9. Клишко О.К. *Dahurinaia transbaicalica* sp. n. (Bivalvia, Margaritiferidae) – новый вид жемчужниц из Забайкалья с замечаниями по естественной истории дальневосточных наяд. // *Vestnik zoologii*. 2008б. № 42(4). С. 291–302.
10. Богатов В.В., Затравкин М.Н. Новые виды *Unioniformes* (Mollusca: Bivalvia) с юга Дальнего Востока СССР. // *Труды Зоологического института АН СССР*, 1987. Т. 171, с. 155–168.
11. Богатов В.В. Первые находки *Middendorffinaia* (Bivalvia, Unionoida). // *Зоологический журнал*, 2000. № 79(7), с. 861–862.
12. Богатов В.В. Беззубки (Bivalvia) рода *Sinanodonta* из бассейна р. Амур и Приморского края. // *Зоологический журнал*. 2007. № 86(2). С. 1472007. 153.
13. Богатов В.В. Жемчужницы (Bivalvia, Margaritiferidae, *Dahurinaia*) бассейна Амура. // *Зоологический журнал*. 2012. № 91(3). С. 273–276.
14. Богатов В.В., Старобогатов Я.И. Перловицы (Bivalvia, Unionoida) юга Приморского края. // *Зоологический журнал*. 1992. № 71(11), с. 132–136.
15. Богатов В.В., Старобогатов Я.И. 1996 а. Беззубки (Bivalvia, Anodontinae) бассейна Амура. // *Зоологический журнал*. № 75(7). С. 972–977.
16. Богатов В.В., Старобогатов Я.И. Беззубки (Bivalvia, Anodontinae) Восточного и Южного Приморья. // *Зоологический журнал*. 1996 б. № 75(9). С. 1326–1335.
17. Богатов В.В., Прозорова Л.А., Старобогатов Я.И. Моллюски рода *Colletopterum* Bourguignat, 1880 (Anodontinae, Bivalvia) России и сопредельных территорий. // *Зоологический журнал*. 2005. № 84(9). С. 1050–1063.
18. Богатов В.В., Кияшко П.В. Пресноводные моллюски северной и северо-западной России (Bivalvia). *Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России*, Т. 2. Зообентос (ред. С.Я. Цалолихин). Москва-С.-Пб, КМК. 2016. С. 285–335.
19. Затравкин М.Н., Старобогатов Я.И. Новые виды надсемейства *Unionoida* (Bivalvia, Unioniformis) Дальнего Востока СССР. // *Зоологический журнал*, 1984. Т. LXIII(12). С. 1785–1791.
20. Мартынов А.В., Чернышев А.В. 1992. Новые и редкие виды пресноводных двустворчатых моллюсков Дальнего Востока СССР. // *Зоологический журнал* 1996 б. № 71(6). С. 18–23.
21. Москвичева И.М. Моллюски подсемейства *Anodontinae* (Bivalvia, Unionidae) бассейна Амура и Приморья. // *Зоологический журнал*. 1973. № 52(6). С. 822–834.
22. Саенко Е.М., Богатов В.В. Новый вид рода *Beringiana* (Bivalvia, Unionidae) с остова Парамушир (северные Курильские острова). // *Зоологический журнал*. 1998. № 77(12). С. 1414–1418.
23. Bogatov V.V., Sayenko E.M., Starobogatov Ya.I. *Anodontinae* bivalves of the genus *Kunashiria* Starobogatov from the Southern Kuril Island, with description of two new species. // *Ruthenica*. 1999. № 9(1). P. 57–62.
24. Bogatov V.V., Prozorova L.A., Starobogatov Ya.I. The family *Margaritiferidae* (Mollusca: Bivalvia) on Russia. // *Ruthenica, Russian Malacological Journal*, 2003. № 13(1), p. 41–52.
25. 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(1). P. 77–80.
26. Qion Z., Fang Y. & He J. Description of two new freshwater mussels from China. // *Shell discovered*. 2015. No 1(4). P. 32–33.
27. Болотов И.Н., Махров А.А., Вихрев И.В., Беспалая Ю.В., Зотин А.А., Клишко О.К., Кабаков

М.Б. Научное наследие В.И. Жадина и современная малакология: Определитель пресноводных жемчужниц (Bivalvia: Unionoida: Margaritiferidae) фауны России. // Труды Карельского научного центра РАН, 2018. № 8. С. 3–14. DOI: 10.117076/bg727

28. Bolotov I.N., Bepalaya Y.V., Vikhrev I.V., Aksenova O.V., Apsholm P.E., Gofarov M.Y., Klishko O.K., Kolosova Y.S., Kondakov A.V., Lyubas A.A., Paltser I.S., Konopleva E.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. Vol. 10(5). e0122408.

29. Bolotov I.N., Kondakov A.V., Konopleva E.S., Vikhrev I.V., Aksenova O.V., Aksenov A.S., Bepalaya Y.V., Borovskoy A.V., Danilov P.P., Dvoriankin G.A., Gofarov M.G., Kobakov M.V., Klishko O.K., Kolosova Y.S., Lyubas A.A., Novoselov A.P., Palatov D.M., Savvinov G.N., Solomonov N.M., Spitsin V.M., Sokolova S.E., Tomilova A.A., Froufe 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. www.nature.com/articles/s41598-020-598-7.

30. Klishko O.K., Lopes-Lima M., Froufe E., Bogan E.B. Taxonomy, morphometry and distribution of *Cricaria plicata* (Bivalvia, Unionidae) from the Russian Far East. // ZooKeys. 2016. 580: 13–27.

31. Klishko O.K., Lopes-Lima M., Froufe E., Bogan E.B., Vasilieva L., Yanovich L. Taxonomic reassessment of the Union species (Bivalvia: Unionidae) from Russia and Ukraine based upon morphological and molecular data. // Zootaxa. 2017a. 4286(1): 93–112.

32. Klishko O.K., Lopes-Lima M., Froufe E., Bogan E.B., Abakumova V. Unravelling the systematics of *Nodularia* (Bivalvia, Unionidae) species from eastern Russia. // Systematics and Biodiversity. 2017b. <http://dx.doi.org/10.1080/14772000.2017.1383527>

33. 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 Transbaikalye. // PLoS ONE. 2018. 13(4). e0194944.

34. Klishko O.K., Lopes-Lima M., Froufe E., Bogan A.E. Solution of taxonomic status of *Unio mongolicus* Middendorff, 1851 (Bivalvia: Unionidae) from the type locality in Transbaikalye and history of its taxonomy. // Ruthenica, Russian Malacological Journal, 2019. 29(1): 55–70.

35. Мартинсон Г.Г. Определитель мезозойских и кайнозойских пресноводных моллюсков Восточной Сибири. Двустворчатые. М.: АН СССР. 1956. С. 44–85.

36. Попова С.М. Кайнозойская континентальная малакофауна юга Сибири и сопредельных территорий. М.: Наука. 1981. 188 с.

37. Девяткин Е.В., Пискун И.Г., Чепалыга А.Л. Фауна пресноводных моллюсков из плиоцена Западной Монголии. // Фауна мезозоя и кайнозоя Западной Монголии. М.: Наука, 1971. 114 с.

38. Старобогатов Я.И., Прозорова Л.А., Богатов В.В., Саенко Е.М. Двустворчатые моллюски. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий, Т. 6. СПб: Наука. 2004. С. 11–252.

39. Корпаро А.А. Речной жемчуг, Л.: Недра, 1981. 119 с.

40. Klishko O.K., Kovychev E.V., Vinarski M.V., Bogan A.E., Yurgenson G.A. The Pleistocene-Holocene freshwater molluscs as indicators of the past ecosystem changes in Transbaikalia (Eastern Siberia, Russia). // PLoS One, 2020. Vol. 15(9). <http://org10.1371/journal.pone.0235588>.

41. Саенко Е.М., Лутаенко К.А., Шарый-оол М.О., Никитин Ю.Г., Пискарева Я.Е. Дополнительные сведения о моллюсках из археологического памятника Чернятино-2 (Приморье). // Бюлл. Дальневосточного Малаколог. Общества. 2019. 23(1/2). С.148–163.

42. Graf D.L. Palearctic freshwater mussel (Mollusca: Bivalvia: Unionoida) diversity and the Comparative method as a species concept. Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia, 2007. 156. С. 71–88.

43. Graf D.L. & Cummings K.S. Mussel-project. <http://mussel-project.uwsp.edu/2016> [Accessed on April on 2018].

44. Прозорова Л.А., Саенко Е.М. К биологии беззубок рода *Cristaria* (Bivalvia, Unionidae). // Ruthenica, Russian Malacological Journal. 2001. № 11. С. 33–36.

45. Lopes-Lima M., Hattori A., Kondo T., Lee J.H., Kim S.K., Shirai A., Hayashy 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., Miyzaki J-I., Duarte V. Gonçalves D.V., Klishko O.K., Ekaterina S. Konopleva E.S., Ilya V. Vikhrev I.V., Kondakov A.V., Mikhail Yu. Gofarov M.Yu., Ivan N. Bolotov I.N., Elena M. Sayenko E.M., Soroka M., Zieritz A., Arthur E. Bogan A.E., Elsa Froufe. Freshwater mussels (Bivalvia: Unionidae) from the Rising Sun (Far East Asia): Phylogeny, systematics, and distribution. // Molecular Phylogeny and Evolution. 2020. Vol. 146. <https://doi.org/10.1016/j.ympe.2020.106755>

46. Клишко О.К. Беззубки (Bivalvia, Anodontinae) из озера Арейского – водоема-рефугиума Забайкалья. // Ruthenica, Russian Malacological Journal. 2009. № 19(1). С. 1–15.

47. Саенко Е.М., Богатов В.В., Зайкин Д.В. О систематическом положении Дальневосточных родов *Kunashiria* и *Arsenievinaia* (Bivalvia, Unionidae). // Зоологический журнал. 2005. № 88(11). С. 1298–1310.

48. Lopes-Lima M., Fonseca M.M., Aldrige D.C., Bogan A.E., Can H.M., Ghamizi M. The first Margaritiferidae male (M-Type) mitogenome: Mitochondrial gene order as a potential character for determining higher-order phylogeny within Unionida (Bivalvia). // Journal Molluscan Study. 2017. Vol. 83. P. 249–252.