

МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК



ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ВНУТРЕННИХ ВОД ИМ. И.Д. ПАПАНИНА РАН



ТРУДЫ ИБВВ РАН

ВЫПУСК 89(92)

2020

ЯНВАРЬ – МАРТ

Выходит 4 раза в год

п. Борок

2020

THE MINISTRY OF EDUCATION AND SCIENCE OF THE RUSSIAN FEDERATION

THE RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES



PAPANIN INSTITUTE FOR BIOLOGY OF INLAND WATERS RAS



TRANSACTIONS OF IBIW RAS

ISSUE 89(92)

2020

JANUARY – MARCH

The Journal is published quarterly

Borok

2020

Труды Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. – Борок: Институт биологии внутренних вод – 2020. – Вып. 89(92). – 92 с.

М. В. Винарский, М. В. Чертопруд, Д. М. Палатов, Е. С. Бабушкин, А. Л. Рижинашвили, В. Б. Вербицкий, А. Н. Шаров, С. В. Холодкевич, Л. С. Турсунова, И. О. Нехаев, Т. В. Жукова, А. А. Зотин

В очередном выпуске журнала представлен обзор конференции “Моллюски: Биология, экология, эволюция и формирование фаун” (14–18 октября 2019 г., пос. Борок), а также статьи по материалам отдельных докладов. Проведен обзор изученности пресноводных двустворчатых моллюсков семейства Sphaeriidae sensu lato (Mollusca, Bivalvia, Venerida) Сибири, – региона от Уральского водораздела до водоразделов Лены и Колымы с реками бассейнов Тихого и Северного Ледовитого океанов. На примере пресноводного моллюска *Unio pictorum* разработан новый метод определения уровня терморезистентности у двустворчатых моллюсков по критерию критического температурного максимума. Проанализированы материалы исследований крупных пресноводных Bivalvia, развернутых в СССР в 1930-е гг. в период идеологической перестройки науки и хозяйства. Описано распространение, встречаемость, доля в сообществах и приблизительный состав фауны моллюсков в континентальных водоемах Евразии. При помощи сканирующей электронной микроскопии были изучены радулы восемнадцати моллюсков, относящихся к четырём видам (*Amauropsis islandicus*, *Cryptonatica affinis*, *Euspira pallida*, *Euspira tenuistriata*) из морей Евразийской Арктики. Представлен обзор ранее опубликованных материалов о влиянии вселенца *Dreissena polymorpha* Pallas на экосистему Нарочанских озер (Беларусь). Предпринята попытка построения непротиворечивой филогении родов и видов семейства Margaritiferidae на основе палеозоогеографических данных, хотя морфологические и молекулярно-генетические данные также учитывались

Издание рассчитано на экологов, зоологов, гидробиологов, а также студентов биологических и экологических факультетов высших учебных заведений.

Рецензенты:

*И. Н. Бахмет, к.б.н. (ИБ КарНЦ РАН)
В. В. Павлова, к.б.н. (ИБВВ РАН)
А. А. Прокин, к.б.н. (ИБВВ РАН)
Ю. И. Кантор, д.б.н. (ИПЭЭ РАН)*

*С. Н. Перова, к.б.н. (ИБВВ РАН)
И. О. Нехаев, к.б.н. (СПбГУ)
А. В. Крылов, д.б.н. (ИБВВ РАН)
Ю. В. Беспалая, к.б.н. (ФГБУН ФИЦКИА РАН)*

Редакционная коллегия Трудов ИБВВ РАН:

*С. А. Поддубный (гл. редактор), д.г.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия
А. В. Крылов (зам. гл. редактора), д.б.н., проф., ИБВВ РАН, Борок, Россия
А. А. Бобров, к.б.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия
Б. К. Габриелян, д.б.н., проф., НАН РА НЦ ЗГЭ, Ереван, Армения
И. Л. Голованова, д.б.н. ИБВВ РАН, Борок, Россия
Ю. В. Герасимов, д.б.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия
А. Н. Дзюбан, д.б.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия
Хай Доан Нё, д.ф., Институт океанографии, ВАНТ, Нячанг, Вьетнам*

*В. Т. Комов, д.б.н., проф., ИБВВ РАН, Борок, Россия
В. И. Лазарева, д.б.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия
Н. М. Минеева, д.б.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия
Лам Нгуен Нгок, д.ф., проф., Институт океанографии, ВАНТ, Нячанг, Вьетнам
А. А. Протасов, д.б.н., проф., ИГБ НАНУ, Киев, Украина
К. Робинсон, д.ф., EAWAG, Цюрих, Швейцария
В. П. Семенченко, д.б.н., чл.-кор. НПЦ НАН по биоресурсам, Минск, Беларусь*

Ответственный редактор: **Е. Г. Пряничникова**

Ответственный секретарь **А. А. Сажнева**

Печатается по решению Ученого совета ИБВВ РАН.

Мероприятие проведено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, проект № 19-04-20030.

Адрес редакции: 152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н,
Институт биологии внутренних вод РАН
тел./факс (48547) 2-48-09; e-mail: trud@ibiw.ru

Transactions of Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS. – Borok: Institute for Biology of Inland Waters. – 2020. – Issue 89(92). – 92 p.

M. V. Vinarski, M. V. Chertoprud, D. M. Palatov, E. S. Babushkin, A. L. Rizhinashvili, V. B. Verbitsky, A. N. Sharov, S. V. Kholodkevich, L. S. Tursunova, I. O. Nekhaev, T. V. Zhukova, A. A. Zotin

This issue of the journal presents a review of the conference “Mollusks: their Biology, Ecology, Evolution and Faunagenesis” (October 14–18, 2019, settlement of Borok) and contains articles which are based on materials of some presentations. The current state of the knowledge on freshwater bivalve mollusks of the family Sphaeriidae sensu lato (Mollusca, Bivalvia, Venerida) in the Siberian region from the Ural Mountains to watersheds of the Lena and Kolyma rivers including rivers of the basins of the Pacific and Arctic oceans is considered. A new method for determining the thermal resistance of bivalve mollusks according to the critical thermal maximum has been developed using the example of a freshwater mollusk *Unio pictorum*. The materials of studies on large freshwater Bivalvia conducted in the 1930s in the USSR during ideological restructuring of science and national economy have been analyzed. The distribution, occurrence, proportion in communities and approximate composition of the mollusk fauna in continental Eurasian water bodies are described. The studies on radulae of 18 mollusks belonging to four species (*Amauropsis islandicus*, *Cryptonatica affinis*, *Euspira pallida*, *Euspira tenuistriata*) from of Eurasian Arctic seas have been performed using scanning electron microscopy. A review of previously published materials on the effect of an invader *Dreissena polymorpha* Pallas on the ecosystem of the Narochanskies lakes (Belarus) is presented. An attempt is made to construct a phylogenetic tree of genera and species of the family Margaritiferidae based on paleozoogeographical data though morphological and molecular genetic data were also taken into consideration.

This issue is intended for ecologists, zoologists, hydrobiologists and students of biological and ecological faculties of higher education institutions.

Reviewers:

I. N. Bakhmet, Ph.D. (IB KarRC RAS)

V. V. Pavlova, Ph.D. (IBIW RAS)

A. A. Prokin, Ph.D. (IBIW RAS)

Yu. I. Cantor, Doctor of Biological Sciences (IEE RAS)

S. N. Perova, Ph.D. (IBIW RAS)

I. O. Nekhaev, Ph.D. (SPbSU)

A. V. Krylov, Doctor of Biological Sciences (IBIW RAS)

Yu. V. Bespalaya, Ph.D. (FCIARctic)

Editorial board of IBIW RAS Transactions:

S. A. Poddubny (editor), Dr. of geogr., IBIW RAS, Borok, Russia

A. V. Krylov (deputy editor), Dr. of biol., prof., IBIW RAS, Borok, Russia

A. A. Bobrov, PhD., IBIW RAS, Borok, Russia

Hai Doan Nhu, PhD., Institute of Oceanography, VAST, Nha Trang, Vietnam

A. N. Dzuban, Dr. of biol., IBIW RAS, Borok, Russia

B. K. Gabrielyan, Dr. of biol., prof., SC ZHE NAS RA, Yerevan, Armenia

I.L. Golovanova, Dr. of biol., prof., IBIW RAS, Borok, Russia

Yu. V. Gerasimov, Dr. of biol., IBIW RAS, Borok, Russia

V. T. Komov, Dr. of biol., prof., IBIW RAS, Borok, Russia

V. I. Lazareva, Dr. of biol., IBIW RAS, Borok, Russia

N. M. Mineeva, Dr. of biol., IBIW RAS, Borok, Russia

Lam Nguyen Ngoc, PhD., prof., Institute of Oceanography, VAST, Nha Trang, Vietnam

A. A. Protasov, Dr. of biol, prof., IHB NASU, Kiev, Ukraine

C. Robinson, PhD., EAWAG, Zurich, Switzerland

V. P. Semenchenko, Dr. of biol., corr. member NASB, Minsk, Belar

Editor-in-chief of the volume **E. G. Pryanichnikova**

Coordinating Editor **A. A. Sazhneva**

Published by the decision of IBIW RAS Academic council.

The event was carried out with the financial support of the Russian Foundation for Basic Research, project No. 19-04-20030

*Editorial address: 152742. Borok, Yaroslavl region, Nekouz district,
Institute for Biology of Inland Waters, RAS
tel./fax (48547) 2-48-09; e-mail: trud@ibiw.ru*

СОДЕРЖАНИЕ

М. В. Винарский

ОБЗОР КОНФЕРЕНЦИИ “МОЛЛЮСКИ: БИОЛОГИЯ, ЭКОЛОГИЯ, ЭВОЛЮЦИЯ И ФОРМИРОВАНИЕ ФАУНЫ” И НЕКОТОРЫЕ ТРЕНДЫ В РАЗВИТИИ ОТЕЧЕСТВЕННОЙ МАЛАКОЛОГИИ.....	7
--	---

М. В. Чертопруд, Д. М. Палатов

РАСПРОСТРАНЕНИЕ И РОЛЬ МОЛЛЮСКОВ В СООБЩЕСТВАХ КОНТИНЕНТАЛЬНЫХ ВОД ЕВРАЗИИ: ОБЗОР.....	15
--	----

Е. С. Бабушкин

СОСТОЯНИЕ ИЗУЧЕННОСТИ SPHAERIIDAE (MOLLUSCA, BIVALVIA, VENERIDA) СИБИРИ И ПЕРСПЕКТИВЫ ДАЛЬНЕЙШИХ ИССЛЕДОВАНИЙ.....	26
--	----

А. Л. Рижинашвили

АНАЛИЗ БИОЛОГИЧЕСКИХ АСПЕКТОВ ХОЗЯЙСТВЕННОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ПРЕСНОВОДНЫХ BIVALVIA В СССР В 1930-Е ГГ.....	42
--	----

В. Б. Вербицкий, А. Н. Шаров, С. В. Холодкевич

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ТЕРМОРЕЗИСТЕНТНОСТИ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ <i>UNIO PICTORUM</i> ПО КАРДИОАКТИВНОСТИ.....	50
---	----

Л. С. Турсунова, И. О. Нехаев

МОРФОМЕТРИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ РАДУЛ МОЛЛЮСКОВ СЕМЕЙСТВА NATICIDAE ЕВРАЗИЙСКОЙ АРКТИКИ (GASTROPODA: CAENO-GASTROPODA).....	58
---	----

Т. В. Жукова

РОЛЬ ДРЕЙССЕНЫ (<i>DREISSENA POLYMORPHA</i> PALLAS) В ФУНКЦИОНИРОВАНИИ НАРОЧАНСКИХ ОЗЕР (ОБЗОР).....	62
---	----

А. А. Зотин

ПОСТРОЕНИЕ ФИЛОГЕНИИ ПРЕСНОВОДНЫХ МОЛЛЮСКОВ ПО ПАЛЕОЗООГЕОГРАФИЧЕСКИМ ДАННЫМ НА ПРИМЕРЕ СЕМЕЙСТВА MARGARITIFERIDAE (BIVALVIA).....	71
--	----

CONTENTS

M. V. Vinarski

A REPORT ON THE CONFERENCE “MOLLUSCS: BIOLOGY, ECOLOGY, EVOLUTION, AND FAUNOGENESIS” (14–18 October 2019, BOROK SETTLEMENT), WITH DISCUSSION OF CURRENT TRENDS IN RUSSIAN MALACOLOGY 7

M. V. Chertoprud, D. M. Palatov

DISTRIBUTION AND ROLE OF MOLLUSCA IN EURASIAN CONTINENTAL WATER COMMUNITIES: REVIEW..... 15

E. S. Babushkin

STATE OF KNOWLEDGE ABOUT SPHAERIIDAE (MOLLUSCA, BIVALVIA, VENERIDA) OF SIBERIA AND PROSPECTS FOR FURTHER RESEARCH..... 26

A. L. Rizhinashvili

ANALYSIS OF BIOLOGICAL ASPECTS OF COMMERCIAL UTILIZATION OF FRESHWATER MUSSELS IN THE USSR IN THE 1930S..... 42

V. B. Verbitsky, A. N. Sharov, S. V. Kholodkevich

DETERMINATION OF THE BIVALVE *UNIO PICTORUM* CRITICAL TEMPERATURE MAXIMUM BY CARDIOACTIVITY..... 50

L. S. Tursunova, I. O. Nekhaev

MORPHOMETRIC ANALYSIS OF RADULAE OF NATICID GASTROPODS FROM THE EURASIAN ARCTIC (GASTROPODA: CAENOGASTROPODA)..... 58

T. V. Zhukova

THE ROLE OF ZEBRA MUSSEL (*DREISSENA POLYMORPHA* PALLAS) IN NAROK LAKES FUNCTIONING (LITERATURE REVIEW)..... 62

A. A. Zotin

CONSTRUCTION OF PHILOGENY OF FRESHWATER MOLLUSKS BY PALEOZOOGEOGRAPHIC DATA ON THE EXAMPLE OF THE FAMILY MARGARITIFERIDAE (BIVALVIA)..... 71

ОБЗОР КОНФЕРЕНЦИИ “МОЛЛЮСКИ: БИОЛОГИЯ, ЭКОЛОГИЯ, ЭВОЛЮЦИЯ И ФОРМИРОВАНИЕ ФАУН” И НЕКОТОРЫЕ ТРЕНДЫ В РАЗВИТИИ ОТЕЧЕСТВЕННОЙ МАЛАКОЛОГИИ

М. В. Винарский

Санкт-Петербургский государственный университет

199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., 7/9

Санкт-Петербургский филиал Института истории естествознания и техники РАН

199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., 2, e-mail: m.vinarsky@spbu.ru

Представлен обзор конференции “Моллюски: биология, экология, эволюция и формирование фаун” (14–18 октября 2019 г., пос. Борок) с кратким анализом материалов, опубликованных в сборнике конференции. На основе количественного анализа сборников четырех малакологических конференций (1987, 1998, 2006 и 2019 гг.) прослежены тенденции в развитии отечественной малакологии за последние 30 лет.

Ключевые слова: малакологические совещания, история малакологии, наукометрия, Mollusca.

DOI: 10.24411/0320-3557-2020-10001

Традиция проведения всесоюзных (позднее всероссийских, с международным участием) конференций по изучению моллюсков насчитывает уже почти 60 лет. Согласно опубликованным источникам [Шилейко (Schileyko), 1984; Аноним (Anonymous), 2007], первое из подобных совещаний состоялось в ноябре 1961 г. в стенах Зоологического института АН СССР (ныне – Зоологический институт РАН, г. Санкт-Петербург). Надо отметить, что в воспоминаниях В.И. Жадина [(Zhadin), 1991] содержится упоминание о том, что “первое совещание по изучению моллюсков” в нашей стране состоялось гораздо раньше, а именно в 1932 г., и прошло под руководством ведущего отечественного малаколога того времени В.А. Линдгольма. Однако до сих пор историкам науки не удалось обнаружить никакой информации об этом совещании, его программе, участниках, опубликованных трудах [Винарский (Vinarski), 2019].

В период с 1961 по 2006 гг. в Зоологическом институте в Ленинграде (Санкт-Петербурге) состоялось шестнадцать совещаний по изучению моллюсков. Период их расцвета пришелся на восьмидесятые годы прошлого века, наиболее представительным было Восьмое совещание (апрель 1987 г.), в котором участвовало около 300 исследователей. Совещания того времени были “смотрами” малакологических сил всего Советского Союза, в них участвовали исследователи современных и ископаемых моллюсков, которые представляли доклады на самые различные темы, от систематики и филогении до физиологии, паразитологии и аквакультуры. В организации этих совещаний самое деятельное участие принимали крупнейшие отечественные малакологи, работавшие в Зоологическом институте – А.Н. Го-

ликов, И.М. Лихарев, О.А. Скарлато, Я.И. Старобогатов. Стоит отметить ещё одно важное обстоятельство. В сборниках авторефератов докладов, издававшихся по материалам малакологических совещаний в 1970–1980-е гг., нередко публиковались серьёзные работы по систематике моллюсков, в которых описывались новые для науки таксоны, предлагались новые варианты систем таксонов различного ранга, от надсемейств и отрядов [Голиков, Сиренко (Golikov, Sirenko), 1983; Скарлато, Старобогатов (Skarlato, Starobogatov), 1983; Горячев (Goryachev), 1987; Голиков, Старобогатов (Golikov, Starobogatov), 1987] до классов [Иванов (Ivanov), 1979; Старобогатов, Москалев (Starobogatov, Moskaev), 1987]. По традиции, сборники авторефератов открывались наиболее масштабными и значимыми докладами, посвященными крупным эволюционным, морфологическим или таксономическим обобщениям. Достаточно привести лишь несколько названий таких докладов, чтобы показать научный уровень совещаний: “К вопросу о филогенетических связях и историческом развитии класса Bivalvia” (Л.А. Невесская, 1971 г.), “Слизни как один из главных типов организации брюхоногих моллюсков” (И.М. Лихарев, Ю.С. Миничев, 1983 г.), “Эволюционные аспекты адаптации моллюсков к условиям внешней среды” (А.Н. Голиков, О.А. Скарлато, 1987 г.), “Эволюция радулы брюхоногих моллюсков” (Я.И. Старобогатов, 1987 г.). Многие из подобных публикаций сохранили свою теоретическую и номенклатурную значимость до сегодняшнего дня.

Всесоюзные малакологические совещания периода их расцвета были серьезным событием и в мировом масштабе. Хотя зарубежные учёные в них не участвовали, интерес

к тому, что обсуждалось на этих конференциях, был высок. Фактически, сборники авторефератов, аккуратно выпускавшихся по итогам каждого совещания, кроме Первого (1961) и Девятого (1991), представляли собой своеобразный моментальный “срез” или стоп-кадр, который наглядно показывал уровень, достигнутый малакологией в СССР, тематику проводимых исследований, географию авторов, их распределение по научным интересам и местам работы. Свидетельством высокого интереса к совещаниям со стороны иностранных малакологов служит тот факт, что авторефераты двух совещаний (пятого и шестого, 1975 и 1979 гг. соответственно) были переведены на английский язык и увидели свет в выпусках журнала “Malacological Review”.

События и общественные пертурбации рубежа 1980–1990-х гг., всем еще хорошо памятные, привели к тому, что традиция проведения малакологических совещаний в нашей стране стала угасать. Политические и экономические обстоятельства обусловили резкое сокращение числа участников, особенно из числа исследователей бывших союзных республик, сделавшихся в конце 1991 г. “иностранными учеными”. Сборники авторефератов, опубликованных по итогам совещаний, становились все тоньше. Если сборник 1987 г. состоял из 536 стр., то сборник Тринадцатого совещания (октябрь 1998 г.) был ровно в три раза меньше – 176 стр. (справедливости ради отмечу, что сборник последнего совещания, прошедшего в ЗИНе в ноябре 2006 г., содержит вполне солидные 316 стр.).

После того, как завершилось Шестнадцатое малакологическое совещание (2006 г.), отечественное сообщество исследователей моллюсков взяло долгую паузу. Малакологические конференции такого ранга не проводились у нас в стране долгие 13 лет. Конечно, в современных условиях отечественные зоологи активно участвуют в конференциях по изучению моллюсков, проводимых за рубежом (World Congress of Malacology, European Congress of Malacological Societies, International Congress on Medical and Applied Malacology и др.), но международная активность не может заменить регулярных встреч на национальном уровне. Вспомним, что свои традиции проведения таких совещаний сложились в Германии, Польше, Соединенных Штатах, то есть, в странах, где малакологические исследования имеют долгую традицию и в них участвует заметное число научных работников.

До некоторой степени свободную экологическую нишу заняли малакологические сове-

щания, регулярно (в 2000-е и начале 2010-х гг.) проводившиеся в соседней Украине, на базе Житомирского государственного университета им. Ивана Франко, где под руководством А.П. Стадниченко сложилась самобытная школа по изучению моллюсков, преимущественно пресноводных. На житомирских конференциях 2002, 2004, 2006, 2012 гг. были широко представлены участники из разных стран бывшего СССР (Украина, Белоруссия, Россия, Казахстан, Узбекистан).

Однако в России организационную активность по проведению конференций в 2006–2019 гг. проявляли в основном палеомалакологи. В этот период у нас в стране регулярно созывались совещания по изучению головоногих моллюсков, в которых участвовали преимущественно специалисты по ископаемым цефалоподам; в 2016 г. палеомалакологами была проведена конференция (“Золотой век российской малакологии. Всероссийская научная конференция, посвященная 100-летию со дня рождения профессора Виктора Николаевича Шиманского”). Следует отметить также проведение в 2017 г. заочной конференции “Актуальные вопросы современной малакологии”, посвященной 100-летию И.М. Лихарева и П.В. Матёкина. Она состоялась благодаря усилиям Э.А. Снегина из Белгородского государственного университета.

Прошедшая в октябре 2019 г. Всероссийская конференция с международным участием “Моллюски: Биология, экология, эволюция и формирование фаун” стала первой за 13 лет в России очной конференцией, где, по замыслу организационного комитета, планировалось обсуждать вопросы систематики, филогении, биогеографии и экологии всех моллюсков, современных и ископаемых. Таким образом, “концептуально” эта конференция является продолжением малакологических совещаний прошлых лет, хотя в ее названии нет порядкового номера, указывающего на прямую преемственность с “зиновскими” совещаниями. Новшеством является и место проведения конференции. Впервые с 1961 г. площадкой для встречи отечественных малакологов стал не ЗИН, а другой академический институт – Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН (ИБВВ РАН), сотрудники которого на протяжении многих десятилетий изучают различные аспекты экологии, физиологии и расселения пресноводных моллюсков.

При поддержке дирекции ИБВВ РАН и Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 19-04-20030) удалось организовать и на высоком уровне провести малаколо-

гическую конференцию, в которой приняли участие, очное или заочное, более 120 участников, представлявших различные страны бывшего СССР, а также ряда зарубежных стран (Португалия, Эфиопия, Мьянма, США, Великобритания). Большая часть докладов представлена авторами, работающими в научных учреждениях Российской Федерации; страны бывшего СССР представлены специалистами из Абхазии, Белоруссии, Казахстана и Украины. В опубликованном перед началом конференции сборнике тезисов представлен 101 доклад [Моллюски (Molluscs) ..., 2019]. К сожалению, по различным объективным причинам не все авторы смогли прибыть в Борок, чтобы лично представить свои доклады. Тем не менее, я считаю возможным проводить анализ работы конференции по материалу всех поданных в печать сообщений, не ограничиваясь только реально заслушанными докладами. По моему мнению, тематика представленных сообщений, география их авторов, разнообразие таксонов, которым посвящены работы, позволяют составить достаточно репрезентативное представление о современных трендах в малакологии русскоязычного научного пространства.

Как отмечено выше, география стран, откуда поступили доклады, весьма обширна. Однако непосредственно в работе конференции приняли участие исследователи только из двух стран, России и Белоруссии. К сожалению, среди российских докладчиков и авторов сообщений абсолютно доминировали представители научных и учебных учреждений европейской части России. “Самыми восточными” (заочными) участниками были исследователи из Читы (О.К. Клишко) и Улан-Удэ (Д.В. Матафонов). Однако по разным причинам Сибирь и Дальний Восток представлены совершенно непропорционально реальному числу активно работающих в них малакологов. Еще один, даже более резкий “bias” в составе авторов – это полное отсутствие в числе участников палеомалакологов. Скорее всего, это объясняется тем, что в сообществе исследователей ископаемых моллюсков сложилась своя собственная традиция проведения малакологических конференций (см. выше), но эту тенденцию к “дивергенции” нельзя считать позитивной.

География проводимых участниками полевых работ, масштаб проблем, которые они ставят, также весьма широк. Он варьирует от глобальных работ (доклад португальского малаколога М. Лопеса-Лимы о планетарных трендах биоразнообразия двустворчатых моллюсков) и до локальных фаунистических исследований. Вполне ожидаемо, что большин-

ство представленных докладов посвящены изучению моллюсков фауны России или бывшего СССР, тем не менее очевидно, что отечественные специалисты в наши дни активно исследуют малакофауны других уголков мира, включая страны, которые сравнительно недавно были весьма экзотичны для нас (доклады И.В. Вихрева с соавторами, Е.С. Коноплевой с соавторами и Ю.Е. Чапуриной с соавторами; М.В. Чертопруд и Д.М. Палатова). Продолжается начавшаяся еще в советское время традиция изучения фауны Эфиопии (доклад А.А. Прокина с соавторами). Не остались без внимания и традиционные для российской малакологии регионы и бассейны. Отдельные доклады были посвящены моллюскам оз. Байкал, Черного моря, бассейна Волги, Финского залива, Карского и Белого морей.

Если попытаться проанализировать тематику докладов в экологическом плане, разделив их на три традиционные для малакологии “домена” – морской (включая солоноватоводных моллюсков), пресноводный и “сухопутный”, то картина будет следующей. Доминируют исследования, посвященные пресноводным моллюскам. Из 98 опубликованных докладов на долю этой группы работ пришлось 52 (или 53.1%), затем следуют морские моллюски (41 доклад, или 41.8%). Интересно, что немалая часть “морских” докладов посвящена морфологии, систематике и филогении одной группы – голожаберных моллюсков (Gastropoda, Nudibranchia), что очевидно объясняется приходом в науку группы молодых активных исследователей, специально занимающихся исследованиями голожаберников. С сожалением приходится констатировать дефицит исследований в области “наземной” малакофауны – 11 докладов (21.1%). О не очень благополучном состоянии дел в этой сфере в отечественной малакологии говорил на заключительном заседании конференции Э.А. Снегин.

Если взять распределение тематики докладов по таксонам высшего ранга (класс), то, убрав из рассмотрения сообщения на теоретические и историко-малакологические темы, получается следующая статистика (рис. 1). Из восьми ныне живущих классов моллюсков только четыре (Gastropoda, Bivalvia, Caudofoveata и Cephalopoda) стали объектами исследований участников конференции. Вполне ожидаемо наибольшая доля докладов была посвящена брюхоногим моллюскам, классу, который в современной фауне представлен наибольшим числом видов. На втором месте следуют двустворчатые, причем степень научного

интереса к ним явно превышает их вклад в общее мировое биоразнообразие моллюсков. На долю Bivalvia приходится чуть менее 13% ныне живущих видов, но в то же время им было посвящено почти 45% докладов. Небольшое

число сообщений, посвященных классам Caudofoveata и Cephalopoda довольно хорошо коррелирует с их небольшим таксономическим богатством в рецентной фауне.

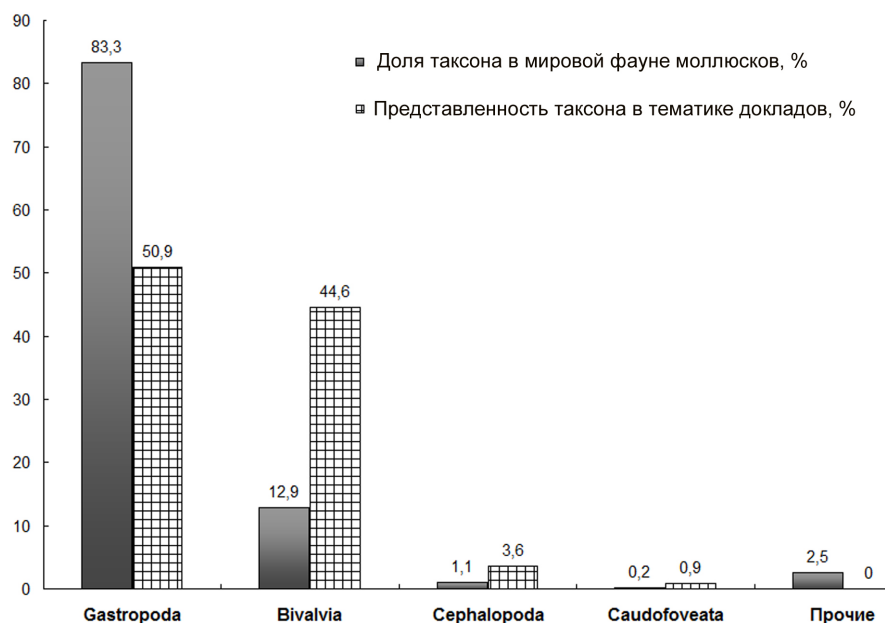


Рис. 1. Относительная представленность отдельных классов типа Mollusca в мировой фауне (по данным MolluscaBase; <http://molluscabase.org>) и в тематике докладов, поданных на конференцию.

Fig. 1. The relative representation of particular classes of Mollusca in the Recent fauna (based on species numbers taken from MolluscaBase; <http://molluscabase.org>) and in the conference program.

Наконец, последний параметр, который мне хотелось бы включить в анализ, это тематика докладов. Конечно, распределение отдельных докладов по группам дело несколько субъективное, тем более что некоторые сообщения можно было отнести к двум категориям одновременно. Тем не менее, я постарался провести такое деление, в сомнительных случаях используя “взвешивание”, чтобы определить, к какой из тематических категорий лучше отнести тот или иной текст.

В итоге мне удалось разделить 101 представленный доклад на 10 категорий, удельный вес которых представлен в таблице. Однако подобные расчеты сами по себе не очень показательны. Интереснее посмотреть их в динамике, поэтому я для сравнения взял сборники авторефератов трех предыдущих совещаний (1987, 1998 и 2006 гг.) и распределил содержащиеся в них доклады, используя ту же методику (см. таблицу).

За прошедшие 30 с небольшим лет (1987–2019 гг.) в тематике малакологических совещаний произошли довольно заметные изменения, но они затрагивают в основном второстепенные тематические категории. Традиционно высокий удельный вес из года в год сохраняют такие направления исследований,

как морфология, систематика и фаунистика моллюсков, а также изучение их паразитофауны. Из направлений, которые показали резкий рост за исследуемый период особенно выделяется инвазионная экология моллюсков, а также изучение этих животных в качестве биологических индикаторов состояния окружающей среды. Эти тренды хорошо соответствуют особенностям развития мировой науки за последние десятилетия, а также, что не менее важно, направлениям исследований, проводимых сотрудниками ИБВВ.

С другой стороны, целый ряд тематических направлений полностью исчез за истекшие три десятилетия. Это, как уже отмечено выше, изучение ископаемых моллюсков, а также вопросов эмбриологии и репродукции, этологии и аквакультуры. В этой связи особенно хочется отметить, что, по сравнению с 1987 г., в программах малакологических совещаний постсоветского времени почти не представлены широкие эволюционные обобщения, то есть доклады, посвященные разбору особенностей эволюции отдельной морфоструктуры или таксона высокого ранга. Конечно, эволюционное содержание не совсем исчезло из докладов (вспоминается афоризм Феодосия Добржанского о том, что “ничто в биологии не

имеет смысла кроме как в свете эволюции”), но находится обычно на заднем плане и как бы подразумевается, выступая как теоретический фон для рассуждений о филогении, систематике или биогеографии тех или иных групп.

Интересной особенностью конференции 2019 г. был сравнительно высокий удельный вес докладов, посвященных отдельным персонажам истории отечественной малакологии, от академика К. фон Бэра до В.И. Жадина (доклады

В.В. Анистратенко и О.Ю. Анистратенко, а также М.В. Винарского и А.Л. Рижинашвили). Хотелось бы увидеть доклады на эту тему в программах последующих конференций по изучению моллюсков, поскольку история малакологии, в том числе в нашей стране, остается далеко не достаточно изученной. Также хочется надеяться, что отсутствие в программе конференции 2019 г. сообщений, посвященных изучению ископаемых моллюсков, это явление временное.

Распределение докладов на четырех малакологических совещаниях (1987–2019) по тематике (%)

Thematic distribution of the presentations delivered at four malacological meetings, 1987–2019 (%)

Тематическая категория Thematic category	Год проведения совещания Years of conference			
	1987 (283)	1998 (99)	2006 (112)	2019 (101)
Эволюционная малакология	3.2	–	0.9	–
Филогения и систематика	7.1	12.1	12.5	11.9
Фаунистика, биогеография	12.0	10.1	24.1	25.7
Морфология, изменчивость, рост моллюсков	18.7	14.1	17.8	11.9
История малакологии	–	1.0	–	4.0
Генетика моллюсков	2.5	11.1	8.0	4.0
Экология моллюсков	26.1	31.2	20.5	17.8
Инвазионная экология моллюсков	0.7	4.0	4.5	12.9
Палеомалакология	7.8	8.1	4.5	–
Поведение	1.4	1.0	2.7	–
Паразитологические аспекты	4.2	5.1	3.6	5.0
Моллюски в качестве биоиндикаторов	1.8	–	0.9	5.9
Эмбриология, репродукция	8.8	1.0	–	0.9
Вопросы аквакультуры	5.7	1.0	–	–

Примечание. В скобках после года – число опубликованных авторефератов или тезисов.

Note. In parentheses – the number of published abstracts.

Если рассмотреть подобным же образом динамику популярности у исследователей отдельных классов моллюсков за последние 30 лет, то можно видеть, что в постсоветский период представленность трех крупнейших таксонов в тематике конференций остается удивительно постоянной, при явном доминировании исследований брюхоногих моллюсков (рис. 2). Однако в 1987 г. абсолютным “лидером” по исследовательскому интересу были двустворчатые моллюски, что легко объяснимо высоким удельным весом работ в области марикультуры, впоследствии почти исчезнувших. Также произошло резкое, почти трехкратное, снижение доли работ о *Cephalopoda* за период 1987–2019 гг. Еще одной негативной тенденцией следует признать почти полное исчезновение из программ конференций сообщений, посвященных “малым” классам моллюсков (*Monoplacophora*, *Caudofoveata*).

Аналогично этому можно определить динамику вклада отдельных малакологических “доменов” в программы конференций (рис. 3). Наиболее очевидным трендом последних трех десятилетий является сокращение доли работ по изучению морских моллюсков. Если

в 1987 г. они составляли почти 2/3 всех докладов, опубликованных в сборнике малакологического совещания, то уже через 10 лет их доля сократилась почти в 1.5 раза и до сих пор сохраняется примерно на одном уровне. Таким образом, если видеть в этих данных более или менее объективное отражение реальной ситуации в российской малакологии, то можно прийти к выводу о ее значительной “континентализации” в постсоветский период. Сдвиг исследовательского интереса в сторону наземных и пресноводных таксонов – явление сложное. Едва ли можно всерьез обсуждать его причины на столь ограниченном материале, тем не менее, можно высказать некоторые догадки о причинах, вызвавших эту тенденцию.

Во-первых, это резкое снижение объема исследований в области марикультуры и биологии промысловых видов моллюсков, таких как пелагические цефалоподы, что совпало с сокращением научно-исследовательского флота и числа дальних экспедиций. Континентальные моллюски в качестве объекта исследований гораздо более доступны, и для их сбора как правило не нужна сложная и дорогостоящая инфраструктура.

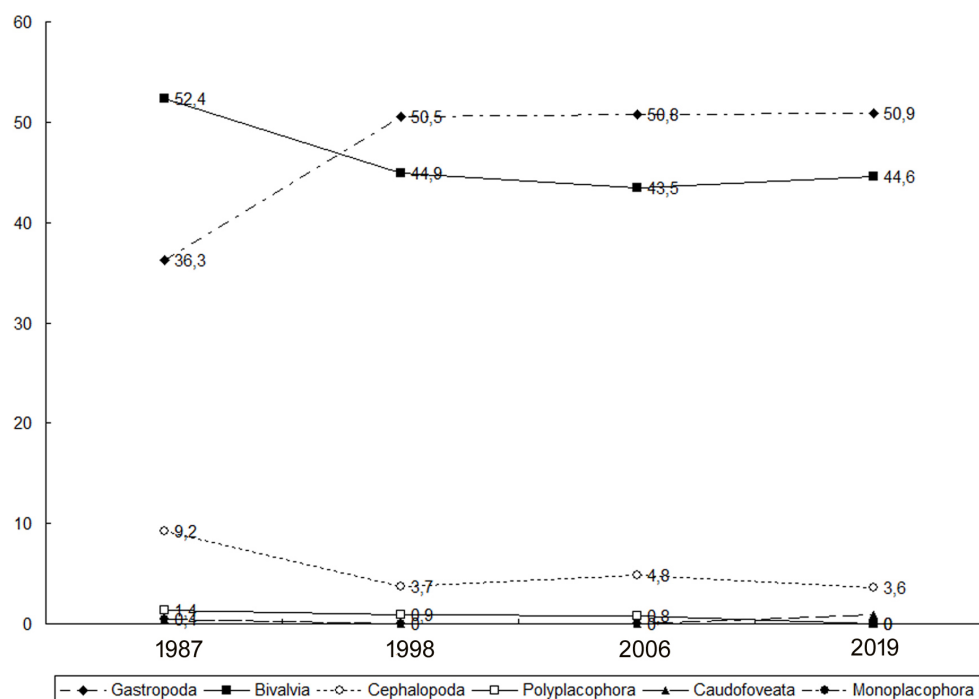


Рис. 2. Доля (в %) докладов, посвященных изучению отдельных классов моллюсков, в сборниках четырех малакологических совещаний (1987–2019 гг.).

Fig. 2. The percentage of presentations devoted to particular classes of Mollusca, which were delivered at four malacological meetings, 1987–2019.

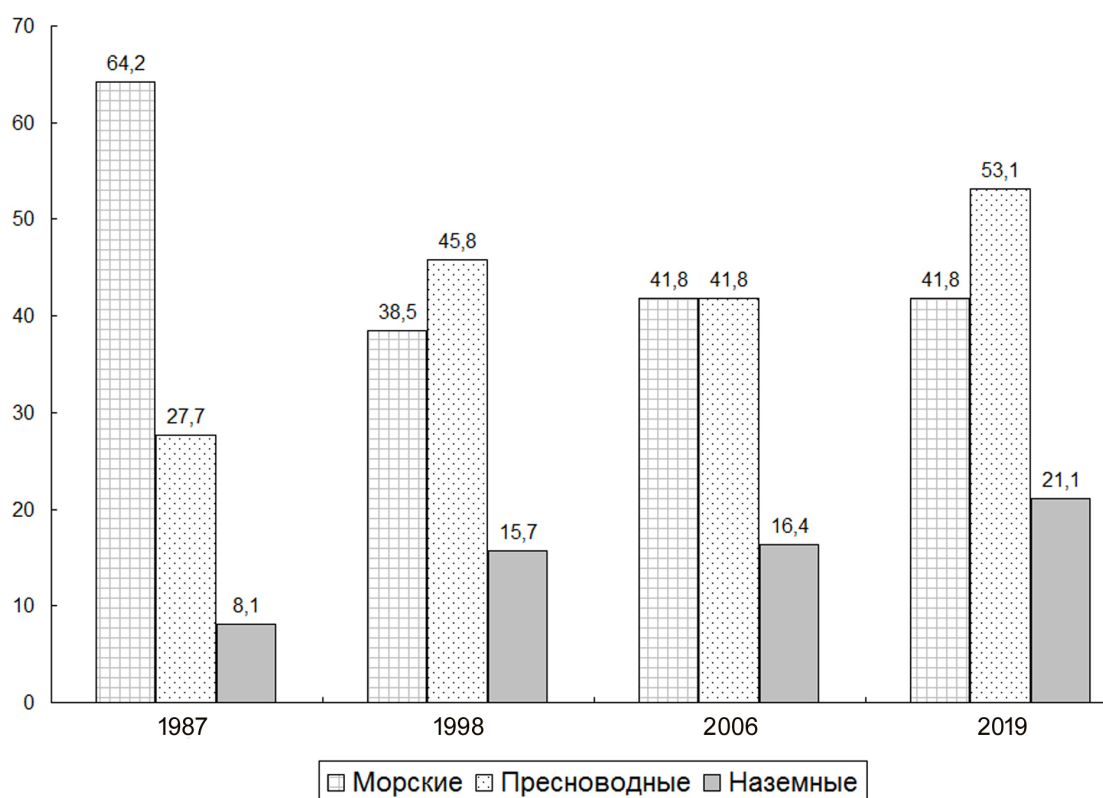


Рис. 3. Доля (в %) докладов, посвященных изучению морских, пресноводных и наземных моллюсков, в сборниках четырех малакологических совещаний (1987–2019 гг.).

Fig. 3. The percentage of presentations devoted to marine, terrestrial, and freshwater Mollusca, which were delivered at four malacological meetings, 1987–2019.

Во-вторых, в последние 10–15 лет в России наблюдается резкий рост исследовательской и публикационной активности в области “пресноводной” малакологии. Сформировались новые исследовательские группы (здесь в первую очередь надо упомянуть архангельскую школу, руководимую И.Н. Болотовым), привлекающие большое число молодых энергичных исследователей. По моему мнению, хотя и вполне субъективному, именно в этой области малакологических исследований у нас наблюдается наиболее существенный прогресс, что вносит вклад в увеличение доли «континентальных» исследований. По крайней мере, на конференции 2019 г. пресноводным таксонам было посвящено более половины всех сообщений.

В-третьих, можно видеть в этой тенденции отражение возрастающего с каждым годом интереса к изучению инвазивных видов моллюсков, большинство из которых принадлежат либо наземным, либо пресноводным таксонам.

Наконец, в-четвертых, на формирование указанного тренда повлияло выпадение из программ конференций докладов по палеомалакологии, многие из которых традиционно были посвящены морских группам (таким как *Ammonoidea*).

Интересно, что, вопреки опасениям, высказывавшимся на конференции 2019 г., доля работ, посвященных изучению наземных моллюсков, не только не снизилась, но, напротив, за анализируемый период демонстрирует устойчивый рост (рис. 3).

Автор признателен всем участникам Организационного комитета конференции за плодотворное сотрудничество. Особенно хочется поблагодарить Е.Г. Пряничникову (Борок) и И.О. Нехаева (Санкт-Петербург), взявших на себя большую долю организационных хлопот. Участие автора в конференции и написание этого обзора поддержаны грантом РФФИ 19-04-00270.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аноним. Краткая история российских малакологических совещаний длиной в 45 лет // Моллюски: Морфология, таксономия, филогения, биогеография и экология. Седьмое (XVI) совещание по изучению моллюсков. Сборник научных работ. СПб: ЗИН РАН, 2007. С. 7–8.
- Винарский М.В. «Русский гражданин шведского происхождения»: Материалы к биографии В.А. Линдгольма // Труды Зоологического института РАН. 2019. Т. 323, № 3. С. 155–186.
- Голиков А.Н., Сиренко Б.И. К построению системы брюхоногих моллюсков отряда Naticiformes холодных и умеренных вод Северного полушария // Моллюски: Систематика, экология и закономерности распространения. Авторефераты докладов. Л.: Наука, 1983. Вып. 7. С. 26–28.
- Голиков А.Н., Старобогатов Я.И. Система отряда Cerithiiformes и его положение в подклассе Pectinibranchia // Моллюски: Результаты и перспективы их исследований. Авторефераты докладов. Л.: Наука, 1987. Вып. 8. С. 23–28.
- Горячев В.Н. Объем и положение семейства Seguenziidae (Mollusca, Gastropoda, Seguenziidae) в классе брюхоногих моллюсков // Моллюски: Результаты и перспективы их исследований. Авторефераты докладов. Л.: Наука, 1987. Вып. 8. С. 21–23.
- Жадин В.И. Мой путь в гидробиологию // Труды Зоологического института АН СССР. 1991. Т. 242. С. 5–79.
- Иванов Д.Л. К системе Caudofoveata (Mollusca, Aplousobranchia) // Моллюски: Основные результаты их изучения. Авторефераты докладов. Л.: Наука, 1979. Вып. 6. С. 8–9.

Конечно, сделанный выше вывод о “континентализации” малакологии в России не надо переоценивать. Пока он достоверен лишь в той степени, в какой мы признаем репрезентативной выборку докладов, представленных на малакологических совещаниях. Для его полноценной проверки необходимо проанализировать данные обо всех аспектах публикационной активности отечественных малакологов, включая работы, опубликованные в международных журналах и в сборниках зарубежных конференций.

В заключительной дискуссии, проходившей в последний день работы конференции, участники прений отмечали, что встреча прошла на высоком научном уровне, большинство докладов вызвало непосредственный интерес у слушателей, нередко возникали оживленные обсуждения прослушанных сообщений. Задачи, которые ставил перед собой организационный комитет, были выполнены. Возможно, важнейшим итогом конференции в Борке стало решение продолжить возобновившуюся традицию проведения малакологических совещаний в России и опять проводить их на регулярной основе. Проведение следующей конференции предварительно намечено на осень 2021 г. Предполагается, что она пройдет в Архангельске, на базе Федерального исследовательского центра комплексного изучения Арктики имени академика Н.П. Лаврова РАН.

- Моллюски: Биология, экология, эволюция и формирование фаун: тезисы докладов Всероссийской научной конференции с международным участием [Борок, 14–18 октября 2019 г.]. Ярославль: Филигрань, 2019. 110 с.
- Скарлато О.А., Старобогатов Я.И. Система двустворчатых моллюсков надотряда Septibranchia // Моллюски: Систематика, экология и закономерности распространения. Авторефераты докладов. Л.: Наука, 1983. Вып. 7. С. 7–13.
- Старобогатов Я.И., Москалев Л.И. Система моноплакофор // Моллюски: Результаты и перспективы их исследований. Авторефераты докладов. Л.: Наука, 1987. Вып. 8. С. 7–11.
- Шилейко А.А. Наземные моллюски подотряда Pupillina фауны СССР (Gastropoda, Pulmonata, Geophila) // Фауна СССР. Моллюски. Л.: Наука, 1984. Т. III, вып. 3. 399 с.

REFERENCES

- Anonymous. 2007. Short history of the Russian malacological meetings during the past 45 years // Molluscs: Morphology, taxonomy, phylogeny and ecology. Seventh (XVI) Conference on study of molluscs. The collected articles. Saint-Petersburg: Zoological Institute. P. 7–8. [In Russian].
- Golikov A.N., Sirenko B.I. 1983. To the system of prosobranchs of the order Naticiformes in the cold and temperate waters of the Northern Hemisphere // Molluski: sistematika, ekologiya i zakonomernosti rasprostraneniya. Avtoreferaty dokladov. Leningrad: Nauka. Vol. 7. P. 26–28. [In Russian]
- Golikov A.N., Starobogatov Ya.I. 1987. Systematics of the order Cerithiiformes and its position within the subclass Pectinibranchia // Molluski: rezultaty i perspektivy issledovaniy. Avtoreferaty dokladov. Leningrad: Nauka. Vol. 8. P. 23–28. [In Russian]
- Goryachev V.N. 1987. The volume and the position of the family Sequenziidae (Mollusca, Gastropoda, Seguenziidae) in the class of Gastropoda // Molluski: rezultaty i perspektivy issledovaniy. Avtoreferaty dokladov. Leningrad: Nauka. Vol. 8. C. 21–23. [In Russian]
- Ivanov D.L. 1979. On the system of Caudofoveata (Mollusca, Aplacophora) // Molluski: Osnovnyye rezultaty ikh izucheniya. Avtoreferaty dokladov. Leningrad: Nauka. Vol. 6. S. 8–9. [In Russian]
- Molluscs: biology, ecology, evolution, and faunogenesis. 2019. The book of abstracts of the All-Russia scientific conference with international participation [Borok settlement, 14–18 October 2019]. Yaroslavl': Filigran', 110 pp. [In Russian].
- Schileyko A.A. 1984. Terrestrial molluscs of the suborder Pupillina of the USSR fauna (Gastropoda, Pulmonata, Geophila) // Fauna SSSR. Molluski. Leningrad: Nauka. Vol. III, № 3. 399 p. [In Russian]
- Skarlato O.A., Starobogatov Ya.I. 1983. System of the bivalve molluscs of the superorder Septibranchia // Molluski: sistematika, ekologiya i zakonomernosti rasprostraneniya. Avtoreferaty dokladov. Leningrad: Nauka. Vol. 7. P. 7–13. [In Russian]
- Starobogatov Ya.I., Moskaev L.A. 1987. Systematics of the Monoplacophora // Molluski: rezultaty i perspektivy issledovaniy. Avtoreferaty dokladov. Leningrad: Nauka. Vol. 8. C. 7–11. [In Russian]
- Vinarski M.V. 2019. "A Russian citizen of Sweden origin": Materials for biography of W.A. Lindholm // Trudy Zoologicheskogo Instituta AN SSSR. Vol. 323. P. 155–186. [In Russian].
- Zhadin V.I. 1991. My road into hydrobiology // Trudy Zoologicheskogo Instituta AN SSSR. Vol. 242. P. 5–79. [In Russian].

A REPORT ON THE CONFERENCE “MOLLUSCS: BIOLOGY, ECOLOGY, EVOLUTION, AND FAUNOGENESIS” (14–18 October 2019, BOROK SETTLEMENT), WITH DISCUSSION OF CURRENT TRENDS IN RUSSIAN MALACOLOGY

M. V. Vinarski

*Saint-Petersburg State University, 7–9 Universitetskaya emb., Saint-Petersburg, 199034; Russia
Saint-Petersburg Branch of the Institute of History of Science and Technology, Russian Academy of Sciences,
2 Universitetskaya emb., Saint-Petersburg, 199034; Russia
e-mail: m.vinarski@spbu.ru*

A brief report of the conference “Molluscs: biology, ecology, evolution, in faunogenesis” (14–18 October 2019, Borok settlement), with a thematic analysis of abstracts of communications, is presented. Based on a quantitative analysis of contents of the books of abstracts of the four malacological conferences, which were held in USSR-Russia during the last 30 years (1987–2019), some current trends in Russian studies of molluscs are revealed and discussed.

Keywords: malacological meetings, history of malacology, scientometrics, Mollusca

РАСПРОСТРАНЕНИЕ И РОЛЬ МОЛЛЮСКОВ В СООБЩЕСТВАХ КОНТИНЕНТАЛЬНЫХ ВОД ЕВРАЗИИ: ОБЗОР

М. В. Чертопруд, Д. М. Палатов

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова,

119992 Москва, Ленинские горы, e-mail: lympnaea@yandex.ru

Описано распространение, встречаемость, доля в сообществах и приблизительный состав фауны моллюсков в континентальных водоемах Евразии. Раздельно проведен анализ по основным типам сообществ (на примере центра Европейской России), по основным ландшафтно-климатическим зонам (на примере ряда модельных регионов Евразии) и по основным семействам моллюсков. Описан спектр оптимальных для пресноводных моллюсков условий, при которых они достигают огромного обилия и устойчиво доминируют в сообществах. Обсуждаются различия в стратегии освоения сообществ разными макротаксонами беспозвоночных, а среди моллюсков – крупно- и мелкоразмерными группами.

Ключевые слова: брюхоногие, двустворчатые, пресные воды, сообщества, Евразия.

DOI: 10.24411/0320-3557-2020-10002

Пресноводные сообщества – арена конкурентного взаимодействия нескольких крупных таксонов макроскопических беспозвоночных. Главным образом, это насекомые и их личинки, высшие ракообразные, брюхоногие и двустворчатые моллюски, а также олигохеты. Каждому из этих таксонов присуща собственная экологическая стратегия, определяющая свой стиль встраивания в сообщества. Отчасти эти стратегии определяются балансом между подвижностью и защищенностью особей, отчасти – типом питания и дыхания, отчасти – характером размножения, в меньшей степени – другими функциональными особенностями. В настоящей работе мы попытаемся оценить стратегию освоения пресноводных сообществ моллюсками и ее успешность в различных сообществах и регионах Евразии.

Ключевые экологические особенности моллюсков, в наибольшей степени определяющие стратегию освоения ими местообитаний и сообществ, примерно следующие.

1. Пресноводные моллюски, как правило, резко ограничены в подвижности: причем как локальной (перемещение между биотопами одного участка водоема), так и географической (перемещение между разными водоемами и бассейнами). Обычно собственная скорость передвижения двустворчатых моллюсков составляет не более 0.1 км в год, брюхоногих – от 0.3 до 1 км в год [Kappes, Naase, 2011]. Лишь некоторые из них имеют способы пассивного расселения в воде (планктонные личинки дрейссен и глохидии Unionidae), и ни один вид не имеет, видимо, надежного и эффективного способа преодоления суши и моря. Это предрасполагает моллюсков к спорадичности распределения (в различных масштабах) и привязке ареалов большинства видов к от-

дельным водным бассейнам [Старобогатов, 1970 (Starobogotov, 1970)].

2. Пресноводные моллюски (кроме крупных двустворчатых), не связаны жесткими жизненными циклами и в благоприятных условиях могут размножаться круглый год. Нередко, впрочем, они ограничены в размножении по температурным условиям и размножаются только в теплый сезон [Boycott, 1936; Жадин, 1952 (Zhadin, 1952); Dillon, 2000].

3. Пресноводные моллюски массивны, эффективно защищены раковиной от большинства мелких хищников и относительно слабо поедаются другими животными, даже рыбами. Особенно успешны в этом взрослые особи крупноразмерных групп (Unionidae, Corbiculidae, Viviparidae).

4. Большинство видов питаются растительным детритом разного размера или водорослями – то есть массовым и во многих водоемах практически неистощимым кормом. Многие виды гастропод почти всеядны (могут соскребать альгообрастания, грызть зеленые растения и грубый детрит, гифы грибов, падаль) [Dillon, 2000]. Двустворчатые, как фильтраторы (или совмещающие собирание и фильтрацию), ограничены микроскопическими частицами различной природы – также весьма обильным ресурсом во многих водоемах.

5. Сочетание трех предыдущих пунктов создает предпосылки для накопления моллюсками огромной плотности в сообществах (по биомассе и метаболизму).

По большинству перечисленных пунктов пресноводные моллюски близки к высшим ракообразным пресных вод (ракам, креветкам, крабам, бокоплавам, изоподам), и вместе с ними противопоставлены насекомым. Цель настоящей работы – показать, к чему приводят эти их особенности в реальных сообществах.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Проанализировано около 7000 количественных проб макробентоса, собранных для изучения разнообразия донных и зарослевых, но главным образом реофильных сообществ в различных регионах Евразии. Большая часть материала обработана и опубликована ранее, охватывая следующие регионы: Центр Европейской России [Chertoprud, 2011], Кольский п-ов [Chertoprud, Palatov, 2013], Южный Ямал [Palatov, Chertoprud, 2012], Балканы [Chertoprud, Palatov, 2017], Кавказ и Закавказье [Palatov et al., 2016, Palatov, Chertoprud, 2018], Западный Шпицберген [Chertoprud et al., 2017], Гималаи и Северная Индия [Chertoprud et al., 2018], Шри-Ланка [Chertoprud, 2019]. По ряду

других регионов использованы неопубликованные данные и наблюдения. В целом, охвачены регионы всех природных и ландшафтных зон Евразии. Количественные данные относятся к реофильным местообитаниям (реки, ручьи и родники), но представлены водоемы всех типов, водохранилища, пруды и временные водоемы. Пробы отбирались со всех характерных биотопов данного участка водоема, за исключением глубоководных биотопов (как правило, сбор проводился с берега). Значительная часть материала собрана в горах. Моллюски были найдены далеко не во всех пробах, но отрицательный результат в данном случае также представляет интерес.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Для упрощения картины мы отдельно рассмотрим распределение пресноводных моллюсков в сообществах по биотопам и типам сообществ, на примере одного региона (центра Европейской России), и по регионам Евразии, усредняя биотопические данные. Такой подход неизбежно ведет к потере информации, но позволяет сделать наш обзор относительно компактным. Отдельно мы рассмотрим особенности распределения некоторых вложенных таксонов.

Биотопический анализ распространения моллюсков на примере Центра Европейской России.

Ранее [Chertoprud, 2011] мы предложили собственную схему классификации пресноводных сообществ макробентоса, отчасти включающую схемы Жадина и Иллиеса, но более универсальную. Эта система включает несколько основных классов сообществ, кратко охарактеризованных ниже. В нее не входят сообщества реликтовых озер с собственной структурой и фауной (Байкал, Каспий и т.п.), образующие, видимо, отдельные классы. Мы будем использовать здесь основные выделяемые нами классы сообществ этой системы, поскольку они наиболее четко отражают экологические предпочтения разных таксонов.

Центр Европейской России (Московская и сопредельные с ней области) имеет равнинный рельеф с участием нескольких моренных возвышенностей; сочетаются участки южной тайги, смешанных и широколиственных лесов, лесостепей и разнообразных аграрных ландшафтов. Широко представлены водоемы и сообщества всех известных нам классов, кроме реликтовых и соленых озер. Регион полностью постгляциальный и заселен пресноводной фауной с юга и юго-запада в последние 5–

10 тысяч лет, поэтому лишен эндемиков и таксонов, плохо расселяющихся по равнинам [Chertoprud, 2011].

Ритраль. Сообщества плотных грунтов на течении, обычно на каменистых перекатах рек и ручьев, изредка – в прибойной зоне крупных озер. Почти повсеместно преобладают личинки насекомых, моллюски относительно малочисленны, включают только один массовый вид легочных гастропод – речную чашечку *Ancylus fluviatilis*. Анцилус также встречается спорадично, но в некоторых реках и ручьях на умеренном и быстром течении входит в комплекс доминантов (составляет от 20 до 50% общего обилия). Некоторые другие виды (*Bithynia tentaculata*, *Radix auricularia*, *Gyraulus* spp.) заходят в ритраль из рипали, главным образом в более крупных и теплых реках. В целом роль моллюсков можно считать умеренной (11.6% по метаболизму, табл. 1).

Пелаль. Сообщества мягких (илисто-песчаных) грунтов стоячих и текущих водоемов. Укомплектованы в основном видами трех макротаконов инфауны: личинок хирономид, олигохет и двустворчатых моллюсков. Встречаемость двустворок в пелали региона очень велика – в среднем 77.6% (табл. 1), но их доля сильно варьирует – от 5–10% до 70–90% (в среднем 28%). Резкое доминирование двустворок достигается в некоторых крупных водоемах, где в массе обитают Unionidae (сообщество униопелали, с биомассами до 1–5 кг/м²). В целом обилие и доля двустворчатых моллюсков в сообществах пелали закономерно и быстро возрастает с увеличением размера и стабильности условий водоема. Брюхоногие моллюски (обычно из родов *Viviparus*, *Bithynia*, *Lithoglyphus*) встречаются в пелали спорадично, также главным образом в крупных реках и водохранилищах.

Фиталь. Сообщества густых зарослей макрофитов. Единственный класс сообществ, где пресноводные моллюски доминируют практически всегда, и этот критерий может служить диагностическим для самих сообществ. К фитали приурочены в первую очередь легочные гастроподы (*Lymnaeidae*, *Planorbidae*, *Physidae*), но также встречаются многие жаберные брюхоногие (*Bithyniidae*, *Valvatidae*, *Viviparidae*), разнообразие гастропод в пробе может достигать 15–20 видов. Обычно брюхоногие дают 50–80% суммарной биомассы и метаболизма сообществ (в среднем 65% по метаболизму, табл. 1), двустворчатые практически отсутствуют. Интересно, что все сообщество в умеренной зоне подвержено сезонной элиминации – осенью и зимой постепенно отмирают и макрофиты, и фитальные моллюски, причем последние отчасти переходят на донные биотопы.

Креналь. Сообщества малых ручьев и родников с преобладанием мозаичных органических субстратов. Регион лишен специфических кренальных гастропод (видимо, в силу постгляциального характера) и содержит лишь несколько видов родниковых и ручьевых горошинок, которые встречаются часто, но не достигают заметного обилия и играют в сообществах второстепенную роль. Кроме того, некоторые виды (например, *Galba truncatula*) нередко проникают в ручьи из малых стоячих водоемов. В целом встречаемость моллюсков в кренали довольно высока – около 45%, а доля низка – около 6% (табл. 1).

Рипаль. Сообщества береговой кромки водоемов со смешанными субстратами, в том числе наземного происхождения (затопленная трава, корни деревьев и т.п.). Обычно включа-

ет небольшое количество гастропод, несколько реже встречаются двустворчатые моллюски (табл. 1). В крупных реках и озерах рипаль часто населена крупными эврибионтными видами, достигающими огромных биомасс (обычно *Viviparus viviparus*) и резко доминирующих в сообществе. В водоемах, лишенных фитали, рипаль является основным местом обитания гастропод; в водоемах без пелали – единственным биотопом двустворок (главным образом шаровок и горошинок). В среднем доля моллюсков в сообществах рипали довольно велика (25%), в основном за счет гастропод.

Эфемераль. Сообщества мелких временных водоемов. Достаточных количественных данных по этому классу мы не имеем. В общем эфемераль неблагоприятна для моллюсков, плохо переносящих высыхание и не способных эффективно расселяться по суше. Тем не менее, даже в лесных лужах на водоразделе довольно часто встречается несколько мелких видов: горошинки (главным образом род *Roseana*), прудовики рода *Galba*, физиды рода *Aplexa*. При высыхании они зарываются во влажный грунт или откладывают покоящиеся яйца (*Aplexa*) [Vlasblom, 1971]. Способы попадания их в изолированные малые водоемы неизвестен (возможен, например, перенос моллюсков и их яиц с лягушками, птицами и автотранспортом [Kappes, Naase, 2012]. В малых пойменных водоемах, заливаемых весной реками, фауна моллюсков бывает довольно богатой, но отмирает при их высыхании. Обилие моллюсков в эфемерали невелико (обычно до 10 г/м²), их доля в сообществах обычно колеблется в пределах 10–40%.

Таблица 1. Встречаемость и доля моллюсков в различных классах реофильных сообществ Центра Европейской России

Table 2. Occurrence and proportion of mollusks in various classes of rheophilic communities of the Center of European Russia

Класс сообществ Classes of communities	Средняя встречаемость, % Average occurrence, %			Средняя доля в сообществах по метаболизму, % Average proportion in community by metabolism, %		
	Gastropoda	Bivalvia	Mollusca в целом	Gastropoda	Bivalvia	Mollusca в целом
Ритраль	56.3	5.2	58.6	11.3	0.2	11.6
Пелаль	18.2	73.4	77.6	3.6	24.5	28.0
Фиталь	100.0	0.6	100.0	65.2	0.1	65.3
Креналь	23.1	33.7	45.2	4.2	2.0	6.2
Рипаль	58.8	19.4	63.1	22.0	2.6	24.6

Таблица 2. Встречаемость и доля моллюсков в реофильных сообществах различных регионов Евразии

Table 2. Occurrence and proportion of mollusks in communities of various regions of Eurasia

Регион Region	Средняя встречаемость, % Average occurrence, %			Средняя доля в сообществах по метаболизму, % Average proportion in community by meta- bolism, %□		
	Gastropoda	Bivalvia	Mollusca в целом	Gastropoda	Bivalvia	Mollusca в целом
Западный Шпицберген	0	0	0	0	0	0
Кольский п-ов	17.6	5.9	18.6	4.2	0.3	4.4
Южный Ямал	21.6	25.5	45.1	1.8	16.1	17.9
Подмосковье	45.7	28.5	64.6	15.0	6.6	21.6
Восточные Балканы	24.9	10.7	32.5	2.9	1.1	4.0
Кавказ и Закавказье	17.0	16.3	25.9	1.9	1.2	3.0
Западный Тянь-Шань	6.9	5.3	10.2	0.5	0.3	0.8
Предгорья Гималаев	16.3	0.3	16.3	6.4	0.1	6.5
Шри-Ланка	9.3	2.7	10.7	6.5	0.6	7.0

Географический анализ распространения моллюсков.

В силу потенциально неограниченного числа сравниваемых регионов мы остановимся лишь на нескольких, представляющих различные климатические, ландшафтные и биогеографические варианты.

Островная Арктика: Шпицберген, район Лонгйр – Баренцбург – Нью-Олесунн. Ландшафт: полоса равнинной тундры между морем и ледниками, шириной до 7–10 км, богатая мелководными озерами и ручьями. Моллюски полностью отсутствуют, практически во всех пресноводных местообитаниях доминируют хирономиды [Chertoprud et al., 2017]. Видимо, моллюски не смогли пока заселить удаленный от материка архипелаг, не столь давно и лишь частично освободившийся от покровного оледенения.

Материковая Арктика: Кольский п-ов, район Кандалакша-Апатиты. Ландшафт: преимущественно низкогорная тундра, лесотундра и тайга. Встречаемость моллюсков около 20%. Брюхоногие моллюски (*Lymnaea*, *Radix*, *Gyraulus*) в небольшом числе встречаются в рипали различных водоемов; обычно их роль невелика. Крупные формы обоих классов обычно отсутствуют (спорадично в реках встречается жемчужница *Margaritifera margaritifera*). Видимо, из-за недостаточных летних температур в водоемах практически отсутствуют густые заросли макрофитов (кроме мхов) и не развиваются соответствующие им фитальные сообщества, в силу чего мало гастропод; вследствие преобладания горного рельефа слабо распространены сообще-

ства пелали и двустворчатые моллюски [Chertoprud, Palatov, 2013]

Материковая Арктика: Южный Ямал, район р. Щучья. Ландшафт: равнинная тундра и лесотундра. Встречаемость моллюсков в водотоках около 45%. В равнинных реках и озерах разнообразны горошинки *Pisidiidae*; нередко они доминируют в пелали. Брюхоногие моллюски (*Gyraulus*, *Valvata*), как и на Кольском п-ове, в небольшом числе встречаются в рипали. Крупные формы отсутствуют [Palatov, Chertoprud, 2012]. Как видно, мелкие двустворчатые моллюски широко распространяются при достаточном распространении пелали уже в тундровой зоне.

Центр Восточной Европы: Подмосковье. Подробно описан в биотопическом разделе. Распространены водоемы и сообщества всех типов, моллюски встречаются часто (табл. 2) и тоже весьма разнообразны, почти всегда доминируют в фитали (легочные гастроподы), нередко входят в доминирующий комплекс пелали (двустворки), реже – ритрали (*Ancylus*), почти всегда есть в рипали. По числу видов и родов легочные гастроподы резко преобладают над жаберными, а мелкие двустворки (горошинки и шаровки) – над крупными (перловицами); однако, наибольшего обилия в сообществах достигают (хотя лишь в немногих водоемах) именно крупные жаберные моллюски – *Viviparidae* и *Unionidae*. Средняя доля по обилию в реофильных сообществах, тем не менее, невелика (~20%) за счет преобладания в наших данных малых водотоков, где моллюсков немного. Впрочем,

это максимальные показатели из всех обследованных регионов. Мы объясняем максимальное развитие в регионе моллюсков сочетанием нескольких факторов: благоприятным для них равнинным рельефом и относительно мягким климатом (что позволяет в массе развиваться сообществам фитали и пелали), а также умеренной антропогенной нагрузкой на водоемы и их относительно хорошей сохранностью (в отличие от всех известных нам районов равнинных субтропиков и тропиков).

Южная Европа: Восточные Балканы, Кавказ и Закавказье. Отличаются мягким (до субтропического) климатом на равнинах, большой долей горных ландшафтов, отсутствием полного четвертичного оледенения и близостью морей. Видимо, из-за снятия эффекта постгляциальности здесь появляется большое число локальных эндемиков – главным образом мелких гастропод-гидробиид, обитающих чаще всего в кренали (родники и ручьи), но также нередко в ритрالي и рипали [Radoman, 1983; Strong, 2007]. Они бывают весьма многочисленны, но из-за мелких размеров (обычно 1–3 мм) не достигают существенных биомасс и уступают по обилию кренальным насекомым и ракообразным. Разнообразие этой группы в регионе исчисляется сотнями видов, многие из которых пока не описаны [Radoman, 1983; Strong, 2007]. Кроме них, появляется несколько семейств среднеразмерных тепловодных равнинных гастропод, вероятно неолимитических (Melanopsidae, Lithoglyphidae, Neritidae), заметно модифицирующих структуру разных сообществ. В частности, *Lithoglyphus* встает во главе эпифауны пелали, *Theodoxus* добавляется в ритраль, а меланопсиды в основном оккупируют рипаль; нередко они доминируют в соответствующих сообществах [Palatov, Chertopud, 2018]. С другой стороны, из-за сильной эвтрофикации и деградации равнинных водоемов (отчасти связанных с антропогенной нагрузкой) явно беднеют сообщества фитали, в силу чего снижается и разнообразие, и обилие легочных моллюсков. В горах Южной Европы водоемы сохраняются лучше, но представлены в основном холодными быстрыми реками и ручьями (ритраль и креналь), и моллюсков там мало (в основном родниковые гидробииды и горошинки, а также *Ancylus*). Как видно, от этого региона, усугубляясь далее на юг и восток, появляется характерная «вилка» лимитирующих для моллюсков факторов: быстрое течение и низкие температуры воды в горах и критически высокие температура и сапробность на равнине. Как следствие, средние показатели роли моллюсков в реофильных

сообществах региона невысоки (табл. 2), причем довольно сходны для Балкан и Кавказа [Chertopud, Palatov, 2017].

Центральная Азия: Западный Тянь-Шань. Регион с жарким и сухим климатом и разнообразным рельефом: от высочайших гор до пустынных равнин и засоленных низин. Вследствие сурового климата фауна моллюсков обеднена: Unionidae, Bithyniidae и Valvatidae представлены единичными эндемичными видами, автохтонные Viviparidae и Physidae отсутствуют. Правда, в последнее время по территории региона активно расселяются моллюски-вселенцы из субтропического Китая: беззубки *Sinanodonta*, живородки *Sinotaia* и битинииды *Parafossarulus*, практически повсеместно и в водоемах любых типов встречается *Physella* [Иззатуллаев, 2016 (Izzatullaev, 2016); Kondakov et al., 2018; Vinarski, 2017; ориг. данные]. Наибольшее таксономическое разнообразие сохраняется за кренальными гидробиидами, в средне- и низкогорных регионах демонстрирующих высокую степень локального эндемизма на родовом и видовом уровнях [Vinarski, Kantor, 2016]. Кроме того, в регион проникают ориентальные по происхождению *Melanoides* (Thiaridae), а в его западных районах обильны и разнообразны *Melanopsis* (Melanopsidae) [Vinarski, Kantor, 2016]. В небольших равнинных реках и каналах фиталь занята комплексом легочных гастропод (прудовики и катушки), пелаль – корбикулами. Креналь иногда населяют разнообразные Pisiidiidae, часто совместно с мелкими гидробиидами и катушками. Своеобразный комплекс преимущественно легочных брюхоногих свойственен здесь и временным водоемам, таким как рисовые чеки. В горах легочные моллюски и горошинки населяют разнообразные стоячие водоемы – от небольших стариц и родниковых болот, до крупных озер, таких как Зоркуль или Яшилкуль на Памире [Иззатуллаев, 1983 (Izzatullaev, 1983)]. При этом средняя встречаемость и обилие моллюсков и на равнинах, и в горах очень низки (табл. 2) в силу вышеупомянутых «ножниц» между пустынями равнин и холодными водотоками гор.

Материковые тропики: предгорья Гималаев (Северная Индия и Непал). Регион с тропическим климатом на равнинах и в предгорьях Гималаев (сам Гималайский хребет не рассматривается). Отделен от палеарктических регионов мощной барьерной полосой пустынь и высоких гор, несет главным образом тропическую ориентальную фауну (в том числе гондванского происхождения). Тем не менее, здесь представлены те же основные

типы сообществ, и роль моллюсков в них примерно сохраняется [Chertoprud et al., 2018]. В фитах доминируют гастроподы: легочные (прудовики и катушки) и мелкие жаберные (битинии), хотя их становится заметно меньше, чем в Европе (особенно легочных). Сама фиталь также встречается реже, чем в средней полосе Европы – видимо, в силу более выраженного сухого сезона и антропогенной деградации равнинных водоемов. В пелагиале встречаются двустворки, но горошинок и шаровок почти нет – их замещают несколько более крупные корбикулы (*Corbiculidae*). *Unionidae* довольно разнообразны за счет специфичных ориентальных родов и видов [Subba Rao, 1989; Bogan, 2007], но в целом встречаются редко из-за сильной деградации крупных равнинных рек. В малых предгорных реках и ручьях появляются довольно крупные тропические гастроподы: *Thiaridae* (*Thiara*, *Tarebia*, *Melanoides*), *Pachychilidae* (*Brotia*), часто доминирующие в рипах и входящие в состав субдоминантов ритрали. В целом в сообществах Ориенти, по сравнению с Палеарктикой, происходит "наступление" высших ракообразных (крабов и креветок) на насекомых, но и доля моллюсков при этом снижается [Chertoprud et al., 2018]. В среднем даже на тропических равнинах и предгорьях роль моллюсков невелика (см. табл. 2). В субтропических средневысотных горах их роль исчезающее мала, хотя именно там довольно разнообразны и эндемичны мелкие кренальные субтропические гастроподы семейства *Pomatopsidae* (внешне сходные с европейскими *Hydrobiidae*) [Subba Rao, 1989; Strong et al., 2007].

Островные тропики: Шри-Ланка (Цейлон). Большой и древний гористый остров с тропическим климатом (высокогорная субтропическая часть не рассматривается). Островная изоляция, при наличии значительного времени для эволюции, привела моллюсков к взрыву эндемизма. На острове резко преобладают локальные эндемики, включающие около 50 видов одного рода *Paludomus* (других форм мало) [Starmühlner, 1974]. Ланкийские палюдомусы реофильны, довольно крупны (10–20 мм), достигают высокой плотности и доминируют в ритрали и рипах малых рек (в основном в предгорьях и горах, где водотоки имеют более устойчивый сапробный и термический режим); но встречаемость их невысока (табл. 2). В теплых и грязных равнинных водоемах их сменяют немногие общеориентальные и даже общетропические виды (как *Melanoides tuberculatus*, расселившийся почти по всему миру [Silva, Barros, 2015].

В целом доля моллюсков в сообществах близка к таковой в Индии (около 7%), причем брюхоногие явно преобладают над двустворчатыми [Chertoprud, 2019].

Наш обзор не охватывает крупнейшие древние озера Евразии, населенные в основном эндемичной фауной, в том числе моллюсков (Байкал, Каспий, Охрид). Структура донных сообществ в них, видимо, высокоспецифична, но имеющиеся литературные данные указывают на существенную роль в этих сообществах моллюсков, как по обилию, так и по разнообразию [Старобогатов, 1970 (Starobogatov, 1970)].

Таксономический анализ распространения моллюсков.

Здесь мы попытаемся обозначить специфику распространения и экологических стратегий основных семейств пресноводных моллюсков Евразии.

Жаберные брюхоногие (*Gastropoda*, «*Pectinibranchia*»). В целом, их разнообразие и обилие тяготеет к субтропикам и тропикам, биотопически – к водоемам с постоянными условиями (от родников до крупных озер и рек).

Viviparidae* или *Viviparoidea (Живородки) – экологически центральное семейство (по некоторым авторам – группа близких семейств). Обитают почти по всей Евразии (кроме тундровой зоны), населяя главным образом крупные постоянные равнинные водоемы. Характерна склонность занимать все донные и зарослевые субстраты в водоеме (кроме мест с быстрым течением – промытых камней и песка) и набирать (особенно в рипах) огромную биомассу, преобразуя все типы сообществ «под себя» [Chertoprud, 2011]. Живородки не подавляют других обитателей каждого биотопа, которые просто оказываются на второстепенных позициях. Подобная стратегия – основная для крупных жаберных гастропод и двустворок. В тропической Азии живородки становятся мельче, и их доминирование не столь заметно.

Bithyniidae (Битинии) имеют экологические предпочтения, близкие к живородкам, обычно обитают вместе с ними, но при гораздо меньших биомассах. При отсутствии в водоеме живородок нередко входят в комплекс доминантов рипах и фитах, но не достигают сверхдоминирования.

Thiaridae – среднеразмерные реофильные тропические гастроподы, также склонны к доминированию в рипах южноазиатских рек (иногда вместе с живородками).

Hydrobioidea – группа семейств мелких (обычно от 1 до 5 мм длиной) гастропод, наи-

более богатая видами (более 1000, много видов не описано [Strong et al., 2007]). Особенно характерны для кренали (родников и мелких постоянных ручьев) всех регионов, кроме поствластных северных. Часто встречаются в пещерах. Достигают максимума разнообразия в горно-лесных районах Южной Палеарктики (от Средиземноморья до Китая). В крупных водоемах встречаются спорадично и не играют существенной роли; в кренали многочисленны, но тоже обычно не выходят в доминанты по биомассе и метаболизму, уступая ракообразным и насекомым.

Valvatidae (Затворки) – также мелкие, в основном зарослевые гастроподы с преимущественно северным ареалом. Населяют фиталь, отчасти рипаль и пелаль рек и озер умеренной зоны, широко проникая также в субарктику и гораздо реже – в субтропики. Изредка входят в комплекс субдоминантов сообществ (до 5–10% биомассы), но никогда не доминируют.

Легочные брюхоногие (Gastropoda, Pulmonata). Во многих аспектах экологии противоположны жаберным брюхоногим моллюскам. Имеют максимум разнообразия и встречаемости в умеренной зоне Палеарктики, небольшим числом видов проникая во все другие зоны [Strong, 2007]. Многие виды приспособлены к обитанию в малых водоемах с нестабильными условиями (вплоть до пересыхающих). Доминируют в фитали различных водоемов, причем настолько уверенно, что сообщество фитали можно определить как сообщество с доминированием легочных гастропод [Chertoprud, 2011]. Как второстепенная группа встречаются почти во всех других сообществах.

Lymnaeidae (Прудовики) – центральное семейство легочных, включает наиболее крупные и (они же) массовые виды. Обычно доминируют в фитали, причем разные виды – в водоемах разных типов, от мелких и заболоченных до больших озер и равнинных рек.

Planorbidae (Катушки) и **Physidae** (Физы) включают в основном виды мелких и средних размеров, экологически близки к прудовикам и обычно им сопутствуют в качестве субдоминантов фитали.

Двустворчатые (Bivalvia). Населяют главным образом пелаль, ведут роющий образ жизни (кроме немногих прикрепленных видов), фильтраторы.

Unionidae – наиболее крупные пресноводные двустворки. Населяют в основном крупные постоянные водоемы, обитают в пелали и, иногда, в рипали, нередко образуют скопления огромной плотности (до нескольких

килограммов на квадратный метр, превосходя по обилию даже живородок). Особенно характерны для равнинных рек и озер умеренной зоны. В равнинных субтропиках и тропиках более разнообразны [Bogan, 2007], но встречаются реже в силу антропогенной деградации соответствующих водоемов.

Margaritiferidae (Жемчужницы) – экзотическое реофильное и холодноводное семейство, тяготеет к олигосапробным рекам северной Европы и Сибири (их личинки распространяются не менее экологически капризными лососевыми рыбами). Известны также для субтропической зоны (например, в Марокко), где исчезающе редки [Araujo et al., 2009]. Тем не менее, в местах своего обитания бывают массовы и доминируют в сообществах пелали.

Pisidiioidea (Горошинки **Pisidiidae** и Шаровки **Sphaeriidae**) – по разным системам, семейство или группа семейств мелких (от 1 до 30 мм) двустворок без личиночной стадии. Гораздо более устойчивы к колебаниям среды в малых водоемах и заселяют водоемы всех типов [Kornyushin, 1996]. Особенно разнообразны в субарктической и умеренной зонах (где часто входят в комплекс доминантов пелали), но почти никогда не достигают больших биомасс и сверхдоминирования. В азиатских субтропиках и тропиках относительно редки и малочисленны (обычно встречаются в горной кренали, изредка – в реках).

Corbiculidae (Корбикулы) – среднеразмерные (15–30 мм) тепловодные двустворки. Географически они замещают горошинок в южных регионах (особенно в Ориентальной области), но экологически гораздо капризнее – населяют главным образом галечно-песчаный грунт в реках (псефопелаль), где местами встречаются в массе, но избегают стоячих и тем более заболоченных водоемов.

Dreissenidae (Дрейссены) – своеобразная группа также некрупных (10–30 мм) прикрепленных двустворок понто-каспийского происхождения. Населяют главным образом крупные теплые реки и водохранилища умеренной зоны, предпочитают каменистый грунт на умеренном течении (*Dreissena polymorpha*) или заиленный грунт на больших глубинах без течения (*D. bugensis*) [Karatajev et al., 1998]. На любых постоянных грунтах со временем образуют слой специфического субстрата (ракушечник из собственных створок) и своеобразный тип сообщества, в котором резко доминируют (иногда вместе с живородками и корбикулами) [Ricciardi et al., 1997]. По-видимому, этот тип сообщества, как и сами дрейссены, имеет солоноватоводное происхождение.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Жизненные стратегии и размеры пресноводных моллюсков.

В целом, как видно, для пресноводных моллюсков характерны стратегии сверхдоминантов: при попадании в водоем заселять в нем большинство субстратов, накапливать большую биомассу и оттеснять прочие таксоны на ценоотическую периферию, формируя собственные варианты сообществ. Подобная стратегия известна также для высших ракообразных [Palatov, Chertoprud, 2018].

Интересный вывод связан с влиянием характерного размера особей на экологическую стратегию таксонов. Больших суммарных биомасс и сверхдоминирования в сообществах обычно достигают крупные формы (как брюхоногих, так и двустворчатых): живородки, крупные прудовики, тиариды, перловицы и беззубки, корбикулы и дрейссены. Они же проявляют наибольшую степень эврибионтности. По обоим этим свойствам крупные моллюски близки к высшим ракообразным. Напротив, мелкие группы (катушки, чашечки, физы, мелкие прудовики, гидробииды, горошинки) обычно имеют небольшую суммарную биомассу и более строго распределены по биотопам (чем сближаются с личинками насекомых). Многие из них относительно ценофобны – то есть обитают в бедных видами сообществах с небольшой плотностью, подверженных различным стрессовым условиям внешней среды (в родниках, пещерах, временных водоемах и т.п.).

Размер моллюсков можно обсудить и в другом (хотя близком) аспекте. По-видимому, чем крупнее пресноводные моллюски, тем большего локального обилия они склонны достигать. Это можно было бы списать на аллометрическую зависимость метаболизма от массы тела (закон Клайбера – метаболизм крупных организмов медленнее [Kleiber, 1932]); но наблюдаемый эффект превосходит эту связь – то есть обилие крупных видов по метаболизму также выше, чем мелких. Видимо, быть крупным моллюском в краткосрочной перспективе более эффективно, чем мелким (возможно, из-за больших возможностей по питанию различными пищевыми частицами). Тем не менее (возможно, из-за “превратностей среды” в больших масштабах времени), моллюски не отказываются от мелкогазмерных вариантов и максимально диверсифицируют размер тела и связанные с ним стратегии: от круп-

ных ценофильных сверхдоминантов (перловиц, живородок, ампулярий и прудовиков, массой 10–100 грамм) до субмикроскопических ценофобных *Hydrobioidea*, массой менее миллиграмма). Возможно, это связано с большей устойчивостью мелких форм к крупным изменениям среды в геологическом масштабе времени (например, регионального климата). Например, в Центральной Азии (где в засушливые периоды наблюдается массовое иссыхание почти всех водоемов) местные *Viviparidae* и *Unionidae* в большинстве водных объектов вымерли, а более мелкие формы хотя бы отчасти сохранились (возможно, за счет ухода в грунтовые воды).

Оптimum среды обитания моллюсков и других пресноводных таксонов

Представленный обзор распространения моллюсков в водоемах позволяет очертить спектр оптимальных для них условий, в которых эта группа встречается почти повсеместно. Такой спектр включает:

1. Климат: в широком диапазоне от умеренного до тропического, кроме высокоаридных и высокоарктических вариантов;

2. Рельеф: равнинный, соответствующий глубоким постоянным и хорошо прогреваемым водоемам без быстрого течения. В тропиках рельефный optimum может смещаться в предгорья.

3. Тип водоемов и сообществ: постоянные мезосапробные водоемы с относительно стабильным водным, химическим и кислородным режимом, с преобладанием сообществ фитали и пелали.

4. Относительная геологическая стабильность (древность суши и водоемов данного региона).

При соблюдении этих условий моллюски, как правило, устойчиво доминируют в сообществах, в первую очередь за счет крупногазмерных форм: двустворчатых *Unionidae* и *Corbiculidae* (в пелали), легочных брюхоногих *Lymnaeidae* (в фитали), жаберных брюхоногих *Viviparidae*, *Thiaridae* (в рипали). Во многих случаях субдоминантами при них выступают высшие ракообразные: в тропиках – декаподы (креветки *Palaemonidae* и *Atyidae*, крабы *Potamidae*); в субтропической и теплоумеренной зоне – бокоплавы (*Gammaridae*, *Pontogammaridae* и др.). Насекомые и олигохеты в этих сообществах оттесняются на третьестепенные роли и начинают доминировать лишь в условиях, где общий optimum условий мол-

люсков и высших ракообразных соблюдать-ся перестает: в холодном или засушливом климате, в горах, на быстром течении, в олиго- и полисапробных, закисленных, родниковых и временных водоемах. Вместе с насекомыми в эти условия и водоемы про-

никают некоторые мелкие моллюски (Hydrobioidea, Pisidiidae, Ancyliidae, некоторые Lymnaeidae и Planorbidae), но они не достигают большого обилия и не тяготеют к доминированию.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Иззатуллаев З.И. Биоразнообразие моллюсков Средней Азии и проблема сохранения их генофонда // Научный вестник Ужгородского университета. Серия Биология. 2016. Вып. 40. С. 51–54.
- Иззатуллаев З.И. Экологические группировки пресноводных моллюсков Средней Азии // Моллюски: Систематика, экология, закономерности распространения. Л., 1983. Вып. 7. С. 132–135.
- Корнюшин А.В. Двустворчатые моллюски надсемейства Pisidioidea Палеарктики. Фауна, систематика, филогения. Киев: Ин-т зоологии Национальной академии наук Украины, 1996. 176 с.
- Старобогатов Я.И. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов земного шара. Л.: Наука. 1970. 371 с.
- Araujo R., Toledo C., Van Damme D., Ghamizi M., & Machordom A. *Margaritifera marocana* (Pallary, 1918): a valid species inhabiting Moroccan rivers // Journal of Molluscan Studies. 2009. Vol. 75. № 2. P. 95–101.
- Bogan A.E. Global diversity of freshwater mussels (Mollusca, Bivalvia) in freshwater // Freshwater Animal Diversity Assessment. Springer, Dordrecht, 2007. P. 139–147.
- Boycott A. E. The habitats of fresh-water Mollusca in Britain // Journal of Animal Ecology. 1936. Vol. 5. № 1. P. 116–186.
- Chertoprud M.V. Diversity and classification of rheophilic communities of macrozoobenthos in middle latitudes of European Russia // Biol. Bull. Reviews. 2011. Vol. 1. № 3. P. 165–184.
- Chertoprud M.V. Macrofauna Communities in the Mountain Streams of Sri Lanka (Ceylon) // Inland Water Biol. 2019. Vol. 12. № 2. P. 199–209. DOI: 10.1134/S1995082919020044.
- Chertoprud M.V., Palatov D.M. Rheophilic communities of macrobenthos of the Southwestern Kola peninsula // Inland Water Biol. 2013. Vol. 6. № 4. P. 305–313. DOI: 10.1134/S1995082913040056.
- Chertoprud M.V., Palatov D.M. Stream Macrozoobenthic Communities of the Eastern Balkans // Inland Water Biol. 2017. Vol. 10. № 3. P. 286–295. DOI: 10.1134/S1995082917030051.
- Chertoprud M.V., Palatov D.M., Chertoprud E.S. Rheophilic Macrozoobenthos Communities of the Southern Himalayas // Inland Water Biol. 2018. Vol. 11. № 4. P. 435–447. DOI: 10.1134/S1995082918040041.
- Chertoprud M.V., Palatov D.M., Dimante-Deimantovica I. Macrobenthic communities in water bodies and streams of Svalbard, Norway // J. of Nat. Hist. 2017. Vol. 51. № 47–48. P. 2809–2825. DOI: 10.1080/00222933.2017.1395092.
- Dillon R.T. The ecology of freshwater molluscs. Cambridge University Press, 2000. 510 p.
- Kappes H., Haase P. Slow, but steady: dispersal of freshwater molluscs // Aquatic Sciences. 2012. Vol. 74. № 1. P. 1–14. DOI 10.1007/s00027-011-0187-6.
- Karatayev A. Y., Burlakova L.E., Padilla D.K. Physical factors that limit the distribution and abundance of *Dreissena polymorpha* (Pall.) // Journal of Shellfish research. 1998. Vol. 17. P. 1219–1235.
- Kleiber M. Body size and metabolism // Hilgardia. 1932. Vol. 6. C. 315–351.
- Kondakov A.V., Palatov D.M., Rajabov Z.P., Gofarov M.Yu., Konopleva E.S., Tomilova A.A., Vikhrev I.V., Bolotov I.N. 2018. DNA analysis of a non-native lineage of *Sinanodonta woodiana* species complex (Bivalvia: Unionidae) from Middle Asia supports the Chinese origin of the European invaders // Zootaxa. Vol. 4462, № 4. P. 511–522. DOI: 10.11646/zootaxa.4462.4.4
- Palatov D.M., Chertoprud M.V. The Rheophilic fauna and Invertebrate Communities of the Tundra Zone: A Case Study of the Southern Yamal // Inland Water Biol. 2012. Vol. 5. № 1. P. 19–28. DOI: 10.1134/S1995082912010117.
- Palatov D.M., Chertoprud M.V. Macrozoobenthic communities of compact grounds in streams of eastern Black Sea region // Russian J. of Ecol. 2018. Vol. 49. № 1. P. 80–86. DOI: 10.1134/S1067413618010125.
- Palatov D.M., Chertoprud M.V., Frolov A.F. Soft-bottom macrobenthic fauna and assemblages in watercourses of Eastern Black sea coast mountainous regions // Inland Water Biol. 2016. Vol. 9. № 2. P. 150–159. DOI: 10.1134/S1995082916020140.
- Radoman, P. Hydrobioidea, a Superfamily of Prosobranchia (Gastropoda), I Systematics. Serbia Academy of Sciences and Arts Monographs, Department of Sciences, 1983. Vol. 57. Beograd. 256 pp.
- Ricciardi A., Whoriskey F.G., Rasmussen J.B. The role of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) in structuring macroinvertebrate communities on hard substrata // Canadian journal of fisheries and aquatic sciences. 1997. Vol. 54. № 11. P. 2596–2608.
- Silva da E.C., Barros F. Sensibility of the invasive snail *Melanoides tuberculatus* (Müller, 1774) to salinity variations // Malacologia. 2015. Vol. 58. № 1–2. P. 365–370.
- Starmühlner F. The Freshwater Gastropods of Ceylon // Bull. Fish. Res. Station. Colombo. 1974. Vol. 25. P. 97–181.
- Strong E. E., Gargominy, O., Ponder, W. F., Bouchet, P. Global diversity of gastropods (Gastropoda; Mollusca) in freshwater // Freshwater Animal Diversity Assessment, Springer, Dordrecht. 2007. P. 149–166. DOI: 10.1007/978-1-4020-8259-7_17
- Subba Rao N.V. Handbook Freshwater Molluscs of India. Zoological Survey of India. Calcutta, 1989. 289 pp.

- Vinarski M.V. The history of an invasion: phases of the explosive spread of the physid snail *Physella acuta* through Europe, Transcaucasia and Central Asia // Biological invasions. 2017. Vol. 19. № 4. P. 1299–1314.
- Vinarski M.V., Kantor Yu.I. Analytical catalogue of fresh and brackish water molluscs of Russia and adjacent countries. Moscow, A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution RAS, 2016. 544 p.
- Vlasblom A.G. Further investigations into the life cycle and soil dependence of the water snail *Aplexa hypnorum* // Bas-teria. 1971. Vol. 35. № 5. P. 95–108.

REFERENCES

- Araujo R., Toledo C., Van Damme D., Ghamizi M., & Machordom A. 2009. *Margaritifera marocana* (Pallary, 1918): a valid species inhabiting Moroccan rivers // Journal of Molluscan Studies. Vol. 75, № 2. P. 95–101.
- Bogan A.E. 2007. Global diversity of freshwater mussels (Mollusca, Bivalvia) in freshwater // Freshwater Animal Diversity Assessment. Springer, Dordrecht. P. 139–147.
- Boycott A. E. 1936. The habitats of fresh-water Mollusca in Britain // Journal of Animal Ecology. Vol. 5, № 1. P. 116–186.
- Chertoprud M.V. 2011. Diversity and classification of rheophilic communities of macrozoobenthos in middle latitudes of European Russia // Biol. Bull. Reviews. Vol. 1, № 3. P. 165–184.
- Chertoprud M.V. 2019. Macrofauna Communities in the Mountain Streams of Sri Lanka (Ceylon) // Inland Water Biol. Vol. 12, № 2. P. 199–209. DOI: 10.1134/S1995082919020044.
- Chertoprud M.V., Palatov D.M. 2013. Rheophilic communities of macrobenthos of the Southwestern Kola peninsula // Inland Water Biol. Vol. 6, № 4. P. 305–313. DOI: 10.1134/S1995082913040056.
- Chertoprud M.V., Palatov D.M. 2017. Stream Macrozoobenthic Communities of the Eastern Balkans // Inland Water Biol. Vol. 10, № 3. P. 286–295. DOI: 10.1134/S1995082917030051.
- Chertoprud M.V., Palatov D.M., Chertoprud E.S. 2018. Rheophilic Macrozoobenthos Communities of the Southern Himalayas // Inland Water Biol. Vol. 11, № 4. P. 435–447. DOI: 10.1134/S1995082918040041.
- Chertoprud M.V., Palatov D.M., Dimante-Deimantovica I. 2017. Macrobenthic communities in water bodies and streams of Svalbard, Norway // J. of Nat. Hist. Vol. 51, № 47–48. P. 2809–2825. DOI: 10.1080/00222933.2017.1395092.
- Dillon R.T. 2000. The ecology of freshwater molluscs. Cambridge University Press. 510 p.
- Izzatullaev Z.I. 2016. Middle Asia's mollusks biodiversity and problem of its genofond's preservation // Sci. Bull. Uzhgorod Univ. (Ser. Biol.), 2016. Vol. 40. P. 51–54. [in Russian]
- Izzatullaev Z.I. 1983. Ecological groups of fresh-water molluscs of the Soviet Central Asia // Molluscs: Their Systematics, Ecology and Distribution. Leningrad: Nauka. P. 132–135. [in Russian]
- Kappes H., Haase P. 2012. Slow, but steady: dispersal of freshwater molluscs // Aquatic Sciences. Vol. 74, № 1. P. 1–14. DOI 10.1007/s00027-011-0187-6.
- Karatayev A. Y., Burlakova L.E., Padilla D.K. 1998. Physical factors that limit the distribution and abundance of *Dreissena polymorpha* (Pall.) // Journal of Shellfish research. Vol. 17. P. 1219–1235.
- Kleiber M. 1932. Body size and metabolism // Hilgardia. Vol. 6. C. 315–351.
- Kondakov A.V., Palatov D.M., Rajabov Z.P., Gofarov M.Yu., Konopleva E.S., Tomilova A.A., Vikhrev I.V., Bolotov I.N. 2018. DNA analysis of a non-native lineage of *Sinanodonta woodiana* species complex (Bivalvia: Unionidae) from Middle Asia supports the Chinese origin of the European invaders // Zootaxa. Vol. 4462 (4). P. 511–522. DOI: 10.11646/zootaxa.4462.4.4
- Kornyushin A.V. 1996. Dvustvorchatye mollyuski nadsemeystva Pisidioidea Palearktiki. Fauna, sistematika, filogeniya. [Bivalves superfamily Pisidioidea Palearctic. Fauna, taxonomy, phylogeny]. Kiev, Institute of Zoology of the National Academy of Sciences of Ukraine. 176 p. [in Russian]
- Palatov D.M., Chertoprud M.V. 2012. The Rheophilic fauna and Invertebrate Communities of the Tundra Zone: A Case Study of the Southern Yamal // Inland Water Biol. Vol. 5, № 1. P. 19–28. DOI: 10.1134/S1995082912010117.
- Palatov D.M., Chertoprud M.V. 2018. Macrozoobenthic communities of compact grounds in streams of eastern Black Sea region // Russian J. of Ecol. Vol. 49, № 1. P. 80–86. DOI: 10.1134/S1067413618010125.
- Palatov D.M., Chertoprud M.V., Frolov A.F. 2016. Soft-bottom macrobenthic fauna and assemblages in watercourses of Eastern Black sea coast mountainous regions // Inland Water Biol. Vol. 9, № 2. P. 150–159. DOI: 10.1134/S1995082916020140.
- Radoman, P., 1983. Hydrobiodea, a Superfamily of Prosobranchia (Gastropoda), I Systematics. Serbia Academy of Sciences and Arts Monographs, Department of Sciences, 57. Beograd. 256 pp.
- Ricciardi A., Whoriskey F.G., Rasmussen J.B. 1997. The role of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) in structuring macroinvertebrate communities on hard substrata // Canadian journal of fisheries and aquatic sciences. Vol. 54, № 11. P. 2596–2608.
- Silva da E.C., Barros F. 2015. Sensibility of the invasive snail *Melanoides tuberculatus* (Müller, 1774) to salinity variations // Malacologia. Vol. 58, № 1–2. P. 365–370.
- Starmühlner F. The Freshwater Gastropods of Ceylon // Bull. Fish. Res. Station. Colombo, 1974. Vol. 25. P. 97–181.
- Starobogatov, Ya.I. 1970. Fauna mollyuskov i zoogeograficheskoe raionirovanie kontinental'nykh vodoemov zemnogo shara, Leningrad: Nauka. 371 p. [in Russian]

- Strong E. E., Gargominy, O., Ponder, W. F., Bouchet, P. 2007. Global diversity of gastropods (Gastropoda; Mollusca) in freshwater // *Freshwater Animal Diversity Assessment*, Springer, Dordrecht. P. 149–166. DOI: 10.1007/978-1-4020-8259-7_17
- Subba Rao N.V. 1989. Handbook Freshwater Molluscs of India. Zoological Survey of India, Calcutta, India, 289 pp.
- Vinarski M.V. 2017. The history of an invasion: phases of the explosive spread of the physid snail *Physella acuta* through Europe, Transcaucasia and Central Asia // *Biological invasions*. Vol. 19, № 4. P. 1299–1314.
- Vinarski M.V., Kantor Yu.I. 2016. Analytical catalogue of fresh and brackish water molluscs of Russia and adjacent countries. Moscow. A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution (IEE), RAS. 544 p.
- Vlasblom A.G. 1971. Further investigations into the life cycle and soil dependence of the water snail *Aplexa hypnorum* // *Basteria*. Vol. 35, № 5. P. 95–108.

DISTRIBUTION AND ROLE OF MOLLUSCA IN EURASIAN CONTINENTAL WATER COMMUNITIES: REVIEW

M. V. Chertoprud, D. M. Palatov

*M.V. Lomonosov Moscow State University,
119992 Moscow, Leninskiye Gory, e-mail: lymnaea@yandex.ru*

We analyzed the distribution, occurrence, and proportion of mollusks of Eurasia for different classes of freshwater (mainly lotic) benthic communities and for regions of different climatic zones. Mainly our previously published data was used. The composition and role of mollusks fundamentally differ in communities of different classes: they consistently dominate phytal communities (Gastropoda), co-dominant the pelal (soft-bottom) (Bivalvia) and rhopal (Gastropoda), while in other communities they play a secondary role. Geographically, the role of mollusks is most significant in the plain regions of the temperate and subarctic zones (due to Gastropoda: Pulmonata and Bivalvia: Pisidioidea) and it decreases in the tropics and subtropics, as well as in mountain and arid regions. We described optimal conditions that allow freshwater mollusks to reach great abundance and consistently dominate the communities. It was shown that large-sized, sporadically distributed but ubiquitous taxa (Unionidae, Corbiculidae, Lymnaeidae, Viviparidae) achieve the greatest abundance and role in the communities, although small-sized mollusks predominate in terms of their spread and diversity.

Keywords: Gastropoda, Bivalvia, freshwater, communities, Eurasia

СОСТОЯНИЕ ИЗУЧЕННОСТИ SPHAERIIDAE (MOLLUSCA, BIVALVIA, VENERIDA) СИБИРИ И ПЕРСПЕКТИВЫ ДАЛЬНЕЙШИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Е. С. Бабушкин

*Санкт-Петербургский государственный университет,
199034, Санкт-Петербург, Университетская набережная, 7–9*

Сургутский государственный университет, 628403, Сургут, пр. Ленина, 1

Омский государственный педагогический университет, 644099, Омск, набережная Тухачевского, 14

Государственный заповедник "Витимский", 666902, Бодайбо, ул. Иркутская, 4а

e-mail: babushkines@mail.ru

Представлен обзор изученности пресноводных двустворчатых моллюсков семейства Sphaeriidae sensu lato (Mollusca, Bivalvia, Venerida) Сибири, – региона от Уральского водораздела до водоразделов Лены и Колымы с реками бассейнов Тихого и Северного Ледовитого океанов. Даны ссылки на источники, раскрывающие историю изучения группы в регионе, освещены основные направления исследований последних десятилетий. Изложена краткая история становления двух противоположных вариантов системы Sphaeriidae, существующих в настоящее время, показаны недостатки этих вариантов и трудности при сравнении результатов, полученных в рамках разных подходов. Отмечено негативное влияние неустойчивого состояния систематики на прогресс знаний о группе. Согласно недавно предложенному альтернативному подходу предпринята попытка интерпретировать в рамках обеих систем результаты исследований автора и литературные данные по изучению видового богатства сфериид Сибири. Обсуждены проблемы отсутствия четких диагностических признаков и определительных ключей, наличия различных подходов к разграничению видов и таксономической идентификации у исследователей, недостаточной изученности изменчивости моллюсков. Показана важность изучения Sphaeriidae, обсуждены подходы и условия достижения прогресса.

Ключевые слова: пресноводные двустворчатые моллюски, Sphaeriidae, Сибирь, направления исследований, проблемы, перспективы.

DOI: 10.24411/0320-3557-2020-10003

ВВЕДЕНИЕ

Пресноводные двустворчатые моллюски семейства Sphaeriidae sensu lato (Mollusca, Bivalvia, Venerida) – шаровки и горошинки имеют практически всесветное распространение [Старобогатов, 1970 (Starobogotov, 1970); Корнюшин, 1996 (Korniushin, 1996); Burch, 1975; Kuiper, 1983; Lee, 2019], населяют различные типы водных экосистем, в которых часто достигают высоких численности и биомассы, составляя до 100% макрозообентоса

[Лешко, 1998 (Leshko, 1998); Долгин, 2001 (Dolgin, 2001); Cooley, O'Foighil, 2000; Cummings, Graf, 2009; Piechocki, Wawrzyniak-Wydrowska, 2016]. Широкое распространение и значительное обилие в пресноводных экосистемах обуславливают актуальность изучения Sphaeriidae. Цель настоящей работы – обзор изученности Sphaeriidae Сибири, а также рассмотрение проблем, предпосылок и перспектив дальнейших исследований.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для подготовки обзора послужила научная литература по теме исследований и данные автора, полученные в результате обработки собственных сибирских сборов Sphaeriidae и изучения коллекций Зоологического института Российской академии наук (ЗИН РАН) и Музея водных моллюсков Сибири при Омском государственном педагогическом университете (МВМС).

Сибирь в обзоре – территория России в Северной Азии от Урала на западе до хребтов тихоокеанского водораздела на востоке и от берегов Северного Ледовитого океана на севере до границ Центральной Азии на юге [Поспелов, 2002 (Pospelov, 2002); Котляков, 2003 (Kotlyakov, 2003)].

В обзоре приняты современные взгляды на систему Sphaeriidae Deshayes, 1855 (1820) [Bouchet, Rocroi, 2010], согласно которым рассматриваемое семейство принадлежит отряду Venerida Gray, 1854 и включает четыре подсемейства: Euperinae Heard, 1965, Sphaeriinae Deshayes, 1854 (1820), Pisidiinae Gray, 1857 и Euglesinae Pirogov, Starobogotov, 1974. Представители трех последних распространены в водных объектах Сибири. Обзор основан на специальных малакологических работах и не охватывает обще гидробиологические исследования. Основные причины этого – огромный объем разнородных гидробиологических сведений, содержащих информацию о моллюсках различного качества и степени детализации, на фоне сложности идентифика-

ции Sphaeriidae и таксономической неустойчивости. Обзор изученности сфериид Сибири не предполагает изложения всей истории изучения группы. Для дополнительной информации по вопросу стоит обратиться к первым обобщающим сводкам [Middendorff, 1851; Westerlund, 1877, 1887, 1890, 1897; Lindholm, 1909 и др.], специальным обзорам по истории изучения малакофауны Сибири в научных статьях [Старобогатов, Стрелецкая, 1967 (Starobogatov, Streletskaya, 1967); Долгин, 2009a (Dolgin, 2009a); Винарский, 2010 (Vinarski, 2010)], главах диссертаций [Новиков, 1971

ОБЗОР ИЗУЧЕННОСТИ SPHAERIIDAE СИБИРИ

Среди регионов Сибири очевидно наиболее подробно изучены Sphaeriidae Западной Сибири. Здесь были сделаны одни из первых в России сборов моллюсков, в том числе сфериид, – в начале XIX в. российским натуралистом немецкого происхождения Ф.А. Геблером [Винарский, 2010 (Vinarski, 2010)]. Раковины пресноводных моллюсков, собранные Геблером в окрестностях Барнаула, до сих пор хранятся в коллекции Зоологического института Российской академии наук и используются в исследованиях.

Начиная с первой половины XX в. работы Б.Г. Иоганзена и его учеников охватили пресноводных моллюсков, в том числе Sphaeriidae, практически всего бассейна Оби [Johansen, 1934; Иоганзен, 1936, 1937, 1951 (Johansen, 1936, 1937, 1951); Иоганзен, Новиков, 1971 (Johansen, Novikov, 1971); Новиков, 1971 (Novikov, 1971); Долгин, Иоганзен, 1973 (Dolgin, Johansen, 1973); Фролова, 1973 (Frolova, 1973); Долгин, 1974, 2001, 2009a (Dolgin, 1974, 2001, 2009a)]. В центре внимания исследователей были вопросы состава малакофаун отдельных водоемов, речных бассейнов и их участков, распределения и обилия моллюсков, их участия в формировании зообентоса и питания рыб. Сферииды не были объектом специальных исследований. Пресноводную малакофауну бассейна верхнего Иртыша изучала Л.В. Кривошеина, при участии Я.И. Старобогатова [Кривошеина, Старобогатов, 1973 (Krivosheina, Starobogatov, 1973)], ей описан ряд новых для науки видов Sphaeriidae [Кривошеина, 1976, 1978, 1979 (Krivosheina, 1976, 1978, 1979)].

За последние два десятилетия в Западной Сибири проведены многочисленные специальные исследования Sphaeriidae, значительная часть из них – воспитанниками Б.Г. Иоганзена, – Н.И. и С.И. Андреевыми, а также их учениками. Исследованы фауна и распределение сфериид лесостепной зоны За-

(Novikov, 1971); Долгин, 2001 (Dolgin, 2001); Красногорова, 2011 (Krasnogorova, 2011); Винарский, 2014 (Vinarski, 2014); Кузменкин, 2015 (Kuzmenkin, 2015); Бабушкин, 2018a (Babushkin, 2018a)] и монографиях [Корнюшин, 1996 (Korniushin, 1996); Слугина, Старобогатов, 1999, 2004 (Slugina, Starobogatov, 1999, 2004); Прозорова, Слугина, 2009 (Prozorova, Slugina, 2009)]. Библиографическая информация и ссылки на публикации открытого доступа содержатся в международных научных базах данных MolluscaBase [2019]; WoRMS [2019] и MUSSELp [Graf, Cummings, 2019].

падной Сибири и Урала [Андреев и др., 2010 (Andreev et al., 2010); Красногорова, 2011 (Krasnogorova, 2011)], дана характеристика населения Sphaeriidae бассейнов отдельных рек и опресненных частей заливов Карского моря, включая вопросы распределения, обилия и экологии [Фролов, Любин, 2003 (Frolov, Lyubin, 2003); Андреев и др., 2015, 2016; 2018 (Andreev et al., 2015, 2016; 2018); Бабушкин, 2020 (Babushkin, 2020); Bepalaya et al., 2018;], изучены аспекты морфологической изменчивости некоторых видов [Красногорова, 2011 (Krasnogorova, 2011); Андреева и др., 2015a, б (Andreeva et al., 2015a, b)] и особенности репродуктивной экологии сфериид [Bepalaya et al., 2019].

Традиционно Sphaeriidae Западной Сибири изучаются в составе пресноводных малакоценозов в целом [Долгин, 2001, 2003, 2009a, б (Dolgin, 2001, 2003, 2009a, b); Кузменкин, 2013, 2015 (Kuzmenkin, 2013, 2015); Долгин, Масленников, 2015 (Dolgin, Maslennikov, 2015); Бабушкин, 2018a, б (Babushkin, 2018a, b); Dolgin, Sviridenko, 2011], при этом, кроме изучения видового состава, распределения, обилия, роли в формировании зообентоса и питания рыб, нередко рассматриваются вопросы формирования фаун, отношения к экологическим факторам и миграций.

Восточная Сибирь в малакологическом плане изучена неравномерно и недостаточно. Обзор фауны пресноводных моллюсков, в том числе Sphaeriidae, Восточной Сибири, обобщающий результаты предыдущих исследований, дан в работе Я.И. Старобогатова и Э.А. Стрелецкой [Старобогатов, Стрелецкая, 1967 (Starobogatov, Streletskaya, 1967)]. Малакологические сведения, содержащие данные о сферидах, бассейна нижнего Енисея приведены в ряде работ В.А. Гундризера [Гундризер, Новиков, 1978 (Gundrizer, Novikov, 1978); Гундризер, 1978, 1979a, б, 1981a, б, 1983, 1984, 1986 (Gundrizer, 1978, 1979a, b, 1981a, b, 1983,

1984, 1986)]. Некоторые сведения о Sphaeriidae бассейна верхнего Енисея и Саян можно почерпнуть из работ исследователей томской школы [Гундризер, Иванова, 1969 (Gundrizier, Ivanova, 1969); Черемнов, 1969, 1972, 1973 (Cheremnov, 1969, 1972, 1973); Долгин, 2012, 2013 (Dolgin, 2012, 2013)] и дальневосточного научного центра [Засыпкина, 2006 (Zasypkina, 2006); Прозорова, Засыпкина, 2008, 2010 (Prozorova, Zasypkina, 2008, 2010); Шарый-оол, 2016 (Sharyi-ool, 2016)], последние специально посвящены отдельным видам сфериид.

Относительно хорошо изучены Sphaeriidae Байкала. В работах З.В. Слугиной с соавторами [Слугина и др., 1994 (Slugina et al., 1994); Слугина, 1997 (Slugina, 1997); Слугина, Старобогатов, 1999, 2004 (Slugina, Starobogatov, 1999, 2004)] приведен обзор истории изучения двустворчатых моллюсков, в том числе сфериид, Байкала, проведена таксономическая ревизия группы и составлены определительные ключи, изучены распределение, обилие, особенности экологии моллюсков в озере, заливах, сорах и устьевых участках рек, сообщаются некоторые данные о распространении в байкальском регионе и Восточной Сибири.

Последние наиболее полные сведения о фауне двустворчатых моллюсков оз. Байкал и прилегающих территорий приведены Л.А. Прозоровой и З.В. Слугиной [Прозорова, Слугина, 2009 (Prozorova, Slugina, 2009)] во втором томе “Аннотированного списка фауны оз. Байкал и его водосборного бассейна”. Для обширного региона – водосборного бассейна оз. Байкал, включающего бассейны Селенги, Орхона с оз. Хубсугул, верховья Лены в пределах Байкальской рифтовой зоны, бассейны Ангары и Енисея до ее впадения, авторы привели обзор истории изучения и список видов *Bivalvia*, составленный на основании изучения коллекций и новых сборов. В публикации отмечена предварительность результатов и недостаточная изученность группы в регионе.

В течение нескольких десятилетий В.Н. Долгиным велись исследования пресноводных моллюсков, в том числе Sphaeriidae, Субарктики и Арктики Сибири [Долгин, Иогансен, 1973 (Dolgin, Johansen, 1973); Долгин, 1974, 1999, 2001, 2003, 2009а, б (Dolgin, 1974, 1999, 2001, 2003, 2009а, b)]. В работах автора освещены история изучения моллюсков в регионе, состав фауны, обилие, распределение, роль в водных экосистемах, даны эколого-фаунистическая и биогеографическая характеристики, рассмотрены вопросы районирова-

ния, формирования малакофаун и путей расселения.

Бесспорно значимый в мировом масштабе вклад в изучение Sphaeriidae внес А.В. Корнюшин. В статьях 1980-х–2000-х гг. [Старобогатов, Корнюшин, 1986, 1989 (Starobogatov, Korniushev, 1986, 1989); Старобогатов и др., 1989 (Starobogatov et al., 1989); Корнюшин, 1990, 1991, 1993, 2002, 2004 (Korniushev, 1990, 1991, 1993, 2002, 2004); Korniushev, 1994, 2001, 2002; Korniushev, Glaubrecht, 2001, 2002 и др.] и особенно в монографии 1996 г. [Корнюшин, 1996 (Korniushev, 1996)] исследователь изложил полученные им морфологические данные, на основании которых выполнил таксономическую ревизию группы в Палеарктике. Корнюшиным подготовлен очерк истории изучения сфериид [Корнюшин, 1996 (Korniushev, 1996)], в котором обобщены полученные ранее сведения, в том числе о сибирских моллюсках, обсуждены проблемы разграничения видов и построения системы. В монографии 1996 г. подробно рассмотрены черты анатомического строения мягкого тела и особенности раковин, оценена изменчивость признаков, выполнены филогенетические построения, освещены особенности экологии и распространение сфериид. На основании комплекса анатомических и конхологических признаков автор подтвердил [Корнюшин, 1996 (Korniushev, 1996)] только надвидовые таксоны – секции и подроды, позднее для рода *Sphaerium* [Korniushev, 2001] – традиционно признаваемые виды. По его мнению, множество видов, выделенных компараторным методом [Логвиненко, Старобогатов, 1971 (Logvinenko, Starobogatov, 1971)], основанным на сравнении контуров фронтального сечения створок раковин моллюсков, не различимы анатомически.

Одна из наиболее значимых работ, содержащих сведения о Sphaeriidae Сибири – “Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий” [Старобогатов и др., 2004 (Starobogatov et al., 2004)]. Издание отражает последние достижения так называемой “компараторной систематики” – особого направления развития таксономических взглядов малакологов СССР и постсоветского пространства во второй половине XX – начале XXI в., в котором компараторный метод считался достаточным для обоснования видовой самостоятельности. Это направление привело к огромному увеличению числа видов и повышению рангов надвидовых таксонов практически во всех семействах континентальных моллюсков [Корнюшин, 1996, 2002 (Korniushev, 1996, 2002); Винарский, Андреева,

2007 (Vinarski, Andreeva, 2007); Vinarski, Kantor, 2016]. Общее число видов Sphaeriidae в пределах бывшего СССР, рассматриваемое в рамках основанной на компараторном методе так называемой системе Я.И. Старобогатова – более двухсот [Старобогатов и др., 2004 (Starobogatov et al., 2004)].

Другой взгляд на систематику Sphaeriidae сложился у европейских и американских исследователей [Falkner et al., 2001; Graf, Cummings, 2019; Lee, 2019]. Еще во второй половине XIX в. в период интенсивного изучения моллюсков появились первые обобщающие работы, в том числе посвященные малакофауне Сибири [Middendorff, 1851; Westerlund, 1877, 1887, 1890, 1897]. Тогда было описано значительное количество видов с недостаточно четкими диагностическими признаками, в частности А.Ф. Миддендорфом,

ПРОБЛЕМЫ ИЗУЧЕНИЯ SPHAERIIDAE СИБИРИ

Последователи двух противоположных систем к настоящему времени так и не пришли к соглашению. Недавно была показана несостоятельность компараторного метода для разделения видов крупных пресноводных двусторчатых моллюсков [Bolotov et al., 2013; Klishko, 2014; Bogatov et al., 2018; Klishko et al., 2018]. Однако это не может быть достаточной причиной однозначного отказа от системы Старобогатова. Сибирская фауна Sphaeriidae не была предметом изучения последователей “традиционной” системы и с большой долей вероятности не идентична европейской. До проверки валидности номинальных видов при помощи комплекса методов, включая молекулярно-генетические исследования, российские малакологи зачастую используют более дробную систему школы Старобогатова. Одним из весомых аргументов в пользу этого является риск потери информации о возможных сибирских эндемиках при чрезмерном увлечении “укрупнением” видов [Vinarski, Kramarenko, 2015].

В настоящее время существуют попытки “примирения” противоположных систем – применение так называемого альтернативного подхода, предложенного М.В. Винарским с соавторами [Vinarski, Kramarenko, 2015; Vinarski, Kantor, 2016]. Однако суть такого подхода не может быть сведена к простому установлению соответствия. У гастропод, например, валидность некоторых “компараторных” видов подтверждена [Vinarski et al., 2016] как морфологическими, так и молекулярно-генетическими методами. Предложенные таким подходом решения нуждаются в весомых и достаточных обоснованиях.

К.А. Вестерлундом, С. Клессином [Middendorff, 1851; Westerlund, 1877, 1890; Clessin, 1879]. В результате ревизий, предпринятых западноевропейскими авторами Б. Вудвартом и Н. Уднером [Woodward, 1913; Odhner, 1921, 1923, 1926, 1929] большая часть этих видов была сведена в синонимы. При составлении своей сводки по пресноводным моллюскам СССР [Жадин, 1952 (Zhadin, 1952)] В.И. Жадин руководствовался системой Н. Уднера. В Западной Европе окончательное оформление система получила в работах Ж. Кюйпера [Kuiper, 1962a, b, 1966, 1975, 1982, 1987a, b и др.]. Эта “традиционная” система рассматривает группу в ранге семейства с 2–3 родами и глобальным разнообразием в 200–227 видов [Bogan, 2008; Graf, 2013; Lopes-Lima et al., 2018; Graf, Cummings, 2019; Lee, 2019].

Важно заметить, что оба варианта системы зачастую основываются на нечетких морфологических признаках, данные об изменчивости которых недостаточны либо отсутствуют. В “традиционной” системе такое положение “оправдывается” значительной морфологической пластичностью немногих валидных видов. В системе Старобогатова известны лишь отдельные работы [Корнюшин, 1996 (Korniushin, 1996); Красногорова, 2011 (Krasnogorova, 2011); Андреева и др., 2015b (Andreeva et al., 2015b); Korniushin, 2001] по изучению изменчивости, выполненные на относительно небольшом материале.

К настоящему времени какие-либо таксономические построения не поддержаны молекулярно-генетическими данными. Немногие молекулярно-филогенетические исследования [Cooley, Foighil, 2000; Lee, Foighil, 2003] пока не помогли в построении системы, способной удовлетворить обе стороны. Интегративные таксономические ревизии Sphaeriidae с привлечением молекулярно-генетических, морфологических и экологических данных неизвестны. Доказательства достоверности так называемой системы Старобогатова отсутствуют, как и “традиционной” системы.

Сложившаяся ситуация значительно осложняет фаунистические и биогеографические исследования Sphaeriidae. Видовое богатство фауны Sphaeriidae Сибири, используя указанные выше литературные источники, музейные коллекции и собственные неопубликованные данные автора, можно определить в 153 номинальных вида, предположительно соответствующих 39 валидным видам [по Vinarski, Kantor, 2016 с изменениями], однако такое

объединение предварительно и пока не имеет достаточных научных оснований.

Наибольшее видовое богатство Sphaeriidae в Западной Сибири – 124 номинальных или 31 валидный вид; наименьшее – в Средней Сибири (бассейн Енисея), – 55 и 21 вид, соответственно. В Восточной Сибири, включая Байкал, известно 69 номинальных или 29 валидных видов. Вероятной объективной причиной наибольшего видового богатства Sphaeriidae Западной Сибири представляется своего рода экотонное положение региона на границе Европейско-Центральноазиатской и Сибирской зоогеографических подобластей [Старобогатов, 1986 (Starobogotov, 1986); Kruglov, Starobogotov, 1993]. Вполне вероятно, что одной из причин этого, является лучшая изученность Западной Сибири, так обширные пространства центральных частей бассейнов Енисея и Лены практически не охвачены исследованиями Sphaeriidae, “белых пятен” достаточно и в других частях региона.

Однако на этом проблемы изучения сфебриид не исчерпываются. Значительное число новых для Западной Сибири видов Sphaeriidae, обнаруженных в последнее время [Андреев и др., 2016 (Andreev et al., 2016); Бабушкин, 2018а, б, неопубликованные данные (Babushkin, 2018a, b, unpublished data)] и результаты, полученные разными авторами, вероятно свидетельствуют о различных подходах к разграничению видов и таксономической идентификации у исследователей. Например, при сравнении локальных фаун Sphaeriidae речных бассейнов Западной Сибири, обнаружена значительная разница в объемах видовых списков: верхняя Обь – 42 вида [Кузменкин, 2015 (Kuzmenkin, 2015)], Чулым – 41 [Долгин, Мас-

ленников, 2015 (Dolgin, Maslennikov, 2015)], Большой Юган – 77 [Андреев и др., 2016 (Andreev et al., 2016); Бабушкин, 2018а, б; неопубликованные данные (Babushkin, 2018a, b, unpublished data)], Таз – 69 [Бабушкин, 2020 (Babushkin, 2020)]. Согласно полученным результатам, нарушается имеющий практически универсальный характер глобальный тренд уменьшения видового богатства с юга на север [Старобогатов, 1970 (Starobogotov, 1970); Чернов, 1975, 2008 (Chernov, 1975, 2008); Gaston, 2000]. Однако возможно и другое объяснение результатов. Наиболее вероятно, что недостаточные сведения о пределах изменчивости приводят к ошибкам при видовой идентификации, моллюски разного возраста, из различных частей ареала, либо типов водных объектов (локальных условий, сезонов сборов и т.п.) могут быть идентифицированы как разные виды [Корнюшин, 2002 (Korniushin, 2002); Bologotov et al., 2013; Klishko, 2014]. Существует большая проблема с определением видов рода *Euglesa*, выделенных в соответствии с системой Старобогатова, поскольку какие-либо определительные ключи отсутствуют. Идентификация ведется субъективно, в основном по признакам раковины и контурам фронтальных сечений створок из оригинальных описаний и “компараторных” ревизий. Типовые материалы доступны далеко не по всем видам, первые описания даже “хороших” валидных видов не содержат четких признаков, исключая двойное толкование, данные об изменчивости отсутствуют. Поэтому результаты, полученные разными специалистами, не всегда корректно сравнивать, даже если исследования выполнены в рамках одного взгляда на систематику и в одном регионе.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение биоразнообразия и построение системы Sphaeriidae интересны не только теоретически. Точная видовая идентификация необходима для выяснения распространения и редкости видов, особенностей экологии, определения кормовой базы рыб, проведения оценки воздействия на экосистемы хозяйственной деятельности.

Наряду с изучением крупных коллекций и определением сборов из различных районов Сибири, обширные области “белых пятен” наиболее привлекательны и желательны для новых полевых работ, не менее интересен материал из уже исследованных ранее районов. Такой комплексный подход к материалу должен сопровождаться комплексными методами. Решение сложной задачи – изучение видового разнообразия и построение системы

Sphaeriidae невозможно используя одну группу методов, например морфологических, об этом свидетельствует весь предшествующий опыт изучения группы. Очевидно, только интегративный подход – объединение возможностей филогеографии, сравнительной морфологии, популяционной генетики, экологии, биологии развития, этологии и т.п., способен принести результаты. Полностью согласен с основной мыслью автора идеи и определения интегративной таксономии Б. Дайрата [Dayrat, 2005] о недопустимости спешки при принятии таксономических решений. Очень важно не делать поспешных выводов и не стремиться к “дроблению” видов. Только в случаях получения подтверждения комплексом методов новые таксономические единицы заслуживают получения официального видового названия.

Автор благодарен проф. Н.И. Андрееву, д.б.н. М.В. Винарскому и к.б.н. А.В. Каримову за помощь и поддержку при сборах сибирских Sphaeriidae, проф. С.И. Андреевой за обучение, помощь и контроль при определении материала, всем вышеперечисленным за возможность работать с коллекцией МВМС, к.б.н. П.В. Кияшко и Л.Л. Ярохнович за помощь в работе с фондовой коллекцией ЗИН РАН. М.В. Винарский оказал значительную помощь в подготовке обзора – ценными советами, при поиске литературы и работе в ЗИН РАН.

Финансовая поддержка исследований получена из нескольких источников. Сбор, идентификация материала, работа с литературой и коллекциями МВМС и ЗИН РАН проведены при поддержке РФФИ, проекты №№ 14-04-31657 мол_а (2014–2015 гг.), 19-04-00270 (2019 г.), и средств государственного задания Минобрнауки РФ, проекты №№ 6.1957.2014/К (2014–2016 гг.), 6.1352.2017/ПЧ (2017–2019 гг.). Работа с коллекцией ЗИН РАН и работа с литературой в 2019 г., участие во Всероссийской конференции «Моллюски: биология, экология, эволюция и формирование малакофаун» (ИБВВ РАН, Борок, октябрь 2019), благодаря которому появилась идея обзора, подготовка обзора проведены за счет гранта РНФ, проект № 19-14-00066.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Авакян А.Б., Аксенова Л.А., Асоян Д.С. и др. Большой словарь географических названий / под ред. Котлякова В.М. Екатеринбург: У-Фактория, 2003. 832 с.
- Андреев Н.И., Андреева С.И., Бабушкин Е.С. Новые и редкие виды двустворчатых моллюсков (Mollusca, Bivalvia) бассейна реки Большой Юган // Человек и Север: антропология, археология, экология: мат. Всеросс. конф. / Тюмень: Изд-во ИПОС СО РАН, 2015. Вып. 3. С. 288–290.
- Андреев Н.И., Андреева С.И., Бабушкин Е.С. Фауна и распределение двустворчатых моллюсков (Bivalvia) в бассейне р. Малый Юган (Среднее Приобье) // Ruthenica: Russian malacological journal. 2016. Vol. 26, № 3–4. P. 191–201.
- Андреев Н.И., Андреева С.И., Красногорова А.Н. К фауне двустворчатых моллюсков бассейна реки Оша (Омская область) в условиях зарегулированного стока // Фауна Урала и Сибири. 2018. № 1: 7–18. DOI: 10.24411/2411-0051-2018-10101
- Андреев Н.И., Красногорова А.Н., Андреева С.И. Фауна двустворчатых моллюсков семейства Sphaeriidae водоемов лесостепной зоны Западной Сибири и Урала // Омский научный вестник. 2010. №1(94). С. 243–246.
- Андреева С.И., Андреев Н.И., Бабушкин Е.С. *Pisidium decurtatum* Lindholm 1909 и *Pisidium inflatum* (Megerle von Mühlfeld in Porro 1838) (Mollusca, Bivalvia) в водах бассейна Большого Югана (Ханты-Мансийский автономный округ – Югра) // Современные проблемы науки и образования. 2015а. № 4. Дата обращения 06.12.2019. Доступ: www.science-education.ru/127-21186.
- Андреева С.И., Андреев Н.И., Красногорова А.Н. Изменчивость морфометрических признаков раковин *Sphaerium westerlundii* Clessin in Westerlund, 1873 (Mollusca, Bivalvia) из водоемов Западной Сибири // Успехи современного естествознания. 2015б. № 1. С. 611–615.
- Бабушкин Е.С. Материалы к фауне двустворчатых моллюсков (Mollusca, Bivalvia) бассейна реки Таз (Западная Сибирь) // Ruthenica: Russian malacological journal. 2020. Vol. 30, № 1. P. 13–32.
- Бабушкин Е.С. Пресноводные моллюски бассейна реки Большой Юган (фауна и экология). Дис. ... канд. биол. наук. Борок, 2018а. 208 с.
- Бабушкин Е.С. Редкие виды пресноводных моллюсков бассейна Большого Югана (Среднее Приобье) в сборах 2016 года // Динамика окружающей среды и глобальные изменения климата. 2018б. Т. 9, № 1. С. 62–71. DOI: <http://dx.doi.org/10.17816/edgcc9004>
- Винарский М.В. Легочные моллюски (Mollusca: Gastropoda: Lymnaeiformes) водоемов Урала и Западной Сибири. Дис. ... доктора биол. наук. Томск, 2014. 546 с.
- Винарский М.В. Очерк истории изучения пресноводной малакофауны Сибири (конец XVIII – середина XX в.) // Ruthenica: Russian malacological journal. 2010. Vol. 20, № 1. P. 45–67.
- Винарский М.В., Андреева С.И. К вопросу о виде у пресноводных моллюсков: история и современность // Теоретические и практические проблемы изучения сообществ беспозвоночных: памяти Я.И. Старобогатова. М.: КМК, 2007. С. 130–147.
- Гундризер А.Н., Иванова М.А. К изучению пресноводных моллюсков Тувы // Вопросы малакологии Сибири. Томск, 1969. С. 65–68.
- Гундризер В.А. Европейские элементы малакофауны нижнего Енисея // Моллюски, основные результаты их изучения. Л., 1979а. С. 201–202.
- Гундризер В.А. К изучению малакофауны бассейна реки Нижней Тунгуски // Вопросы экологии водоемов и интенсификации рыбного хозяйства Сибири. Томск: Изд-во ТГУ, 1986. С. 32–35.
- Гундризер В.А. К изучению малакофауны р. Курейка (бас. Н. Енисея) // Эколого-фаунистические исследования Сибири. Томск, 1981а. С. 90–94.
- Гундризер В.А. Пресноводные моллюски бассейна Нижнего Енисея. Дис. ... канд. биол. наук. Томск, 1979б. 214 с.

- Гундризер В.А. Пресноводные моллюски Средней Сибири, их роль в продуктивности водоемов // Биологические ресурсы внутренних водоемов Сибири и Дальнего Востока. М., 1984. С. 164–175.
- Гундризер В.А. Роль моллюсков в питании рыб водоемов бассейна нижнего Енисея // Исследования планктона, бентоса и рыб Сибири. Томск, 1981б. С. 49–52.
- Гундризер В.А. Роль моллюсков в продуктивности водоемов бассейна нижнего Енисея // Продуктивность водоемов разных климатических зон РСФСР и перспективы их рыбохозяйственного использования Министерством рыбного хозяйства РСФСР. М., 1978. С. 202–205.
- Гундризер В.А. Эколого-географические особенности малакофауны нижнего Енисея // Моллюски, систематика, экология и закономерности распространения. Л., 1983. С. 137–138.
- Гундризер В.А., Новиков Е.А. Пресноводные моллюски р. Танама // Вопросы биологии. Томск, 1978. С. 66–69.
- Долгин В.Н. Биогеографическая характеристика пресноводной малакофауны Субарктики и Арктики Сибири // Вестн. Томского гос. пед. ун-та. 1999. Вып. 7, № 16. С. 27–33.
- Долгин В.Н. Биотопическое распределение пресноводных моллюсков в водоемах севера Сибири // Вестн. Томского гос. пед. ун-та. 2003. Вып. 4, № 36. С. 55–61.
- Долгин В.Н. К изучению пресноводных моллюсков Сибири // Вестн. Томского гос. пед. ун-та. 2009а. Вып. 11, № 89. С. 174–180.
- Долгин В.Н. Пресноводные моллюски бассейна верхнего Енисея и озер Тувы // Вестн. Томского гос. пед. ун-та. 2012. Вып. 7, № 122. С. 129–131.
- Долгин В.Н. Пресноводные моллюски в питании рыб Сибири // Вестн. Томского гос. пед. ун-та. 2009б. Вып. 6, № 84. С. 117–120.
- Долгин В.Н. Пресноводные моллюски Саянской горной системы // Вестн. Томского гос. пед. ун-та. 2013. Вып. 8, № 136. С. 18–22.
- Долгин В.Н. Пресноводные моллюски Севера Западной Сибири. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 1974. 17 с.
- Долгин В.Н. Пресноводные моллюски Субарктики и Арктики Сибири. Дис. ... доктора биол. наук. Томск, 2001. 423 с.
- Долгин В.Н., Иоганзен Б.Г. К изучению пресноводных моллюсков нижней части бассейна реки Таз // Гидро-биологический журнал. 1973. Т. 9, Вып. 5. С. 61–63.
- Долгин В.Н., Масленников П.В. Зоогеографическая характеристика малакофауны бассейна реки Чулым (Среднеобская зоогеографическая провинция) // Вестн. Томского гос. пед. ун-та. 2015. Вып. 2, № 155. С. 128–132.
- Жадин В.И. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР // Определители по фауне СССР издаваемые Зоологическим институтом АН СССР. М.-Л.: Советская наука, 1952. Вып. 46. 377 с.
- Засыпкина М.О. Влияние остатков ракетного топлива на фауну водных моллюсков [по материалам озер Тувы] // Вестник ДВО РАН. 2006. № 6. С. 79–82.
- Иоганзен Б.Г. Материалы к фауне пресноводных моллюсков Горного Алтая // Тр. Биол. НИИ. Томск, 1937. Т. IV. С. 98–113.
- Иоганзен Б.Г. О пресноводной малакофауне курорта Карачи // Тр. Томск. гос. ун-та. 1936. Т. 90. С. 183–194.
- Иоганзен Б.Г. Пресноводные моллюски окрестностей Томска // Тр. Томск. гос. ун-та. 1951. Т. 115. С. 291–302.
- Иоганзен Б.Г., Новиков Е.А. К экологии пресноводных моллюсков южной части бассейна Средней Оби // Проблемы экологии. Томск, 1971. Т. 2. С. 139–150.
- Корнюшин А.В. Двустворчатые моллюски надсемейства Pisidioidea (Bivalvia) крупных озер и водохранилищ Украинского Полесья // Вестник зоологии. 1993. № 3. С. 3–10.
- Корнюшин А.В. Двустворчатые моллюски надсемейства Pisidioidea Палеарктики (фауна, систематика, филогения). Киев, 1996. 175 с.
- Корнюшин А.В. Новые виды моллюсков семейства Euglesidae (Bivalvia, Pisidiidae) из водоемов бассейна Днепра // Зоологический журнал. 1991. Т. 70, вып. 4. С. 16–22.
- Корнюшин А.В. О видовом составе пресноводных двустворчатых моллюсков Украины и стратегии их охраны // Vestnik zoologii. 2002. Т. 36, вып. 1. С. 9–23.
- Корнюшин А.В. Ревизия типовой коллекции В. Дыбовского и замечания по фауне и систематике мелких двустворчатых моллюсков (Bivalvia, Sphaeriidea) Байкала // Зоологический журнал. 2004. Т. 83, вып. 3. С. 275–287.
- Корнюшин А.В. Таксономическая ревизия и филогения рода *Euglesa* s. lato (Bivalvia, Euglesidae) // Зоологический журнал. 1990. Т. 69, вып. 7. С. 42–54.
- Красногорова А.Н. Двустворчатые моллюски семейства Sphaeriidae Южного, Среднего Урала и юга Западной Сибири. Дис. ... канд. биол. наук. Томск. 2011. 173 с.
- Кривошеина Л.В. Мелкие двустворчатые моллюски семейства Pisidiidae (подсемейство Euglesinae) бассейна верхнего Иртыша // Зоологический журнал. 1978. Т. 57, вып. 10. С. 1489–1499.
- Кривошеина Л.В. Новые виды двустворчатых моллюсков рода *Neopisidium* из Восточного Казахстана // Зоологический журнал. 1979. Т. 58, № 4. С. 602–604.
- Кривошеина Л.В. О фауне моллюсков горных озер южного Алтая // Известия Академии наук Казахской ССР. Серия биологическая. 1976. Вып. 3. С. 26–32.
- Кривошеина Л.В., Старобогатов Я.И. Состав и зоогеографическая характеристика пресноводной малакофауны горной части бассейна Верхнего Иртыша // Зоологический журнал. 1973. Т. 52, вып. 3. С. 348–355.

- Кузменкин Д.В. Биотопическое распределение пресноводных моллюсков равнинной части Верхнеобского бассейна // Известия Алтайского государственного университета. Биологические науки. 2013. Вып. 3, т. 1, № 79. С. 80–85.
- Кузменкин Д.В. Эколого-фаунистическая характеристика пресноводных моллюсков бассейна Верхней Оби. Дис. ... канд. биол. наук. Томск, 2015. 200 с.
- Лешко Ю.В. Моллюски // Фауна европейского Северо-Востока России. СПб.: Наука, 1998. Т. 5, ч. 1. 168 с.
- Логвиненко Б.М., Старобогатов Я.И. Кривизна фронтального сечения как систематический признак у двустворчатых моллюсков // Научные доклады высшей школы. Биологические науки. 1971. № 5. С. 7–10.
- Новиков Е.А. Пресноводные моллюски бассейна среднего течения реки Оби. Дис. ... канд. биол. наук. Томск, 1971. 288 с.
- Поспелов Е.М. Географические названия мира: Топонимический словарь. М.: Русские словари: Издательство Астрель: Издательство АСТ, 2002. 512 с.
- Прозорова Л.А., Засыпкина М.О. Виды рода *Pisidium* (Bivalvia: Luciniformes: Pisidiidae) в бассейне реки Большой Енисей (Тува) // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. 2008. Вып. 12. С. 106–111.
- Прозорова Л.А., Засыпкина М.О. Обнаружение живых двустворок *Odhneripisidium* (*Tuvapisidium*) (Bivalvia: Pisidiidae) // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. 2010. Вып. 14. С. 21–29.
- Прозорова Л.А., Слугина З.В. Пресноводные двустворчатые моллюски (Bivalvia) бассейна озера Байкал и прилегающих территорий // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Водоемы и водотоки юга Восточной Сибири и Северной Монголии / Отв. ред. Тимошкин О.А. Новосибирск: Наука, 2009. Т. 2., кн. 1. С. 189–201.
- Слугина З.В. Двустворчатые моллюски оз. Байкал (систематика и распределение). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 1997. 18 с.
- Слугина З.В., Старобогатов Я.И. Атлас и определитель двустворчатых моллюсков озера Байкал. Новосибирск, 1999. 144 с.
- Слугина З.В., Старобогатов Я.И. Двустворчатые моллюски // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна / Отв. ред. Тимошкин О.А. Новосибирск: Наука, 2004. Т. 1, кн. 2. С. 1003–1020.
- Слугина З.В., Старобогатов Я.И., Корнюшин А.В. Двустворчатые моллюски (Bivalvia) озера Байкал // *Ruthenica: Russian malacological journal*. 1994. Vol. 4, № 2. С. 111–146.
- Старобогатов Я.И. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов земного шара. Л.: Наука, 1970. 372 с.
- Старобогатов Я.И., Корнюшин А.В. О составе подрода *Hiberneuglesa* рода *Euglesa* (Bivalvia, Pisidioidea, Euglesidae) в фауне СССР (с описанием нового вида подрода *Pulchelleuglesa*) // Зоологический журнал. 1989. Т. 68, вып. 10. С. 13–19.
- Старобогатов Я.И., Корнюшин А.В. Особенности яйцевиворождения и систематика сфериид (Bivalvia Pisidioidea Sphaeriidae) // Труды Зоологического Института АН СССР. 1986. Т. 152. С. 30–41.
- Старобогатов Я.И., Корнюшин А.В., Анистратенко В.В. Видовой состав рода *Shadinicyclas* (Bivalvia, Sphaeriidae) в фауне СССР // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отделение Биологическое. 1989. Т. 94, вып. 2. С. 50–59.
- Старобогатов Я.И., Прозорова Л.А., Богатов В.В., Саенко Е.М. Двустворчатые моллюски // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий / под ред. Цалолыхина С.Я. СПб.: Наука, 2004. Т. 6. С. 11–252.
- Старобогатов Я.И., Стрелецкая Э.А. Состав и зоогеографическая характеристика пресноводной малакофауны Восточной Сибири и севера Дальнего Востока // Моллюски и их роль в биоценозах и формировании фауны. Л.: Наука, 1967. С. 221–268.
- Фролов А.А., Любин П.А. Фауна и количественное распределение двустворчатых моллюсков надсемейства Pisidioidea Обской и Тазовской губ Карского моря // Фауна беспозвоночных Карского, Баренцева и Белого морей (информатика, экология, биогеография). Апатиты, 2003. С. 195–208.
- Фролова Е.С. Пресноводные моллюски Северного Казахстана. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 1973. 20 с.
- Черемнов А.Д. Пресноводные моллюски бассейна верхнего Енисея // Научные доклады высшей школы. Биологические науки. 1973. № 6. С. 12–15.
- Черемнов А.Д. Пресноводные моллюски бассейна верхнего течения реки Енисея. Автореф. дис... канд. биол. наук. Томск, 1972. 16 с.
- Черемнов А.Д. Пресноводные моллюски окрестностей города Абакана // Вопросы малакологии Сибири. Томск: Изд-во ТГУ, 1969. С. 63–65.
- Чернов Ю.И. Природная зональность и животный мир суши. М.: Мысль, 1975. 222 с.
- Чернов Ю.И. Экология и биогеография. М.: КМК, 2008. 580 с.
- Шарый-оол М.О. О сохранении эндемичных видов мелких двустворчатых моллюсков (Bivalvia: Pisidioidea) Тувы // Современное состояние редких видов растений и животных республики Тыва: мат. Всеросс. конф. / Кызыл, 2016. С. 123–127.
- Bespalaya Yu., Joyner-Matos J., Bolotov I., Aksenova O., Gofarov M., Sokolova S., Shevchenko A., Travina O., Zubriy N., Aksenov A., Kosheleva A., Ovchinnikov D. Reproductive ecology of *Pisidium casertanum* (Poli, 1791)

- (Bivalvia: Sphaeriidae) in Arctic lakes // Journal of Molluscan Studies. 2019. Vol. 85, № 1. P. 11–23. DOI: 10.1093/mollus/eyy050
- Bespalaya Yu.V., Aksenova O.V., Zubriy N.A. Molluscan fauna of the lower reaches of the Syoyakha River (Yamal Peninsula) // Arctic Environmental Research. 2018. Vol. 18, № 2. P. 76–81. DOI: 10.3897/issn2541-8416.2018.18.2.76
- Bogan A.E. Global diversity of freshwater bivalves (Mollusca: Bivalvia) in freshwater // Hydrobiologia. 2008. Vol. 595. P. 139–147. DOI: 10.1007/s10750-007-9011-7
- Bogatov V.V., Neretina T.V., Anisimova A.S., Abdrakhmanov A. Evaluation of the applicability of the comparative method for species diagnosis of Unionidae (Bivalvia) by genetic analysis // Doklady Biological Sciences. 2018. Vol. 482. P. 202–205. DOI: 10.1134/S0012496618050137
- Bolotov I.N., Makhrov A.A., Bespalaya Yu.V., Vikhrev I.V., Aksenova O.V., Aspholm P.E., Gofarov M.Yu., Ostrovskii A.N., Popov I.Yu., Pal'tser I.S., Rudzite M., Rudzitis M., Voroshilova I.S., Sokolova S.E. Results of testing the Comparative Method: The curvature of the shell valve frontal section is inappropriate as a systematic character for the freshwater pearl mussel genus Margaritifera // Biology Bulletin. 2013. Vol. 40, № 2. P. 221–231. DOI: 10.1134/S1062359013020027
- Bouchet P., Rocroi J.-P. Nomenclator of Bivalve Families; with a classification of bivalve families by R. Bieler, J.G. Carter & E.V. Coan // Malacologia. 2010. Vol. 52, № 2. P. 1–184.
- Burch J.B. Freshwater Sphaeriacean Clams (Mollusca: Peleypoda) of North America // Rev. ed. Malacological Publications. Hamburg, Michigan, 1975. 204 pp.
- Clessin S. Aus meiner Novitäten-Mappe // Malakozoologische Blätter, Neue Folge. 1879. Vol. 1. S. 3–16.
- Cooley L.R., O'Foighil D. Phylogenetic analysis of the Sphaeriidae (Mollusca: Bivalvia) based on partial mitochondrial 16S rDNA gene sequences // Invertebrate Biology. 2000. Vol. 119. P. 299–308.
- Cummings K.S., Graf D.L. Mollusca: Bivalvia // Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates / eds. Thorp J.H., Covich A.P. 3rd ed. Academic Press, Elsevier, New York, 2009. P. 309–384.
- Dayrat B. Towards integrative taxonomy // Biological Journal of the Linnean Society. 2005. Vol. 85. P. 407–415.
- Dolgin V.N., Sviridenko B.F. Freshwater mollusks of the basins of the Pur and Taz rivers (West Siberia) // Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta. 2011. Vol. 8. P. 89–92.
- Falkner G., Bank R.A., Proschwitz T. von. Check-list of the non-marine molluscan species-group taxa of the states of Northern, Atlantic and Central Europe (CLECOM I) // Heldia. 2001. Vol. 4. P. 1–76.
- Gaston K. Global patterns in diversity // Nature. 2000. Vol. 405. P. 220–227.
- Graf D.L. Patterns of freshwater bivalve global diversity and the state of phylogenetic studies on the Unionoida, Sphaeriidae, and Cyrenidae // American Malacological Bulletin. 2013. Vol. 31. P. 135–153.
- Graf D.L., Cummings K.S. The Freshwater Mussels (Unionoida) of the World (and other less consequential bivalves), updated 05.12.2019. Available from <http://www.mussel-project.net/>.
- Johansen B.G. The freshwater molluscs of Western Siberia // Proc. Malac. Soc. London. 1934. Vol. 21. P. 28–36.
- Klishko O.K. Pearl mussels of the genus *Dahurinaia* (Bivalvia, Margaritiferidae): differently sized groups of *Margaritifera dahurica* Middendorff, 1850 // Biology Bulletin. 2014. Vol. 41, № 5. P. 434–443. DOI: 10.1134/S1062359014050057
- 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. 2018. Vol. 13, № 4: e0194944. DOI: 10.1371/journal.pone.0194944
- Korniushin A.V. Morphological character analysis, the intergroup phylogenetic relationships and possible outgroups of the family Sphaeriidae (Mollusca, Bivalvia) // Vestnik Zoologii. 2002. Vol. 36, № 4. P. 3–22.
- Korniushin A.V. Review of the European species of the genus *Sphaerium* (Mollusca, Bivalvia, Pisidioidea) // Ruthenica: Russian Malacological Journal. 1994. Vol. 4, № 1. P. 43–60.
- Korniushin A.V. Taxonomical revision of the genus *Sphaerium* sensu lato (Bivalvia, Sphaeriidae) in the Palearctic Region, with some notes on the North American species // Archiv für Molluskenkunde. 2001. Vol. 129, № 1–2. S. 77–122.
- Korniushin A.V., Glaubrecht M. Annotated catalogue of type specimens of Sphaeriidae (Bivalvia, Heterodonta, Veneroida) in the Mollusc collection in the Museum für Naturkunde Berlin, with a review of their current taxonomic status // Mitteilungen der Museum für Naturkunde Berlin. Zoologische Reihe. 2001. Vol. 77, № 1. P. 131–152.
- Korniushin A.V., Glaubrecht M. Phylogenetic analysis based on the morphology of viviparous freshwater clams of the family Sphaeriidae (Mollusca, Bivalvia, Veneroida) // Zoologica Scripta. 2002. Vol. 31. № 5. P. 415–459.
- Kruglov N.D., Starobogatov Ya.I. Annotated and illustrated catalogue of species of the family Lymnaeidae (Gastropoda Pulmonata Lymnaeiformes) of Palearctic and adjacent river drainage areas. Part 1 // Ruthenica: Russian malacological journal. 1993. Vol. 3, № 1. P. 65–91.
- Kuiper J.G.J. Note sur la systematique des pisidies // Journal de Conchyliologie. 1962a. T. 102, № 2. P. 53–57.
- Kuiper J.G.J. *Pisidium maasseni* n. sp., a new species from Lake Prespa, Jugoslavia (Bivalvia, Sphaeriidae) // Basteria. 1987a. Vol. 51. P. 163–165.
- Kuiper J.G.J. Systematic rank, synonymy and geographical distribution of *Pisidium obtusale*, *P. rotundatum* and *P. ventricosum* // Walkerana. 1987b. Vol. 2, № 8. P. 145–158.
- Kuiper J.G.J. Systematische Stellung und geographische Verbreitung von *Pisidium tenuilineatum* // Archiv für Molluskenkunde. 1962b. Vol. 91, № 4/6. S. 173–181.

- Kuiper J.G.J. The Sphaeriidae of Australia // *Basteria*. 1983. Vol. 47. P. 3–52.
- Kuiper J.G.J. The status of *Pisidium hibernicum* Westerlund // *Journal of Conchology*. 1966. Vol. 26, № 1. P. 42–46.
- Kuiper J.G.J. Zur Frage der geographischen Unterarten bei Pisidien, insbesondere *P. personatum* Malm // *Archiv für Molluskenkunde*. 1982. Vol. 112. S. 9–19.
- Kuiper J.G.J. Zwei neue boreale Pisidium-Arten: *P. hinzi* und *P. waldeni* // *Archiv für Molluskenkunde*. 1975. Vol. 106, № 1/3. S. 27–37.
- Lee T. Sphaeriidae Deshayes, 1855 (1820) // *Freshwater Mollusks of the World. A Distribution Atlas* / eds Lydeard Ch., Cummings K.S. Johns Hopkins University Press, Baltimore, 2019. P. 197–201.
- Lee T., O’Foighil D. Phylogenetic structure of the Sphaeriinae, a global clade of freshwater bivalve mollusks, inferred from nuclear (ITS-1) and mitochondrial (16S) ribosomal gene sequences // *Zoological Journal of the Linnean Society*. 2003. Vol. 137. P. 245–260.
- Lindholm W.A. Die Mollusken des Baikal-Sees (Gastropoda et Pelecypoda) systematisch und zoogeographisch bearbeitet // *Wissenschaftliche Ergebnisse einer zoologischen Expedition nach dem Baikal-See unter Leitung des Prof. Alexis Korotneff i. d. J. 1900–1901*. Kiew und Berlin: Friedländer und Sohn, 1909. Vol. 4. S. 1–104.
- Lopes-Lima M., Burlakova L.E., Karatayev A.Y., Mehler K., Seddon M., Sousa R. Conservation of freshwater bivalves at the global scale: diversity, threats and research needs // *Hydrobiologia*. 2018. Vol. 810. P. 1–14.
- Middendorff A.Th. Mollusken // Middendorff A.Th. *Reise in der Äussersten Norden und Osten Sibiriens*. St. Petersburg, 1851. B. II, t. 1. S. 163–464.
- MolluscaBase, accessed 06.12.2019. Available from <http://www.molluscabase.org>
- Odhner N. Die Molluskenfauna des Tåkerns // *Sjön Tåkerns fauna och flora*. Utgiven av K. Svenska Vetenskaps Akademien, 1929. Vol. 8. S. 1–130.
- Odhner N. On the anatomical characteristics of some British Pisidia // *Proceedings of the Malacological Society of London*. 1923. Vol. 15, № 4. P. 155–161.
- Odhner N. On the some species of *Pisidium* in the Swedish State Museum // *Journal of Conchology*. 1921. Vol. 16, № 7. B. 218–223.
- Odhner N. Two freshwater mussels from Carelia and notes on some forms of *Sphaerium* // *Arkiv för Zoologi*. 1926. Vol. 18A, № 28. P. 1–11.
- Piechocki A., Wawrzyniak-Wydrowska B. *Guide to Freshwater and Marine Mollusca of Poland*. Bogucki Wydawnictwo Naukowe, Poznan, 2016. 278 p.
- Vinarski M.V., Aksenova O.V., Bepalaya Y.V., Bolotov I.N., Gofarov M.Y., Kondakov A.V. *Ladislavella tumrokensis* (Kruglov et Starobogatov, 1985): The first molecular evidence of a Nearctic clade of lymnaeid snails inhabiting Eurasia // *Systematics and Biodiversity*. 2016. Vol. 14. № 3. P. 276–287.
- Vinarski M.V., Kantor Y.I. Analytical catalogue of fresh and brackish water molluscs of Russia and adjacent countries. M.: A.N.Severtsov Institute of Ecology and Evolution of RAS, 2016. 544 p.
- Vinarski M.V., Kramarenko S.S. How does the discrepancies among taxonomists affect macroecological patterns? A case study of freshwater snails of the Western Siberia // *Biodiversity and Conservation*. 2015. Vol. 24, № 8. P. 2079–2091.
- Westerlund C.A. Beiträge zur Molluskenfauna Russlands // *Ежегодникъ Зоологическаго музея Императорской Академіи Наукъ*. Санкт-Петербургъ, 1897. Т. II. С. 117–143.
- Westerlund C.A. Fauna der in der Paläarktischen Region (Europa, Kaukasien, Sibirien, Turan, Persien, Kurdistan, Armenien, Mesopotamien, Kleinasien, Syrien, Arabien, Egypten, Tripolis, Tunisien, Algerien und Marocco) lebenden Binnenconchylien. VII. Malacozoa Acephala. Lund: H. Ohlsson, 1890. 319 s.
- Westerlund C.A. Land- och Sötvatten-Mollusker insamlade under Vega-Expeditionen af O. Nordqvist och A. Stuxberg. Vega-Expeditionens vetenskapliga iakktagelser. Stockholm: F. & G. Bejer, 1887. B. 4. S. 143–220.
- Westerlund C.A. Sibiriens Land- och Sötvatten-Mollusker // *Kongliga Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar*. 1877. B. 14. № 12. S. 1–101.
- Woodward B.B. Catalogue of the British species of *Pisidium* (recent and fossil) in the collection of the British Museum (Natural History), with notes on those of Western Europe. London: Brithish Museum, 1913. 144 p.
- WoRMS Editorial Board. World Register of Marine Species, accessed 06.12.2019. Available from <http://www.marinespecies.org> at VLIZ. DOI:10.14284/170

REFERENCES

- Andreev N.I., Andreeva S.I., Babushkin E.S. 2015. Noviye I redkiye vidy dvustvorchatykh mollyuskov (Mollusca, Bivalvia) basseyna reki Bol’shoy Yugan [New and rare species of bivalve mollusks (Mollusca, Bivalvia) in the Bol’shoy Yugan River Basin] // *Chelovek I Sever: antropologiya, arkheologiya, ekologiya: mat. Vseross. konf. Tyumen’*: Izdatel’stvo IPOS SO RAN. Vol. 3. S. 288–290. [In Russian]
- Andreev N.I., Andreeva S.I., Babushkin E.S. 2016. Fauna I raspredelenie dvustvorchatykh mollyuskov (Bivalvia) v basseine reki Malyi Yugan (Srednee Priob’ye) [The fauna and distribution of bivalves (Bivalvia) of the Malyi Yugan river basin (Middle Ob Region)] // *Ruthenica: Russian malacological journal*. Vol. 26, № 3–4. P. 191–201. [In Russian]
- Andreev N.I., Andreeva S.I., Krasnogorova A.N. 2018. K faune dvustvorchatykh mollyuskov basseina reki Osha (Omskaya oblast’) v usloviyakh zaregulirovannogo stoka [Towards the bivalve mollusc fauna of the River Osha basin

- (the Omsk region) in the regulated flow conditions] // Fauna Urala I Sibiri [Fauna of the Urals and Siberia]. № 1: 7–18. DOI: 10.24411/2411-0051-2018-10101 [In Russian]
- Andreev N.I., Krasnogorova A.N., Andreeva S.I. 2010. Fauna dvustvorchatykh mollyuskov semeystva Sphaeriidae vodoemov lesostepnoy zony Zapadnoy Sibiri i Urala [Fauna of bivalves of the family Sphaeriidae in waterbodies of the forest-steppe zone of Western Siberia and the Urals] // Omskiy nauchnyi vestnik. №1(94). S. 243–246. [In Russian]
- Andreeva S.I., Andreev N.I., Babushkin E.S. 2015a. *Pisidium decurtatum* Lindholm 1909 i *Pisidium inflatum* (Megerle von Mühlfeld in Porro 1838) (Mollusca, Bivalvia) v vodoemakh basseina Bol'shogo Yugana (Khanty-Mansiyskiy avtonomnyi okrug – Yugra) [*Pisidium decurtatum* Lindholm 1909 and *Pisidium inflatum* (Megerle von Mühlfeld in Porro 1838) (Mollusca, Bivalvia) in waterbodies of the Bolshoy Yugan River Basin (Khanty-Mansi autonomous area –Yugra)] // Sovremennye problemy nauki i obrazovaniya. № 4. Accessed 06.12.2019. Available from www.science-education.ru/127-21186. [In Russian]
- Andreeva S.I., Andreev N.I., Krasnogorova A.N. 2015 b. Izmenchivost' morfometricheskikh priznakov rakovin *Sphaerium westerlundi* Clessin in Westerlund, 1873 (Mollusca, Bivalvia) iz vodoemov Zapadnoy Sibiri [Variability of morphometric features of shells of *Sphaerium westerlundi* Clessin in Westerlund, 1873 (Mollusca, Bivalvia) from waterbodies of Western Siberia] // Uspekhi sovremennogo yestestvoznaniya. № 1. S. 611–615. [In Russian]
- Avakyan A.B., Aksenova L.A., Asoyan D.S. et al. 2003. Bolshoy slovar' geograficheskikh nazvaniy [Great Dictionary of Geographical Names] / ed. Kotlyakov V.M. Yekaterinburg: U-Faktoriya. 832 s. [In Russian]
- Babushkin E.S. 2018a. Presnovodnye mollyuski basseina reki Bol'shoy Yugan (fauna i ekologiya) [Freshwater mollusks of the Bolshoy Yugan River basin (fauna and ecology)]. Dis. ... kand. biol. nauk [PhD dissertation], Borok, 208 s. [In Russian]
- Babushkin E.S. 2018b. Redkie vidy presnovodnykh molluskov basseina Bol'shogo Yugana (Srednee Priob'ye) v sborakh 2016 goda [Rare species of freshwater mollusks of the Bolshoy Yugan River Basin (Middle Ob) in collection of 2016] // Dinamika okruzhayushchey sredy i global'nye izmeneniya klimata [Environmental dynamics and global climate change]. T. 9, № 1. S. 62–71. DOI: <http://dx.doi.org/10.17816/edgcc9004> [In Russian]
- Babushkin E.S. 2020. Materialy k faune dvustvorchatykh mollyuskov (Mollusca, Bivalvia) basseina reki Taz (Zapadnaya Sibir') [Materials on the fauna of bivalve mollusks (Mollusca, Bivalvia) of the Taz river basin (Western Siberia)] // Ruthenica: Russian malacological journal Vol. 30, № 1. P. 13–32. [In Russian]
- Bespalaya Yu., Joyner-Matos J., Bolotov I., Aksenova O., Gofarov M., Sokolova S., Shevchenko A., Travina O., Zubriy N., Aksenov A., Kosheleva A., Ovchinnikov D. 2019. Reproductive ecology of *Pisidium casertanum* (Poli, 1791) (Bivalvia: Sphaeriidae) in Arctic lakes // Journal of Molluscan Studies. Vol. 85, № 1. P. 11–23. DOI: 10.1093/mollus/eyy050
- Bespalaya Yu.V., Aksenova O.V., Zubriy N.A. 2018. Molluscan fauna of the lower reaches of the Syoyakha River (Yamal Peninsula) // Arctic Environmental Research. Vol. 18, № 2. P. 76–81. DOI: 10.3897/issn2541-8416.2018.18.2.76
- Bogan A.E. 2008. Global diversity of freshwater bivalves (Mollusca: Bivalvia) in freshwater // Hydrobiologia. Vol. 595. P. 139–147. DOI: 10.1007/s10750-007-9011-7
- Bogatov V.V., Neretina T.V., Anisimova A.S., Abdrakhmanov A. 2018. Evaluation of the applicability of the comparative method for species diagnosis of Unionidae (Bivalvia) by genetic analysis // Doklady Biological Sciences. Vol. 482. P. 202–205. DOI: 10.1134/S0012496618050137
- Bolotov I.N., Makhrov A.A., Bespalaya Yu.V., Vikhrev I.V., Aksenova O.V., Aspholm P.E., Gofarov M.Yu., Ostrovskii A.N., Popov I.Yu., Pal'tser I.S., Rudzite M., Rudzitis M., Voroshilova I.S., Sokolova S.E. 2013. Results of testing the Comparative Method: The curvature of the shell valve frontal section is inappropriate as a systematic character for the freshwater pearl mussel genus *Margaritifera* // Biology Bulletin. Vol. 40, № 2. P. 221–231. DOI: 10.1134/S1062359013020027
- Bouchet P., Rocroi J.-P. 2010. Nomenclator of Bivalve Families; with a classification of bivalve families by R. Bieler, J.G. Carter & E.V. Coan // Malacologia. Vol. 52, № 2. P. 1–184.
- Burch J.B. 1975. Freshwater Sphaeriacean Clams (Mollusca: Peleypoda) of North America // Rev. ed. Malacological Publications. Hamburg, Michigan. 204 pp.
- Cheremnov A.D. 1969. Presnovodnye mollyuski okrestnostey goroda Abakana [Freshwater mollusks of the vicinity of the city of Abakan] // Voprosy malakologii Sibiri. Tomsk: TGU. S. 63–65. [In Russian]
- Cheremnov A.D. 1972. Presnovodnye mollyuski basseina verkhnego techeniya reki Yeniseya [Freshwater mollusks of the upper reaches of Yenisei river]. Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk [Abstract of PhD thesis]. Tomsk. 16 s. [In Russian]
- Cheremnov A.D. 1973. Presnovodnye mollyuski basseina verkhnego Yeniseya [Freshwater mollusks of the upper Yenisei river basin] // Nauchnyye doklady vysshey shkoly. Biologicheskkiye nauki. № 6. S. 12–15. [In Russian]
- Chernov Yu.I. 1975. Prirodnaya zonal'nost' i zhivotnyi mir sushi [Natural zonality and fauna of the land]. M.: Mysl'. 222 s. [In Russian]
- Chernov Yu.I. 2008. Ekologiya i biogeografiya [Ecology and biogeography]. M.: KMK. 580 s. [In Russian]
- Clessin S. 1879. Aus meiner Novitäten-Mappe // Malakozoologische Blätter, Neue Folge. Vol. 1. S. 3–16.
- Cooley L.R., O'Foighil D. 2000. Phylogenetic analysis of the Sphaeriidae (Mollusca: Bivalvia) based on partial mitochondrial 16S rDNA gene sequences // Invertebrate Biology. Vol. 119. P. 299–308.

- Cummings K.S., Graf D.L. 2009. Mollusca: Bivalvia // Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates / eds. Thorp J.H., Covich A.P. 3rd ed. Academic Press, Elsevier, New York. P. 309–384.
- Dayrat B. 2005. Towards integrative taxonomy // Biological Journal of the Linnean Society. Vol. 85. P. 407–415.
- Dolgin V.N. 1974. Presnovodnye mollyuski Severa Zapadnoy Sibiri [Freshwater mollusks of the North of Western Siberia]. Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk [Abstract of PhD thesis]. Tomsk. 17 s. [In Russian]
- Dolgin V.N. 1999. Biogeograficheskaya kharakteristika presnovodnoy malakofauny Subarktiki i Arktiki Sibiri [Biogeographic characteristics of the freshwater malacofauna of the Subarctic and Arctic Siberia] // Vestnik Tomskogo gos. ped. universiteta. Vol. 7, № 16. S. 27–33. [In Russian]
- Dolgin V.N. 2001. Presnovodnye mollyuski Subarktiki i Arktiki Sibiri [Freshwater mollusks of the Subarctic and Arctic Siberia]. Dis. ... doktora biol. nauk [Dr. of science dissertation]. Tomsk. 423 s. [In Russian]
- Dolgin V.N. 2003. Biotopicheskoe raspredelenie presnovodnykh mollyuskov v vodoemakh severa Sibiri [Biotopic distribution of freshwater mollusks in waterbodies of the north of Siberia] // Vestnik Tomskogo gos. ped. universiteta. Vol. 4, № 36. S. 55–61. [In Russian]
- Dolgin V.N. 2009a. K izucheniyu presnovodnykh mollyuskov Sibiri [To the study of freshwater mollusks of Siberia] // Vestnik Tomskogo gos. ped. universiteta. V. 11, № 89. C. 174–180. [In Russian]
- Dolgin V.N. 2009b. Presnovodnye mollyuski v pitanii ryb Sibiri // Vestnik Tomskogo gos. ped. universiteta. Vol. 6, № 84. S. 117–120. [In Russian]
- Dolgin V.N. 2012. Presnovodnye mollyuski basseina verkhnego Yeniseya i ozer Tuvy [Freshwater mollusks of the upper Yenisei basin and Tuva lakes] // Vestnik Tomskogo gos. ped. universiteta. Vol. 7, № 122. S. 129–131. [In Russian]
- Dolgin V.N. 2013. Presnovodnye mollyuski Sayanskoy gornoy sistemy [Freshwater mollusks of the Sayan mountain system] // Vestnik Tomskogo gos. ped. universiteta. Vol. 8, № 136. S. 18–22. [In Russian]
- Dolgin V.N., Johansen B.G. 1973. K izucheniyu presnovodnykh mollyuskov nizhney chasti basseina reki Taz [To the study of freshwater mollusks in the lower basin of the Taz River] // Gidrobiologicheskii Zhurnal [Hydrobiological Journal]. T. 9, Vol. 5. S. 61–63. [In Russian]
- Dolgin V.N., Maslennikov P.V. 2015. Zoogeograficheskaya kharakteristika malakofauny basseina reki Chulym (Sredneobskaya zoogeograficheskaya provinciya) [Zoogeographic characteristics of the malacofauna of the Chulym river basin (Central Ob zoogeographic province)] // Vestnik Tomskogo gos. ped. universiteta. Vol. 2, № 155. S. 128–132. [In Russian]
- Dolgin V.N., Sviridenko B.F. 2011. Freshwater mollusks of the basins of the Pur and Taz rivers (West Siberia) // Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta. Vol. 8. P. 89–92.
- Falkner G., Bank R.A., Proschwitz T. von. 2001. Check-list of the non-marine molluscan species-group taxa of the states of Northern, Atlantic and Central Europe (CLECOM I) // Heldia. Vol. 4. P. 1–76.
- Frolov A.A., Lyubin P.A. 2003. Fauna i kolichestvennoye raspredeleniye dvustvorchatykh mollyuskov nadsemeystva Pisidioidea Obskoy i Tazovskoy gub Karskogo morya [The fauna and quantitative distribution of bivalve mollusks of the superfamily Pisidioidea in the Obksaya and Tazovskaya bays of the Kara sea] // Fauna bespozvonochnykh Karskogo, Barentseva i Belogo morey (informatika, ekologiya, biogeografiya). Apatity. S. 195–208. [In Russian]
- Frolova E.S. 1973. Presnovodnye mollyuski Severnogo Kazakhstana [Freshwater mollusks of Northern Kazakhstan]. Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk [Abstract of PhD thesis]. Tomsk. 20 s. [In Russian]
- Gaston K. 2000. Global patterns in diversity // Nature. Vol. 405. P. 220–227.
- Graf D.L. 2013. Patterns of freshwater bivalve global diversity and the state of phylogenetic studies on the Unionoida, Sphaeriidae, and Cyrenidae // American Malacological Bulletin. Vol. 31. P. 135–153.
- Graf D.L., Cummings K.S. 2019. The Freshwater Mussels (Unionoida) of the World (and other less consequential bivalves), updated 05.12.2019. Available from <http://www.mussel-project.net/>.
- Gundrizer A.N., Ivanova M.A. 1969. K izucheniyu presnovodnykh mollyuskov Tuvy [To the study of Tuva freshwater mollusks] // Voprosy malakologii Sibiri. Tomsk. S. 65–68. [In Russian]
- Gundrizer V.A. 1978. Rol' mollyuskov v produktivnosti vodoemov basseina nizhnego Yeniseya [The role of mollusks in the productivity of waterbodies of the lower Yenisei river basin] // Produktivnost' vodoemov raznykh klimaticheskikh zon RSFSR i perspektivy ikh rybokhozyaistvennogo ispol'zovaniya Ministerstvom rybnogo khozyaistva RSFSR. M. S. 202–205. [In Russian]
- Gundrizer V.A. 1979a. Evropeyskiye element malakofauny nizhnego Yeniseya [European Elements of the Malacofauna of the Lower Yenisei] // Mollyuski, osnovnye rezul'taty ikh izucheniya. L. S. 201–202. [In Russian]
- Gundrizer V.A. 1979b. Presnovodnye mollyuski basseina Nizhnego Yeniseya [Freshwater mollusks of the Lower Yenisei river basin]. Dis. ... kand. biol. nauk [PhD dissertation], Tomsk. 214 s. [In Russian]
- Gundrizer V.A. 1981a. K izucheniyu malakofauny r. Kureyka (bas. N. Yeniseya) [To the study of river Kureyka malacofauna (the Lower Yenisei river basin)] // Ekologo-faunisticheskiye issledovaniya Sibiri. Tomsk. S. 90–94. [In Russian]
- Gundrizer V.A. 1981b. Rol' mollyuskov v pitanii ryb vodoemov basseina nizhnego Yeniseya [The role of mollusks in the nutrition of fish in the water bodies of the Lower Yenisei river basin] // Issledovaniya planktona, bentosa i ryb Sibiri. Tomsk. S. 49–52. [In Russian]
- Gundrizer V.A. 1983. Ekologo-geograficheskiye osobennosti malakofauny nizhnego Yeniseya [Ecological and geographical features of the malacofauna of the lower Yenisei river basin] // Mollyuski, sistematika, ekologiya i zakonernosti rasprostraneniya. L. S. 137–138. [In Russian]

- Gundrizer V.A. 1984. Presnovodnye mollyuski Sredney Sibiri, ikh rol' v produktivnosti vodoemov [Freshwater mollusks of Central Siberia, their role in the productivity of water bodies] // Biologicheskkiye resursy vnutrennikh vodoemov Sibiri I Dal'nego Vostoka. M. S. 164–175. [In Russian]
- Gundrizer V.A. 1986. K izucheniyu malakofauny basseina reki Nizhney Tunguski [To the study of the malacofauna of the Lower Tunguska river basin] // Voprosy ekologii vodoemov i intensifikatsii rybnogo khozyaystva Sibiri. Tomsk: Izd-vo TGU. S. 32–35. [In Russian]
- Gundrizer V.A., Novikov E.A. 1978. Presnovodnye mollyuski r. Tanamy [Freshwater molluscs of the Tanama river] // Voprosy biologii. Tomsk. S. 66–69. [In Russian]
- Johansen B.G. 1934. The freshwater molluscs of Western Siberia // Proc. Malac. Soc. London. Vol. 21. P. 28–36.
- Johansen B.G. 1936. O presnovodnoy malakofaune kurorta Karachi [About the freshwater malacofauna of Karachi resort] // Trudy Tomsk. gos. universiteta. T. 90. S. 183–194. [In Russian]
- Johansen B.G. 1937. Materialy k faune presnovodnykh mollyuskov Gornogo Altaya [Materials for the fauna of freshwater mollusks of the Altai Mountains] // Trudy NII Biologii. Tomsk. T. IV. S. 98–113. [In Russian]
- Johansen B.G. 1951. Presnovodnye mollyuski okrestnostey Tomsk [Freshwater mollusks around Tomsk] // Trudy Tomsk. gos. universiteta. T. 115. S. 291–302. [In Russian]
- Johansen B.G., Novikov E.A. 1971. K ekologii presnovodnykh mollyuskov yuzhnoy chasti basseina Sredney Obi [On the ecology of freshwater mollusks in the southern part of the Middle Ob basin] // Problemy ekologii. Tomsk. T. 2. S. 139–150. [In Russian]
- Klishko O.K. 2014. Pearl mussels of the genus *Dahurinaia* (Bivalvia, Margaritiferidae): differently sized groups of *Margaritifera dahurica* Middendorff, 1850 // Biology Bulletin. Vol. 41, № 5. P. 434–443. DOI: 10.1134/S1062359014050057
- Klishko O.K., Lopes-Lima M., Bogan A.E., Matafonov D.V., Froufe E. 2018. Morphological and molecular analyses of Anodontinae species (Bivalvia, Unionidae) of Lake Baikal and Transbaikalia // PLoS ONE. V. 13, № 4: e0194944. DOI: 10.1371/journal.pone.0194944
- Korniushin A.V. 1990. Taksonomicheskaya reviziya i filogeniya roda *Euglesa* s. lato (Bivalvia, Euglesidae) [Taxonomic revision and phylogeny of the genus *Euglesa* s. lato (Bivalvia, Euglesidae)] // Zoologicheskiiy zhurnal. T. 69, Vol. 7. S. 42–54. [In Russian]
- Korniushin A.V. 1991. Novye vidy mollyuskov semeystva Euglesidae (Bivalvia, Pisidioidae) iz vodoemov basseina Dnepra [New species of mollusks of the Euglesidae family (Bivalvia, Pisidioidae) from the waterbodies of the Dnieper basin] // Zoologicheskiiy zhurnal. T. 70, Vol. 4. C. 16–22. [In Russian]
- Korniushin A.V. 1993. Dvustvorchatye mollyuski nadsemeystva Pisidioidea (Bivalvia) krupnykh ozer i vodokhranilishch Ukrainskogo Poles'ya [Bivalve mollusks of the superfamily Pisidioidea (Bivalvia) of large lakes and reservoirs of Ukrainian Polissya] // Vestnik zoologii. № 3. S. 3–10. [In Russian]
- Korniushin A.V. 1994. Review of the European species of the genus *Sphaerium* (Mollusca, Bivalvia, Pisidioidea) // Ruthenica: *Russian Malacological Journal*. Vol. 4, № 1. P. 43–60.
- Korniushin A.V. 1996. Dvustvorchatye mollyuski nadsemeystva Pisidioidea Palearktiki (fauna, sistematika, filogeniya) [Bivalve mollusks of the superfamily Pisidioidea of the Palearctic (fauna, system, phylogeny)]. Kiev. 175 s. [In Russian]
- Korniushin A.V. 2001. Taxonomical revision of the genus *Sphaerium* sensu lato (Bivalvia, Sphaeriidae) in the Palearctic Region, with some notes on the North American species // Archiv für Molluskenkunde. Vol. 129, № 1–2. S. 77–122.
- Korniushin A.V. 2002. Morphological character analysis, the intergroup phylogenetic relationships and possible outgroups of the family Sphaeriidae (Mollusca, Bivalvia) // Vestnik Zoologii. Vol. 36, № 4. P. 3–22.
- Korniushin A.V. 2002. O vidovom sostave presnovodnykh dvustvorchatykh mollyuskov Ukrainy i strategii ikh okhrany [On the species diversity of freshwater bivalve mollusks in Ukraine and the strategy of their protection] // Vestnik Zoologii. T. 36, Vol. 1. S. 9–23 [In Russian]
- Korniushin A.V. 2004. Reviziya tipovoy kolleksii V. Dybovskogo i zamechaniya po faune i sistematike melkikh dvustvorchatykh mollyuskov (Bivalvia, Sphaeriidae) Baikala [Revision of the types collection of V. Dybovsky and comments on the fauna and systematics of small bivalve mollusks (Bivalvia, Sphaeriidae) of Baikal] // Zoologicheskiiy zhurnal. T. 83, Vol. 3. S. 275–287. [In Russian]
- Korniushin A.V., Glaubrecht M. 2001. Annotated catalogue of type specimens of Sphaeriidae (Bivalvia, Heterodonta, Veneroida) in the Mollusc collection in the Museum für Naturkunde Berlin, with a review of their current taxonomic status // Mitteilungen der Museum für Naturkunde Berlin. Zoologische Reihe. Vol. 77, № 1. P. 131–152.
- Korniushin A.V., Glaubrecht M. 2002. Phylogenetic analysis based on the morphology of viviparous freshwater clams of the family Sphaeriidae (Mollusca, Bivalvia, Veneroida) // Zoologica Scripta. Vol. 31. № 5. P. 415–459.
- Krasnogorova A.N. 2011. Dvustvorchatye mollyuski semeystva Sphaeriidae Yuzhnogo, Srednego Urala i yuga Zapadnoy Sibiri [Bivalve mollusks of the family Sphaeriidae of the Southern and Middle Urals and the southern part of the Western Siberia]. Dis. ... kand. biol. nauk [PhD dissertation], Tomsk. 173 p. [In Russian]
- Krivosheina L.V. 1976. O faune mollyuskov gornyykh ozer yuzhnogo Altaya [About the mollusk fauna of mountain lakes in southern Altai] // Izvestiya Akademii nauk Kazakhskoy SSR. Seriya biologicheskaya. Vol. 3. S. 26–32. [In Russian]

- Krivosheina L.V. 1978. Melkiye dvustvorchatye mollyuski semeystva Pisidiidae (podsemeystvo Euglesinae) basseina verkhnego Irtysha [Small bivalve mollusks of the family Pisidiidae (subfamily Euglesinae) of the upper Irtysh basin] // Zoologicheskii zhurnal. T. 57, Vol. 10. S. 1489–1499 [In Russian]
- Krivosheina L.V. 1979. Novye vidy dvustvorchatykh mollyuskov roda *Neopisidium* iz Vostochnogo Kazakhstana [New species of bivalve mollusks of the genus *Neopisidium* from East Kazakhstan] // Zoologicheskii zhurnal. T. 58, № 4. S. 602–604. [In Russian]
- Krivosheina L.V., Starobogatov Ya.I. 1973. Sostav i zoogeograficheskaya kharakteristika presnovodnoy malakofauny gornoy chasti basseina Verkhnego Irtysha [Composition and zoogeographic characteristics of the freshwater malakofauna of the mountainous part of the Upper Irtysh river basin] // Zoologicheskii zhurnal. T. 52, Vol. 3. C. 348–355. [In Russian]
- Kruglov N.D., Starobogatov Ya.I. 1993. Annotated and illustrated catalogue of species of the family Lymnaeidae (Gastropoda Pulmonata Lymnaeiformes) of Palaearctic and adjacent river drainage areas. Part 1 // Ruthenica: Russian malacological journal. Vol. 3, № 1. P. 65–91.
- Kuiper J.G.J. 1962a. Note sur la systematique des pisidies // Journal de Conchyliologie. T. 102, № 2. P. 53–57.
- Kuiper J.G.J. 1962b. Systematische Stellung und geographische Verbreitung von *Pisidium tenuilineatum* // Archiv für Molluskenkunde. V. 91, № 4/6. S. 173–181.
- Kuiper J.G.J. 1966. The status of *Pisidium hibernicum* Westerlund // Journal of Conchology. Vol. 26, № 1. P. 42–46.
- Kuiper J.G.J. 1975. Zwei neue boreale Pisidium-Arten: *P. hinzi* und *P. waldeni* // Archiv für Molluskenkunde. Vol. 106, № 1/3. S. 27–37.
- Kuiper J.G.J. 1982. Zur Frage der geographischen Unterarten bei Pisidien, insbesondere *P. personatum* Malm // Archiv für Molluskenkunde. Vol. 112. S. 9–19.
- Kuiper J.G.J. 1983. The Sphaeriidae of Australia // Basteria. Vol. 47. P. 3–52.
- Kuiper J.G.J. 1987a. *Pisidium maasseni* n. sp., a new species from Lake Prespa, Jugoslavia (Bivalvia, Sphaeriidae) // Basteria. Vol. 51. P. 163–165.
- Kuiper J.G.J. 1987b. Systematic rank, synonymy and geographical distribution of *Pisidium obtusale*, *P. rotundatum* and *P. ventricosum* // Walkerana. Vol. 2, № 8. P. 145–158.
- Kuzmenkin D.V. 2013. Biotopicheskoye raspredeleniye presnovodnykh mollyuskov ravninnoy chasti Verkhneobskogo basseina [Biotopic distribution of freshwater mollusks of the lowland part of the Upper Ob basin] // Izvestiya Altaiskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologicheskiiye nauki. Vol. 3, t. 1, № 79. S. 80–85 [In Russian]
- Kuzmenkin D.V. 2015. Ekologo-faunisticheskaya kharakteristika presnovodnykh mollyuskov basseina Verkhney Obi [Ecological and faunistic characteristics of freshwater mollusks of the Upper Ob basin]. Dis. ... kand. biol. nauk [PhD dissertation], Tomsk. 200 s. [In Russian]
- Lee T. 2019. Sphaeriidae Deshayes, 1855 (1820) // Freshwater Mollusks of the World. A Distribution Atlas / eds Lydeard Ch., Cummings K.S. Johns Hopkins University Press, Baltimore. P. 197–201.
- Lee T., O’Foighil D. 2003. Phylogenetic structure of the Sphaeriinae, a global clade of freshwater bivalve mollusks, inferred from nuclear (ITS-1) and mitochondrial (16S) ribosomal gene sequences // Zoological Journal of the Linnean Society. V. 137. P. 245–260.
- Leshko Yu. V. 1998. Mollyuski [Mollusks] // Fauna evropeyskogo Severo-Vostoka Rossii. SPb.: Nauka. T. 5, ch. 1. 168 s. [In Russian]
- Lindholm W.A. 1909. Die Mollusken des Baikal-Sees (Gastropoda et Pelecypoda) systematisch und zoogeographisch bearbeitet // Wissenschaftliche Ergebnisse einer zoologische Expedition nach dem Baikal-See unter Leitung des Prof. Alexis Korotneff i. d. J. 1900-1901. Kiew und Berlin: Friedländer und Sohn. Vol. 4. S. 1–104.
- Logvinenko B.M., Starobogatov Ya.I. 1971. Krivizna frontal’nogo secheniya kak sistematicheskii priznak u dvustvorchatykh mollyuskov [Curvature of the frontal section as a systematic feature in bivalve mollusks] // Nauchnye doklady vysshey shkoly. Biologicheskiiye nauki. № 5. S. 7–10. [In Russian]
- Lopes-Lima M., Burlakova L.E., Karatayev A.Y., Mehler K., Seddon M., Sousa R. 2018. Conservation of freshwater bivalves at the global scale: diversity, threats and research needs // Hydrobiologia. Vol. 810. P. 1–14.
- Middendorff A.Th. 1851. Mollusken // Middendorff A.Th. Reise in der Äussersten Norden und Osten Sibiriens. St. Petersburg. B. II, t. 1. S. 163–464.
- MolluscaBase. 2019. MolluscaBase accessed 06.12.2019. Available from <http://www.molluscabase.org>
- Novikov E.A. 1971. Presnovodnye mollyuski basseina srednego techeniya reki Obi [Freshwater mollusks of the middle reaches of the Ob river basin]. Dis. ... kand. biol. nauk [PhD dissertation], Tomsk. 288 s. [In Russian]
- Odhner N. 1921. On the some species of *Pisidium* in the Swedish State Museum // Journal of Conchology. Vol. 16, № 7. B. 218–223.
- Odhner N. 1923. On the anatomical characteristics of some British Pisidia // Proceedings of the Malacological Society of London. Vol. 15, № 4. P. 155–161.
- Odhner N. 1926. Two freshwater mussels from Carelia and notes on some forms of *Sphaerium* // Arkiv för Zoologi. Vol. 18A, № 28. P. 1–11.
- Odhner N. 1929. Die Molluskenfauna des Tåkerns // Sjöns Tåkerns fauna och flora. Utgiven av K. Svenska Vetenskaps Akademien. Vol. 8. S. 1–130.
- Piechocki A., Wawrzyniak-Wydrowska B. 2016. Guide to Freshwater and Marine Mollusca of Poland. Bogucki Wydawnictwo Naukowe, Poznan. 278 p.

- Pospelov E.M. 2002. Geograficheskiye nazvaniya mira: Toponimicheskiy slovar' [World Geographical Names: Toponymic Dictionary]. M.: Russkiye slovari: Astrel': AST. 512 s. [In Russian]
- Prozorova L.A., Slugina Z.V. 2009. Presnovodnye dvustvorchatye mollyuski (Bivalvia) basseina ozera Baikal i prilgayushchikh territoriy [Freshwater bivalve mollusks (Bivalvia) in the Baikal basin and adjacent territories] // Annotirovannyi spisok fauny ozera Baikal i ego vodosbornogo basseina. Vodoemy i vodotoki yuga Vostochnoy Sibiri i Severnoy Mongolii [Index of animal species inhabiting lake Baikal and its catchment area. Basins and channels in the south of East Siberia and North Mongolia]. Otv. red. Timoshkin O.A. Novosibirsk: Nauka. T. 2, kn. 1. S. 189–201. [In Russian]
- Prozorova L.A., Zasyapkina M.O. 2008. Vidy roda *Pisidium* (Bivalvia: Luciniformes: Pisidiidae) v basseine reki Bol'shoy Yenisey (Tuva) [Species of the *Pisidium* (Bivalvia: Luciniformes: Pisidiidae) in Bol'shoi Yenisei River drainage (Tuva Republic)] // Byulleten' Dal'nevostochnogo malakologicheskogo obshchestva [The Bulletin of the Russian Far East Malacological Society]. Vol. 12. S. 106–111. [In Russian]
- Prozorova L.A., Zasyapkina M.O. 2010. Obnaruzheniye zhivikh dvustvorok *Odhneripisidium* (*Tuvapisidium*) (Bivalvia: Pisidiidae) [Discovery of living bivalves *Odhneripisidium* (*Tuvapisidium*) (Bivalvia: Pisidiidae)] // Byulleten' Dal'nevostochnogo malakologicheskogo obshchestva [The Bulletin of the Russian Far East Malacological Society]. Vol. 14. S. 21–29. [In Russian]
- Sharyi-ool M.O. 2016. O sokhraneni endemichnykh vidov melkikh dvustvorchatykh mollyuskov (Bivalvia: Pisidioidea) Tuvy [On the conservation of endemic species of small bivalve mollusks (Bivalvia: Pisidioidea) of Tuva] // Sovremennoye sostoyaniye redkikh vidov rasteniy i zhivotnykh respubliki Tyva: mat. Vseross. konf. Kyzyl. S. 123–127. [In Russian]
- Slugina Z.V. 1997. Dvustvorchatye mollyuski oz. Baikal (sistematika i raspredeleniye) [Bivalve mollusks of the Lake Baikal (taxonomy and distribution)]. Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk [Abstract of PhD thesis]. Irkutsk. 18 s. [In Russian]
- Slugina Z.V., Starobogatov Ya.I. 1999. Atlas i opredelitel' dvustvorchatykh mollyuskov ozera Baikal [Guide and key to the Bivalvia of Lake Baikal]. Novosibirsk. 144 s. [In Russian]
- Slugina Z.V., Starobogatov Ya.I. 2004. Dvustvorchatye mollyuski [Bivalve mollusks] // Annotirovannyi spisok fauny ozera Baikal i ego vodosbornogo basseina [Index of animal species inhabiting lake Baikal and its catchment area]. Otv. red. Timoshkin O.A. Novosibirsk: Nauka. T. 1, kn. 2. S. 1003–1020. [In Russian]
- Slugina Z.V., Starobogatov Ya.I., Korniushev A.V. 1994. Dvustvorchatye mollyuski (Bivalvia) ozera Baikal [Bivalves (Bivalvia) of lake Baikal] // Ruthenica: *Russian malacological journal*. Vol. 4, № 2. S. 111–146. [In Russian]
- Starobogatov Ya.I. 1970. Fauna mollyuskov i zoogeograficheskoye rayonirovaniye kontinental'nykh vodoemov zemnogo shara [Molluscan fauna and zoogeographic zonation of continental freshwater bodies of the world]. Leningrad: Nauka. 372 p. [In Russian]
- Starobogatov Ya.I., Korniushev A.V. 1986. Osobennosti yaitsezhivorozhdeniya i sistematika sferiid (Bivalvia Pisidioidea Sphaeriidae) [Features of egg-production and taxonomy of sphaeriids (Bivalvia Pisidioidea Sphaeriidae)] // Tudy Zoologicheskogo Instituta AN SSSR. T. 152. S. 30–41. [In Russian]
- Starobogatov Ya.I., Korniushev A.V. 1989. O sostave podroda *Hiberneuglesa* roda *Euglesa* (Bivalvia, Pisidioidea, Euglesidae) v faune SSSR (s opisaniem novogo vida podroda *Pulchelleuglesa*) [On the composition of the subgenus *Hiberneuglesa* of the genus *Euglesa* (Bivalvia, Pisidioidea, Euglesidae) in the fauna of the USSR (with a description of a new species of the subgenus *Pulchelleuglesa*)] // Zoologicheskii zhurnal. T. 68, Vol. 10. S. 13–19. [In Russian]
- Starobogatov Ya.I., Korniushev A.V., Anistratenko V.V. 1989. Vidovoy sostav roda *Shadinicyclas* (Bivalvia, Sphaeriidae) v faune SSSR [The species composition of the genus *Shadinicyclas* (Bivalvia, Sphaeriidae) in the fauna of the USSR] // Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdeleniye Biologicheskoye [Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series]. T. 94, Vol. 2. S. 50–59. [In Russian]
- Starobogatov Ya.I., Prozorova L.A., Bogatov V.V., Saenko E.M. 2004. Dvustvorchatye mollyuski [Bivalve mollusks] // Opredelitel' presnovodnykh bespozvonochnykh Rossii i sopredel'nykh territoriy [Key to freshwater invertebrates of Russia and adjacent lands], pod red. Tsalolikhina S.Ya. SPb.: Nauka. T. 6. S. 11–252. [In Russian]
- Starobogatov Ya.I., Streletskaya E.A. 1967. Sostav i zoogeograficheskaya kharakteristika presnovodnoy malakofauny Vostochnoy Sibiri i severa Dal'nego Vostoka [Composition and zoogeographic characteristics of freshwater malacofauna of Eastern Siberia and the north of the Far East] // Mollyuski i ikh rol' v biotsenozakh i formirovani fauny. L.: Nauka. S. 221–268. [In Russian]
- Vinarski M.V. 2010. Ocherk istorii izucheniya presnovodnoy malakofauny Sibiri (konets XVIII – seredina XX v.) [Essay on the history of study of freshwater malacofauna of Siberia (end of XVIII–middle XIX century)] // Ruthenica: *Russian malacological journal*. 2010. Vol. 20, № 1. S. 45–67. [In Russian]
- Vinarski M.V. 2014. Legochnye mollyuski (Mollusca: Gastropoda: Lymnaeiformes) vodoemov Urala i Zapadnoy Sibiri. Dis. ... doktora biol. nauk [Dr. of science dissertation]. Tomsk. 546 s. [In Russian]
- Vinarski M.V., Aksanova O.V., Bespalaya Y.V., Bolotov I.N., Gofarov M.Y., Kondakov A.V. 2016. *Ladislavella tumkensis* (Kruglov et Starobogatov, 1985): The first molecular evidence of a Nearctic clade of lymnaeid snails inhabiting Eurasia // Systematics and Biodiversity. Vol. 14. № 3. P. 276–287.
- Vinarski M.V., Andreeva S.I. 2007. K voprosu o vide u presnovodnykh mollyuskov: istoriya i sovremennost' [On the species question in freshwater molluscs: a historical prospect and recent state] // Teoreticheskiye i prakticheskiye problem izucheniya soobshchestv bespozvonochnykh: pamyati Ya.I. Starobogatova. M.: KMK. S. 130–147. [In Russian]

- Vinarski M.V., Kantor Y.I. 2016. Analytical catalogue of fresh and brackish water molluscs of Russia and adjacent countries. M.: A.N.Severtsov Institute of Ecology and Evolution of RAS. 544 p.
- Vinarski M.V., Kramarenko S.S. 2015. How does the discrepancies among taxonomists affect macroecological patterns? A case study of freshwater snails of the Western Siberia // *Biodiversity and Conservation*. Vol. 24, № 8. P. 2079–2091.
- Westerlund C.A. 1877. Sibiriens Land- och Sötvatten-Mollusker // *Kongliga Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar*. B. 14. № 12. S. 1–101.
- Westerlund C.A. 1887. Land- och Sötvatten-Mollusker insamlade under Vega-Expeditionen af O. Nordqvist och A. Stuxberg. Vega-Expeditionens vetenskapliga iakktagelser. Stockholm: F. & G. Bejer. B. 4. S. 143–220.
- Westerlund C.A. 1890. Fauna der in der Paläarktischen Region (Europa, Kaukasien, Sibirien, Turan, Persien, Kurdistan, Armenien, Mesopotamien, Kleinasien, Syrien, Arabien, Egypten, Tripolis, Tunisien, Algerien und Marocco) lebenden Binnenconchylien. VII. Malacozoa Acephala. Lund: H. Ohlsson. 319 S.
- Westerlund C.A. 1897. Beiträge zur Molluskenfauna Russlands // *Ежегодникъ Зоологическаго музея Императорской Академіи Наукъ. Санкт-Петербургъ. Т. II. С. 117–143*.
- Woodward B.B. 1913. Catalogue of the British species of *Pisidium* (recent and fossil) in the collection of the British Museum (Natural History), with notes on those of Western Europe. London: Brithish Museum. 144 p.
- WoRMS Editorial Board. 2019. World Register of Marine Species, accessed 06.12.2019. Available from <http://www.marinespecies.org> at VLIZ. DOI: 10.14284/170
- Zasyapkina M.O. 2006. Vliyaniye ostatkov raketnogo topliva na faunu vodnykh mollyuskov (po materialam ozer Tuvy) [The effect of rocket fuel residues on the fauna of aquatic mollusks [based on materials from Tuva lakes]] // *Vestnik DVO RAN*. № 6. S. 79–82. [In Russian]
- Zhadin V.I. 1952. Mollyuski presnykh i solonovatykh vod SSSR [Mollusca of fresh and brackish waters of the USSR] // *Opredeliteli po faune SSSR, izdavaemye Zoologicheskimi institutami AN SSSR*. Moscow-Leningrad: Sovetskaya Nauka. Vol. 46. 377 s. [In Russian]

STATE OF KNOWLEDGE ABOUT SPHAERIIDAE (MOLLUSCA, BIVALVIA, VENERIDA) OF SIBERIA AND PROSPECTS FOR FURTHER RESEARCH

E. S. Babushkin

Saint-Petersburg State University, 7–9 Universitetskaya emb Saint-Petersburg, 199034; Russia

Surgut State University. 1 Lenina avenue, Surgut, Tyumen Region, 628403; Russia

Omsk State Pedagogical University. 14 Tukhachevskogo emb., Omsk, 644099; Russia

Nature Reserve “Vitimskiy”. 4a Irkutskaya street, Bodaybo, 666902; Russia

e-mail: babushkines@mail.ru

A review of the study of freshwater bivalves of the family Sphaeriidae sensu lato (Mollusca, Bivalvia, Venerida) of Siberia is presented. Siberia in this review is a region from the Ural watershed to the Lena and Kolyma watersheds with the rivers of the basins of the Pacific and Arctic Oceans. Links to sources revealing the history of the study of the group in the region are given. The main directions of research in recent decades are highlighted. A brief history of the formation of two opposite variants of the Sphaeriidae system, those currently exists is outlined. The shortcomings of these options and difficulties in comparing the results obtained in the framework of different approaches are showed. The negative influence of the unstable state of systematics on the progress of knowledge about the group is noted. According to a recently proposed alternative approach, an attempt was made to interpret the results of my own research and the literature data on the study of the species richness of Siberian sphaeriids within both systems. The problems of the absence of clear diagnostic features and determinant keys, the presence of various approaches to the delineation of species and taxonomic identification among researchers, and the insufficient knowledge of the variability of mollusks are discussed. The importance of studying Sphaeriidae is shown, approaches and conditions for achieving progress are discussed.

Keywords: freshwater bivalve mollusks, Sphaeriidae, Siberia, research areas, taxonomic problems, perspectives

АНАЛИЗ БИОЛОГИЧЕСКИХ АСПЕКТОВ ХОЗЯЙСТВЕННОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ПРЭСНОВОДНЫХ BIVALVIA В СССР В 1930-Е ГГ.

А. Л. Рижинашвили

*Санкт-Петербургский филиал Института истории естествознания и техники им. С.И. Вавилова РАН
199034 Санкт-Петербург, Университетская наб. 5, e-mail: railway-ecology@yandex.ru*

Проанализированы материалы исследований крупных пресноводных Bivalvia, развернутых в СССР в 1930-е гг. в период идеологической перестройки науки и хозяйства. Рассмотрены основные биологические аспекты этих работ. Выявлено, что малакологи и представители рыбохозяйственной отрасли уделяли наибольшее внимание изучению размножения и роста моллюсков. Полученные ими данные по соотношению количества экземпляров разных видов, соотношению полов, предельному возрасту, зависимости скорости роста от условий среды, представляют интерес и для сегодняшних малакологических исследований. Заслуживают внимания разработанные в тот период рекомендации по сохранению видов животных. На примере проанализированных работ показано, что выполнение социального заказа по учету биологических ресурсов стимулировало экстенсивное накопление большого фактического описательного материала экологического характера. Однако его обработка и осмысление происходила уже в более поздний период развития науки.

Ключевые слова: Bivalvia, пресные воды, промысел, рост, возраст, идеология, рыбохозяйственные исследования, экология, природные ресурсы.

DOI: 10.24411/0320-3557-2020-10004

ВВЕДЕНИЕ

Наиболее сложным и противоречивым аспектом в истории науки в нашей стране является соотношение фундаментальных и прикладных исследований в эпоху индустриализации и в целом в период культа личности. Одной из существенных черт научных исследований в 1930-е гг. в СССР стало тесное сращивание фундаментальных работ и сугубо хозяйственных изысканий [Roll-Hansen, 2008]. В научных исследованиях был провозглашен лозунг “Практика есть критерий истины”. Внимание исследователей, по мнению идеологов тоталитарного строя, должно было быть обращено на поиски путей наиболее интенсивной эксплуатации природных ресурсов, укрощения природы, для нужд строящегося социализма [Weiner, 1988]. На практике это означало организацию соответствующих экспедиций и специальных прикладных исследований, направленных на выяснение запасов и инвентаризацию ресурсов, в том числе биологических. В какой-то мере это продолжало традиции, заложенные отечественными и зарубежными естествоиспытателями еще в начале XX века [Schwarz, Jax, 2011]. Отличие состояло лишь в том, что примерно с начала 1930-х гг. в нашей стране началась крайне интенсивная эксплуатация запасов как живых организмов, так и других природных объектов [Weiner, 1988].

В этих условиях внимание, обращенное рыбохозяйственными организациями на моллюсков (прежде всего, на Bivalvia), представляется вполне закономерным.

В конце 1920-х гг. активный деятель легкой промышленности И.Я. Фусман поставил перед правительством страны задачу необходимости освоения отечественного перламутрового сырья [Zhadin, 1991 (Жадин, 1991)]. Как известно, первое десятилетие Советской власти пуговичная промышленность работала с использованием импортного сырья [Arnold, Ovchinnikov, 1934 (Арнольд, Овчинников, 1934)]. На тот период добыча и разведение пресноводных Bivalvia были хорошо поставлены в США, где достигли очень больших успехов в этом деле [Coker, 1919]. В 1928–1930 гг. импорт был прекращен. Начались заготовки промысловой ракушки (перловиц) в водоемах европейской части СССР, преимущественно в реках Татарской и Башкирской АССР, в которых перловицы достигали значительных размеров раковины и ее толщины, а также на Кубани. Поначалу заготовки производились местным населением, носили, как правило, бессистемный характер, так как не имели под собой научного обоснования. Интересно, что такое стихийное использование Unionidae было характерно для крестьян советской России. Так, имеются указания на употребление мягкого тела моллюсков в пищу во время голода, охватившего некоторые регионы СССР в начале 1920-х гг. [Vlastov, 1932 (Властов, 1932)].

Интерес самих ученых к промыслу и использованию пресноводных двустворчатых моллюсков был заметным еще до начала индустриализации. Например, организатор и руководитель Олонецкой научной экспедиции

1919–1924 гг. лимнолог Г.Ю. Верещагин полагал необходимым возродить жемчужный промысел в реках Карелии и в целом нашего Севера. Он разработал анкету для опроса местных жителей с целью выяснения жемчужности северных рек, а также наметил общую программу изучения этого вопроса [Vereshchagin, 1930 (Верещагин, 1930)]. Однако на тот момент реализовать эти планы не удалось. Совершенно иной размах приобрел этот вопрос только с начала 1930-х гг., когда наряду с поисками перламутрового сырья был поставлен вопрос о возрождении жемчужного промысла в нашей стране.

Если социальные и организационные аспекты хозяйственного использования биоресурсов в СССР в эпоху тоталитаризма подвергались достаточно серьезному исследованию [см., например, Breyfogle, 2018], то этого нельзя в полной мере сказать о когнитивной (научной биологической) составляющей. Моллюски в этом отношении представляют удобный пример, так как их эксплуатация как сырья требует детального знания особенностей размножения, роста, популяционной динамики, в зависимости от условий среды, то есть, экологии. В то же самое время вопросы эксплуатации популяций моллюсков неизбежно поднимают проблему охраны животных. Таким образом, данная группа организмов может служить удобной моделью для анализа взаимодействия науки и практики в период

идеологического давления на ученое сообщество, а также соотношения экологии как фундаментальной науки и природоохранной практики. Нужно дополнительно подчеркнуть, что именно на начало 1930-х гг. приходится расцвет теоретической экологии в нашей стране [Weiner, 1988].

Цель настоящей работы – проанализировать сугубо биологические и частично природоохранные аспекты эксплуатации запасов пресноводных Bivalvia (главным образом, Unionidae и также Margaritiferidae) в СССР в 1930-е гг. Результаты такого анализа имеют значение и для современных малакологических исследований, поскольку позволяют обратиться на новом теоретическом уровне к накопленным в тот период данным по состоянию популяций животных. Также учет исторического материала необходим при разработке природоохранных мероприятий в отношении редких видов крупных двустворчатых моллюсков, к которым относятся представители перечисленных семейств [Lopez-Lima et al., 2015].

Какие вопросы перед биологами в первую очередь ставит эксплуатация популяций тех или иных организмов? Нужно оценивать не только их наличный запас, но и воспроизводительную способность, то есть рост и размножение. Кроме того, встает необходимость как охраны, так и искусственного пополнения запасов эксплуатируемых животных.

РАБОТЫ ПО БИОЛОГИИ ЖЕМЧУЖНИЦЫ *MARGARITANA MARGARITIFERA* L. И ПОСТАНОВКА ПРОБЛЕМЫ ОХРАНЫ РЕДКОГО ВИДА

В 1930 г. на Бородинской биологической станции в Карелии по инициативе ее заведующего Б.В. Перфильева начинается работа по изучению биологии и запасов жемчужницы. При участии зоологов Б.В. Властова и В.В. Макарова биостанция направляет экспедицию на реки Кереть, Гриденка, Воньга, Поньгома, Кемь [Makarov, 1934 (Макаров, 1934); Vlastov, 1934 (Властов, 1934)]. Экспедиция была профинансирована Московским трестом массового производства (Мостремасс). В ходе работы устанавливаются закономерности распределения моллюска в реках и выясняется отношение его к факторам среды, прежде всего, физико-химическим. В первую очередь рассматриваются скорость течения и жесткость воды. Б.В. Властов делает вывод, что жемчужница неоднозначно реагирует на жесткость воды: в разных реках она может встречаться при разных значениях этого параметра. Реофильность же этого моллюска есть вторичное явление, развившееся на базе оксифильности этого вида. Ученый подчеркивает

необходимость учета взаимосвязи многих факторов. В частности, нужно изучать не только жесткость, но и соотношение главных ионов, ее определяющих, – кальция и магния. Интересны также наблюдения предельной продолжительности жизни моллюска в разных участках (различные пороги и плесы) обследованных рек. По наблюдениям Б.В. Властова, предельный возраст моллюсков составлял в целом от 3 до 53 лет.

Зоологи отметили, что: “... факт быстрого исчезновения жемчужницы из ряда населенных ею еще недавно участков реки не представляет сомнений. Хотя в этом исчезновении, несомненно, должно было сыграть большую роль и хищническое истребление ее искателями жемчуга, но основную причину вымирания жемчужниц в плесах надо искать, очевидно, в том изменении гидрохимических факторов, которое имеет место, с одной стороны, в связи с усилением лесосплава и засорением реки опадающей со сплавных деревьев корой и, с другой стороны, в связи с явления-

ми заболачивания...” [Vlastov, 1934, p. 24 (Властов, 1934, с. 24)]. Они задались вопросом – является ли жемчужница вымирающим видом? К сожалению, ответ на него можно было дать только неутешительный: “...вымирание жемчужницы в наших реках вопрос относительно не столь отдаленного будущего” [Vlastov, 1934, p. 25 (Властов, 1934, с. 25)].

В 1936 г. на реках Кольского полуострова и Архангельской области начинается комплексная работа по оценке их жемчугоносности [Zhadin, 1991 (Жадин, 1991)]. Работа ведется несколькими партиями исследователей, в том числе добровольными помощниками (туристические группы). Несмотря на то, что базовым учреждением являлся Всесоюзный научно-исследовательский институт рыбного хозяйства (ВНИОРХ), общее научное руководство осуществлялась В.И. Жадиным, сотрудником Зоологического института АН СССР. В.И. Жадин при планировании работы опирался на опыт местных краеведов (в частности, И. Гуттуева), которые в 1920-е гг. проявляли большой энтузиазм в отношении возрождения промысла и даже проводили самостоятельные экспериментальные исследования. Так, И. Гуттуев занимался опытами по искусственному жемчугообразованию, и В.И. Жадин считал необходимым, среди прочего, проверить результаты его работ путем отлова моллюсков, ранее помеченных краеведом.

Показательно, что В.И. Жадин с сотрудниками занимался также опытами по получе-

нию искусственного жемчуга, а также попытался провести акклиматизацию жемчужницы в реке Валдайке Новгородской области. Эти эксперименты, однако, не закончились какими-либо определенными результатами.

В целом результаты промысловых работ по жемчужнице показали, что возобновление жемчужного промысла не очень целесообразно ввиду крайне невысокой численности моллюска в природе, а также трудностей с его искусственным разведением. Кроме того, жемчугоносность моллюсков была невелика, составляла всего 1.5% (по данным экспедиции В.И. Жадина). Возможно использование в какой-то мере створок раковины для пуговичной промышленности, но с большой осторожностью: “Наши виды *Unio*, обладающие гораздо более быстрыми темпами роста, и гораздо более выносливые, чем маргаритана, представляют для такого производства гораздо более надежную сырьевую базу” [Vlastov, 1934, p. 34 (Властов, 1934, с. 34)].

К сожалению, конкретных данных по биологии моллюска исследователями было получено в итоге немного, но зато ими были даны рекомендации по охране жемчужницы, правда, носившие общий характер. Прежде всего, говорилось о необходимости ограничения ее промысла, а также об охране отдельных участков рек, где она наиболее многочисленна, от различной хозяйственной активности (в частности, предлагалось запрещение лесосплава).

ИССЛЕДОВАНИЕ БИОЛОГИИ И РОСТА ПЕРЛОВИЦ

В 1930-х гг. было организовано сразу несколько крупных экспедиций по разведке и исследованию запасов перловиц. Как правило, даже за одной экспедицией, работавшей только один сезон на какой-либо территории, следовали работы на местах в течение многих лет.

Перечислим наиболее крупные и известные. Так, в 1931 г. в Башкирской республике работала небольшая исследовательская партия под руководством Б.В. Властова, положившая начало планомерным научно-промысловым работам в этом регионе [Vlastov, 1932 (Властов, 1932)]. В этот же год в Белоруссии проводятся экспедиционные работы под руководством И.Ф. Овчинникова [Ovchinnikov, 1932a (Овчинников, 1932a)]. С 1932 г. в Азово-Черноморском бассейне начинаются промысловые работы по пресноводным двустворчатым моллюскам под руководством ихтиолога С.К. Троицкого [Troitskiy, 1934 (Троицкий, 1934)]. Наконец, с 1935 г. исследуются перловицы водоемов Татарской АССР под руководством В.И. Жадина и специалистов рыбного хозяйства из ВНИОР-

Ха с широким привлечением ученых из Казанского университета [Lukin, 1937 (Лукин, 1937)]. В этом же году экспедиция ВНИОРХ под руководством В.И. Жадина проводит сбор материала на территориях Московской, Ленинградской, Курской и Воронежской областей [Saldau, 1939 (Сальдау, 1939)]. Внимание к вопросу промысла моллюсков, как со стороны ученых, так и со стороны промышленников, было достаточно пристальным. В 1932 г. в Нижнем Новгороде была созвана Всесоюзная конференция по изучению советского перламутра [Ovchinnikov, 1932b (Овчинников, 1932b)]. Выходили работы с инструкциями по заготовке моллюсков, содержащие необходимый минимум сведений по их морфологии и биологии для непрофессионалов – местных жителей и рыбаков [Kirsanov, Sirotkin, 1931 (Кирсанов, Сироткин, 1931); Arnold, Ovchinnikov, 1934 (Арнольд, Овчинников, 1934); Mansvetov, 1936 (Мансветов, 1936)].

Полученный различными экспедициями и местными работниками материал, представлявший собой, главным образом, размерно-

возрастные ряды и данные количественного учета запасов моллюсков, а также материалы по их размножению (соотношение полов, плодовитость, сроки размножения), был настолько обширен, что потребовал обобщения уже на этом этапе.

В качестве обобщающей работы нужно назвать широко известную сводку В.И. Жади-на [1938] “Семейство Unionidae” (к унионидам здесь причислена также жемчужница), вышедшую в серии “Фауна СССР”. В книге впервые в отечественной литературе (и, пожалуй, это один из немногих примеров и в мировой литературе того времени) была дана подробная морфологическая, биологическая и экологическая характеристика каждого вида. В частности, приведены экологические спектры, составлены календари размножения, охарактеризованы особенности поведения и миграции перловиц и беззубок, рассмотрены общие закономерности линейного роста раковины.

Какие конкретно результаты, имеющие биологическое, а не прикладное значение, были получены исследователями?

Прежде всего, было установлено соотношение численности особей трех видов перловиц (*Unio pictorum* L., *U. tumidus* Retz., *U. crassus* Retz.). Выяснилось, что более чем в половине исследованных водных объектов преобладает *U. tumidus*, а *U. crassus* встречается, как правило, редко, иногда даже в единичных экземплярах [Bartosh, 1939 (Бартош, 1939)]. Отмечается “большая выносливость *U. tumidus* к загрязнению воды” [Sokolov, 1935, p. 15 (Соколов, 1935, с. 15)]. В сравнении с *U. tumidus*, *U. pictorum* более реофильна и приурочена к слабо заиленным грунтам: “Все водоемы, в которых превалирующее значение имеет *U. tumidus* в большинстве случаев характеризуются сильным заилением и слабым течением или почти полным отсутствием его. Тем же водоемам, в которых количественно преобладает *U. pictorum*, свойственны, за редким исключением, мало заиленные грунты, небольшие глубины и наличие более или менее значительной проточности” [Bartosh, 1939, p. 75–76 (Бартош, 1939, с. 75–76)]. С.К. Троицкий [1934] установил определенные тренды в соотношении количества экземпляров *U. pictorum* и *U. tumidus* вниз и вверх по течению реки, правда, не сделал вывода, от каких именно условий это зависит.

Соотношение полов моллюсков оказалось практически везде одинаковым, а именно: у обоих преобладающих видов доля самок несколько преобладает над долей самцов [Bar-

tosh, 1939 (Бартош, 1939)]. С.К. Троицкий [1934] детализировал данные по соотношению полов в разных возрастных группах моллюсков. Оказалось, что в зависимости от возраста могут преобладать либо самцы, либо самки, однако четкой зависимости проследить не удалось. С.К. Троицкий обнаружил некоторое количество гермафродитов среди перловиц – их доля составила 0.2%.

Также оказалось, что перловицы всех трех видов отличаются по цвету половых продуктов самок: у *U. pictorum* яйцеклетки ярко-желтого цвета, у *U. tumidus* – бледно-желтоватые, почти белые, а у *U. crassus* – красные [Vlastov, 1932 (Властов, 1932)].

Безусловно, наибольшее внимание исследователей привлекли закономерности роста моллюсков, так как они непосредственно обуславливают темп воспроизводства перламутрового сырья. По данным работ, перечисленных выше, были выявлены следующие особенности. На возраст от 2 до 4 лет у всех перловиц приходится наиболее интенсивный прирост в длину, после чего следует замедление роста. Исследователи предположили, что именно на этот возрастной период приходится половое созревание моллюсков. Предельного возраста животные достигают в 10–15 лет, а по некоторым данным, и в 22 года. Самым быстро растущим видом является *U. pictorum*. По данным Т.Ф. Безходарной [Bezkhodarnaya, 1937 (Безходарная, 1937)], скорость прироста моллюсков зависит также от скорости течения: чем последняя выше, тем интенсивнее растут моллюски. Темп роста моллюсков замедляется в тех участках, где они встречаются массово [Lukin, 1937 (Лукин, 1937)]. Автор связывал это с конкуренцией в пище из-за перенаселения. По его мнению, облов таких участков мог бы улучшить скорость роста. А.В. Лукин также предполагал влияние темпов роста на возраст наступления половозрелости: у медленно растущих животных половая зрелость наступает позже, чем у быстро растущих.

Несложно заметить, что исследования роста носили экстенсивный и описательный характер, характеризовались достаточно примитивной математической (в большей степени графической) обработкой размерно-возрастных рядов. Более углубленный анализ роста перловиц, а также жемчужницы был проведен М.П. Сальдау [1939]. Она основывалась на представлении об экологических спектрах В.И. Жадина и рассматривала кривые роста моллюсков с позиции олиго-, мезо- или поли- типа того или иного фактора, то есть соответствия

условий в конкретном водном объекте “жизненным потребностям” животных.

В связи с изучением темпов роста моллюсков разрабатывались также подходы к определению их возраста. Подвергся обсуждению и проверке известный метод подсчета годовичных колец на поверхности раковины. Б.В. Властов [1935] рассматривал возможность счета в затруднительных случаях (когда кольца плохо различимы) путем просвечивания раковины в проходящем свете. При этом он подвергал сомнению известные приемы механической и химической обработки раковины для так называемого “проявления” трудно различимых колец роста (изготовление шлифов, протравливание соляной кислотой). Также Б.В. Властов предложил контролировать результаты определения возраста, полученные с помощью годовичных колец, путем подсчета линий нарастания на поверхности отпечатка переднего аддуктора.

Интересны материалы по питанию перловиц, правда, очень немногочисленные. Эти данные свидетельствуют, что моллюски, как правило, не полностью переваривают полученный ими пищевой материал [Vlastov, 1932 (Властов, 1932); Sokolov, 1935 (Соколов, 1935)] и не проявляют избирательности, отфильтровывая любой находящийся в воде материал.

На основании всех полученных данных зоологи, гидробиологи, специалисты рыбного хозяйства разработали комплекс мер, направленный на охрану моллюсков. Уже тогда резкое уменьшение количества этих животных беспокоило ученых. Так, В.И. Жадин [1938] писал: “Интенсивный промысел пресноводных двустворчатых моллюсков, начавшийся в 1930 году, в целом ряде мест привел к значи-

тельному опустошению запасов моллюсков. Так, почти нацело выловлены двустворки в богатых ранее притоках Кубани, сведены к ничтожным цифрам богатые запасы башкирской Оки и т.д. Причина такого быстрого опустошения запасов моллюсков кроется, главным образом, в неорганизованном лове, а кое-где в применяющихся хищнических способах лова и в полном отсутствии мероприятий по охране и возобновлению запасов. Здесь следует отметить, что хищническое отношение к жемчужнице в Карелии уже давно способствовало значительному сокращению запасов ее и привело в результате к почти полному прекращению жемчугодобывающего промысла”.

К предлагаемым мерам охраны относится, прежде всего, 3-летний запуск мест добычи. Эта рекомендация основана на том, что, как уже было сказано, в среднем именно на возраст трёх лет приходится ускорение приростов раковины. Поэтому необходимо дать популяции возможность восстановиться. Кроме того, специалисты рекомендовали запретить лов молоди, поскольку было бы даже с практической точки зрения крайне невыгодно вылавливать молодых особей, которые на следующий же год могут дать еще больший прирост. Также ученые говорили о необходимости ограничения сроков добычи моллюсков в определённый сезон, так как лов не должен приходиться на период интенсивного размножения. Наконец, рекомендовалось оградить участки водоемов, особо богатые моллюсками, от какой бы то ни было хозяйственной деятельности. Предлагалось также проводить акклиматизацию северо-американских двустворок в наши водоемы, однако проведенные опыты по акклиматизации некоторых форм перловиц не дали определенных результатов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В последующие десятилетия перламутровый промысел стал неактуальным. Предположительно на это повлияли многие факторы. Это и начавшаяся в 1941 г. Великая Отечественная война, затормозившая многие начинания. Кроме того, очевидно, что перламутровое сырье было все же не очень рентабельным материалом, так как требовалось в больших количествах, воспроизводительная же способность моллюсков в силу медленной скорости роста низкая. К тому же популяции этих животных не везде характеризуются высокой плотностью. Стоит также добавить, что перловицы и тогда и теперь встречались не во всех водоемах. Исследования по биологии и росту пресноводных моллюсков возобновились только в 1960-е гг. [Petrov, Savateeva, 1968]

(Петров, Саватеева, 1968)]. Накопленные в период утилитаризма в науке данные были на какое-то время забыты. Однако несколько позже они послужили основой для обобщения в рамках функциональной экологии моллюсков [Alimov, 1981 (Алимов, 1981)]. Примечательно, что в 1930-е гг. был собран столь обширный материал по размерно-возрастным рядам у перловиц и жемчужницы, что он мог быть обработан на единой методологической основе с применением модели роста Л. фон Берталанфи и использоваться для общекологических выводов.

Таким образом, социальный (идеологический) заказ стимулировал полноценные (в рамках соответствующего периода времени) работы по экологии моллюсков. Это было со-

звучно исследовательским установкам многих ученых того периода. Оценивание запасов и перспектив их естественного и искусственного

воспроизводства неизбежно приводило исследователей к вопросам охраны самих ресурсов (моллюсков, в нашем случае).

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект №18-011-00733).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алимов А.Ф. Функциональная экология пресноводных двустворчатых моллюсков. Л.: Наука, 1981. 248 с.
- Арнольд И.Н., Овчинников И.Ф. Использование пресноводных моллюсков. М.-Л.: КОИЗ, 1934. 40 с.
- Бартош А.А. Биология и запасы перловицы реки Кубни // Труды общества естествоиспытателей при Казанском университете. 1939. Отдельный оттиск.
- Безходарная Т.Ф. К биологии перловицы реки Кичуя // Труды общества естествоиспытателей при Казанском университете. 1937. Т. LV. Вып. 1–2. С. 93–114.
- Верещагин Г.Ю. О добыче перламутра и жемчуга в Карелии и Мурманском крае // Озера Карелии / Ред. Перфильев Б.В. Л.: Бородинская биостанция, 1930. С. 145–155.
- Властов Б.В. Unionidae (перловицы) р. Оки (Башкыреспублика) (опыт научно-промыслового исследования) // Бюллетень МОИП. 1932. Т. 16. С. 195–234.
- Властов Б.В. Биология жемчужницы (*Margaritana margaritifera* L.) и проблема использования ее раковин как перламутрового сырья // Труды Бородинской биологической станции в Карелии. 1934. Т. 7. Вып. 2. С. 5–35.
- Властов Б.В. Методы определения возраста Unionidae по раковинам и их значение в научно-промысловых исследованиях // Записки Болшевской биологической станции. 1935. Вып. 7–8. С. 133–149.
- Жадин В.И. Семейство Unionidae. М.-Л.: Издательство АН СССР, 1938. 172 с.
- Жадин В.И. Мой путь в гидробиологию // Отечественные гидробиологи / Отв. ред. Кутикова Л.А. СПб: ЗИН АН СССР, 1991. С. 5–68.
- Кирсанов К.И., Сироткин Д.В. Заготавливайте и используйте речную ракушку. М.: КОИЗ, 1931. 29 с.
- Лукин А.В. Отчет о работе по изучению запасов промысловых ракушек в водоемах ТАССР // Труды общества естествоиспытателей при Казанском университете. 1937. Т. LV. Вып. 1–2. С. 3–14.
- Макаров В.В. Опыт акклиматизации жемчужницы (*Margaritana margaritifera* L.) // Труды Бородинской биологической станции в Карелии. 1934. Т. 7. Вып. 2. С. 37–45.
- Мансветов Д.И. Перламутровое сырье Башкирии. Уфа: Башкирское государственное издательство, 1936. 32 с.
- Овчинников И.Ф. *Unio crassus* Retz. m. *ater* Nilss. и его промысловое значение (Mollusca, Unionidae) // Труды Зоологического института Академии наук. 1932а. Т. 1. Вып. 1. С. 1–24.
- Овчинников И.Ф. Материалы к изучению советского перламутра и его продуцентов // Труды Севанской озерной станции. Т. IV. Вып. 1–2. 1932б. С. 10–79.
- Петров В.В., Саватеева Е.Б. Темп роста перловиц бассейна реки Оки в связи с вопросом об их промысловых размерах // Известия ГосНИОРХ. 1968. Т. 67. С. 304–318.
- Сальдау М.П. Темп роста промысловых моллюсков некоторых районов Европейской части СССР // Известия ВНИОРХ. 1939. Т. 22. С. 244–265.
- Соколов М.Я. К биологии моллюсков рода *Unio* (Экология, размножение и питание) // Научно-методический сборник Башкирского педагогического института. Уфа: Башкирское государственное издательство, 1935. С. 14–18.
- Троицкий С.К. Пресноводные ракушки Азово-Черноморского края. Ростов-на-Дону: Азово-Черноморское краевое книгоиздательство, 1934. 45 с.
- Breyfogle N.B. Toward an Environmental History of Tsarist Russia and the Soviet Union // Eurasian Environments: Nature and Ecology in Imperial Russian and Soviet History. Pittsburgh: University of Pittsburgh Press, 2018. P. 3–20.
- Coker R.E. Fresh-water mussels and mussel industries of the United States // Bulletin of the Bureau of Fisheries. 1919. Vol. 36. P. 13–89.
- Lopes-Lima M., Sousa R., Geist J., Aldridge D.C., Araujo R., et al. Conservation status of freshwater mussels in Europe: state of the art and future challenges // Biological Reviews. 2015. Vol. 92. P. 572–607.
- Roll-Hansen N. Wishful Science: The Persistence of T.D. Lysenko's Agrobiology in the Politics of Science // Osiris. 2008. Vol. 23. P. 166–188.
- Schwarz A., Jax K. Early Ecology in the German-Speaking World Through WWII // Ecology Revisited: Reflecting on Concepts, Advancing Science / eds. Schwarz A., Jax K. Dordrecht – Heidelberg – London – New-York: Springer, 2011. P. 231–275.
- Weiner D.R. Models of Nature. Ecology, Conservation and Cultural Revolution in Soviet Russia. Bloomington: Indiana University Press, 1988. 312 p.

REFERENCES

- Alimov A.F. 1981. Funktsionalnaya ekologiya presnovodnykh dvustvorchatykh molluskov [Functional ecology of freshwater mussels]. Leningrad: Nauka. 248 s. [In Russian]
- Arnold I.N., Ovchinnikov I.F. 1934. Ispolzovanie presnovodnykh molluskov [Utilization of freshwater mollusks]. Moscow-Leningrad: KOIZ. 40 s. [In Russian]

- Bartosh A.A. 1939. Biologiya i zapasy perlovitsy reki Kubni [Biology and resources of *Unio*-like mussel from River Kubnya] // Trudy obshchestva estestvoispytateley pri Kasanskom universitete. Offprint. [In Russian]
- Bezkhodarnaya T.F. 1937. K biologii perlovitsy reki Kichuya [To biology of *Unio*-like mussel of River Kichuy] // Trudy obshchestva estestvoispytateley pri Kasanskom universitete. T. LV. № 1–2. S. 93–114. [In Russian]
- Breyfogle N.B. 2018. Toward an Environmental History of Tsarist Russia and the Soviet Union // Eurasian Environments: Nature and Ecology in Imperial Russian and Soviet History. Pittsburgh: University of Pittsburgh Press. P. 3–20.
- Coker R.E. 1919. Fresh-water mussels and mussel industries of the United States // Bulletin of the Bureau of Fisheries. Vol. 36. P. 13–89.
- Kirsanov K.I., Sirotkin D.V. 1931. Zagotovlyayte i ispolzuyte rechnuyu rakushku [Harvest and use of river shells]. Moscow: KOIZ. 29 s. [In Russian]
- Lopes-Lima M., Sousa R., Geist J., Aldridge D.C., Araujo R., et al. 2015. Conservation status of freshwater mussels in Europe: state of the art and future challenges // Biological Reviews. Vol. 92. P. 572–607.
- Lukin A.V. 1937. Otchet o rabote po izucheniyu zasposov promyslovykh rakushek v vodoemakh TASSR [Report on work to study of resources of commercial mussels in water bodies of TASSR] // Trudy obshchestva estestvoispytateley pri Kasanskom universitete. T. LV. № 1–2. S. 3–14. [In Russian]
- Makarov V.V. 1934. Opyt akklimatizatsii zhemchuzhnitsy (*Margaritana margaritifera* L.) [From practice of pearl mussel acclimatization (*Margaritana margaritifera* L.)] // Trudy Borodinskoy biologicheskoy stantsii v Karelii. T. 7. № 2. S. 37–45. [In Russian]
- Mansvetov D.I. 1936. Perlamutrovoye syrie Bashkirii [Pearl resources in Bashkiria]. Ufa: Bashkirskoe gosudarstvennoe izdatelstvo. 32 s. [In Russian]
- Ovchinnikov I.F. 1932a. *Unio crassus* Retz. m. *ater* Nilss. i ego promyslovoye znachenie (Mollusca, Unionidae) [*Unio crassus* Retz. m. *ater* Nilss. and its commercial significance (Mollusca, Unionidae)] // Trudy Zoologicheskogo instituta Akademii nauk. T. 1. № 1. S. 1–24. [In Russian]
- Ovchinnikov I.F. 1932b. Materialy k izucheniyu sovetskogo perlamutra i ego produtsentov [Data to the study of soviet pearl and its sources] // Trudy Sevanskoy ozeroy stantsii. T. IV. № 1–2. S. 10–79. [In Russian]
- Petrov V.V., Savateeva E.B. 1968. Temp rosta perlovitsy basseyna reki Oki v svyazi s voprosom ob ikh promyslovykh razmerakh [The growth rate of Unionidae in Oka River in relation to their legal size] // Izvestiya GosNIORKH. T. 67. S. 304–318. [In Russian]
- Roll-Hansen N. 2008. Wishful Science: The Persistence of T.D. Lysenko's Agrobiolgy in the Politics of Science // Osiris. Vol. 23. P. 166–188.
- Saldau M.P. 1939. Temp rosta promyslovykh molluskov nekotorykh rayonov Evropeyskoy chasti SSSR [Growth rate of commercial mussels from some regions of European USSR] // Izvestiya VNIORKH. T. 22. S. 244–265. [In Russian]
- Schwarz A., Jax K. 2011. Early Ecology in the German-Speaking World Through WWII // Ecology Revisited: Reflecting on Concepts, Advancing Science / eds. Schwarz A., Jax K. Dordrecht – Heidelberg – London – New-York: Springer. P. 231–275.
- Sokolov M.Ya. 1935. K biologii mollyuskov roda *Unio* (ekologiya, razmnozhenie i pitanie) [To biology of mussels belonging to genus *Unio* (their ecology, reproduction and feeding)] // Nauchno-metodicheskii sbornik Bashkirskogo pedagogicheskogo instituta. Ufa: Bashkirskoe gosudarstvennoe izdatelstvo. S. 14–18. [In Russian]
- Troitskiy S.K. 1934. Presnovodnye rakushki Azovo-Chernomorskogo kraia [Freshwater mussels of Azov and Black Sea region]. Rostov-na-Donu: Azovo-Chernomorskoe kraevoe knigoizdatelstvo. 45 s. [In Russian]
- Vereshchagin G.Yu. 1930. O dobyche perlamutra i zhemchuga v Karelii i Murmanskoy krae [On pearl mining in Karelia and Murman region] // Ozero Karelii [Karelia lakes] / Red. Perfilov B.V. Leningrad: Borodinskaya biostantsiya. S. 145–155. [In Russian]
- Vlastov B.V. 1932. Unionidae (perlovitsy) r. Oki (Bashrespublika) (opyt nauchno-promyslovogo issledovaniya) [Unionidae from Oka River (scientific and commercial study)] // Byulleten MOIP. T. 16. S. 195–234. [In Russian]
- Vlastov B.V. 1934. Biologiya zhemchuzhnitsy (*Margaritana margaritifera* L.) i problema ispolzovaniya ee rakovin kak perlamutrovogo syria [Biology of the pearl mussel (*Margaritana margaritifera* L.) and problem of utilization of its shells as pearl source] // Trudy Borodinskoy biologicheskoy stantsii v Karelii. T. 7. № 2. S. 5–35. [In Russian]
- Vlastov B.V. 1935. Metody opredeleniya vozrasta Unionidae po rakovinam i ikh znachenie v nauchno-promyslovykh issledovaniyakh [Methods of age determination in Unionidae with the using of shell and its significance for commercial studies] // Zapiski Bolshevskoy biologicheskoy stantsii. № 7–8. S. 133–149. [In Russian]
- Weiner D.R. 1988. Models of Nature. Ecology, Conservation and Cultural Revolution in Soviet Russia. Bloomington: Indiana University Press. 312 p.
- Zhadin V.I. 1938. Semeystvo Unionidae [Family Unionidae]. Moscow-Leningrad: Izdatelstvo AN SSSR. 172 s. [In Russian]
- Zhadin V.I. 1991. Moy put v gidrobiologiyu [My path to hydrobiology] // Otechestvennye gidrobiologi [The hydrobiologists of our country] / Otv. red. Kutikova L.A. SPb: ZIN AN SSSR. S. 5–68. [In Russian]

ANALYSIS OF BIOLOGICAL ASPECTS OF COMMERCIAL UTILIZATION OF FRESHWATER MUSSELS IN THE USSR IN THE 1930s

A. L. Rizhinashvili

*St. Petersburg Branch of S.I. Vavilov Institute
for the History of Science and Technology of the RAS*

Russia, 199034 St. Petersburg, Universitetskaya embankment, 5, e-mail: railway-ecology@yandex.ru

The materials of researches of large freshwater Bivalvia conducted in the USSR in the 1930s during the ideologization of science and economy were analyzed. The main biological aspects of these works were considered. It is revealed that malacologists and fishery industry scientists paid the greatest attention to the study of reproduction and growth of mollusks. The data obtained by them on the ratio of the number of specimens of different species, the sex ratio, the longevity, the dependence of the growth rate on environmental conditions, are of interest for recent malacological studies. The recommendations on animal conservation developed at that time deserve attention. On the example of these materials, it is shown that the implementation of the social order for the accounting of biological resources stimulated the extensive accumulation of a large factual ecological material. However, its processing and comprehension took place in a later period of development of the science.

Keywords: Bivalvia, fresh water, harvesting, growth, longevity, ideology, fishery science, ecology, natural resources

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ТЕРМОРЕЗИСТЕНТНОСТИ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ *UNIO PICTORUM* ПО КАРДИОАКТИВНОСТИ

В. Б. Вербицкий¹, А. Н. Шаров², С. В. Холодкевич²

¹ Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
152742, пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, e-mail: verb@ibiw.ru

² Санкт-Петербургский научно-исследовательский центр экологической безопасности РАН,
197110, г. Санкт-Петербург, улица Корпусная, 18, e-mail: sharov_an@mail.ru

До настоящего времени отсутствовали данные по терморезистентности у пресноводных двустворчатых моллюсков *Unio pictorum* из-за методической сложности определения момента наступления теплового шока, так как при наступлении любых неблагоприятных условий моллюски замыкают раковину и могут находиться в таком положении от нескольких часов до нескольких суток. При этом физиологическое состояние моллюска по внешним признакам определить нельзя и часто раковина раскрывается уже после гибели организма. Нами предложено использовать метод оценки кардиоактивности для определения уровня терморезистентности у *U. pictorum* по критерию критического температурного максимума. Выявлена поведенческая реакция (замыкание раковины), коррелирующая с физиологической реакцией (резкое падение частоты сердечных сокращений – ЧСС) в момент наступления теплового шока, определяемого методом критического температурного максимума (КТМ_{ЧСС}). Предшествующую замыканию раковины поведенческую реакцию втягивания ноги можно рекомендовать использовать как реакцию, сигнализирующую о приближении момента теплового шока. Оценка терморезистентности моллюсков *U. pictorum* после трехнедельного пребывания в модельных мезокосмах в присутствии цианотоксинов и элодеи позволила выявить их биологически значимые эффекты на жизнедеятельность моллюсков (снижение уровня КТМ_{ЧСС}), что позволяет также рекомендовать показатель снижения терморезистентности, оцениваемый по КТМ_{ЧСС}, как один из надежных биомаркеров для оценки токсичности водной среды.

Ключевые слова: критический температурный максимум, терморезистентность, частота сердечных сокращений, цианобактерии, цианотоксины, элодея, *Unio pictorum*.

DOI: 10.24411/0320-3557-2020-10005

ВВЕДЕНИЕ

Терморезистентность считается важным физиологическим и экологическим показателем, который позволяет по физиологическим температурным реакциям отдельных организмов судить о величине температурной пластичности популяции. Одним из наиболее широко используемых индексов для определения терморезистентности организма является критический температурный максимум (или КТМ).

В последние годы, в связи с климатическими флуктуациями, растет число публикаций, посвященных термотолерантности различных эктотермных организмов, в том числе морских двустворчатых моллюсков [Compton et al., 2007; Xing et al., 2019]. Пресноводные моллюски в этом отношении остаются менее изученными. Одна из причин этого заключается в методической сложности определения момента наступления теплового шока, так как при наступлении любых неблагоприятных ус-

ловий моллюски замыкают раковину и могут находиться в таком положении от нескольких часов до нескольких суток. При этом физиологическое состояние моллюска по внешним признакам определить нельзя и часто раковина раскрывается уже после гибели организма.

В данной работе мы использовали в качестве критерия терморезистентности двустворчатых моллюсков критический температурный максимум (КТМ), определяемый по изменению частоты сердечных сокращений (КТМ_{ЧСС}) моллюска, измеряемой с помощью оригинального волоконно-оптического метода [Kholodkevich et al., 2017].

Цель работы – апробация метода определения терморезистентности по показателям кардиоактивности на пресноводных двустворчатых моллюсках *Unio pictorum* и проверка его чувствительности в хроническом эксперименте по изучению влияния на моллюсков цианотоксинов и элодеи.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Определение терморезистентности двустворчатых моллюсков. Терморезистентность по значениям КТМ_{ЧСС} оценивали у пресноводных моллюсков перловиц (*Unio pictorum*), отловленных в Рыбинском водохранилище в июле 2018 г.

Моллюсков одного размера, в количестве 16 экз., помещали в прозрачную проточную кювету, подключенную к термостату. Начальная температура воды в кювете и термостате совпадала с температурой воды, из которой моллюски были отловлены. Термостат вклю-

чали в режим повышения температуры с постоянной скоростью 0.15°C в 1 мин.

У каждого моллюска на створки в область сердца наклеивали цианакрилатным клеем миниатюрные датчики с двумя гибкими оптическими волокнами, соединенными с системой регистрации и обработки сигналов сердца [Kholodkevich et al., 2017] (рис. 1).

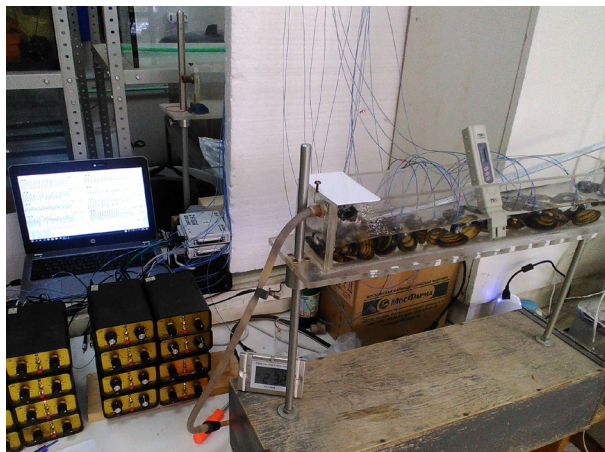


Рис. 1. Экспериментальная установка с моллюсками в кювете с прикрепленными к ним оптоволоконными для регистрации ЧСС.

Fig. 1. Experimental setup with mollusks in a cuvette with optical fibers attached to them for recording heart rate.

Терморезистентность оценивали как критическую температуру наступления теплового шока по критерию критического температурного максимума (КТМ). Так как методика определения КТМ у пресноводных двухстворчатых моллюсков ранее отсутствовала, было проведено предварительное исследование по

определению критериев достижения КТМ. Максимальное значение температуры воды, после которого начинается снижение ЧСС, визуально сопровождающееся закрытием раковины, было принято в качестве маркера терморезистентности моллюсков, или критического температурного максимума (КТМ) [Verbitsky et al., 2019].

Измерения были проведены в 4-х повторностях. По результатам каждого опыта находили среднюю величину КТМ и ошибку средней ($\pm SE$). В общей сложности были протестированы 64 экз. *U. pictorum*.

Животных, после их возвращения к температуре акклимации, больше в опытах не использовали. После всех тестирований и измерения размеров, моллюски были возвращены в естественные места обитания.

Терморезистентность моллюсков *U. pictorum* в присутствии цианотоксинов и элодеи. Для проверки эффективности чувствительности биомаркера КТМ_{ЧСС} нами была проведена оценка влияния цианотоксинов и элодеи на моллюсков *U. pictorum* в хроническом эксперименте, проведенном в июле 2018 г. в мезокосмах на экспериментальной прудовой базе “Сунога” ИБВВ РАН.

Использовали четыре варианта (по три повтора в каждом): I – контроль (без цианобактерий и *Elodea*), II – контроль + плотные заросли элодеи (плотность 6.6 см³), III – контроль + заросли элодеи + цианобактерии и IV – контроль + цианобактерии (табл. 1).

Таблица 1. Варианты эксперимента

Table 1. Various treatments

Варианты Variant	I	II	III	IV
Мезокосмы Mesocosms	1, 2, 3	4, 5, 6	7, 8, 9	10, 11, 12
Условия Conditions	Контроль	Элодея	Элодея + цианобактерии	Цианобактерии

Равные количества фито- и зоопланктона (главным образом крупных Cladocera *Daphnia longispina*) были добавлены во все мезокосмы. Формирующие цветение виды цианобактерий из Рыбинского водохранилища (в основном *Aphanizomenon flos-aquae*, *Microcystis aeruginosa* и *Gloeotrichia* sp.) были добавлены в III и IV варианты в количестве 3.5 ± 0.5 мг/л, что соответствует значениям, наблюдаемым в период летнего цветения в этом водоеме. Во время воздействия около 90% биомассы фито-планктона было представлено зелеными водорослями *Volvox aureus*, *Closterium moniliferum*

и *Oocystis solitaria* в I и II вариантах, в то время как в III и IV вариантах 63–88% приходилось на цианобактерии *A. flos-aquae*. В вариантах с цианобактериями выявлено наличие токсичных микроцистинов LR (24–53% от суммы токсинов, или 6.6–66.5 мкг/л). [Verbitsky et al., 2019]. Двустворчатые моллюски *Unio pictorum* (длиной 45–55 мм) были собраны в Рыбинском водохранилище и помещены в каждый мезокосм в количестве 13 особей. Такие плотности сопоставимы с их значениями в естественной среде обитания.

Мезокосмы подвергались воздействию в течение 20 дней, с 19/07/2018 по 07/08/2018 г., после чего подопытных животных собирали для оценки биомаркеров терморезистентности и частоты сердечных сокращений. Измерение КТМ_{ЧСС} проводили согласно описанной выше методике.

Исследуемые переменные выражали в виде среднего арифметического и их стандартного отклонения (SD). Различия между вариантами оценивались в пакете ANOVA с

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Маркер терморезистентности двусторчатых моллюсков. Известно, что в определенных пределах частота сердечных сокращений (ЧСС) моллюсков имеет прямую зависимость от температуры воды [Sharov, Kholodkevich, 2015]. Однако нами было отмечено, что при повышении температуры воды с постоянной скоростью 0.15°C/мин увеличение ЧСС происходило до определенной максимальной точки, после чего регистрировалось быстрое и резкое снижение частоты сердечных сокращений (рис. 2). Этот момент сопровождался закрытием раковины моллюска, а предшествовало ему втягивание ноги. При продолжении нагрева воды, ЧСС опять начинало незначительно расти до момента следующего резкого падения этого показателя.

Моллюски, пересаженные из кюветы в воду с исходной температурой после первого снижения ЧСС, примерно через час восстанавливали исходный уровень ЧСС и в дальнейшем продолжали нормальную жизнедеятельность. У моллюсков, пересаженных после второго падения ЧСС, регистрировали летальный эффект, который сопровождался раскрытием створок, вытягиванием ноги и потерей сигнала сердцебиения.

Таким образом, в качестве критической температуры наступления теплового шока у *Unio pictorum*, т.е. в качестве маркера их терморезистентности, мы предлагаем считать температуру, при которой наблюдается первое резкое снижение ЧСС, визуально сопровождающееся закрытием его раковины. Аналогичный критерий предложен и для морских гребешков *Chlamys farreri* [Xing et al., 2019]. В качестве предшествующей реакции, сигнализирующей о приближении момента теплового шока, выступает реакция втягивания ноги.

Оценка терморезистентности моллюсков *U. pictorum* при воздействии цианотоксинов и элодеи. Было показано, что среднее значение КТМ_{ЧСС} у моллюсков *U. pictorum* в контроле (I) составляло 35°C, что на 1.9°C выше, чем во II и IV вариантах (рис. 3).

использованием множественных тестов для средних значений (MRT), теста ранговой корреляции Спирмена, теста Крускала-Уоллиса для медиан (K-W-тест) и теста на дисперсию для стандартных отклонений (F-тест). Статистически значимые различия между двумя распределениями переменных были приняты при $p < 0.05$ (уровень значимости 95.0%). Все расчеты были выполнены с использованием статистического пакета R [R Development Core Team, 2018].

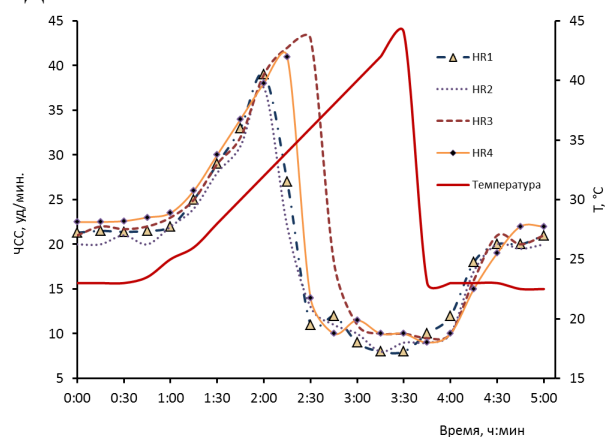


Рис. 2. Динамика частоты сердечных сокращений (ЧСС) у четырех особей *Unio pictorum* при плавном повышении и последующем снижении температуры воды. HR1-HR4 – величина ЧСС у 4-х особей *U. pictorum*.

Fig. 2. Dynamics of heart rate (HR) in four *Unio pictorum* individuals with a gradual increase and subsequent decrease in water temperature. HR1-HR4 – heart rate in 4 individuals of *U. pictorum*.

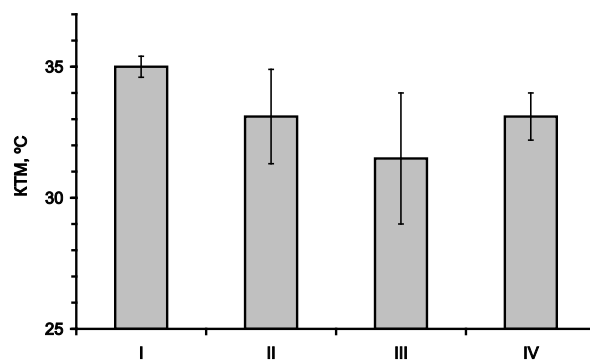


Рис. 3. Средние значения и стандартная ошибка критического температурного максимума (КТМ) моллюсков *Unio pictorum* в различных вариантах эксперимента. I – контроль, II – элодея, III – элодея + цианобактерии, IV – цианобактерии.

Fig. 3. Mean values and their standard errors (vertical bars) of the critical thermal maximum (CTM) in the mollusk *Unio pictorum* in various treatments. I – control, II – elodea, III – elodea + cyanobacteria, IV – cyanobacteria.

Средние значения КТМ_{ЧСС} моллюсков во II, III и IV вариантах колебались от 31 до 33°C. Наибольший эффект обнаружен при совместном влиянии двух факторов (элодеи и цианобактерий) в варианте III – КТМ_{ЧСС} в среднем достигал 31.5±2.5°C.

Согласно трем различным статистическим критериям, существенные различия в уровнях КТМ_{ЧСС} отсутствовали между вари-

антами II и III, II и IV, III и IV. В то же время контрольный вариант (I) значительно отличался от варианта с элодеей (II) по F-тесту и от варианта с цианотоксинами (IV) по тесту Крускал-Уоллиса для медиан. Максимальные различия (в трех разных тестах) были отмечены между контролем и вариантом с комбинированным действием элодеи и цианотоксинов (I и III) (табл. 2).

Таблица 2. Статистические показатели, оценивающие разницу между вариантами

Table 2. Statistical indicators that evaluate the difference between various treatments

Варианты Variants	MRT-тест	F- тест	K-W тест
I и II	1.9	0.04 (0.01)*	8.0 (0.88)
I и III	3.5*	0.02 (0.003)*	1.0 (0.007)*
I и IV	1.9	0.20 (0.15)	0 (0.01)*
II и III	1.59	0.52 (0.61)	6.0 (0.66)
II и IV	0.03	5.16 (0.15)	12.5 (0.92)
III и IV	-1.57	9.90 (0.05)	13.0 (0.54)

Примечание. Р-значение приведено в скобках. * – обозначает статистически значимую разницу при $p < 0.05$.

Note. The p-value – in parentheses given. * – indicates a statistically significant difference at $p < 0.05$.

ОБСУЖДЕНИЕ

Маркер терморезистентности двустворчатых моллюсков. КТМ определяется у разных видов при различных температурах. Физиологические реакции на повышение температуры воды сходны для разных таксонов [Hutchison, 1961; Becker, Genoway, 1979; Вербицкий, Березина, 2009 (Verbitsky, Berezina, 2009); Galbraith et al., 2012]. По этой причине величина КТМ считается отличным показателем не только для оценки тепловых требований водных организмов, но и их общего физиологического состояния и стрессоустойчивости [Paladino et al., 1980; Lutterschmidt, Hutchison, 1997; Angilletta, 2009; Somero, 2010; Rezende et al., 2011; Huey et al., 2012].

Метод КТМ широко используется для определения терморезистентности у эктотермов: у ракообразных – от низших до креветок и крабов, у насекомых – двукрылых, жуков, муравьев и др., у рыб, земноводных и рептилий [Pörtner, Knust, 2007; Allen et al., 2012; Verble-Pearson et al., 2015; Vinagne et al., 2015; Salachan, Sorensen, 2017; Rusch et al., 2019].

Однако, у двустворчатых моллюсков КТМ определяли в основном у морских видов, используемых в марикультуре [Xing et al., 2019]. Проведенное нами исследование на пресноводном виде *Unio pictorum* позволило подтвердить поведенческую реакцию (захлопывание раковины), коррелирующую с физиологической реакцией (резкое падение частоты сердечных сокращений), используемую при тестировании морских видов. Так как

КТМ – это показатель не летальный, а определяющий значение температуры теплового шока, наблюдаемые при нагреве реакции должны быть обратимы. Все протестированные нами особи восстановили исходный уровень ЧСС в течение 1.0–1.5 ч. На основании этого температуру, при которой наблюдается захлопывание раковины, мы использовали в качестве поведенческого биомаркера терморезистентности для *Unio pictorum*.

Терморезистентность моллюсков *U. pictorum* при воздействии цианотоксинов и элодеи. Массовое развитие цианобактерий в природных водоемах представляет глобальную проблему, которая обостряется в условиях изменчивого климата и эвтрофикации водоемов. Цианобактерии способны синтезировать внутриклеточные цианотоксины, защищающие их от поедания водными животными, но эти токсины могут быть опасны для здоровья человека.

Цианотоксины продуцируются разными видами цианобактерий. После выделения из клетки они присутствуют в воде и биомассе планктона несколько недель [Gagala, Mankiewicz-Boczek, 2012].

Токсичные эффекты цианотоксинов (в том числе, микроцистинов) на физиологические показатели беспозвоночных и водные растения широко обсуждаются в литературе [Wood, 2016,]. Они выражаются в снижении выживаемости и репродуктивного потенциала водных организмов, увеличении амплитуды

колебаний популяционных показателей. Однако, из-за высокой вариации физиологической и биохимической чувствительности между видами, трудно дать общий вывод об их влиянии на какой-то определенный параметр.

Согласно данным Кравцовой с соавторами (2010), элодея практически не изучена как фактор влияния на беспозвоночных.

В мезокосмах с элодеей (варианты II и III) концентрация кислорода в воде была значительно ниже (в среднем 5.1 и 5.2 мг/л), чем в контроле (7.3 мг/л) и в варианте IV (7.6 мг/л). Значимые различия ($p < 0.01$) были также в величине pH, электропроводности и нитратов в воде [Verbitsky et al., 2019]. Такие изменения в окружающей среде часто встречаются в плотных зарослях элодеи [Kurbatova et al., 2017]. Мы полагаем, что снижение концентрации кислорода в зарослях элодеи усилило отрицательное влияние цианотоксинов на моллюсков, проявившееся в снижении их термостойкости, что подтвердил коэффициент ранговой корреляции Спирмена (к.к. = 0.59, $P = 0.05$). Аналогичный отрицательный эффект был отмечен и на сердечно-сосудистой активности моллюсков (к.к. = -0.76, $P = 0.012$). С понижением концентрации кислорода в воде время восстановления сердечного ритма после нагрузки увеличивается. Тест Крускал-Уоллеса также показал наличие достоверной связи между содержанием кислорода в воде и анализируемыми показателями состояния моллюсков.

Данная работа выполнена в рамках госбюджетных тем Министерства Высшего образования и науки РФ: АААА-А18-118012690101-2 и АААА-А18-118012690096-1.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят С.А. Курбатову, И.Ю. Ершова, Н.А. Березину, О.А. Малышеву и Р.А. Федорова за помощь в организации и проведении полевого эксперимента.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вербицкий В.Б., Березина Н.А. Тепловая и соленостная устойчивость эврибионтного бокоплава *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing) при разных условиях акклимации // Журнал общей биологии. 2009. Том 70, № 3. С. 269–276.
- Шаров А.Н., Холодkevич С.В. О некоторых особенностях использования пресноводных двустворчатых моллюсков при проведении экотоксикологических исследований на основе мониторинга их кардиоритма волоконно-оптическим методом // Принципы экологии. 2015. Т. 4. № 2. С. 23–30.
- Allen J.L., Clusella-Trullas S., Chown S.L. The effects of acclimation and rates of temperature change on critical thermal limits in *Tenebrio monitor* (Tenebrionidae) and *Cyrtobagous salviniae* (Curculionidae) // Journal of Insect Physiology. 2012. Vol. 58. 669–678.
- Angilletta M.J. Thermal Adaptation. A Theoretical and Empirical Synthesis. Oxford University Press, Oxford. 2009. 289 p.
- Becker C.D., Genoway R.G. Evaluation of the critical thermal maximum for determining thermal tolerance of freshwater fish // Environ. Biol. Fishes. 1979. Vol. 4. P. 245–256.
- Compton T.J., Rijkenberg M.J.A., Drent J., Piersma T. 2007. Thermal tolerance ranges and climate variability: A comparison between bivalves from differing climates. J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. Vol. 352 200–211.
- Gagala I., Mankiewicz-Boczek J. The Natural Degradation of Microcystins (Cyanobacterial Hepatotoxins) in Fresh Water-the Future of Modern Treatment Systems and Water Quality Improvement // Polish Journal of Environmental Studies. 2012. Vol. 21. P. 1125–1139.

Таким образом, на пресноводном моллюске *Unio pictorum* апробирован метод определения уровня терморезистентности по критерию критического температурного максимума (КТМ_{чсс}), используемый у морских двустворчатых моллюсков. Поведенческая реакция (закрывание раковины), коррелирующая с физиологической реакцией (резкое падение частоты сердечных сокращений) в момент наступления теплового шока, может быть использована в качестве критерия для определения критического температурного максимума у пресноводных *Bivalvia*. Предшествующую закрыванию раковины поведенческую реакцию вытягивания ноги можно рекомендовать использовать как реакцию, сигнализирующую о приближении момента теплового шока.

Оценка терморезистентности моллюсков *U. pictorum* в присутствии цианотоксинов и элодеи позволила выявить их биологически значимые эффекты на жизнедеятельность моллюсков, что позволяет также рекомендовать показатель снижения терморезистентности, оцениваемый по КТМ_{чсс}, как один из надежных биомаркеров для оценки токсичности водной среды.

В дальнейшем планируется продолжить исследования на других видах пресноводных двустворчатых моллюсков и различных факторах воздействия.

- Galbraith H.S., Blakeslee C.J., Lellis W.A. Recent thermal history influences thermal tolerance in freshwater mussel species (Bivalvia: Unionoida) // *Freshwat. Sci.* 2012. Vol. 31. P. 83–92.
- Huey R.B., Kearney M.R., Krockenberger A., Holtum J.A.M., Jess M. and Williams S.E. Predicting organismal vulnerability to climate warming: roles of behaviour, physiology and adaptation // *Phil. Trans. R. Soc. B.* 2012. Vol. 367. P. 1665–1679. doi: 10.1098/rstb.2012.0005
- Hutchison V.M. Critical thermal maxima in salamanders // *Physiol. Zool.* 1961. Vol. 34. P. 92–125.
- Kravtsova L.S., Izhboldina L.A., Mekhanikova I.V., Pomazkina G.V., Belykh O.I. Naturalization of *Elodea canadensis* Mich. in Baikal Lake // *Russ. J. Biol. Invasions.* 2010. Vol. 2. P. 2–17.
- Kurbatova S.A., Yershov I.Yu., Borisovskaya E.V. Effect of hydrophyte thickets density on zooplankton // *Inland Wat. Biol.* 2017. Vol. 10. P. 83–91.
- Kholodkevich S., Kuznetsova T., Sharov A., Kurakin A., Lips U., Kolesova N., Lehtonen K. Applicability of a bioelectronic cardiac monitoring system for the detection of biological effects of pollution in bioindicator species in the Gulf of Finland // *J. Mar. Syst.* 2017. Vol. 171. P. 151–158.
- Lutterschmidt W.L., Hutchison V.M. The critical thermal maximum: data to support the onset of spasms the definitive end point // *Can. J. Zool.* 1997. Vol. 75. P. 1553–1560.
- Paladino F.V., Spotila J.R., Schubauer J.P., Kowalski K.T. The critical thermal maximum: a technique used to elucidate physiological stress and adaptation in fishes // *Rev. Can. Biol.* 1980. Vol. 39. P. 115–122.
- Pörtner H.O., Knust R. Climate Change Affects Marine Fishes Through the Oxygen Limitation of Thermal Tolerance // *Science.* 2007. Vol. 315. P. 95–07. DOI: 10.1126/science. 1135471.
- R Core Team. R: a language and environment for statistical computing / R Core Team // Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing, 2018.
- Rezende E.L., Tejedo M., Santos M. Estimating the adaptive potential of critical thermal limits: methodological problems and evolutionary implications // *Funct. Ecol.* 2011. Vol. 25. P. 111–121.
- Rusch T.W., Adutwumwaah A., Beebe L.E.J., Tomberlin J.K., Tarone A.M. The upper thermal tolerance of the secondary screwworm, *Cochliomyia macellaria* Fabricius (Diptera: Calliphoridae) // *J. Therm. Biol.* 2019. Vol. 85. P. 102405.
- Salachan P.V., Sorensen J.G. Critical thermal limits affected differently by developmental and adult thermal fluctuations // *Journal of Experimental Biology.* 2017. Vol. 220. P. 4471–4478. Doi: 10.1242/jeb.165308.
- Somero G.N. The physiology of climate change: how potentials for acclimatization and genetic adaptation will determine ‘winners’ and ‘losers’ // *J. Exp. Biol.* 2010. Vol. 213. P. 912–920.
- Verbitsky V.B., Kurbatova S.A., Berezina N.A., Korneva L.G., Meteleva N.Yu., Makarova O.S., Sharov A.N., Ershov I.Yu., Malysheva O.A., Russkikh Y.V., Chernova E.N., Borisovskaya E.V. Responses of Aquatic Organisms to Cyanobacteria and Elodea in Microcosms // *Doklady Biological Sciences.* 2019. Vol. 488. P. 1–5.
- Verble-Pearson R.M., Gifford M.E., Yanoviak S.P. Variation in thermal tolerance of North American ants // *J. Therm. Biol.* 2015. Vol. 48. P. 65–68.
- Vinagne C., Leal I., Mention V., Flores A.A.V. Effect of warming rate on the critical thermal maxima of crabs, shrimp and fish // *J. Therm. Biol.* 2015. Vol. 47. P. 19–25. Doi: 10.1016/j.jtherbio.2014.10.012.
- Wood R. Acute animal and human poisonings from cyanotoxin exposure — A review of the literature // *Environment International.* 2016. Vol. 91. P. 276–282. Doi: 10.1016/j.envint.2016.02.026.
- Xing Q., Zhang L., Li Yu., Zhu X., Li Ya., Guo H., Bao Zh. and Wang S. Development of novel cardiac indices and assessment of factors affecting cardiac activity in a bivalve mollusc *Chlamys farreri*. *Front. Physiol.* March 2019. Vol. 10. Doi: 10.3389/fphys.2019.00293

REFERENCES

- Allen J.L., Clusella-Trullas S., Chown S.L. 2012. The effects of acclimation and rates of temperature change on critical thermal limits in *Tenebrio monitor* (Tenebrionidae) and *Cyrtobagous salviniae* (Curculionidae) // *Journal of Insect Physiology.* Vol. 58. 669–678.
- Angilletta M.J. Thermal Adaptation. A Theoretical and Empirical Synthesis. Oxford University Press, Oxford. 2009. 289 p.
- Becker C.D., Genoway R.G. 1979. Evaluation of the critical thermal maximum for determining thermal tolerance of freshwater fish // *Environ. Biol. Fishes.* Vol. 4. P. 245–256.
- Compton T.J., Rijkenberg M.J.A., Drent J., Piersma T. 2007. Thermal tolerance ranges and climate variability: A comparison between bivalves from differing climates. *J. Exp. Mar. Biol. and Ecol.* V. 352 200–211.
- Gagala I., Mankiewicz-Boczek J. 2012. The Natural Degradation of Microcystins (Cyanobacterial Hepatotoxins) in Fresh Water-the Future of Modern Treatment Systems and Water Quality Improvement // *Polish Journal of Environmental Studies.* Vol. 21. P. 1125–1139.
- Galbraith H.S., Blakeslee C.J., Lellis W.A. 2012. Recent thermal history influences thermal tolerance in freshwater mussel species (Bivalvia: Unionoida) // *Freshwat. Sci.* Vol. 31. P. 83–92.
- Huey R.B., Kearney M.R., Krockenberger A., Holtum J.A.M., Jess M. and Williams S.E. 2012. Predicting organismal vulnerability to climate warming: roles of behaviour, physiology and adaptation // *Phil. Trans. R. Soc. B.* Vol. 367. P. 1665–1679 doi: 10.1098/rstb.2012.0005.
- Hutchison V.M. 1961. Critical thermal maxima in salamanders // *Physiol. Zool.* Vol. 34. P. 92–125.

- Kravtsova L.S., Izhboldina L.A., Mekhanikova I.V., Pomazkina G.V., Belykh O.I. 2010. Naturalization of *Elodea canadensis* Mich. in Baikal Lake // Russ. J. Biol. Invasions. Vol. 2. P. 2–17.
- Kurbatova S.A., Yershov I.Yu., Borisovskaya E.V. 2017. Effect of hydrophyte thickets density on zooplankton // Inland Wat. Biol. Vol. 10. P. 83–91.
- Kholodkevich S., Kuznetsova T., Sharov A., Kurakin A., Lips U., Kolesova N., Lehtonen K. 2017. Applicability of a bioelectronic cardiac monitoring system for the detection of biological effects of pollution in bioindicator species in the Gulf of Finland // J. Mar. Syst. Vol. 171. P. 151–158.
- Lutterschmidt W.L., Hutchison V.M. 1997. The critical thermal maximum: data to support the onset of spasms the definitive end point // Can. J. Zool. Vol. 75. P. 1553–1560.
- Paladino F.V., Spotila J.R., Schubauer J.P., Kowalski K.T. 1980. The critical thermal maximum: a technique used to elucidate physiological stress and adaptation in fishes // Rev. Can. Biol. Vol. 39. P. 115–122.
- Pörtner H.O., Knust R. 2007. Climate Change Affects Marine Fishes Through the Oxygen Limitation of Thermal Tolerance // Science. Vol. 315. P. 95–07. DOI: 10.1126/science. 1135471.
- R Core Team. R: a language and environment for statistical computing / R Core Team // Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing, 2018.
- Rezende E.L., Tejedo M., Santos M. 2011. Estimating the adaptive potential of critical thermal limits: methodological problems and evolutionary implications // Funct. Ecol. Vol. 25. P. 111–121.
- Rusch T.W., Adutwumwaah A., Beebe L.E.J., Tomberlin J.K., Tarone A.M. 2019. The upper thermal tolerance of the secondary screwworm, *Cochliomyia macellaria* Fabricius (Diptera: Calliphoridae) // J. Therm. Biol. Vol. 85. P. 102405. Doi: 10.1016/j.jtherbio.2019.102405.
- Salachan P.V., Sorensen J.G. 2017. Critical thermal limits affected differently by developmental and adult thermal fluctuations // Journal of Experimental Biology. Vol. 220. P. 4471–4478. Doi: 10.1242/jeb.165308
- Somero G.N. 2010. The physiology of climate change: how potentials for acclimatization and genetic adaptation will determine ‘winners’ and ‘losers’ // J. Exp. Biol. Vol. 213. P. 912–920.
- Sharov A.N., Kholodkevich S.V. O nekotorykh osobennostyakh ispol'zovaniya presnovodnykh dvustvorchatykh mol'yuskov pri provedenii ekotoksikologicheskikh issledovaniy na osnove monitoringa ikh kardioritma volokonno-opticheskim metodom [Some features of using heart rate monitoring of freshwater bivalve molluscs with a fiber-optical method for ecotoxicological research] // Principy èkologii. 2015. Vol. 4. № 2. P. 23–30. [In Russian].
- Verbitsky V.B., Berezina N.A. 2009. Teplovaya i solenostnaya ustoychivost' evribiontnogo bokoplava *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing) pri raznykh usloviyakh akklimatsii [Thermal and salinity stability of the eurybiontic amphipod *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing) under different conditions of acclimation] // Zhurnal obshchey biologii. Tom 70, № 3. S. 269–276. [In Russian].
- Verbitsky V.B., Kurbatova S.A., Berezina N.A., Korneva L.G., Meteleva N.Yu., Makarova O.S., Sharov A.N., Ershov I.Yu., Malysheva O.A., Russkikh Y.V., Chernova E.N., Borisovskaya E.V. 2019. Responses of Aquatic Organisms to Cyanobacteria and Elodea in Microcosms // Doklady Biological Sciences. Vol. 488. P. 136–140.
- Verble-Pearson R.M., Gifford M.E., Yanoviak S.P. 2015. Variation in thermal tolerance of North American ants // J. Therm. Biol. Vol. 48. P. 65–68.
- Vinagne C., Leal I., Mention V., Flores A.A.V. 2015. Effect of warming rate on the critical thermal maxima of crabs, shrimp and fish // J. Therm. Biol. Vol. 47. P. 19–25. Doi: 10.1016/j.jtherbio.2014.10.012.
- Wood R. Acute animal and human poisonings from cyanotoxin exposure – A review of the literature // Environment International. 2016. Vol. 91. P. 276–282. Doi: 10.1016/j.envint.2016.02.026.
- Xing Q., Zhang L., Li Yu., Zhu X., Li Ya., Guo H., Bao Zh. and Wang S. Development of novel cardiac indices and assessment of factors affecting cardiac activity in a bivalve mollusc *Chlamys farreri*. Front. Physiol. March 2019. Vol. 10. Doi: 10.3389/fphys.2019.00293

DETERMINATION OF THE BIVALVE *UNIO PICTORUM* CRITICAL TEMPERATURE MAXIMUM BY CARDIOACTIVITY

V. B. Verbitsky¹, A. N. Sharov², S. V. Kholodkevich²

¹Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences,
152742, Borok, Nekouzski raion, Yaroslavl oblast, Russia, e-mail: verb@ibiw.ru

²St. St. Petersburg Center for Environmental Safety, RAS,
197110, St. Petersburg, Korpusnaya st., 18, Russia, e-mail: sharov_an@mail.ru

To date, there has been no data on the thermal resistance of freshwater bivalve mollusks *Unio pictorum* due to the methodological complexity of determining the moment of heat shock, since in the event of any adverse conditions, the mollusks close the shell and can be in this position from several hours to several days. At the same time, the physiological state of the mollusk cannot be determined by external signs, and often the shell opens after the death of the body. We proposed to use the method of assessing cardiac activity to determine the level of thermal resistance in *U. pictorum* by the criterion of critical temperature maximum. A behavioral reaction (shell closure) was found that correlates with a physiological reaction (a sharp drop in heart rate - heart rate) at the time of heat shock, determined by the method of critical temperature maximum (CTM_{HR}). The

behavioral reaction of retracting the leg preceding closure of the shell can be recommended as a reaction signaling the approach of the moment of heat shock. An assessment of the thermal resistance of *U. pictorum* mollusks after a three-week stay in model mesocosms in the presence of cyanotoxins and elodea made it possible to reveal their biologically significant effects on the mollusk's vital activity (lowering the CTM_{HR} level), which also makes it possible to recommend an indicator of a decrease in thermal resistance, estimated as one from reliable thermal resistance, biomarkers for assessing aquatic toxicity

Keywords: critical thermal maximum, thermal resistance, heart rate, cyanobacteria, cyanotoxins, elodea, *Unio pictorum*

MORPHOMETRICAL ANALYSIS OF RADULAE OF NATICID GASTROPODS (GASTROPODA: CAENO-GASTROPODA) FROM THE EURASIAN ARCTIC

L. S. Tursunova^{1,2}, I. O. Nekhaev²

¹ Saint Petersburg State Academy of Veterinary Medicine,
196084, Saint Petersburg, Chernigovskaya Str., 5, e-mail: vivapomba@yandex.ru

² Saint Petersburg State University,
199034, Saint Petersburg, Universitetskaya Emb., 7–9, e-mail: inekhaev@gmail.com

The taxonomy of family Naticidae gastropods inhabiting the Eurasian Arctic and adjacent regions is mainly based on shell features while anatomical data is used rarely. The aim of this study is to describe inter- and intraspecific variability of some radular characters and to estimate their suitability for species-level taxonomy. In total eighteen radulae of four naticid species (*Amauropsis islandicus*, *Cryptonatica affinis*, *Euspira pallida*, *Euspira tenuistriata*) were studied using a scanning electron microscopy. Statistical analysis of six morphometric characters describing shape of radular teeth did not reveal any significant differences between species. Three specimens of *Cryptonatica affinis* were separated on scatterplot from the other snails. Previous suggestions on the change in the number of denticles in the central and marginal teeth during the snails' growth were not confirmed.

Keywords: Gastropoda, Arctic, morphology, radula, Naticidae

DOI: 10.24411/0320-3557-2020-10006

INTRODUCTION

The mollusks of the Naticidae family are marine bottom predators. The natural range of the family encompasses the entirety of the World Ocean. The family includes a large number of species and there are still some difficulties in terms of species classification.

The taxonomy of the Naticidae snails from the Eurasian Arctic at the species level is based on the shell morphology, however, there are radulae descriptions for each species [Golikov, Sirenko, 1983 (Golikov, Sirenko, 1983); Golikov, Sirenko, 1988]. Golikov and Sirenko [1983 (Golikov, Sirenko, 1983)] indicate that the radula may be useful for determining species in some cases, however, there is a large individual variability of radula traits, including that related to the size of the gastropod. Data were obtained using light microscopy.

Photographs of radulae obtained using an electron microscope were published by Bouchet and Warén [Bouchet, Warén, 1993] for mollusks

from the North Atlantic. The authors believe that differences in the morphology of the radules are insignificant and mollusks cannot be used for species classification.

A work on the morphology of the superfamily Naticoidea, which includes several Arctic representatives, describes the difference in the structure of male reproductive apparatus, which may be suitable for species classification [Shileyko, 1977 (Shileyko, 1977)]. The author believes that the characteristics of radula cusps are variable within one species.

The aim of our work is to study the intraspecific variability of radulae, as well as their suitability for species classification. The objectives of the study were to study the of radulae using scanning microscopy, the analysis of morphology and comparison of the obtained results with the existing classification of Naticidae in the Arctic [Golikov, Sirenko, 1983 (Golikov, Sirenko, 1983)].

MATERIALS AND METHODS

The study used mollusks from the Laptev, Barents and Kara Seas, belonging to four species (the minimum and maximum shell heights in mm are given in brackets): *Cryptonatica affinis* (Gmelin, 1791) (2.2–19.5), *Euspira pallida* (Broderip et G.B. Sowerby I, 1829) (10.5–18.4), *Euspira tenuistriata* (Dautzenberg et H. Fischer, 1911) (11.8–16.4), *Amauropsis islandicus* (Gmelin, 1791) (4–19) (table). Materials are taken from the collection of St. Petersburg State University.

Radulae were extracted from mollusks, cleaned of soft tissues using water sodium hypochloride solution, then washed with distilled

water and placed on a stub. The samples were coated with silver for the electron microscopy.

The following parameters were described for the central teeth of the radula: the presence of one or two angles on the basal denticle (a1 and a2), the angle of the outer basal denticle (b), width (c), the length of the plate of the entire tooth (d), which consists of the length of the tooth (d1) and the length of the bent part of the tooth (d2) before the dissection of the tooth plate into three teeth, and the height of the central (k1) and lateral (k2) denticles on the cutting edge (fig. 1). Two-three central teeth of each radula, were measured in a image editor, then the data of these measurements were averaged and the proportions were

calculated using average values. In addition, the number of denticles on the inner marginal tooth were used for the analysis. External marginal teeth did not differ from each other, and the lateral

teeth were located at different angles on the analyzed photographs, which did not allow for reliable assessment of their variability.

Studied material

Water body	Date of sampling	N	E	Depth	Number of the specimen
<i>Amauropsis islandicus</i>					
The Barents Sea	23.06.2015	74°34'	41°24'	223	303
The Kara Sea	13.10.2000	74°05,746'	70°25,787'	14	297, 332
<i>Cryptonatica affinis</i>					
Svalbard	18.06.2011	78°05'	14°09'	10-20	237
The Laptev Sea	05.10.2014	75°10,7'	115°43'	21	231, 333
The Laptev Sea	04.10.2014	74°34,9'	115°45,1'	15	230, 298
The Kara Sea	12.09.12	73°27,1'	69°08,5'	19,8	300, 301, 299
The Barents Sea	16.04.2016	78°04'	48°54'	307	334
The Barents Sea	9.08.2013	70°30'	33°30'	-	335
<i>Euspira pallida</i>					
The Laptev Sea	20.08.2014	76°15,3'	139°00,8'	16	292
The Barents Sea	03.06.2009	69°07,80'	36°02,11'	80	302
<i>Euspira tenuistriata</i>					
The Barents Sea	18.08.2006	71°11,061'	45°10,012'	250	294
The Kara Sea	12.09.2012	73°39,0'	69°58,3'	19,8	234, 244

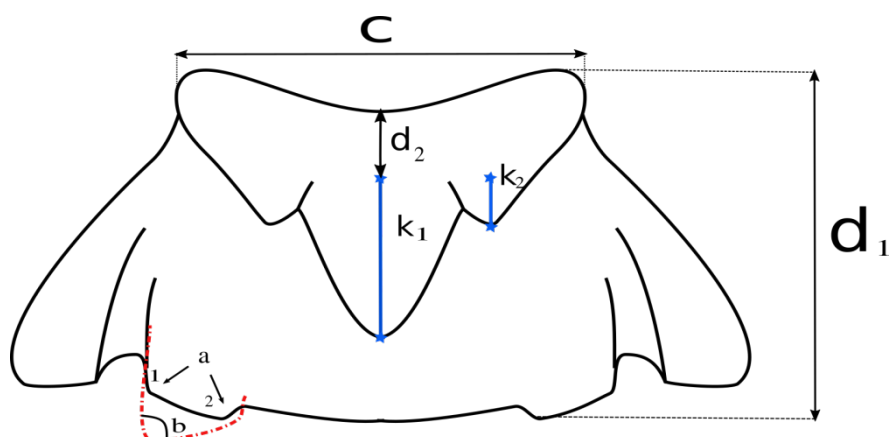


Fig. 1. Measurement scheme of central radula tooth.

The principal component analysis (PCA) was used for the analysis. Box plots were built for graphic representation. The calculations were performed using Past ver. 3.24 and Jasp ver. 0.9.2 software.

Six parameters were used for PCA analysis: the ratio of length to width (d/c), the ratio of the length of the central small denticle to the central large (k_1 / k_2), the number of external angles on

the denticle of the base ($a = 1$ or $a = 2$), the lateral angle on the denticle of the base (b) in degrees and the number of denticles on the inner marginal tooth.

Mollusks were identified according to the system proposed by Golikov and Sirenko [Golikov, Sirenko, 1983 (Golikov, Sirenko, 1983); Golikov, Sirenko, 1988] (fig. 2).

RESEARCH RESULTS AND DISCUSSION

All studied radulae were typical of the family and had three denticles on the cutting edge of the central tooth (fig. 3). The exception was

one specimen of *Cryptonatica affinis* (No. 333), which had only one denticle on the cutting edge. This individual was not used for the analysis.

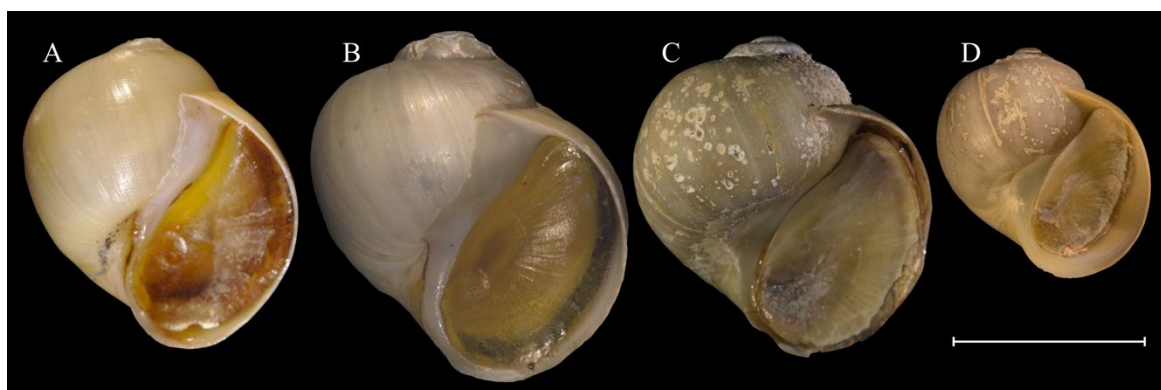


Fig. 2. Shells of Naticidae, used for the study. A – *Euspira tenuistriata*, № 244, B – *Euspira pallida* № 292, C – *Cryptonatica affinis* № 230, D – *Cryptonatica affinis* № 298. Scale bar = 10 mm.

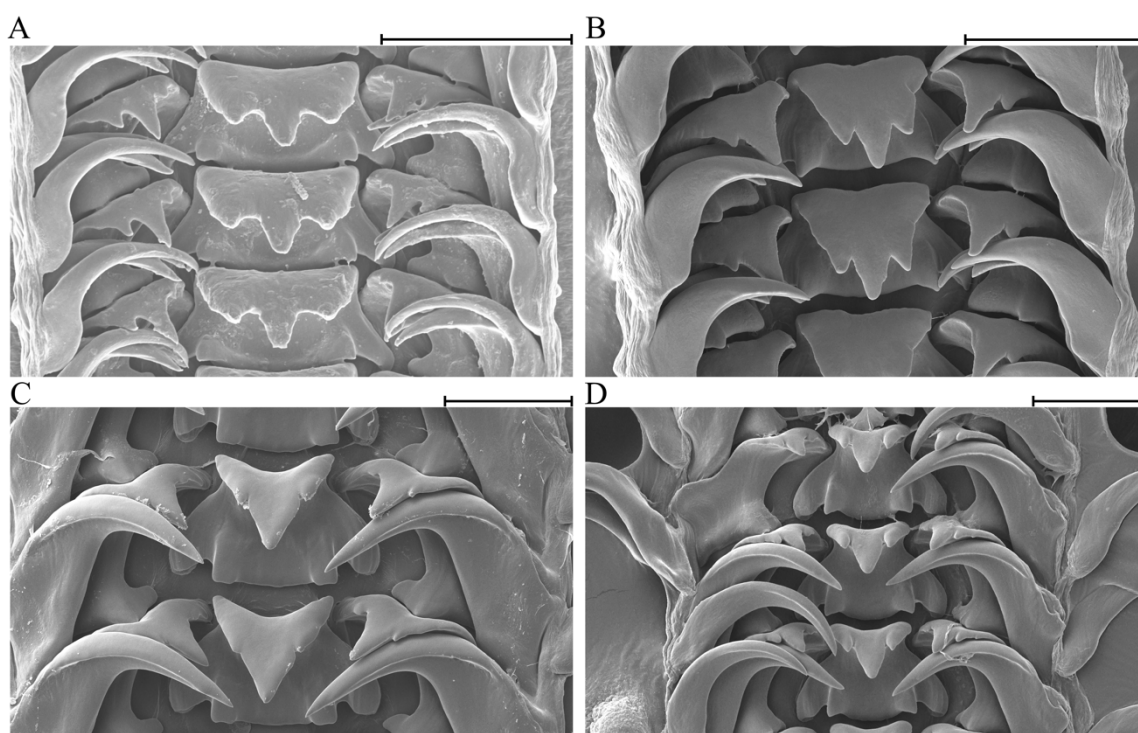


Fig. 3. Radulae of Naticidae, used for the study. A – *Euspira tenuistriata*, № 244, B – *Euspira pallida* № 292, C – *Cryptonatica affinis* № 230, D – *Cryptonatica affinis* № 298. Scale bars = 50 μ m.

In the PCA analysis, the majority of the variability (99.416%) was taken by axis 1, which correlates with the values of angle (b). The second most important was axis 2 (0.447%), which correlated with k1/k2 ratio.

In the PCA scatterplot (Fig. 4), the species were not grouped by the analyzed parameters. Three specimens of *Cryptonatica affinis* (230, 299, 300) were located on the right side of the PCA scatter plot. *Euspira tenuistriata*, *Euspira pallida*, and *Amauropsis islandicus* are combined in one group with the rest of *Cryptonatica affinis*. According to the selected features of the central tooth, the radula cannot be used for species determination of the Naticidae gastropods. Based on statistical results comparing the features of the

radula, it is possible to assume the presence of two forms of *Cryptonatica affinis*, which may indicate the presence of more than one species. In the future, this assumption should be verified by independent traits (shell, molecular phylogenetic analysis, anatomy of the soft body).

Distinctive features of the genera are not distinguished being overlapped by specific features.

Golikov and Sirenko [Golikov, Sirenko, 1988] indicated age-related variability in the number of denticles on the cutting edge of the central and external marginal teeth in *Cryptonatica affinis*, which is not confirmed by our data.

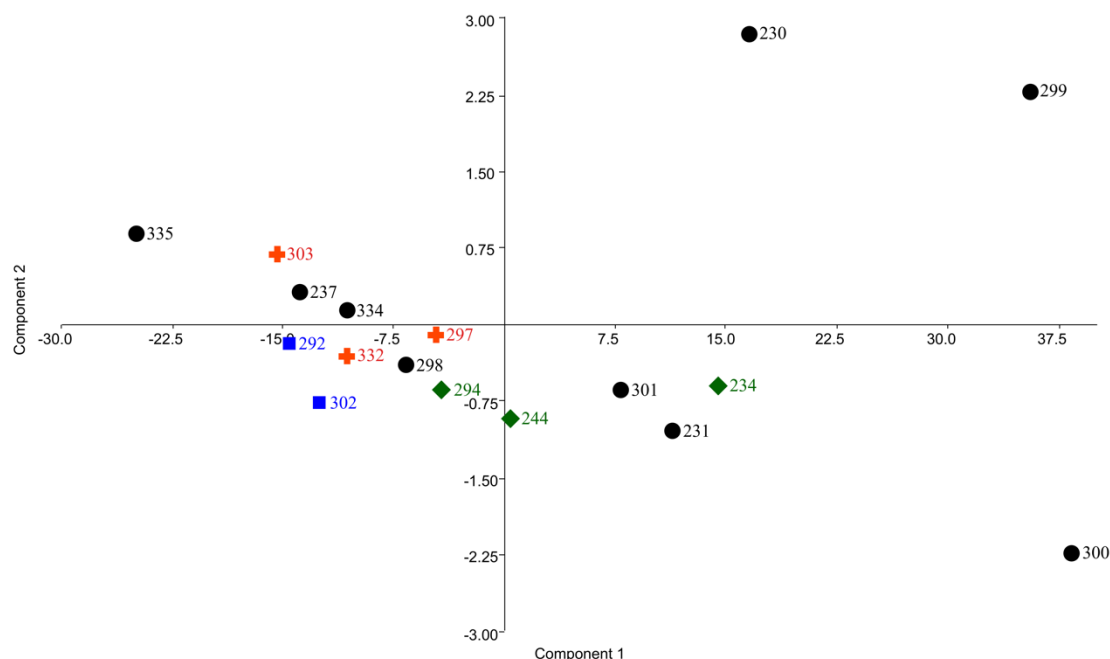


Fig. 4. PCA Scatterplot of radular charecters. Crosses – *Amauropsis islandicus*, circles – *Cryptonatica affinis*, squares – *Euspira pallida*, diamonds – *Euspira tenuistriata*. Numbers as in the table.

This work was supported by a grant from the Russian Science Foundation No. 18-74-00010. Scanning electron microscopy was performed on the basis of the Research park of St. Petersburg State University (Resource center for Nanotechnology).

REFERENCES

- Bouchet P., Warén A. Revision of the Northeast Atlantic bathyal and abyssal Mesogastropoda // Bolletino Malacologico. 1993. Suppl. 3. P. 589–940.
- Golikov A.N., Sirenko B.I. The composition and distribution of prosobranchs of the order Naticiformes in the seas of the USSR // Zoologicheskii Zhurnal. 1983. Vol. 62. № 9. P. 1334–1342
- Golikov A.N., Sirenko B.I. The naticid gastropods in the boreal waters of the Western Pacific and Arctic Oceans // Malacological Review 1988. Vol. 21. P. 1–21.
- Schileyko A.A. Data on the anatomy of Naticoida and problems of taxonomy of the superfamily (Mollusca, Mesogastropoda) // Trudy Instituta Okeanologii AN SSSR. 1977. Vol. 108. P. 79–97.

РОЛЬ ДРЕЙССЕНЫ (*DREISSENA POLYMORPHA* PALLAS) В ФУНКЦИОНИРОВАНИИ НАРОЧАНСКИХ ОЗЕР (ОБЗОР)

Т. В. Жукова

Учебно-научный центр «Нарочанская биологическая станция им. Г.Г. Винберга»,
Белорусский государственный университет
222395, п. Нарочь, Минская обл., Мядельский р-н, ул. Набережная, 8, Беларусь,
e-mail: tvzhukova@tut.by

Представлен обзор опубликованных материалов о влиянии вселенца *Dreissena polymorpha* Pallas на экосистему Нарочанских озер (Беларусь). Показана динамика развития популяции моллюска-вселенца в озерную экосистему, его роль в составе малакофауны и значимость как средообразующего фактора. Оценен вклад дрейссены в круговорот взвешенных, органических и биогенных веществ и влияние моллюска на ранний диагенез донных отложений.

Ключевые слова: моллюск-вселенец, малакофауна, средообразование, круговорот взвешенных, органических и биогенных веществ, диагенез донных отложений, бентификация.

DOI: 10.24411/0320-3557-2020-10007

Нарочанские озера (Баторино, Мястро и Нарочь, Беларусь) являются модельной экосистемой для изучения широкого круга гидро-экологических проблем.

Вселение дрейссены вызывает сложные и разнообразные перестройки в структуре и функционировании озерных экосистем. Влияние дрейссены, прежде всего, связано с ее способностью к формированию чрезвычайно плотных популяций, мощным потенциалом размножения и фильтрационным типом питания, а также субстратообразующая роль моллюсков для развития перифитона. Дрейссена оказывает заметное влияние на режим биогенных элементов за счет аккумуляции части запаса азота и фосфора в биомассе и, тем самым, выведении его из круговорота на значительное время (жизненный цикл плюс разложение мягких тканей и раковин отмерших моллюсков). Важным для круговорота веществ в озерной экосистеме является влияние моллюсков на седиментацию взвешенных веществ, их вклад в деструкцию органического вещества, экскреция биодоступных форм биогенных элементов в процессе метаболизма, и влияние дрейссены на ранний диагенез донных отложений.

В целом, вселение дрейссены вызывает мощные изменения в структуре и функционировании озер в результате перераспределения потоков между водной толщей и донными отложениями в сторону интенсификации потоков в придонном экотоне. Этот процесс получил в мировой литературе термин “бентификация”, обозначающий один из современных этапов эволюции водных экосистем, который инициируется снижением внешней биогенной нагрузки и вселением двустворчатого моллюска *Dreissena polymorpha* Pallas. [Mayer et. al., 2002; Zhu et al., 2006].

В Нарочанские озера вселение двустворчатого моллюска *Dreissena polymorpha* Pallas произошло в середине 80-х годов прошлого столетия. О первых находках дрейссены в озерах Нарочанского региона, датируемых для оз. Нарочь не ранее 1989 г., сообщает А.А. Протасов [Протасов, 2013 (Protasov, 2013)]. Исследования динамики популяции дрейссены в разные годы проводились А.Ю. Каратаевым, Л.Е. Бурлаковой [Каратаев, Бурлакова, 1995 (Karataev, Burlakova, 1995)], Л.Е. Бурлаковой [Бурлакова, 1999 (Burlakova, 1999)], Л.Е. Бурлаковой с соавт. [Burlakova et al., 2006], С.Э. Мاستицким с соавт. [Маститский и др., 2006 (Mastitsky et al., 2006)], О.А. Макаревичем [Макаревич, 2019 (Makarevich, 2019)].

В оз. Нарочь в 1990 г. средние для водоема плотность и биомасса дрейссены составляли лишь 7.4 ± 3.0 экз./м² и 1.5 ± 0.6 г/м². Однако, в дальнейшем произошел “взрывообразный” рост популяции, и уже к 1993 г. плотность моллюска возросла в 103 раза, а биомасса – в 68 раз, составив соответственно 763 ± 149 экз./м² и 99 ± 30 г/м² [Burlakova et al., 2006]. В последующем биомасса дрейссены была относительно стабильной вплоть до 2002 г. (оценки 2002 г. касались лишь литорального пояса до глубины 2 м и сравнивались с аналогичными данными за 1990–1997 гг.). В 2005 г., по данным съемки в мае и октябре, средневзвешенные плотность и биомасса дрейссены в озере оказались равны 1508 ± 221 экз./м² и 158.4 ± 17.9 г/м² ($n = 177$) соответственно, т.е. примерно в два раза превышали таковые в 1993 г. [Маститский и др., 2006 (Mastitsky et al., 2006)], но по плотности были близки к данным 1995 г. [Burlakova et al., 2006]. По материалам О.А. Макаревича [Макаревич, 2019 (Makarevich, 2019)] в 2005–2016 гг. средневзвешенная по озеру плотность поселения и

биомассы дрейссены в оз. Нарочь составили 568.7 ± 664.8 экз./м² и 61.78 ± 51.96 г/м² (рис. 1).

В оз. Мястро в 1993 г. плотность дрейссены в среднем по озеру составляла 747 ± 300 экз./м², а биомасса – 402 ± 187 г/м², в 1995 г. соответственно 645 ± 147 экз./м² и 288 ± 118 г/м². В оз. Баторино эти показатели были равны 227 ± 54 экз./м² и 79 ± 13 г/м²

в 1993 г. и 262 ± 88 экз./м² и 100 ± 36 г/м² в 1995 г. [Burlakova et al., 2006]. По данным 2005–2016 гг. средневзвешенная по озеру плотность и биомасса дрейссены в оз. Мястро составляла 16.8 ± 33.5 экз./м² и 3.60 ± 9.36 г/м², а в оз. Баторино – 1.3 ± 2.2 экз./м² и 1.14 ± 2.01 г/м² соответственно [Макаревич, 2019 (Makarevich, 2019)].

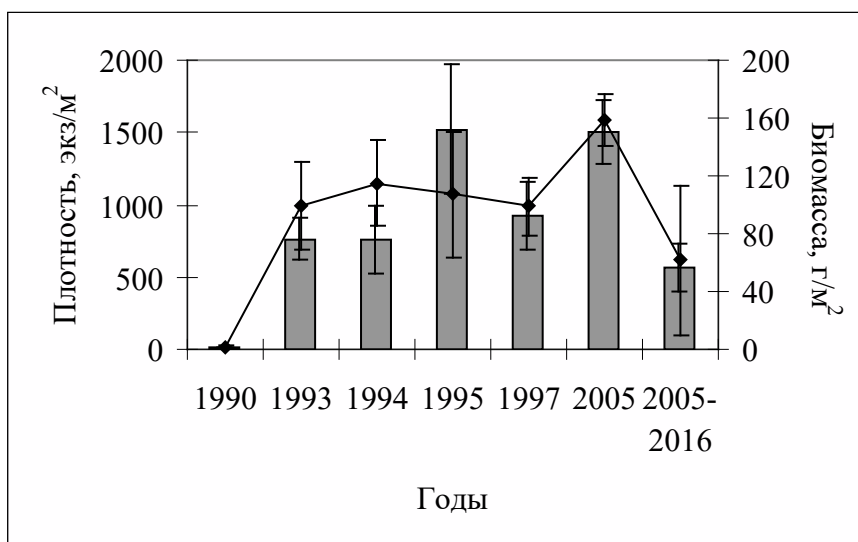


Рис. 1. Динамика плотности и биомассы *Dreissena polymorpha* в оз. Нарочь [по: Burlakova et al., 2006; Мاستицкий и др., 2006 (Mastitsky et al., 2006); Макаревич, 2019 (Makarevich, 2019)].

Fig. 1. *Dreissena polymorpha* density and biomass dynamics in Lake Naroch [accordingly to: Burlakova et al., 2006; Mastitsky et al., 2006; Makarevich, 2019].

Вклад дрейссены в структуру малакологического комплекса очень высок и по данным съемки 2005 г. в оз. Нарочь составлял $64.6 \pm 3.3\%$ общей плотности и $74.8 \pm 3.8\%$ общей биомассы в мае и, соответственно, $52.6 \pm 4.0\%$ и $60.6 \pm 4.5\%$ в октябре [Мастицкий и др., 2006 (Mastitsky et al., 2006)]. В последние годы вклад дрейссены в общую структуру малакологического комплекса существенно уменьшился и составил 15.7% плотности и 70.5% биомассы в оз. Нарочь, 1.4% и 16.0% в оз. Мястро и 0.3% и 19.0% в оз. Баторино соответственно [Макаревич, 2019 (Makarevich, 2019)].

За счет раковин моллюска создаются значительные дополнительные твердые поверхности, пригодные для развития перифитона. С использованием данных о плотности популяции дрейссены и ее размерно-возрастном составе, а также эмпирической зависимости между длиной раковины моллюска (L) и площадью ее поверхности (S) ($S = 0.017 \cdot L^{1.942}$, $n = 87$, $R^2 = 0.978$), установлено, что при средневзвешенной плотности около 1510 экз./м² в оз. Нарочь за счет раковин дрейссены формируется 8.36 км² дополнительной твердой поверхности (около 11% от площади зеркала водоема). В августе 2006 г. запас перифитона на этой дополнительной поверхности составил 104 т сухого

органического вещества, что соответствует 14% от запаса обрастаний, сформированного в августе 1981 г. (до вселения дрейссены) на *Chara* spp. – основном твердом субстрате в озере [Макаревич, Мاستицкий, 2008 (Makarevich, Mastitsky 2008)]; Макаревич и др., 2017 (Makarevich et al., 2017); Mastitsky, Makarevich, 2007]. Величина валовой первичной продукции перифитона на раковинах дрейссены составляет около 2.5 т органического вещества за сутки, что равно примерно 2% общей валовой первичной продукции, создаваемой в озере планктоном, макрофитами, перифитоном на макрофитах и микрофитобентосом [Макаревич и др., 2017 (Makarevich et al., 2017)]. При этом принципиальных различий в составе и структурно-функциональной организации сообществ биообрастаний дрейссены и сообществ перифитона, развивающегося на макрофитах и других твердых субстратах не отмечено. Основная роль в определении биоразнообразия обрастаний дрейссены принадлежит водорослям (обнаружено 155 видов из 7 отделов). Основу видового богатства составляют диатомовые водоросли (42% от общего числа видов), зеленые (35%) и сине-зеленые (17%) [(Makarevich et al., 2008)].

Для оценки влияния дрейссены на круговорот взвешенных, органических и биогенных веществ были получены эмпирические зависимости скоростей фильтрации взвеси, потребления кислорода и экскреции биогенных элементов в зависимости от линейных размеров и массы животных [Жукова, 1999 (Zhukova, 1999)]. При температуре 20°C зависимость скорости фильтрации (Y, мл/ч) от массы моллюсков (x, г сырого вещества) описывается уравнением:

$$Y=79.25 \cdot x^{0.66} (n=18, R^2=0.87).$$

Аналогичное уравнение связи между скоростью потребления кислорода (Y, мг O₂/ч) и массой животных имеет вид:

$$Y=0.056 \cdot x^{0.66} (n=33, R^2=0.95),$$

а скорости экскреции фосфатов и аммонийного азота (Y, мкг P/ч и мкг N/ч) соответственно:

$$Y=0.182 \cdot x^{0.545} (n=15, R^2=0.87) \text{ и}$$

$$Y=1.925 \cdot x^{0.557} (n=17, R^2=0.79).$$

Доля сухой массы моллюсков составляет 45.8±2.7% от сырой, а содержание в сухом ве-

ществе общего фосфора и общего азота равно соответственно 0.073±0.025% и 0.48±0.12%.

Оценка возможного влияния дрейссены на круговорот азота и фосфора сделана на основе вышеизложенных закономерностей и следующих предпосылок. В период стабилизации популяции (середина 90-х годов) средневзвешенная для водоема плотность моллюсков в озерах Нарочь, Мясстро и Баторино составляла соответственно 1521±451, 645±147 и 262±88 экз./м², а биомасса – 107.3±43.9, 288.0±117.5 и 100.1±36.6 г/м² [Бурлакова, 1998 (Burlakova, 1998)]. Скорость седиментации взвеси в разные сезоны оценена для пелагической зоны озер с помощью седиментационных ловушек [Остапеня, 1988 (Ostapenya, 1988)]. В расчетах использованы также материалы многолетних наблюдений за уровнем аэробной деструкции планктона и концентрацией общего азота и фосфора в воде озер (материалы автора). Данные по оценке скоростей круговорота биогенных, органических и взвешенных веществ за счет популяции дрейссены приведены в (табл. 1.).

Таблица 1. Вклад дрейссены в режим биогенных, органических и взвешенных веществ [по: Жукова, Остапеня, 2003 (Zhukova, Ostapenya, 2003)]

Table 1. The impact of *Dreissena polymorpha* in nutrients, organic and suspended matter balance [accordingly to Zhukova, Ostapenya, 2003]

Параметры Parameters	Нарочь Naroch	Мясстро Myastro	Баторино Batorino
Общий запас азота в воде, т*	591.8	79.1	29.6
Total nitrogen stock in water, t*			
Содержание азота в биомассе моллюсков, т	18.78	8.29	1.39
Nitrogen content in the biomass of molluscs, t			
доля от запаса в воде, процент	3.2	10.5	4.7
percent from the stock in water			
Общий запас фосфора в воде, т*	18.47	3.43	1.48
Total phosphorus stock in water, t*			
Содержание фосфора в биомассе моллюсков, т	2.86	1.26	0.21
Phosphorus content in the biomass of molluscs, t			
доля от запаса в воде, процент	15.5	36.8	14.3
percent from the stock in water			
Экскреция аммония, г N/м ² ·сезон	2.94	3.46	1.29
Ammonium excretion, g N/m ² ·season			
Внешняя нагрузка с водосбора, г N/м ² ·год	9.5	11.2	12.3
External nitrogen load, g N/m ² ·year			
Экскреция фосфатов, г P/м ² ·сезон	0.285	0.330	0.123
Phosphates excretion, g P/m ² ·season			
Внешняя нагрузка с водосбора, г P/м ² ·год	0.03–0.08	0.10–0.30	0.22–0.76
External phosphorus load, g P/m ² ·year			
Аэробная деструкция планктона, г O ₂ /м ² ·сут	1.69	1.73	1.68
Aerobic destruction by plankton, g O ₂ /m ² ·day			
Потребление кислорода моллюсками, г O ₂ /м ² ·сут	0.36	0.51	0.19
Oxygen consumption by mollusks, g O ₂ /m ² ·day			
доля от аэробной деструкции планктона, процент	21.0	29.5	11.1
percent from the plankton aerobic destruction			
Скорость седиментации взвеси, г/м ² ·сут	0.22–0.33	1.02–1.62	4.4–5.08
Sedimentation of seston, g/m ² ·day			

Скорость осаждения взвеси моллюсками $\text{г} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$	0.79	3.11	2.87
Sedimentation of seston by mollusks, $\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{day}^{-1}$			
Оборачиваемость взвеси, сезон ⁻¹	10	24	16
Turnover time of seston, season ⁻¹			

Примечание. * – в период, предшествующий заселению моллюсков (1978–1990 гг.).

Note. * – before mollusks invasion period (1978–1990).

Как показали расчеты, вселение дрейссены должно было оказать существенное влияние на круговорот взвешенных, органических и биогенных веществ в озерах. При этом процессы бентификации должны быть наиболее выражены в оз. Мястро. Здесь в биомассе дрейссены аккумулировалось 10.5% азота и 37% фосфора от его запаса в воде в 1978–1990 гг. против соответственно 3–5% и 14–16% в озерах Баторино и Нарочь. Экскреция аммонийного азота и фосфатов, т.е. биологически доступных биогенных элементов, способных включаться в биотический круговорот, по нашим оценкам во всех озерах довольно высока и сопоставима с годовой внешней биогенной нагрузкой. Потребление кислорода дрейссеной эквивалентно 10–30% аэробной деструкции планктона, т.е. также довольно значимо. Для всех озер оказались сопоставимы и скорости осаждения взвеси популяцией дрейссены и гравиметрической

седиментации сестона. Однако скорость осаждения взвеси дрейссеной наиболее интенсивна в оз. Мястро, обеспечивая здесь оборачиваемость запаса взвешенных веществ 24 сезон⁻¹, против 10 и 16 сезон⁻¹ в озерах Нарочь и Баторино. Следует отметить, что все приведенные расчеты проведены для каждой из экосистем трех озер в целом.

Для озера Нарочь существуют оценка скорости седиментации взвеси в пелагической зоне (отсутствие дрейссены) и осаждения взвеси моллюском в литоральном поясе [Деренговская и др., 2002 (Derengovskaya et al., 2000)]. Как следует из расчетов, приведенных в таблице 2, интенсивность круговорота взвешенных веществ в литоральной зоне за счет фильтрационной активности дрейссены существенно выше, чем седиментация сестона в пелагиали (оборачиваемость взвеси соответственно 73 и 10 сезон⁻¹).

Таблица 2. Вклад дрейссены в режим взвешенных веществ в оз. Нарочь [(по: Деренговская и др., 2002 (Derengovskaya et al., 2000))]

Table 2. The input of Dreissena polymorpha into the nutrients regime of Lake Naroch [accordingly to Derengovskaya et al., 2000]

Параметр Parameters	Литораль Littal zone	Пелагиаль Pelagic zone
Зона глубин, м Zone of depths, m	0–8	9–24
Средняя глубина, м Average depth, m	4.0	16.5
Площадь, 10 ⁶ , м ² Area, 10 ⁶ , m ²	36.20	44.72
Средняя концентрация взвеси в воде, г/м ² Average stock of seston in water, g/m ²	2.44±1.32	14.36±4.79
Скорость седиментации взвеси, г/м ² ·сут* Sedimentation of seston, g/m ² ·day*	–	0.75±0.42
Скорость осаждения взвеси моллюсками, г/м ² ·сут** Sedimentation of seston by molluscs, g/m ² ·day**	0.98±0.26	–
Потери взвеси за сутки, процент percent from average stock, day	40.2	5.2
Оборачиваемость взвеси, сезон ⁻¹ Turnover time for seston, season ⁻¹	73	10

Примечание. * – оценка только для пелагической зоны; ** – оценка только для литоральной зоны

Note. * – only for pelagic zone; ** – only for littoral zone.

В лабораторных опытах проведена сравнительная оценка бактериальной деструкции седиментов, образованных мелкодисперсной взвесью из пелагической зоны и осажженных дрейссеной. Для этого емкости объемом 10 л

заполнялись водой из высокоэвтрофного озера. В контроле происходило гравиметрическое осаждение взвеси, в опыте в сосуд помещали моллюсков. Через сутки надосадочную воду декантировали, животных удаляли и заполня-

ли емкости с осажженной взвесью фильтрованной озерной водой. Трансформацию седиментов оценивали в последующие 6 сут по общему количеству взвеси, продукционно-деструкционным параметрам и удельному содержанию во взвеси органического углерода, общего фосфора и общего азота. Одновременно контролировали численность бактерий в сосудах с подразделением на свободных и ассоциированных с частицами [Жукова и др., 2004 (Zhukova et al., 2004)].

Общее содержание взвеси в контрольном и опытном сосудах в течение экспозиции менялось незначительно (соответственно 13.65 ± 0.74 и 13.73 ± 1.64 мг/л). Близкими оказались и показатели потребления седиментами кислорода (соответственно 0.50 ± 0.04 и 0.50 ± 0.06 мг O_2 /л·сут). В то же время фотосинтетическая активность седиментов, осажженных моллюсками, была существенно ниже, чем в контроле (0.64 ± 0.09 против 0.89 ± 0.16 мг O_2 /л·сут), что обусловлено час-

тичной инактивацией и ассимиляцией водорослей моллюсками. Осажденная моллюсками взвесь, состоящая из фекалий и псевдофекалий, заметно обеднена органическим углеродом (10.6% в расчете на сухое вещество против 24.8% в контроле), азотом (соответственно 1.15 и 2.90%) и фосфором (соответственно 0.17 и 0.25%). Однако в дальнейшем осажженная моллюсками взвесь быстро обогащалась органическими и биогенными веществами (рисунок 2). Весовое отношение взвешенных форм C/N и в контрольном и опытном сосудах в течение опыта изменялось в близких пределах (от 8 до 26). В то же время весовые отношения C/P и N/P заметно различались, составляя в контроле соответственно 99–17 и 6.7–12.0, а в опыте – 62–81 и 3.4–9.3, т.е. осажженная моллюсками взвесь в процессе трансформации в большей степени обогащалась биогенными элементами по сравнению с седиментами, полученными в результате гравитационного осаждения.

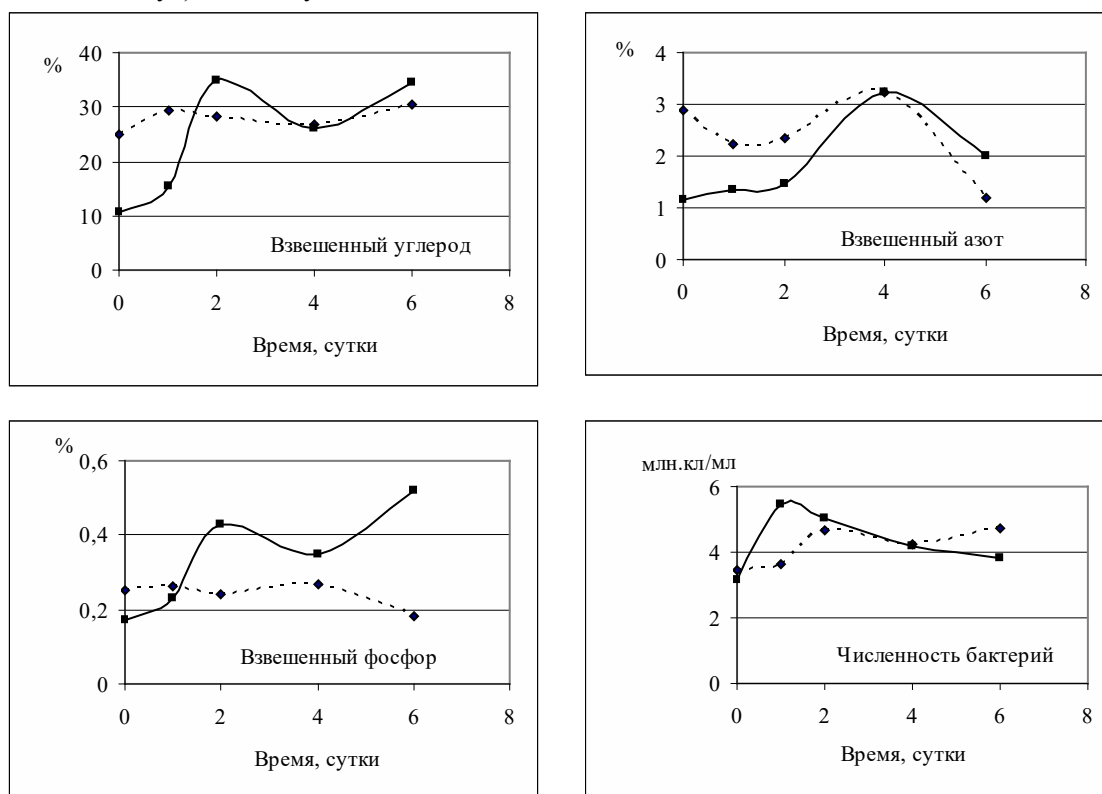


Рис. 2. Динамика взвешенного углерода, азота и фосфора, а также численности бактерий в опыте по трансформации взвеси (пунктирная линия – контрольный сосуд, сплошная – опытный, приведены средние данные 2–3 определений) [по: Жукова и др., 2004 (Zhukova et al., 2004)].

Fig. 2. The dynamics of suspended carbon, nitrogen and phosphorus as well as bacterial abundance during experiment on seston transformation (dotted line is for control sample, solid – mean from 2-3 experimental measurements) [according to Жукова и др., 2004 (Zhukova et al., 2004)].

Причины наблюдаемых различий в трансформации двух типов седиментов, вероятно, обусловлены различной активностью микроорганизмов, участвующих в деструкци-

онных процессах. Можно предположить, что взвесь в виде фекалий и псевдофекалий, обогащенных слизистыми выделениями моллюсков, является хорошим субстратом для развития

бактерий. Действительно, при близкой исходной численности бактерий (3.48 и 3.14 млн. кл. /мл) общее их количество в опытном сосуде в первые сутки возросло до 5.46 млн. кл. /мл против 3.65 млн. кл. /мл в контроле (максимальный относительный прирост численности в первые двое суток составил соответственно 75 и 33%. При этом максимум неагрегированных форм (отдельных клеток) отмечен на вторые сутки, а агрегированных – на первые. Доля бактерий, ассоциированных с частицами, и в контроле, и в опыте колебалась от 51 до 78% общего их количества.

Таким образом, влияние дрейссены на ранний седиментогенез заключается в следующем. Осажденная дрейссеной взвесь заметно обеднена органическим веществом и биогенными элементами, по сравнению со взвесью, поступающей на дно в результате седиментации. В то же время осажденная дрейссеной взвесь более активно заселяется микрофлорой, что увеличивает ее трофическую ценность и интенсифицирует круговорот веществ и потоки энергии в придонном слое [Жукова и др., 2004 (Zhukova et al., 2004)].

В заключение следует пояснить, что за период широкомасштабных гидробиологических исследований, начиная с 1948 года, экосистема Нарочанских озер претерпела значительную эволюцию: период антропогенного эвтрофирования в 70-х годах прошлого столетия и деэвтрофирование в 90-х годах в результате природоохранных мероприятий на водосборной территории (по нашим оценкам внешняя биогенная

нагрузка была снижена не менее чем на 30% [Жукова, Остапеня, 2002]). Следующим этапом были существенные перестройки, связанные с вселением дрейссены и затронувшие практически все гидроэкологические звенья. На фоне снижения основного лимитирующего биогенного элемента (фосфора) увеличилась прозрачность воды, произошли существенные изменения в количественном развитии и структурной организации планктонных сообществ, увеличилась зона распространения подводных макрофитов, возросла роль фитоперифитона в продукции органического вещества. По нашим оценкам поток ассимилированной энергии через автотрофные сообщества (фитопланктон, макрофиты, перифитон) увеличился в 1.6 раза, через гетеротрофные – в 1.3 раза [Остапеня и др., 2011 (Ostapenya et al., 2011)]. Трофический статус Нарочанских озер за последние 40 лет изменился от высокоэвтрофного (оз. Баторино), эвтрофного (оз. Мястро) и мезотрофного (оз. Нарочь) до эвтрофного, мезотрофного и мезотрофного с признаками олиготрофии соответственно [Adamovich et al., 2016].

Представленные материалы подтверждают современные представления гидроэкологии о бентификации как одном из этапов современной эволюции озерных экосистем, что опубликовано в наших исследованиях [Остапеня, 2007 (Ostapenya, 2007; Остапеня и др., 2011 (Ostapenya et al., 2011); Остапеня и др., 2012 (Ostapenya et al., 2012); Адамович и др., 2017 (Adamovich et al., 2017); Mayer, Burlakova, Eklöv et. al., 2014)].

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Адамович Б.В., Жукова Т.В., Михеева Т.М. и др. Эвтрофирование, олиготрофикация и бентификация в Нарочанских озерах: 40 лет мониторинговых исследований // Журн. Сибирского федерального университета. Биология. 2017. № 10(4). С. 379–394.
- Бурлакова Л.Е. Экология *Dreissena polymorpha* (Pallas) и ее роль в структуре и функционировании водных экосистем. Автореф. дисс... канд. биол. наук. Минск: Институт зоологии НАН Беларуси, 1998. 18 с.
- Бурлакова Л.Е. Распространение и развитие дрейссены в озерах Нарочанского региона Минск // Междунар. науч. конф. “Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды”: сб. тез. докл. Минск, 1999. С. 34.
- Деренговская Р.А., Жукова Т.В., Макаревич О.А., Остапеня А.П. Седиментация взвешенных веществ в пелагической и литоральной зонах мезотрофного водоема, заселенного дрейссеной // Всероссийская конф. “Актуальные проблемы водохранилищ”: сб. тез. докл. / Ярославль, 2002. С. 85–86.
- Жукова Т.В. Некоторые эколого-физиологические параметры дрейссены Нарочанских озер // Междунар. конф. “Итоги и перспективы гидроэкологических исследований”: сб. материалов. Минск, 1999. С. 67–72.
- Жукова Т.В., Остапеня А.П. Оценка эффективности природоохранных мероприятий на водосборе Нарочанских озер // Природные ресурсы. 2000. № 3. С. 68–73.
- Жукова Т.В., Остапеня А.П. Влияние на экосистему Нарочанских озер вселенца – моллюска-фильтратора *Dreissena polymorpha* Pallas // II Междунар. науч. конф. “Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды”: сб. материалов. Минск, 2003. С. 438–441.
- Жукова Т.В., Остапеня А.П., Никитина Л.В. Особенности трансформации взвеси, осажденной *Dreissena polymorpha* // Междунар. науч.-практ. конф. “Стратегия развития аквакультуры в условиях XXI века”: сб. материалов / Минск, 2004. С. 180–183.
- Каратаев А.Ю., Бурлакова Л.Я. Сучасний стан і перспективи розвитку дрэйсэны *Dreissena polymorpha* Pallas у Нарачанскіх азерах // Весці АН РБ. Сер. біял. н. 1995. № 2. С. 95–99.
- Макаревич О.А. Малакофауна Нарочанских озер на современном этапе // Всероссийская конф. “Моллюски:

- биология, экология, эволюция и формирование малакофаун”: сб. тез. докл. / Борок, 2019. С. 50.
- Макаревич Т.А., Мاستицкий С.Э. Обилие перифитона на раковинах моллюска *Dreissena polymorpha* Pallas в оз. Нарочь // Вопросы рыбного хозяйства. 2008. Вып. 24. С. 303–305.
- Макаревич Т.А., Маститский С.Э., Савич И.В. Перифитон на раковинах вида-вселенца *Dreissena polymorpha* Pallas // III Междунар. науч. конф. “Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды”: сб. тез. докл. / Минск, 2007. С. 26–27.
- Макаревич Т.А., Маститский С.Э., Савич И.В. Перифитон на раковинах чужеродного моллюска *Dreissena polymorpha* Pallas: продукционные характеристики, вклад в бентификацию реципиентной экосистемы // Водоросли: таксономия, экология, использование в мониторинге. Екатеринбург: УрО РАН. 2011. С. 181–186.
- Маститский С.Э., Верес Ю.К., Наярович О.А., Кондобаров С.Ю. Роль дрейссены (*Dreissena polymorpha*) в структуре малакологического комплекса озера Нарочь // VI Междунар. науч. конф. «Сахаровские чтения 2006 года: экологические проблемы XXI века»: сб. материалов / Минск: МГЭУ им. А. Д. Сахарова, 2006. Ч. 1. С. 322–324.
- Остапеня А.П. Сестон и детрит как структурные и функциональные компоненты водных экосистем: Автореф. дисс... докт. биол. наук. Киев: Институт гидробиологии АН УССР, 1989. 42 с.
- Остапеня А.П. Дезэвтрофирование или бентификация? Deeutrophication or benthification? // II Междунар. науч. конф. «Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды”: сб. тез. докл. / Минск, 2007. С. 31–32.
- Остапеня А.П., Жукова Т.В., Михеева Т.М. Бентификация как этап эволюции Нарочанских озер // Вестник БГУ. 2011. Сер. 2, № 3. С. 62–66.
- А.П. Остапеня, Т.В. Жукова, Т.М. Михеева, и др. Бентификация озерной экосистемы: причины, механизмы, возможные последствия, перспективы исследований // Труды БГУ. 2012. Т. 7. ч. 1. С. 135–148.
- Протасов А.А. О первых находках дрейссены *Dreissena polymorpha* (Bivalvia, Heterodonta) в системе Нарочанских озер [About the First Finds of Zebra Mussel *Dreissena polymorpha* (Bivalvia, Heterodonta) in Naroch Lake System] // Vestnik zoologii. 2013. 47 (5). С. 440.
- Adamovich B. V., Zhukova T. V., Mikheyeva T. M. et.al. Long-term changes of trophy state index of Naroch Lakes and its connection with the main hydrogeological parameters // Water Resources. 2016. Vol. 43. №. 5. P. 809–817.
- Burlakova L.E., Karatayev A.Y., Padilla D.K. Changes in the distribution and abundance of *Dreissena polymorpha* within lakes through time // Hydrobiologia. 2006. № 571. P. 133–146.
- Makarevich T.A., Mastitsky S.E., Savich I.V. Phytoperiphyton on the shells of *Dreissena polymorpha* (Pallas) in Lake Naroch // Aquatic Invasions. 2008. Vol. 3. Issue 3. P. 283–295.
- Mastitsky, S.E. Makarevich T.A. The zebra mussel shells as a substrate for periphyton // Abstracts of the 15th International Conference on Aquatic Invasive Species. Nijmegen. 2007. P. 121.
- Mayer C.M., Keats R.A., Rudstam L.G., Mills E.L. Scale-dependent effects of zebra mussels on benthic invertebrates in a large eutrophic lakes // Journal of the North American Benthological Society. 2002. Vol. 21. P. 616–633.
- Mayer C.M., Burlakova L. E., Eklöv P. et.al. *Quagga* and *Zebra* mussels. Benthification of freshwater lakes: exotic mussels turning ecosystems upside down // Biology, impact and control / Edited by T. F. Nalepa. CRC Press London New York. 2014. Chapter 36. P. 575–585.
- Zhu B., Fitzgerald D.G., Mayer C.V. et al. Alteration of ecosystem function by zebra mussels in Oneida Lake, NY impacts on submerged macrophytes // Ecosystems. 2006. № 9. P. 1–12.

REFERENCES

- Adamovich B. V., Zhukova T. V., Mikheyeva T. M. et.al. 2016. Long-term changes of trophy state index of Naroch Lakes and its connection with the main hydrogeological parameters // Water Resources. Vol. 43. №. 5. P. 809–817.
- Adamovich B.V., Zhukova T.V., Mischeva T.M. i dr. 2017. Evtrofirovaniye, oligotrofikatsiya i benthifikatsiya v Naroch-janskikh ozerakh: 40 let monitoringovykh issledovaniy [Eutrophication, Oligotrophication, and Benthification in Naroch Lakes: 40 Years of Monitoring] // Zhurnal Sibirskogo federal'nogo universiteta. Seriya Biologiya. № 10(4). S. 379–394. [In Russian]
- Burlakova L.E. 1998. Ekologiya *Dreissena polymorpha* (Pallas) i ee rol' v structure i funkcionirovanii vodnikh ekosystem [Ecology of mollusc *Dreissena polymorpha* (Pallas) and its role in the structure and function of aquatic ecosystems] // Aftoref. diss... kand. biol. nauk. Minsk: Institut zoologii NAN Belarusi. 18 s. [In Russian]
- Burlakova L.E. 1999. Rasprostraneniye i razvitiye dreisseny v ozerakh Narochanskogo regiona [Distribution and development of the zebra mussel in Naroch lakes region] // Mezhdunar. nauch. konf. “Ozernye ekosistemy: biologicheskie prozessy, antropogennaya transformatsiya, kachestvo vody”: sb. tez. dokl. Minsk. S. 34. [In Russian]
- Burlakova L.E., Karatayev A.Y., Padilla D.K. 2006. Changes in the distribution and abundance of *Dreissena polymorpha* within lakes through time // Hydrobiologia. № 571. P. 133–146.
- Derengovskaya R.A., Zhukova T.V., Makarevich T.A. Ostapenya A.P. 2002. Sedimentatsiya vsveshennykh veshchestv v pelagicheskoi i litoral'noj zonakh mezotrofnogo ozera, zaselenogo dreissenoy [Sedimentation of seston in pelagic and littoral in occupied the zebra mussel mesotrophic lake]. Vserossiyskaya nauch. konf. “Aktual'nye problemy vodokhranilishh”: sb. tez. dokl. Yaroslavl. S. 85–86. [In Russian]
- Karataev A.Yu., Burlakova L.E. 1995. Suchasnyy stan i perspektivy razviziya dreisseny *Dreissena polymorpha* Pallas u Narochanskikh ozerakh [Present state and development prospects of *Dreissena polymorpha* Pallas in Naroch lakes] // Veszi AN RB. Seriya bijal. navuk. № 2. S. 95–99. [In Byerussian]

- Makarevich O.A. 2019. Malakofauna Narochanskikh ozer na sovremennom etape [Present state of mollusks in the Naroch lakes] // Vserossijskaja nauch. konf. "Molluski: biologija, ekologija, evolucija i formirovanie malakofaun": sb tez. dokl. Borok. S. 50. [In Russian]
- Makarevich T.A., Mastitsky S.E., Savich I.V. 2007. Perifiton na rakovinach vida-vselenza *Dreissena polymorpha* (Pallas) [Peiphyton on the shells of *Dreissena polymorpha* (Pallas)] // III Mezhdunar. nauch. konf. "Ozernye ekosistemy: biologicheskie prozessy, antropogennaya transformaciya, kachestvo vody": sb. tez. dokl. Minsk. S. 26–27. [In Russian]
- Makarevich T.A., Mastitsky S.E. 2008. Obilie perifitona na rakovinakh *Dreissena polymorpha* (Pallas) v oz. Naroch [Periphyton on the shells of *Dreissena polymorpha* (Pallas) in the Naroch lake] // Voprosy rybnovogo khozjajstva/ vyp. 24. S. 303–305 [In Russian]
- Makarevich T.A., Mastitsky S.E., Savich I.V. 2008. Phytoperiphyton on the shells of *Dreissena polymorpha* (Pallas) in Lake Naroch // Aquatic Invasions. Vol. 3. Issue 3. P. 283–295.
- Makarevich T.A., Mastitsky S.E., Savich I.V. 2011. Perifiton na rakovinakh chuzherodnogo molluska *Dreissena polymorpha* (Pallas): produkcionnye charakteristiki, vklad v bentifikaciju rezipientnoj ekosistemy [Periphyton on the shells of invasive species *Dreissena polymorpha* (Pallas): production and benthification of recipient ecosystem] // Vodorosli: taksonomija, ekologija, ispol'zovanie v monitoringe. UrO RAN, Ekaterinburg. S. 181–186. [In Russian]
- Mastitsky, S.E. Makarevich T.A. 2007. The zebra mussel shells as a substrate for periphyton // Abstracts of the 15th International Conference on Aquatic Invasive Species. Nijmegen. P. 121.
- Mastitsky, S.E., Veres Ju. K., Najarovich O.A., Kondobarov C.Ju. 2006. Rol' dreisseny (*Dreissena polymorpha*) v strukture malakologicheskogo kompleksa ozera Naroch [The role of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) in structure of mollusks in Naroch lake] // Mezhdunar. nauch. konf. "Sakharovskie chtenia 2006 goda: ekologicheskie problemy XXI veka": sb. materialov dokl. Ch.1. S. 322–324. Minsk. [In Russian]
- Mayer C.M., Keats R.A., Rudstam L.G., Mills E.L. Scale-dependent effects of zebra mussels on benthic invertebrates in a large eutrophic lakes // Journal of the North American Benthological Society. 2002. Vol. 21. P 616–633.
- Mayer C. M., Burlakova L. E., Eklöv P. et.al. 2014. *Quagga and Zebra mussels*. Benthification of freshwater lakes: exotic mussels turning ecosystems upside down // Biology, impact and control / Edited by T.F. Nalepa. CRC Press London New York. Chapter 36. P. 575–585.
- Ostapenya A.P. 1989. Seston i detrit kak strukturnye i funkcional'nye komponenty vodnykh ekosistem [Seston and detritus as structural and functional component of aquatic ecosystems] // Aftoref. diss... dokt. biol. nauk. Kiev: Institut gidrobiologii AN USSR. 42 s. [In Russian]
- Ostapenya A.P. 2007. Deevtrofirovanie ili bentifikacija? [Deeutrophication or benthification?] // III Mezhdunar. nauch. konf. "Ozernye ekosistemy: biologicheskie prozessy, antropogennaya transformaciya, kachestvo vody": sb. materialov dokl. Minsk. S. 31–33. [In Russian]
- Ostapenya A.P., Zhukova T.V., Mikheyeva T.M. 2011. Bentifikacija kak etap evolucii Narochanskikh ozer [Benthification is the evolution stage of Naroch lakes] // Vestnik BGU. Serija 2. № 3. S. 62–66. [In Russian]
- Ostapenya A.P., Zhukova T.V., Mikheyeva T.M. i dr. 2012. Bentifikacija ozernoj ekosistemy: prichiny, mekhanizmy, vozmozhnye posledstvija, perspektivy issledovanij [Benthification of lake ecosystem: causes, mechanisms, possible consequences, prospect for future research] // Trudy BGU. T. 7. Chast' 1. S. 135–148. [In Russian]
- Protasov A.A. 2013. O pervykh nakhodkakh dreisseny *Dreissena polymorpha* (Bivalvia, Heterodonta) v ekosisteme Narochanskikh ozer [About the First Finds of Zebra Mussel *Dreissena polymorpha* (Bivalvia, Heterodonta) in Naroch Lake System] // Vestnik zoologii. 47 (5). C. 440. [In Russian]
- Zhu B., Fitzgerald D.G., Mayer C.V. et al. Alteration of ecosystem function by zebra mussels in Oneida Lake, NY: impacts on submerged macrophytes // Ecosystems. 2006. № 9. P. 1–12.
- Zhukova T.V. 1999. Nekotopye ekologo-fiziologicheskie parametry dreisseny Narochanskikh ozer [Some ecological-physiological parameters of the zebra mussel in Naroch lakes] // Mezhdunar. nauch. konf. "Itogi i perspektivy gidroecologicheskikh issledovanij": sb. materialov dokl. Minsk. S. 67–72. [In Russian]
- Zhukova T.V., Ostapenya A.P. 2003. Ozenka effektivnosti prirodookhrannykh meroprijatij na bodosbore Narochanskikh ozer // Prirodnye resursy. 2000. № 3. S. 68–73. [In Russian]
- Zhukova T.V., Ostapenya A.P. 2003. Vlijanie na ekosistemu Narochanskikh ozer vselenca – molluska-fil'tratora *Dreissena polymorpha* Pallas [The effect of the zebra mussel *Dreissena polymorpha* Pallas invasion on the Naroch lakes ecosystem] // Mezhdunar. nauch. konf. "Ozernye ekosistemy: biologicheskie prozessy, antropogennaya transformaciya, kachestvo vody": sb. materialov dokl. Minsk. S. 438–441. [In Russian]
- Zhukova T.V., Ostapenya A.P., Nikitina L.V. 2004. Osobennosti transformacii vsvesi, osazhdennoj *Dreissena polymorpha* [Peculiarities of suspended matter transformation after *Dreissena polymorpha* invasion] // Mezhdunar. nauch. konf. "Strategija razvitiya acvakul'tury v uslovijakh XXI veka": sb. materialov dokl. Minsk. S. 180–183. [In Russian]

THE ROLE OF ZEBRA MUSSEL (*DREISSENA POLYMORPHA* PALLAS) IN NAROCH LAKES FUNCTIONING (LITERATURE REVIEW)

T. V. Zhukova

*Naroch biological station named after G.G. Vinberg, Belarussian State University
222395 Naroch, Naberezhnaya str, 8, Myadel distr., Minsk reg., Belarus, e-mail: tvzhukova@tut.by*

The ecosystem of Naroch lakes (Belarus) is the object of hydroecological observations for a long time. The invasion of mollusc *Dreissena polymorpha* Pallas occurred in the middle of 1980th. The article provides the literature review on the invasive species population dynamics, the influence on the aboriginal zoobenthos structure and edifier ability of the mollusc. It was evaluated the impact of *Dreissena* in the cycle of suspended and organic matter and nutrients as well as early sediments diagenesis. The materials extend the statements and concept on benthification as one of the stage of the modern evolution of lake ecosystems.

Key words: invasive mollusk, zoobenthos, edifier species, suspended matter cycle, nutrients and organic matter cycle, sediments diagenesis

ПОСТРОЕНИЕ ФИЛОГЕНИИ ПРЕСНОВОДНЫХ МОЛЛЮСКОВ ПО ПАЛЕОЗООГЕОГРАФИЧЕСКИМ ДАННЫМ НА ПРИМЕРЕ СЕМЕЙСТВА MARGARITIFERIDAE (BIVALVIA)

А. А. Зотин

*Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН,
117334 Москва, ул. Вавилова, 26, e-mail: zotin@idbras.ru*

Предпринята попытка построения филогении родов и видов семейства Margaritiferidae на основе палеозоогеографических данных, хотя морфологические и молекулярно-генетические данные также учитывались. Составлена схема предполагаемой филогении, согласно которой первый род семейства *Tihkia* появился в начале Среднего Триаса на территории Гондваны (будущая Африка и Индия). Появлению этого рода, вероятно, способствовало формирование анадромных рыб отряда Acipenseriformes, которые послужили хозяевами для личинок морских моллюсков отряда Trigoniida. Это привело к вселению моллюсков в пресные воды и формированию семейства Margaritiferidae. В Позднем Триасе моллюски распространились сначала на запад вдоль побережья Гондваны, а затем на восток вдоль побережья Лавразии. В процессе расселения последовательно сформировались ныне вымершие роды *Proarcidopsis*, *Martinsoniconcha* и *Shifangella*. В Юрском периоде *Shifangella* дала начало еще двум вымершим родам – *Mengyinaia* и *Palaeomargaritifera*. Три современных рода произошли от разных вымерших родов: *Pseudunio* – от *Proarcidopsis*, *Cumberlandia* – от *Shifangella*, *Gibbosula* – от *Palaeomargaritifera*. Рода *Pseudunio* и *Cumberlandia* возникли в Ранней Юре (западное побережье океана Тетис), *Gibbosula* – в Раннем Меле (азиатское побережье океана Тетис), *Margaritifera* – в Эоцене из представителей *Pseudunio* (тихоокеанское побережье Северной Америки). Несмотря на то, что некоторые положения предлагаемой филогении обоснованы недостаточно, в целом она вполне соответствует имеющимся на настоящий момент сведениям.

Ключевые слова: двустворчатые моллюски, Margaritiferidae, филогения.

DOI: 10.24411/0320-3557-2020-10008

ВВЕДЕНИЕ

Попытки построения филогении видов, принадлежащих к семейству пресноводных двустворчатых моллюсков Margaritiferidae, предпринимались неоднократно. Первоначально филогению строили на основании морфологических и палеонтологических данных [Ziuganov et al., 1994; Ma, 1996]. В настоящее время широко применяется молекулярно-генетический анализ, позволяющий уточнить систематику и филогению семейства [Huff et al., 2004; Araujo et al., 2009, 2016; Inoue et al., 2014; Klishko, 2014; Bolotov et al., 2016a].

При сравнении филогенетических деревьев, построенных на основании морфологических и генетических данных, наблюдаются определенные противоречия. Например, по палеонтологическим и морфологическим критериям наиболее древним из современных родов Margaritiferidae оказывается *Gibbosula*, а по генетическим критериям – *Cumberlandia* [Araujo et al., 2016]. Противоречия имеются и при генетическом анализе. Во многом это связано с некоторыми ограничениями анализа. Небольшое число сравниваемых локусов, различная скорость изменения генома в зависимости от условий среды обитания заставляет с осторожностью относиться к получаемым результатам.

Моллюски отряда Unionida, к которому относится семейство Margaritiferidae, обладают

некоторыми особенностями, которые при построении филогении позволяют наряду с морфологическими, молекулярно-биологическими и палеонтологическими сведениями опираться также на палеозоогеографические данные. Это связано с тем, что возможность распространения моллюсков по большей части ограничена пресными водоемами одного материка или острова. В пределах одного бассейна распространение осуществляется за счет рыб-хозяев и путем самостоятельного передвижения взрослых моллюсков. Между бассейнами – путем заноса рыб-хозяев или взрослых моллюсков хищниками или временным соединением бассейнов в результате изменения водного режима. Распространение через море возможно в связи с паразитированием личинок на проходных видах рыб, хотя в этом случае расселение моллюсков ограничено сроками метаморфоза личинок. На наш взгляд, наиболее вероятный способ расселения представителей Margaritiferidae на другие материки или острова связан с дрейфом территорий их обитания.

Затрудняет построение филогении некоторая запутанность систематики Margaritiferidae. Многие авторы включают в состав семейства только один род *Margaritifera* [Мартинсон 1956 (Martinson, 1956); Araujo et al., 2016; Bolotov et al., 2016a], другие – три [Smith, 2001], четыре

[Zotin, 2017] и даже 35 родов [Старобогатов, 1970 (Starobogatov, 1970)]. Выделение подродов для *Margaritifera* частично упрощает ситуацию [Bolotov et al., 2016a]. Но принадлежность к под родам отмечается авторами далеко не всегда. Для выделения валидных родов и видов нами была составлена синонимия семейства Margaritiferidae [Zotin, 2018a]. В настоящее время все большее число авторов, ранее придерживавшиеся точки

зрения об одном роде в семействе, теперь выделяют до четырех родов [Bolotov et al., 2019; Graf, Cummings, 2019].

Цель данной работы – составление филогении признанных валидными родов и видов Margaritiferidae на основании палеозоогеографических сведений, не противоречащей современным генетическим, морфологическим и палеонтологическим данным.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для построения филогении сем. Margaritiferidae использованы следующие литературные данные.

Систематика семейства Margaritiferidae [Smith, 2001; Zotin, 2017; 2018a; Graf, Cummings, 2019].

Палеогеографические координаты [Fossilworks..., 2019].

Геохронологическая шкала [Геохронологическая..., 2019 (Geochronologicheskaya..., 2019)]. Палеогеографические карты [Blakey, 2009].

Данные сравнительных молекулярно-генетических исследований [Watters, 2001; Huff et al., 2004; Araujo et al., 2009, 2016; Inoue et al., 2014; Klishko, 2014; Bolotov et al., 2016a].

Время возникновения и исчезновения таксонов и места их обитания в прошлом:

(1) Филогения вымерших родов [Ma, 1996; Gu, 1998; Database..., 2005; Fang et al., 2009; Skawina, Dzik, 2011; Любас и др., 2012 (Lyubas et al., 2012); Невеская и др., 2013 (Nevesskaya et al., 2013); Kim et al., 2015; Van Damme et al., 2015; National..., 2019].

(2) Филогения вымерших видов современных родов [Hannibal, 2012–2013; Богачев, 1924 (Bogachev, 1924); Henderson, 1935; Мартинсон 1956 (Martinson, 1956); Чепалыга, 1965; Чепалыга, 1967 (Chepalyga, 1967); Толстикова, 1974 (Tolstikova, 1974); Синельникова и др., 1976 (Sinelnikova et al., 1976); Watters, 2001; Чепалыга, Чепалыга, 2005 (Chepalyga, Chepalyga, 2005); Delvene, Araujo, 2009; Schneider, Prieto, 2011; Любас и др., 2012 (Lyubas et al., 2012); Van Damme et al., 2015; Araujo et al., 2016; Bolotov et al., 2016b; Munt, Delvene, 2017; Graf, Cummings, 2019].

(2) Филогения современных видов [Hannibal, 2012–2013; Henderson, 1935; Старобогатов, 1970 (Starobogatov, 1970); Baird, 2000; Araujo et al., 2009; Любас и др., 2012 (Lyubas et al., 2012); Любас, 2015 (Lyubas, 2015); Araujo et al., 2016; Bolotov et al., 2016b; National..., 2019].

(3) Современное распространение родов и видов [Smith, 2001; Williams et al., 2014; Vikhrev et al., 2017; Zotin, 2017; Graf, Cummings, 2019].

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Исходные положения.

Филогению составляли, исходя из следующих предположений:

1. Все таксоны двустворчатых моллюсков имеют монофилетическое происхождение.

2. Время появления и места обитания моллюсков соответствуют палеонтологическим находкам за исключением отдельных случаев, связанных с логикой построения филогении или с сомнительной таксономической идентификацией ископаемых остатков.

3. Сравнительные молекулярно-генетические данные в целом отражают филогенетические связи таксонов.

4 Основной способ распространения моллюсков между континентами происходил вследствие континентального и островного дрейфа.

5. В пределах речного бассейна распространение связано с перемещением рыб-хозяев и

взрослых моллюсков. Распространение между речными бассейнами может происходить при объединении этих бассейнов в результате геологических сдвигов или вследствие повышения уровня воды, а также при случайном заносе зараженной рыбы или моллюсков животными.

Отдельно следует сказать о возможности расселения моллюсков с помощью рыб-хозяев морским путем. Некоторые авторы считают, что расселение на анадромных рыбах – основной способ распространения моллюсков в другие речные бассейны [Curole et al., 2004; Araujo et al., 2016]. Однако имеются определенные ограничения, связанные с таким способом. Время паразитирования глохидиев для большинства видов Margaritiferidae по имеющимся данным не превышает 50 дней [Altaba, López, 2001; Terui, Miyazaki, 2015], а анадромные рыбы проводят в море значительно больше времени.

Таблица 1. Морфологические характеристики родов Margaritiferidae

Table 1. Morphological characteristics of the genera of Margaritiferidae

ды Silesunionidae в Margaritiferidae.

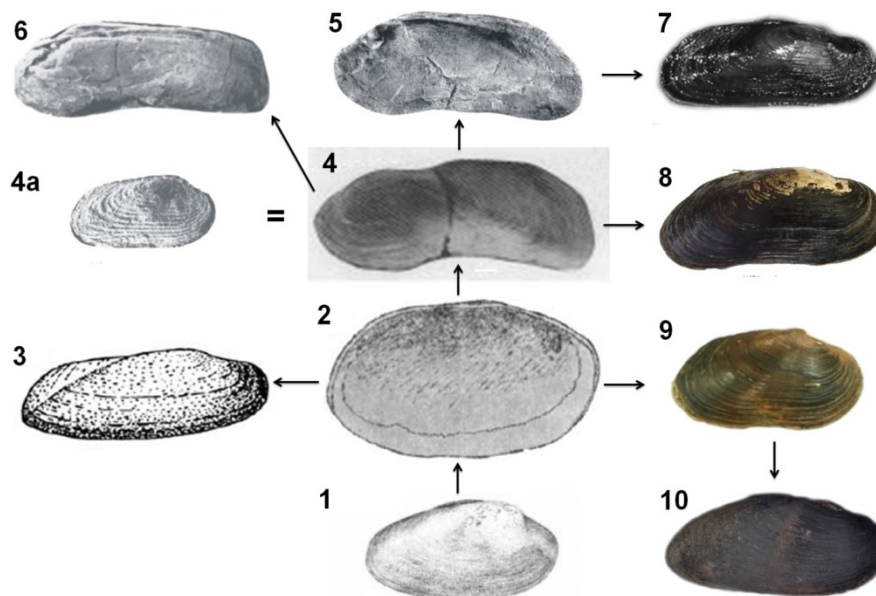


Рис. 1. Представители родов семейства Margaritiferidae. Два столбца слева – валидные вымершие рода; правый столбец – валидные современные рода. 1 – *Tihkia karrooensis* [Van Damme et al., 2015]; 2 – *Proarcidopsis jenissejensis*; 3 – *Martinsoniconcha mongolica*; [Невесская и др., 2013 (Nevesskaya et al., 2013)]; 4 – *Shifangella margaritiferaformis*; 4a – *Sh. margaritiferaformis* (молодой моллюск); 5 – *Palaeomargaritifera guangyuanensis*; 6 – *Mengyinaia mengyinensis* [Fang et al., 2009]; 7 – *Cumberlandia monodonta* [Baird, 2000]; 8 – *Gibbosula laosensis* [Bolotov et al., 2014]; 9 – *Pseudunio auricularius* [Natural..., 2018]; 10 – *Margaritifera margaritifera* (фото автора).

Fig. 1. Specimens of the genera of the Margaritiferidae. Two left columns present valid extinct genera; right column presents valid modern genera. 1 – *Tihkia karrooensis* [Van Damme et al., 2015]; 2 – *Proarcidopsis jenissejensis*; 3 – *Martinsoniconcha mongolica*; [Nevesskaya et al., 2013]; 4 – *Shifangella margaritiferaformis*; 4a – *Sh. margaritiferaformis* (молодой моллюск); 5 – *Palaeomargaritifera guangyuanensis*; 6 – *Mengyinaia mengyinensis* [Fang et al., 2009]; 7 – *Cumberlandia monodonta* [Baird, 2000]; 8 – *Gibbosula laosensis* [Bolotov et al., 2014]; 9 – *Pseudunio auricularius* [Natural..., 2018]; 10 – *Margaritifera margaritifera* (author photo).

Скавана и Дзик [Skawina, Dzik, 2011] в составе семейства Silesunionidae описали два рода *Tihkia* и *Silesunio*. Но, по мнению этих и других авторов [Van Damme et al., 2015], эти два рода возможно синонимичны. Мы принимаем эту точку зрения и считаем валидным наименование *Tihkia*. Всего в семействе Margaritiferidae в рамках данной работы валидными признаются шесть ископаемых (*Martinsoniconcha*, *Mengyinaia*, *Palaeomargaritifera*, *Proarcidopsis*, *Shifangella*, *Tihkia*) и четыре современных (*Cumberlandia*, *Gibbosula*, *Margaritifera*, *Pseudunio*) рода. Некоторые конхиологические характеристики этих родов приведены в табл. 1, фотографии – на рис. 1.

Составить синонимию вымерших видов в настоящее время не представляется возможным. Окончательное решение этого вопроса требует проведения дополнительных исследований. В рамках данной работы виды с одинаковым распространением, обнаруженные в одном и том же периоде, объединены под наименованием вида с наибольшим временем существования:

T. karrooensis – виды рода *Tihkia*, описанные для Триаса Африки, Индии и Европы:

T. corrugata, *T. parva*, *T. silesiaca*.

Pm. guangyuanensis – виды рода *Palaeomargaritifera*, описанные для Юры и Мела Китая: *Pm. antiquus*, *Pm. cretata*, *Pm. delunshanensis*, *Pm. guangyuanensis*, *Pm. lilinensis*, *Pm. qianwei*, *Pm. qianweiensis*, *Pm. shanxiensis*, *Pm. tanggulaensis*, *Pm. yangbiensis*, *Pm. zhungarica*.

Me. mengyinensis – виды рода *Mengyinaia*, описанные для Юры Китая: *Me. yunnanensis*, *Me. mengyinensis*, *Me. huadongensis*, *Me. liaoningensis*.

P. valdensis – виды рода *Pseudunio* из Юры и Мела Великобритании, Испании, Франции и северной Африки: *P. crosthwaitei*, *P. distortus*, *P. eageri*, *P. hamatus*, *P. idubedae*, *P. la-griega*, *P. kendalli*, *P. rhozensis*, *P. saharicus*.

P. flabellatus – виды рода *Pseudunio* из Эоцена–Олигоцена юга Западной Европы: *P. baumbergeri*, *P. gerberi*, *P. geyeri*, *P. hantkeni*, *P. haushamensis*, *P. inaequiradiatus*, *P. latiplicatus*, *P. modelli*, *P. schneideri*, *P. subflabellatus*.

M. martinsoni – виды рода *Margaritifera* из Эоцена Казахстана: *M. argillacea*, *M. martinsoni*.

Всего в список видов, считающихся ва-

лидными, включено 43 наименований (табл. 2).

Таблица 2. Валидные виды семейства Margaritiferidae

Table 2. Valid species of Margaritiferidae

Вид / Species	Распространение /Distribution	Ссылки / References
1. Род <i>Tihkia</i> Shani and Tewari, 1958 (<i>T.</i>)		
<i>T. karrooensis</i> Cox, 1932	Начало Среднего Триаса: Замбия, Танзания, Родезия, Индия; Поздний Триас: Польша. Beginning of the Middle Triassic: Zambia, Tanzania, Rhodesia, India; Late Triassic: Poland.	1, 2
2. Род <i>Proarcidopsis</i> Starobogatov, 1970 (<i>Pr.</i>)		
<i>Pr. jensejensis</i> Lebedev, 1958	Поздний Триас–Ранняя Юра: Средняя Азия, Россия (Печоро-уральский регион); Поздний Триас– Ранний Мел: Европа, Азия; Средняя Юра: Россия (юго-восток Западной Сибири); Средняя Юра – Ранний Мел: Россия (Восточная Сибирь); Мел: Центральная Азия (Арало–Тянь-Шаньский регион), Россия (Байкало–Амурский регион). Late Triassic–Early Jurassic: Central Asia, Russia (Pechora-Ural region); Late Triassic–Early Cretaceous: Europe, Asia; Middle Jurassic: Russia (southeastern Western Siberia); Middle Jurassic–Early Cretaceous: Russia (Eastern Siberia); Cretaceous: Central Asia (Aral–Tien Shan region), Russia (Baikal–Amur region).	3, 34
<i>Pr. plana</i> Ma, 1996	Ранняя Юра–Поздний Мел: Китай (Сычуань), Северная Америка, Европа, Россия (Сибирь). Early Jurassic–Late Cretaceous: China (Sichuan), North America, Europe, Russia (Siberia).	4
<i>Pr. tibeticus</i> Gu, 1976	Поздний Мел: Китай: Тибет. Late Cretaceous: China: Tibet.	5, 6
3. Род <i>Martinsoniconcha</i> Starobogatov, 1970 (<i>Mt.</i>)		
<i>Mt. mongolica</i> Martinson, 1957	Поздний Триас–Ранняя Юра: Россия (Печоро-уральский регион); Ранний Мел: Центральная Азия, Монголия, Россия (Восточная Сибирь). Late Triassic–Early Jurassic: Russia (Pechora-Ural region); Early Cretaceous: Central Asia, Mongolia, Russia (Eastern Siberia).	3, 34
4. Род <i>Shifangella</i> Liu, 1981 (<i>Sh.</i>)		
<i>Sh. margaritiferiformis</i> Liu, 1981	Поздний Триас: Китай (Сычуань); Ранняя Юра–Средняя Юра: Китай (Сычуань), Центральная Азия, Россия (Сибирь). Late Triassic: China (Sichuan); Early Jurassic–Middle Jurassic: China (Sichuan), Central Asia, Russia (Siberia).	3
<i>Sh. alata</i> Guo, 1988	Средняя Юра: Китай (Юньнань). Middle Jurassic: China (Yunnan).	4
5. Род <i>Palaeomargaritifera</i> Ma, 1984 (<i>Pm.</i>)		
<i>Pm. guangyuanensis</i> Ma, 1984	Ранняя Юра–Поздний Мел: Китай (Сычуань), Корея. Early Jurassic–Late Cretaceous: China (Sichuan), Korea.	4
<i>Pm. antiqua</i> Gu & Yu, 1976	Поздний Мел: северо-восточный Китай. Late Cretaceous: northeastern China.	5, 7, 8
6. Род <i>Mengyinaia</i> Chen, 1984 (<i>Me.</i>)		
<i>Me. tugrigensis</i> Martinson, 1961	Ранняя Юра–Поздняя Юра: Китай (Сычуань, Шаньдун). Early Jurassic–Late Jurassic: China (Sichuan, Shandong).	3
<i>Me. mengyinensis</i> Grabau, 1923	Средняя Юра–Ранний Мел: Китай (Шаньдун). Middle Jurassic–Early Cretaceous: China (Shandong).	3
7. Род <i>Cumberlandia</i> Ortmann, 1912 (<i>C.</i>)		
<i>C. monodonta</i> Say, 1829	Ранний Мел: северо-западная Африка; ныне: США (Бассейн р. Миссисипи). Early Cretaceous: northwestern Africa; now: USA (Mississippi River Basin).	9, 10
8. Род <i>Gibbosula</i> Haas, 1910 (<i>G.</i>)		
<i>G. confragosa</i> Frierson, 1928	Ныне: северный Китай. Now: northern China.	24
<i>G. crassa</i> Wood, 1815	Ныне: южный Китай, северный Вьетнам. Now: southern China, northern Vietnam.	24
<i>G. elongates</i> Martinson, 1951	Ранний Мел–Ранний Миоцен: Россия (восточное Прибайкалье), Монголия. Early Cretaceous–Early Miocene: Russia (eastern Baikal region), Mongolia.	3, 11
<i>G. infans</i> Tolstikova, 1974	Эоцен–Олигоцен: Казахстан. Eocene–Oligocene: Kazakhstan.	12

Вид / Species	Распространение /Distribution	Ссылки / References
<i>G. laosensis</i> Lea, 1863	Плейстоцен–ныне: Индокитай. Pleistocene – now: Indochina.	13
<i>G. nanningensis</i> Qian, Fang & He, 2015	Ныне: южный Китай. Now: southern China.	24
<i>G. polysticta</i> Heude, 1877	Ныне: восточный Китай. Now: eastern China.	24
<i>G. rochechouartii</i> Heude, 1875	Ныне: восточный Китай. Now: eastern China.	24
9. Род <i>Pseudunio</i> Haas, 1910 (<i>P.</i>)		
Подрод <i>Pseudunio</i>		
<i>P. valdensis</i> Mantell, 1844	Средняя Юра–Поздняя Юра: Великобритания, Нигер, Египет; Ранний Мел: северная Испания, Франция, Великобритания. Middle Jurassic–Late Jurassic: Great Britain, Niger, Egypt; Early Cretaceous: northern Spain, France, Great Britain.	2, 14, 15
<i>P. flabellatus</i> Goldfuss, 1837	Эоцен: Венгрия; Ранний Оligоцен: Швейцария; Ранний Миоцен–Поздний Плиоцен: южная Европа (от Португалии до Закавказья). Eocene: Hungary; Early Oligocene: Switzerland; Early Miocene–Late Pliocene: southern Europe (from Portugal to the Caucasus).	12, 16, 17, 18, 32
<i>P. robustus</i> Lea, 1836	Миоцен–Средний Плейстоцен: Чехия, Словакия, Молдавия. Miocene–Middle Pleistocene: Czech Republic, Slovakia, Moldova.	19
<i>P. moldavicus</i> Chepalyga, 1964	Ранний Плейстоцен: Молдавия, юго-западная Украина. Early Pleistocene: Moldova, southwestern Ukraine.	19, 33
<i>P. auricularius</i> Spengler, 1793	Плиоцен–Плейстоцен: Европа; ныне: Испания. Pliocene–Pleistocene: Europe; now: Spain.	20, 21
<i>P. marocanus</i> Pallary, 1918	Плиоцен–ныне: Марокко. Pliocene–now: Morocco.	22
<i>P. homsensis</i> Lea, 1864	Ныне: Сирия, Ливан, южная Турция. Now: Syria, Lebanon, southern Turkey.	23
Подрод <i>Schaliensia</i>		
<i>P. endlichi</i> White, 1877	Поздний Мел: США (Вашингтон, Вайоминг, Колорадо). Late Cretaceous: USA (Washington, Wyoming, Colorado).	20, 24
<i>P. nebrascensis</i> Meek, 1870	Поздний Мел: США (Вайоминг, Небраска, Южная Дакота). Late Cretaceous: USA (Wyoming, Nebraska, South Dakota).	25
<i>P. sinopae</i> Cockerell, 1915	Эоцен: США (Вайоминг). Eocene: USA (Wyoming).	24
<i>P. herrei</i> Hannibal, 1912	Эоцен: США (Калифорния). Eocene: USA (California).	26, 27
<i>P. hembeli</i> Conrad, 1835	Плейстоцен: США (Юта, Невада); ныне: США (Луизиана). Pleistocene: USA (Utah, Nevada); now: USA (Louisiana).	27
<i>P. marrianae</i> Johnson, 1983	Ныне: США (Алабама, Флорида). Now: USA (Alabama, Florida).	28, 29
10. Род <i>Margaritifera</i> Schumacher, 1816 (<i>M.</i>)		
<i>M. praesachalinensis</i> Chepalyga, 1976	Эоцен–Оligоцен: Россия (Камчатка). Eocene–Oligocene: Russia (Kamchatka).	30
<i>M. middendorffi</i> Rosén, 1926	Средний Эоцен: Япония; ныне: Россия (Камчатка, Сахалин, Кунашир), Япония (Хоккайдо). Middle Eocene: Japan; now: Russia (Kamchatka, Sakhalin, Kunashir), Japan (Hokkaido).	20
<i>M. martinsoni</i> Modell, 1964	Эоцен–Миоцен: Казахстан, Россия (Приморский край, восточное Прибайкалье). Eocene–Miocene: Kazakhstan, Russia (Primorsky region, eastern Baikal region).	12, 21
<i>M. condone</i> White, 1885	Миоцен: США (Орегон). Miocene: USA (Oregon).	24
<i>M. onariotis</i> Mayer, 1869	Миоцен: США (Аляска). Miocene: USA (Alaska).	26, 27
<i>M. falcata</i> Gould, 1850	Плиоцен–Ныне: тихоокеанское побережье Северной Америки. Pliocene–now: Pacific Coast of North America.	26, 27
<i>M. arca</i> Chepalyga, 1965	Поздний Плиоцен: Молдавия, юго-западная Украина. Late Pliocene: Moldova, southwestern Ukraine.	19

Вид / Species	Распространение /Distribution	Ссылки / References
<i>M. laevis</i> Hass, 1910	Ныне: Россия (Сахалин, Кунашир), Япония (Хоккайдо). Now: Russia (Sakhalin, Kunashir), Japan (Hokkaido).	31
<i>M. dahurica</i> Middendorff, 1850	Ныне: Россия (Приморский край, Хабаровский край, Забайкальский край), северный Китай. Now: Russia (Primorsky region, Khabarovsk region, Trans-Baikal region), northern China.	31
<i>M. margaritifera</i> Linnaeus, 1758	Плиоцен: западная Европа; Ныне: западная Европа, Россия (Северо-западный и Северный макрорегионы), восточная Канада, северо-восток США. Pliocene: western Europe; Now: western Europe, Russia (Northwestern and Northern macroregions), eastern Canada, the northeastern USA.	9, 31

Примечание. 1 – [Skawina, Dzik, 2011]; 2 – [Van Damme et al., 2015]; 3 – [Любас и др., 2012 (Lyubas et al., 2012)]; 4 – [Fang et al., 2009]; 5 – [Gu, 1998]; 6 – [National..., 2019]; 7 – [Database..., 2005]; 8 – [Kim et al., 2015]; 9 – [Старобогатов, 1970 (Starobogatov, 1970)]; 10 – [Baird, 2000]; 11 – [Мартинсон 1956 (Martinson, 1956)]; 12 – [Толстикова, 1974 (Tolstikova, 1974)]; 13 – [Любас, 2015 (Lyubas, 2015)]; 14 – [Delvene, Araujo, 2009]; 15 – [Munt, Delvene, 2017]; 16 – [Богачев, 1924 (Bogachev, 1924)]; 17 – [Watters, 2001]; 18 – [Schneider, Prieto, 2011]; 19 – [Chepalyga, 1965]; 20 – [Araujo et al., 2016]; 21 – [Bolotov et al., 2016b]; 22 – [Araujo et al., 2009]; 23 – [Vikhrrev et al., 2017]; 24 – [Graf, Cummings, 2019]; 25 – [Cobban, Merewether, 1983]; 26 – [Henderson, 1935]; 27 – [Hannibal, 2012–2013]; 28 – [Smith, 2001]; 29 – [Williams et al., 2014]; 30 – [Синельникова и др., 1976 (Sinelnikova et al., 1976)]; 31 – [Zotin, 2017]; 32 – [Чепалыга, 1967 (Chepalyga, 1967)]; 33 – Чепалыга, Чепалыга, 2005 (Chepalyga, Chepalyga, 2005) 34 – Невеская и др., 2013 (Nevesskaya et al., 2013).

2. Филогения вымерших родов

Непосредственными предшественниками моллюсков отряда Unionida считаются представители отряда Trigoniida, обитающие в морских и солоноватых водах. Оба отряда роднит сходная морфология личинок (глохидиев), паразитирующих в тканях рыб [Graf, Cummings, 2006; Skawina, Dzik, 2011]. С другой стороны, раковины моллюсков Trigoniida имеют на внутренней стороне мантийные отпечатки, которые для пресноводных моллюсков служат диагностическим признаком Margaritiferidae.

Вселение моллюсков в пресные воды, по видимому, произошло в начале Среднего Триаса (247–242 млн. лет назад) в юго-восточной части побережья океана Тетис (будущие Замбия, Танзания, Родезия, Индия) (рис. 2). В результате появились первые моллюски семейства Margaritiferidae, представленные видом *Tihkia karrooensis*. Появление *Tihkia* произошло по геологическим меркам почти сразу после появления первых анадромных осетровых рыб семейства Erollichthyidae (Acipenseriformes) в Раннем Триасе (252–247 млн. лет назад) [Fossilworks..., 2019]. Рыбы этого отряда служат хозяевами для личинок некоторых современных видов Margaritiferidae [Araujo et al., 2016]. Можно предположить, что они являлись хозяевами также для личинок вымерших родов жемчужниц, способствовали вселению моллюсков в пресные воды и дальнейшему их распространению.

В конце Среднего Триаса на юго-восточной оконечности Пангеи (будущая Австралия) появились первые моллюски еще одного семейства отряда Unionida – Hyriidae. Ос-

тается неясным, произошли ли моллюски этого семейства из представителей Margaritiferidae или они появились в результате повторного вселения в пресные воды моллюсков отряда Trigoniida. В последнем случае, исходя из принципа монофилетического происхождения таксонов, следует выделить Hyriidae в отдельный отряд. Мы же будем считать первый вариант предпочтительнее.

В Позднем Триасе можно выделить следующие события (рис. 3). Моллюски семейств Margaritiferidae и Hyriidae распространяются на запад в район будущего Атлантического океана. В этом регионе впервые появляются представители семейства Unionidae. Морфологически и генетически это семейство ближе к Margaritiferidae, чем к Hyriidae [Hoeh et al., 2001]. Поэтому Margaritiferidae можно рассматривать как семейство родительское по отношению к Unionidae.

Margaritiferidae распространяются далее на восток вдоль побережья Лавразии вплоть до самой восточной оконечности. Этот процесс сопровождается появлением трех родов, каждый с одним видом: *Proarcardopsis jensisensis*, *Martinsoniconcha mongolica*, *Shifangella margaritiferaformis* [Fang et al., 2009; Невеская и др., 2013 (Nevesskaya et al., 2013)]. Логично предположить, что формирование родов осуществлялось последовательно по мере распространения моллюсков в ряду *Tihkia* – *Proarcardopsis* – *Martinsoniconcha* – *Shifangella*.

Этот процесс сопровождался удлинением раковины моллюсков (табл. 1). В Позднем Триасе места обитания моллюсков соответствуют распространению осетровых рыб

Acipenseriformes.

В Юре (рис. 4) *Proarcidopsis* широко расселяется по территории Лавразии вплоть до самых восточных территорий. Его ареал сокращается в Меловом периоде, и в Позднем Меле (100–66 млн. лет назад) этот род вымирает (рис. 5) [Любас и др., 2012 (Lyubas et

al., 2012)].

Martinsoniconcha также увеличивает свой ареал в Юре, хотя и не так широко, как *Proarcidopsis*, ограничиваясь территорией будущей Средней Азии, Монголии и Восточной Сибири.



Отряд Trigoniida: ● Myophoriidae ● Trigonodidae
Отряд Unionida: ● Margaritiferidae=Silesunionidae ● Hyriidae

Рис. 2. Распространение двустворчатых моллюсков отрядов Trigoniida и Unionida в Среднем Триасе (247–237 млн. лет назад).

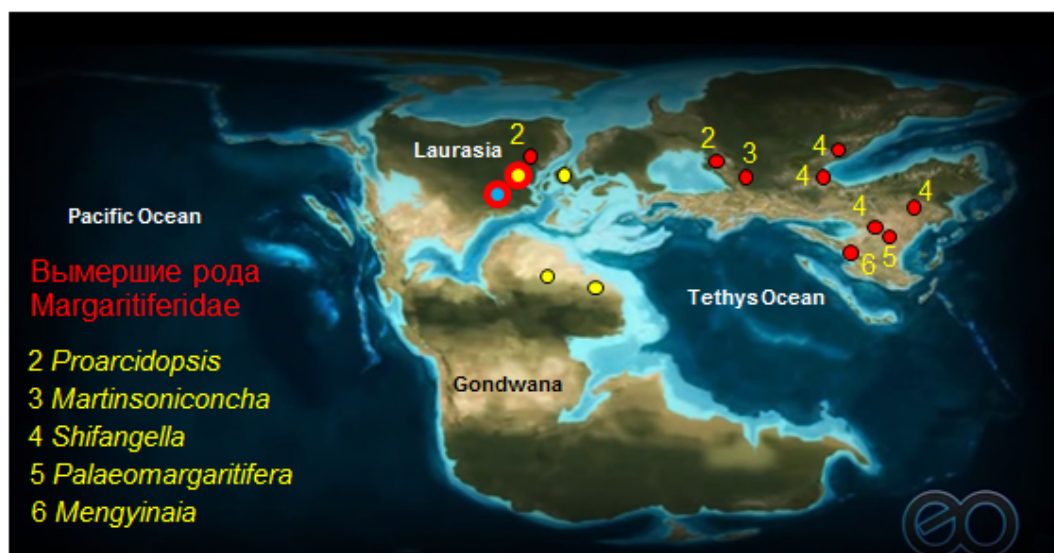
Fig. 2. Distribution of bivalves of orders Trigoniida and Unionida in Middle Triassic (247–237 Ma).



● Margaritiferidae (вымершие рода) ● Unionidae ● Hyriidae

Рис. 3. Распространение двустворчатых моллюсков отряда Unionida в Позднем Триасе (237–201 млн. лет назад).

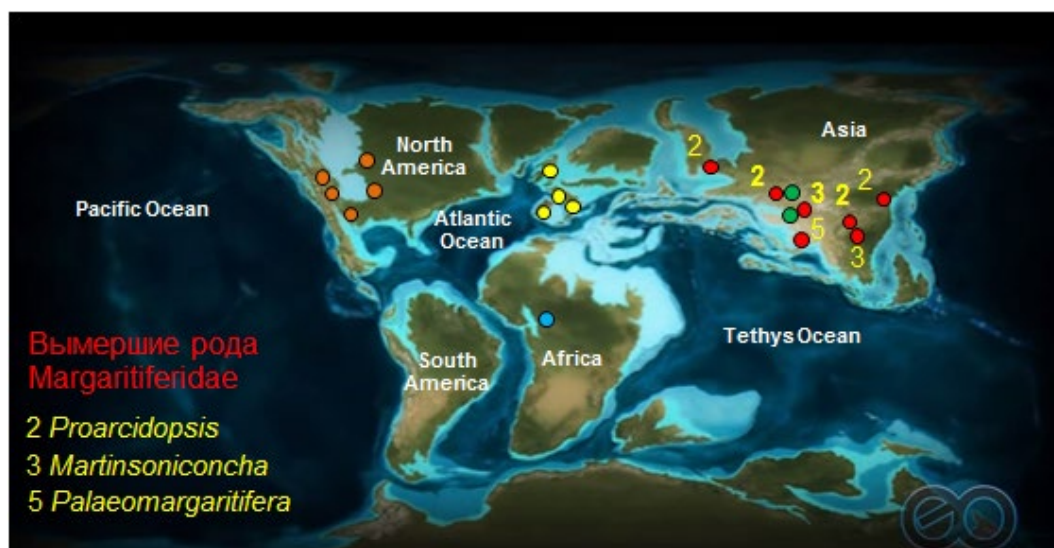
Fig. 3. Distribution of bivalves of order Unionida in Late Triassic (237–201 Ma).



● Вымершие рода ● *Pseudunio*
 Вероятные места возникновения: ● *Pseudunio* ● *Cumberlandia*

Рис. 4. Распространение двустворчатых моллюсков семейства Margaritiferidae в Юрском периоде (201–145 млн. лет назад).

Fig. 4. Distribution of bivalves of family Margaritiferidae in Jurassic (201–145 Ma).



● *Pseudunio* (*Pseudunio*) ● *Pseudunio* (*Schalienaia*)
 ● Вымершие рода ● *Cumberlandia* ● *Gibbosula*

Рис. 5. Распространение двустворчатых моллюсков семейства Margaritiferidae в Меловом периоде (145–66 млн. лет назад).

Fig. 5. Distribution of bivalves of family Margaritiferidae in Cretaceous (145–66 Ma).

Последние находки представителей этого рода датируются Ранним Мелом (145–100 млн. лет назад) (рис. 5) [Любас и др., 2012 (Lyubas et al., 2012)].

Shifangella в Юрском периоде распространяется на Запад. Этот род вымирает к началу Поздней Юры (рис. 4) [Любас и др., 2012 (Lyubas et al., 2012)].

В Ранней Юре (201–174 млн. лет назад) появляются еще два рода (*Mengyinaia* и *Palaeomargaritifera*), все виды которых локализованы на территории Китая (провинции Сычу-

ань и Шаньдун) (рис. 4) [Fang et al., 2009; Любас и др., 2012 (Lyubas et al., 2012)]. Исходя из морфологии представителей этих родов и месту их обитания, по всей видимости, они произошли из моллюсков рода *Shifangella* (рис. 1). *Mengyinaia* вымер, вероятно, в Поздней Юре (164–145 млн. лет назад), *Palaeomargaritifera* – в Позднем Меле (100–66 млн. лет назад) [Любас и др., 2012 (Lyubas et al., 2012)].

Филогения современных родов.

Сопоставляя морфологические признаки моллюсков, можно предположить, что три со-

временных рода произошли от представителей разных вымерших родов (табл. 1, рис. 1). Для *Pseudunio* родительским родом можно считать *Proaracidopsis*. Эти рода сходны по таким признакам, как овальная форма раковины, два латеральных зуба на левой створке и один на правой. *Cumberlandia* и *Shifangella* имеют одинаковую удлиненную форму и сходное строение замка. Для *Gibbosula* характерно наличие двух латеральных зубов на правой створке, что сближает его с родом *Palaeomargaritifera*.

Составление филогении современных родов облегчается возможностью учета данных молекулярно-генетического анализа. Однако кладограммы, построенные на основании генетических признаков, противоречат как друг другу, так и кладограммам, основанным на морфологических и палеонтологических данных. Так, наиболее древний из современных родов по одним построениям – *Pseudunio* [Ma, 1996; Bolotov et al., 2016a], по другим – *Cumberlandia* [Araujo et al., 2009; Inoue et al., 2014], по третьим – *Gibbosula* [Araujo et al., 2016]. Другое противоречие связано с тем, что *Cumberlandia*, с одной стороны, демонстрирует наибольшую генетическую близость с *Pseudunio* [Huff et al., 2004; Araujo et al., 2016], с другой стороны, – с *Gibbosula* [Bolotov et al., 2016a]. В какой-то степени эти противоречия снимаются предложенной гипотезой о происхождении трех современных родов от представителей разных вымерших родов. Филогенетическая связь *Proaracidopsis* → *Shifangella* определяет генетическое сходство *Pseudunio* и *Cumberlandia*, а связь *Shifangella* → *Palaeomargaritifera* – генетическую близость *Cumberlandia* и *Gibbosula*.

Согласно палеонтологическим сведениям наиболее ранние находки из трех современных родов принадлежат *Pseudunio* (Средняя Юра). Однако следует учитывать также палеогеографические данные. Обнаружение *Cumberlandia* и *Pseudunio* и в Северной Америке, и в Европе позволяет предположить, что эти рода образовались на территории Северной Америки еще до отделения от нее островов, образовавших впоследствии западную Европу, т.е. не позднее Ранней Юры [Fossilworks..., 2019].

Большая генетическая близость *Cumberlandia* к европейским *Pseudunio* по сравнению с американскими свидетельствует о том, что европейские виды можно рассматривать в качестве родительского таксона для американ-

ских видов. Их разделение произошло в результате географической изоляции мест обитания при отделении от Северной Америки западно-европейских островов в Ранней Юре. Таким образом, имеющиеся данные свидетельствуют о гетерогенности *Pseudunio*. Этот род можно разделить на две группы, различающиеся не только географически, но и генетически [Araujo et al., 2016; Bolotov et al., 2016a].

Если придерживаться монофилетического происхождения *Pseudunio*, можно придать группам статус подрода. Для видов, переместившихся в бассейн Средиземного моря, я предлагаю обозначить подрод названием рода. Для видов Северной Америки – использовать освободившееся наименование *Schaliennaia*, ранее предложенное Старобогатовым, 1970 [Starobogatov, 1970] для *P. hembeli*.

Следует отметить значительное морфологическое сходство представителей обоих подродов. Надежного диагностического признака, позволяющего их различить, не найдено [Smith, 2001, Zotin, 2017]. Одним из таких признаков могла бы стать складчатость задней части раковины, отчетливой у американских видов и в значительной степени редуцированной у средиземноморских видов. Однако у вымершего европейского вида *P. flabellatus* складчатость хорошо выражена [Schneider, Prieto, 2011], и этот признак не может считаться ключевым. Поэтому Margaritiferidae, обитающие в Северной Америке (*P. hembeli*, *P. marrianae*) и бассейне Средиземного моря (*P. auricularius*, *P. maroccanus*, *P. homsensis*), объединены в один род *Pseudunio*.

Возможны и другие варианты построения филогении рода. Например, можно считать американские и средиземноморские виды отдельными сестринскими родами, каждый из которых произошел от представителей *Proaracidopsis*. Другой вариант – вслед за Болотовым и соавторами [Bolotov et al., 2016a] – включить американские виды в род *Margaritifera*, с которым они генетически близки. Однако следует учитывать важные различия между этими родами. Во-первых, по морфологии американские виды ближе к средиземноморским *Pseudunio*, чем к *Margaritifera*. Во-вторых, существенная особенность *Margaritifera* – паразитирование на жабрах лососевых рыб Salmonidae, тогда как рыбами-хозяевами для *Pseudunio* служат рыбы других семейств [Altaba, López, 2001; Terui, Miyazaki, 2015].

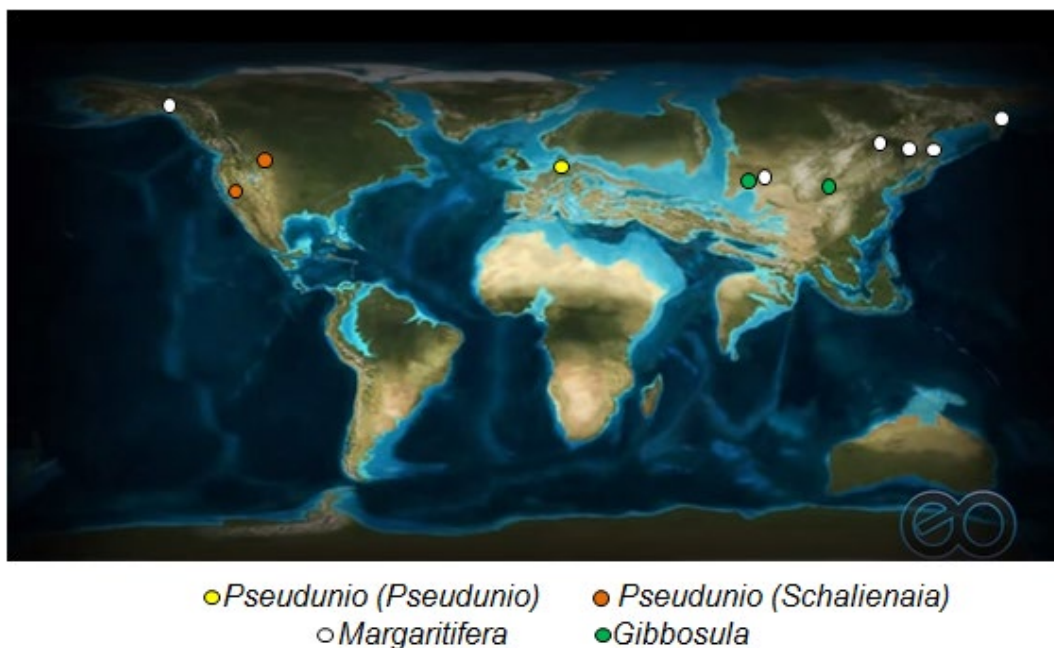


Рис. 6. Распространение двустворчатых моллюсков семейства Margaritiferidae в Эоцене и Олигоцене (56–23 млн. лет назад).

Fig. 6. Distribution of bivalves of family Margaritiferidae in Eocene and Oligocene (56–23 Ma).

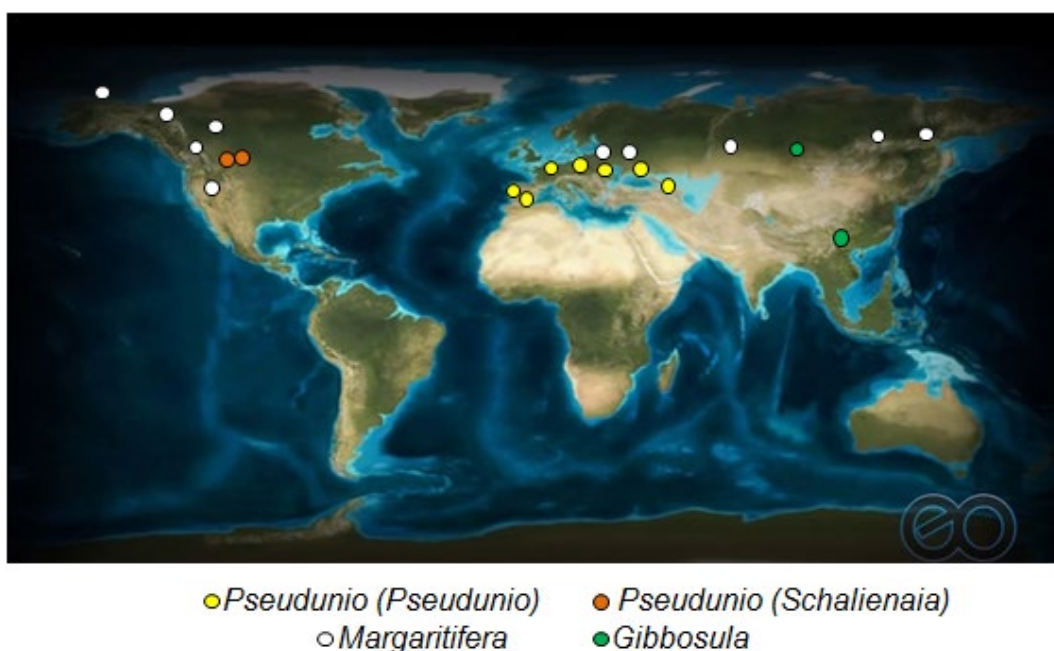


Рис. 7. Распространение двустворчатых моллюсков семейства Margaritiferidae в в в Миоцене и Плиоцене (23–3 млн. лет назад).

Fig. 7. Distribution of bivalves of family Margaritiferidae in Miocene and Pliocene (23–3 Ma).

Исходным видом для *Pseudunio (Pseudunio)* можно считать *P. valdensis*. Он был найден в Средней и Поздней Юре северной Африки и Великобритании, а также в Раннем Меле Испании, Великобритании и Франции [Van Damme et al., 2015, Munt, Delvene, 2017], что свидетельствует о возникновении *P. valdensis* на территории Северной Америки не позднее Ранней Юры (рис. 4, 5). Действительно, будущий Пиренейский полуостров и остров, в дальнейшем сформировавший Британские о-ва

и северную Францию, отделились от североамериканского континента независимо, не контактируя друг с другом, по крайней мере, до Раннего Мела. В северную Африку *P. valdensis* проник, по всей видимости, независимо от испанских и английских популяций, поскольку в Юрском периоде острова, составившие позднее Пиренейский п-в и Великобританию, не контактировали с Африкой [Fossilworks..., 2019]. Это могло произойти либо путем перемещения вместе с островами, отде-

лившихся от будущей Северной Америки и затем соединившихся с северо-западной частью Африки, либо путем распространения вдоль побережья через перешеек между Гондваной и Лавразией, еще существовавший в Юрском периоде.

То же можно сказать и о находках в Сахаре *Cumberlandia* в Раннем Меле (рис. 5).

Pseudunio (*Schalienskaia*) в Меловом периоде широко распространился по территории Северной Америки, достигнув побережья Западного внутреннего моря (рис. 5). Моллюски этого подрода являются наиболее вероятными предшественниками рода *Margaritifera*.

Основная проблема, связанная с *Margaritifera*, заключается в том, что многие авторы включают в него все современные и ряд вымерших видов [Мартинсон 1956 (Martinson, 1956); Araujo et al., 2016; Bolotov et al., 2016a; Graf, Cummings, 2019]. По моему мнению, в этот род следует включать только те виды, личинки которых паразитируют на лососевых рыбах. Согласно современным палеонтологическим данным лососевые рыбы *Oncorhynchus* возникли в Эоцене, а лососи *Salmo*, на жабрах которых паразитируют личинки *M. margaritifera*, – в Миоцене [Осинов, 2004 (Osinov, 2004)]. Следовательно, жемчужницы рода *Margaritifera* не могли появиться раньше эоцена, а *M. margaritifera* – раньше миоцена. Повидимому, именно в Эоцене сформировался род *Margaritifera* в реках тихоокеанского бассейна Северной Америки.

Для рода *Cumberlandia* палеонтологические находки известны только из Раннего Мела северо-западной Африки (рис. 5), если считать, что Старобогатов, 1970 [(Starobogatov, 1970)] правильно отнес их к этому роду. В настоящее время единственный вид *Cumberlandia monodonta* сохранился только на ограниченной территории бассейна р. Миссисипи (рис. 8).

Gibbosula (*G. elongatus*) возникает в Раннем Меле на территории, близкой к местам обитания трех вымерших родов: *Proarcidopsis*, *Martinsoniconcha* и *Palaeomargaritifera*. Исходя из морфологии раковины (рис. 1), только *Palaeomargaritifera* может рассматриваться в качестве родительского таксона для *Gibbosula*. В эволюции рода последовательно сменяются виды *G. elongatus* (Ранний Мел–Ранний Миоцен) [Любас и др., 2012 (Lyubas et al., 2012)], *G. infans* (Эоцен–Олигоцен) [Толстикова, 1974 (Tolstikova, 1974)] и *G. laosensis* (Плейстоцен–ныне) [Любас, 2015 (Lyubas, 2015)] (рис. 5–8).

Схема филогении родов семейства *Margaritiferidae* представлена на рис. 9.

Филогения современных видов.

Виды трех современных родов (*Cumberlandia*, *Gibbosula*, *Pseudunio*) теплолюбивы и распространены в узком интервале широт от 32° до 42° с.ш. Виды рода *Margaritifera* тяготеют к северным широтам. Для большинства из них 42° с.ш. является самой южной границей ареала. Такое температурное предпочтение сыграло существенную роль в эволюции семейства. Глобальное похолодание, наблюдавшееся с Раннего Эоцена до Позднего Плейстоцена [Иорданский, 2012 (Iordanskij, 2012)], привело к оттеснению теплолюбивых видов на юг и резкому сокращению их ареала. Все современные виды родов *Cumberlandia*, *Gibbosula* и *Pseudunio* эндемичны [Zotin, 2017]. Для моноспецифического рода *Cumberlandia* филогения вида и рода совпадает. Для современных видов рода *Gibbosula*, известны только палеонтологические находки *G. lajsensis* из плейстоцена. Поэтому филогения современных видов в данном случае не отличается от филогении рода. Схема филогении видов *Pseudunio* и *Margaritifera* приведена на рис. 10.

Pseudunio valdensis (предполагаемый родоначальник подрода *Pseudunio*) перестает обнаруживаться, начиная со Среднего Мела (145–100 млн. лет назад).

В Эоцене описаны единичные находки группы видов, объединенные в данной работе под наименованием *P. flabellatus*. Эти виды широко распространились по всей территории Западной Европы от Португалии до Польши в Раннем Миоцене. В Позднем Миоцене *P. flabellatus* расселился дальше на восток до Закавказья (рис. 7) [Watters, 2001; Schneider, Prieto, 2011]. Группа видов *P. flabellatus* просуществовала до Позднего Плиоцена (3.6–2.6 млн. лет назад).

Появление *P. marocanus* в Марокко, как отмечают Ван Дамм и соавторы [Van Damme et al., 2015], не имеет прямого отношения к африканским мезозойским окаменелостям. Повидимому, заселение предшественников этого вида в Африку произошло в Раннем Миоцене, когда Пиренейский п-в соединился с Африкой [Погорелов, 2013 (Pogorelov, 2013)]. Формирование *P. marocanus*, вероятно, началось после географической изоляции популяций северо-западной Африки вследствие образования Гибралтара в Раннем Плиоцене (5 млн. лет назад) [Несис, 1998 (Nesis, 1998)], что подтверждается палеонтологическими находками *P. marocanus* [Van Damme et al., 2015].

Начиная с Миоцена и вплоть до Среднего Плейстоцена на территории Чехии, Словакии Молдавии найден вид *P. robustus*, кото-

рый, вероятно, является непосредственным потомком *P. flabellatus* [Cherpaluga, 1965].

В Раннем Плейстоцене Молдавии и юго-западной Украины отмечены находки *P. moldavicus* (рис. 8) [Чепалыга, Чепалыга, 2005 (Cherpaluga, Cherpaluga, 2005)].

Современный вид *P. auricularius* известен, начиная с Плейстоцена [Bolotov et al., 2016b]. Арауйо и соавторы [Araujo et al., 2016] высказали предположение, что непосредственный предшественник этого вида – *P. flabellatus* (точнее, *P. robustus*, который эти авторы считают синонимом *P. flabellatus*). Если принять эту точку зрения, то *P. auricularius* и *P. maroccanus* следует признать сестринскими видами.

Проникновению моллюсков на территорию Передней Азии способствовало формирование в Раннем Миоцене (13–10 млн. лет назад) изолированного Сарматского моря и позднее – пресноводного Понтического моря (8 млн. лет назад).

Перешеек, соединяющий Европу и Малую Азию, образовывался несколько раз и окончательно перестал существовать 8 тыс. лет назад [История..., 2018 (Istoriya..., 2018)].

В связи с этим, вполне вероятно, что непосредственный предшественник *P. homsensis* – *P. auricularius*. Окончательное формирование *P. homsensis*, возможно, произошло после географической изоляции популяций моллюсков Передней Азии в Голоцене.

Такую последовательность филогении подтверждают данные генетического анализа, согласно которым *P. auricularius* генетически ближе к *P. homsensis*, чем к *P. maroccanus* [Vikhrev et al., 2017].

Сведения по американским видам под рода *Pseudunio* (*Schaliennaia*) малочисленны, несмотря на активные исследования. Во многом это связано с исчезновением в меловом периоде Западного внутреннего моря [Mitrovica et al., 1989], в бассейне которого обитали два вида: *P. endlichi* и *P. nebrascensis* (рис. 5).

В Эоцене обнаружены еще два вида – *P. sinopae* и *P. herrei* (рис. 6). *P. herrei* обитал на побережье Калифорнии, где долины рек в это время были полностью окружены горами [Blakey, 2018]. Поэтому его распространение за пределы мест обитания кажется маловероятным.

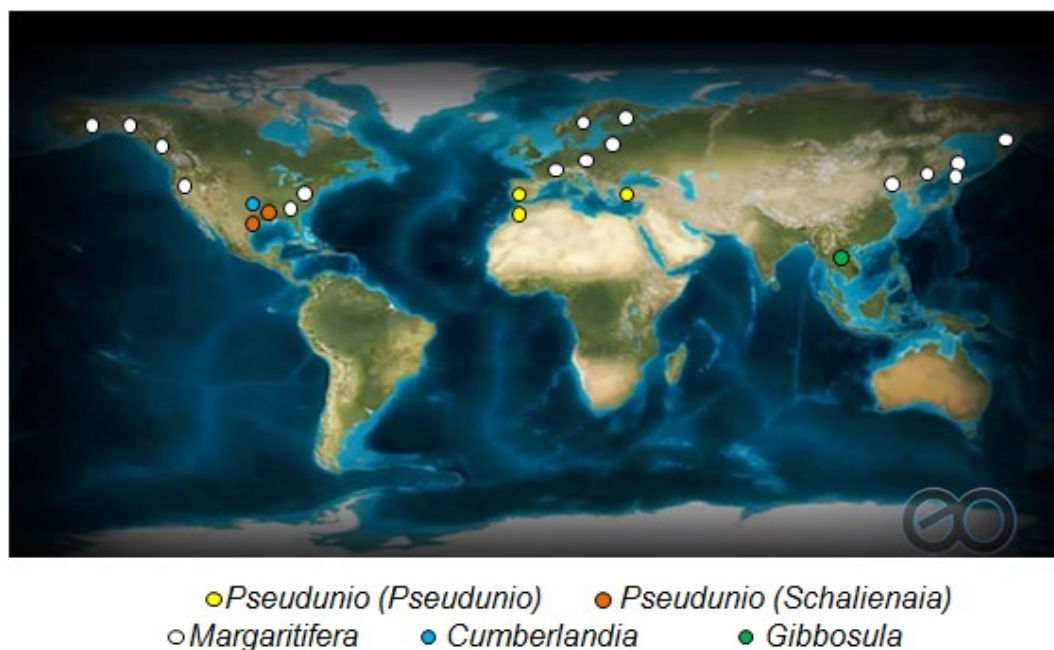


Рис. 8. Распространение двустворчатых моллюсков семейства Margaritiferidae в Четвертичном периоде (2.58–0 млн. лет назад).

Fig. 8. Distribution of bivalves of family Margaritiferidae in Quaternary (2.58–0 Ma).

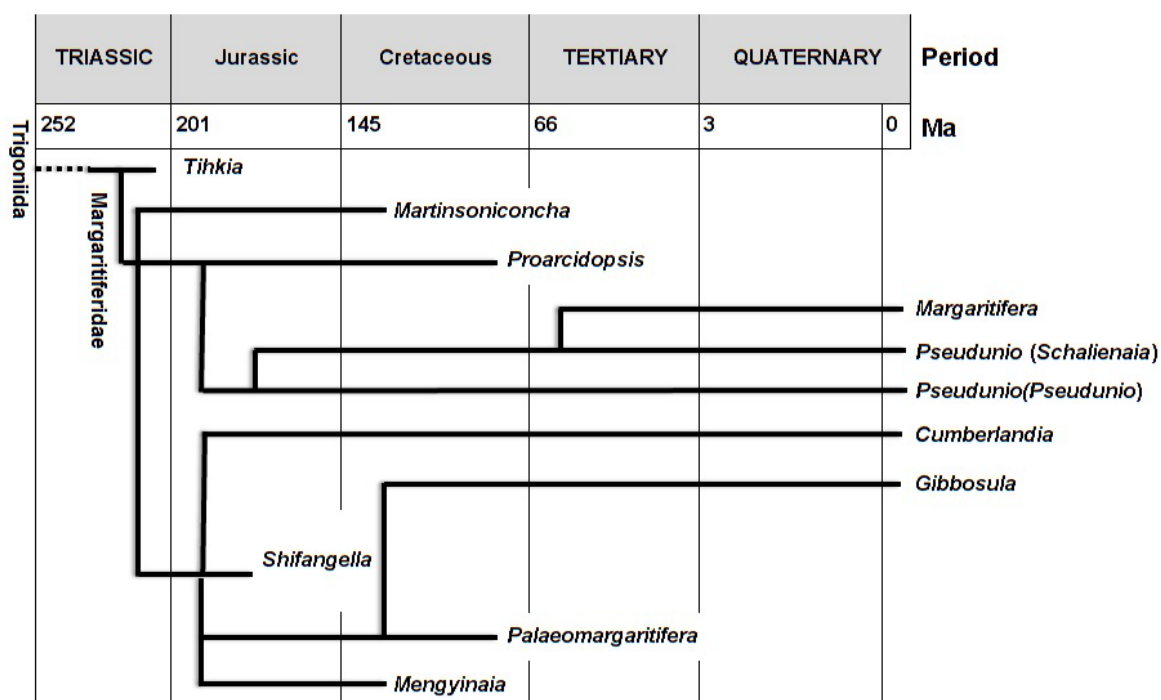


Рис. 9. Схема филогении родов семейства Margaritiferidae.

Fig. 9. Scheme of phylogeny of the genera of the family Margaritiferidae.

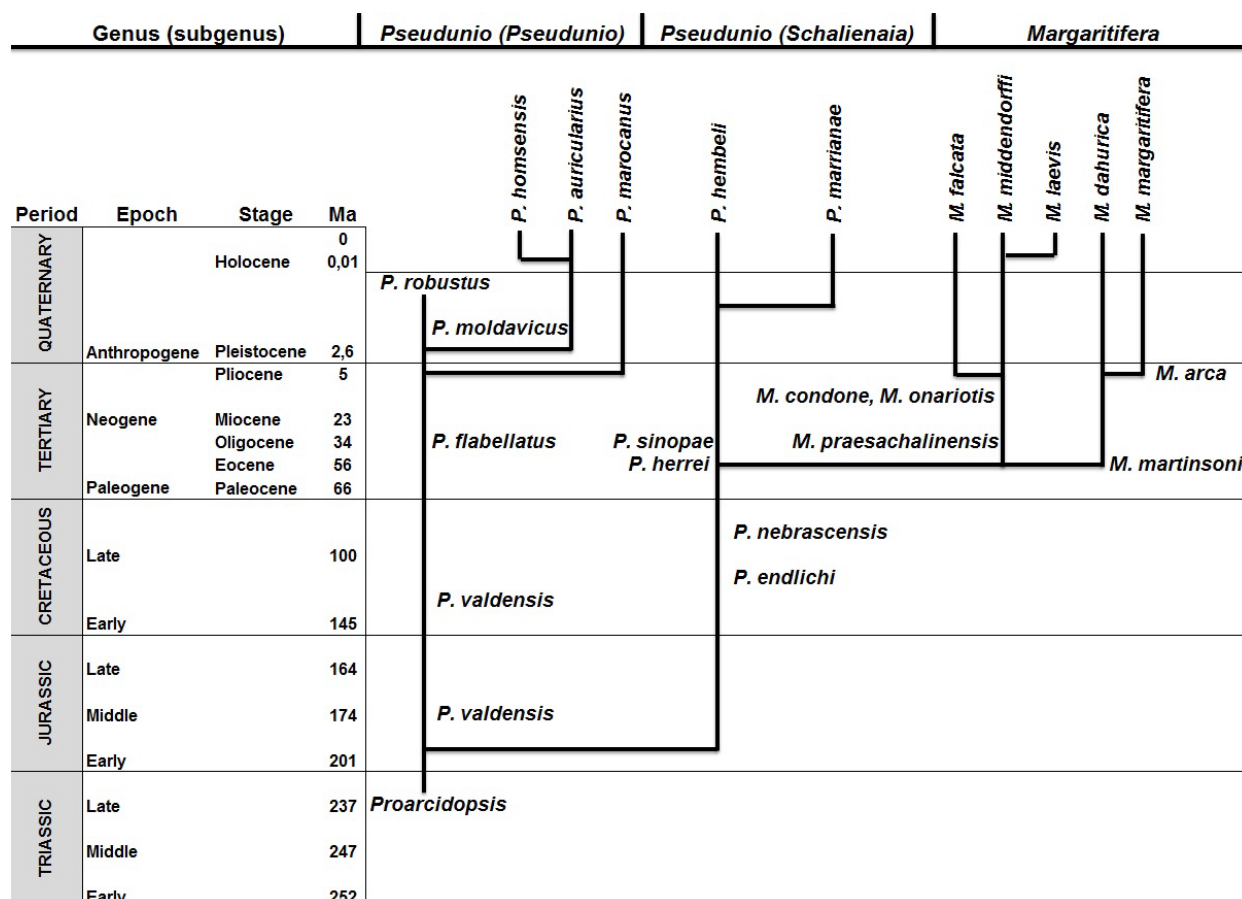


Рис. 10. Схема филогении видов родов *Pseudunio* и *Margaritifera*.

Fig. 10. Scheme of phylogeny of the species of the genera *Pseudunio* and *Margaritifera*.

P. sinopae найден на территории штата Вайоминг. В этом штате близко подходят друг к другу бассейны рек Колумбия, Колорадо и Миссури [Andersen, 2006], что дает возмож-

ность расселения моллюсков как в южном, так и северном направлении. Вероятно, *P. sinopae* – непосредственный предшественник или синоним *P. hembeli*. В результате начавшегося в

Раннем Эоцене глобального похолодания ареал популяций, обитавших в бассейнах рек Колорадо и Миссисипи, все дальше смещался на юг. В р. Колорадо они полностью вымерли. Ископаемые остатки *P. hembeli* (штаты Юта и Невада) датируются Плейстоценом [Hannibal, 2012–2013]. Популяции бассейна р. Миссисипи в настоящее время существуют только в р. Рэд Ривер (штат Луизиана) [Araujo et al., 2016].

P. hembeli генетически близок к *P. marrianae* и, вероятно, является его непосредственным предшественником. *P. marrianae* географически изолирована от *P. hembeli* и обитает восточнее – в бассейнах рек Алабама и Эскамбия (штаты Алабама, Флорида) [Williams et al., 2014; Araujo et al., 2016]. По мнению Араухо и соавторов разделение видов произошло в конце Плиоцена.

При распространении *P. sinopae* в бассейн р. Колумбия, впадающей в Тихий океан в районе г. Астория (Орегон), моллюски попали в совершенно новые для них экологические условия. Адаптация к постоянно уменьшающейся температуре, а также переход к паразитированию на только что появившихся лососевых рыбах способствовало формированию нового холодолюбивого рода *Margaritifera*, уже в Эоцене проникшего на тихоокеанское побережье Азии и расселившегося по бассейну р. Амур на запад вплоть до Казахстана (рис. 6) [Толстикова, 1974 (Tolstikova, 1974); Bolotov et al., 2016b].

Для тихоокеанского бассейна Северной Америки первые ископаемые виды *Margaritifera* известны из Миоцена (*M. condone*, Орегон и *M. onariotis*, Аляска) [Henderson, 1935; Hannibal, 2012–2013; Graf, Cummings, 2019]. Однако, весьма вероятно, что эти виды появились еще в Эоцене, если учесть находки *M. praesachalinensis* в Эоцене Камчатки [Синельникова и др., 1976 (Sinelnikova et al., 1976)]. Не исключено, что эти три вида синонимичны.

M. praesachalinensis, по-видимому, – непосредственный предшественник или синоним *M. middendorffi*. Об этом свидетельствует как

морфологическое сходство этих видов [Синельникова и др., 1976 (Sinelnikova et al., 1976)], так и генетическая близость *M. middendorffi* с моллюсками *Pseudunio* (*Schalienskaia*) [Araujo et al., 2016; Bolotov et al., 2016a].

Дальнейшее видообразование происходило в трех направлениях:

1. На тихоокеанском побережье Северной Америки не позднее Плиоцена сформировался *Margaritifera falcata*.

2. На основе *M. middendorffi* образовался *M. laevis*. Это событие, по-видимому, связано с отделением в Голоцене (около 10 тыс. лет назад) от материковой части острова, в дальнейшем разделившегося на острова Сахалин, Кунашир, и Хоккайдо, где эти виды обитают в настоящее время. Можно предположить, что *M. middendorffi* и/или *M. laevis* обитают и на островах малой курильской гряды, также отделившихся от Сахалино-Кунаширо-Хоккайдского острова [Сахалин..., 2018 (Sahalin..., 2018)].

3. В Эоцене в бассейне р. Амур образовался *M. martinsoni*, который просуществовал вплоть до Миоцена и, вероятно, явился родоначальником *M. dahurica*.

По всей видимости, изменение генома в ходе эволюции по этим трем направлениям шло с разной скоростью. В результате наименьшее генетическое расхождение с видами *Pseudunio* (*Schalienskaia*) наблюдается для *M. middendorffi*, наибольшее – для *Margaritifera falcata* [Araujo et al., 2016; Bolotov et al., 2016a].

Дальнейшая эволюция связана с проникновением моллюсков в реки бассейна Понтического моря, переходом на паразитирование в жабрах лососей рода *Salmo* и формированием в Позднем плиоцене (5–2.5 млн. лет назад) *M. arca* – предшественника или синонима пресноводной жемчужницы *M. margaritifera*. *M. margaritifera* распространилась по территории Европы и вместе с атлантическим лососем *Salmo salar* проникла на атлантическое побережье Северной Америки (рис. 8).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Предполагаемая филогения родов и видов семейства Margaritiferidae отличается от предложенных ранее по ряду показателей. Так, местом возникновения семейства предлагается считать западное побережье океана Тетис, а не восточное, как считалось ранее. Время происхождения отодвинуто на начало Среднего Триаса (ранее считалось, что семейство Margaritiferidae появилось в Позднем Триасе. Высказана гипотеза о происхождении трех современных родов от разных вымерших родов:

Pseudunio – от *Proarcidopsis*, *Cumberlandia* – от *Shifangella*, *Gibbosula* – от *Palaeomargaritifera*. Пересмотрено время возникновения современных родов и видов. Род *Pseudunio* разделен на два подрода – *Pseudunio* и *Schalienskaia*. На мой взгляд, филогения вполне соответствует имеющимся на настоящий момент фактам. Однако некоторые ее положения обоснованы недостаточно и будут уточняться по мере накопления новых данных.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Богачев В.В. Пресноводная фауна Евразии // Труды геол. ком. Новая сер. № 135. Ч. 1. 1924. 255 с.
- Геохронологическая шкала времени. 2019. <http://dinoera.com/paleontology/geologicheskaya-shkala-vremeni/geohronologicheskaya-shkala-vremeni>
- Зотин А.А. Закономерности роста и энергетического обмена в онтогенезе моллюсков. Автореф. дис. докт. биол. наук. М.: ИБР РАН, 2009. 30 с.
- Зотин А.А. Филогения в семействе Margaritiferidae (Bivalvia) // The scientific method. 2018. Vol. 1. № 16. P. 24–38.
- Иорданский Н.Н. История жизни // Универсальная и глобальная история. Эволюция Вселенной, Земли, жизни и общества. Волгоград: Учитель, 2012. С. 249–277.
- История Черного моря. 2018. http://www.blacksea.su/history_page.html
- Любас А.А. Палеорекострукция среды обитания пресноводных моллюсков в неоген-четвертичных водотоках с экстремальными природными условиями. Канд. дисс. Архангельск: Институт экологических проблем Севера УрО РАН, 2015. 24 с.
- Любас А.А., Болотов И.Н., Крячюнас В.В. Изменения фауны и ареалов пресноводных жемчужниц (Bivalvia, Unionoida: Margaritiferidae) в мезозое // Вестник северного (арктического) федерального университета. Сер. естественные науки. 2012. № 4. С. 75–81.
- Мартинсон Г.Г. Определитель мезозойских и кайнозойских пресноводных моллюсков Восточной Сибири. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 92 с.
- Невеская Л.А., Попов С.В., Гончарова И.А., Гужов А.В., Янин Б.Т., Полуботко И.В., Бяков А.С., Гаврилова В.А., Зонина Т.Н. Двустворчатые моллюски России и сопредельных стран в фанерозое. Тр. ПИН РАН. Т. 294. М.: Научный Мир, 2013. 524 с.
- Несис К.Н. Как Черное озеро стало Черным морем // Природа. 1998. № 3. С. 107–109.
- Осинов А.Г. Лососевые рыбы (Salmonidae, Salmoniformes): происхождение, эволюция, филогения, систематика, охрана. Автореф. дис. докт. биол. наук. М.: МГУ, 2004. 48 с.
- Погорелов Р. Движение материков. Изменения поверхности Земли в прошлом и будущем. 2013. http://samlib.ru/p/pogorelow_r_j/robert28.shtml
- Сахалин – соединен с материком... Отголоски истории. 2018. http://www.karpeko.info/news/sakhalin_soedinjon_s_materikom/2018-01-07-887
- Синельникова В.Н., Фотьянова Л.И., Челебаева А.И., Скиба Л.А., Лупикина Е.Г., Чепалыга А.Л., Друщиц Б.Г. Мио-плиоцен Западной Камчатки (эрмановская свита и палеонтологическое обоснование ее возраста) // Труды ГИН. Вып. 294. М.: Наука, 1976. 131 с.
- Старобогатов Я.И. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов земного шара. Л.; Наука, 1970. 372 с.
- Толстикова Н.В. Палеогеновые пресноводные моллюски Зайсанской впадины и их палеолимонологическое значение // Проблемы исследования древних озер Евразии. Л.: Наука, 1974. С. 70–95.
- Чепалыга А.Л. Антропогенные пресноводные моллюски юга русской равнины и их стратиграфическое значение // Труды геологического института. 1967. Вып. 166. С. 1–221.
- Чепалыга А.Л., Чепалыга Р.Ю. Пресноводные моллюски тираспольского фаунистического комплекса: средиземноморские элементы // Проблемы палеонтологии и археологии юга России и сопредельных территорий. Ростов-на-Дону: Изд-во ООО ЦВВР, 2005. С. 111–112.
- Altaba C.R., López M.A. Experimental demonstration of viability for the endangered giant pearl mussel *Margaritifera auricularia* (Bivalvia: Unionoida) in its natural habitat // Boll. SOCo Rist. Nat. BaZears. 2001. Vol. 44. P. 15–21.
- Andersen R.N. Triple divide points and North American drainage basins. Eau Claire: Univ. Wisconsin, 2006. 31 p.
- Araujo R., Toledo C., Van Damme D., Ghamizi M., Machordom A. *Margaritifera marocana* (Pallary, 1918): a valid species inhabiting Moroccan rivers // J. Mollus. Stud. 2009. Vol. 75. P. 95–101. DOI: 10.1093/mollus/eyn043
- Araujo, R., Schneider S., Roe K.J., Erpenbeck D., Machordom A. The origin and phylogeny of Margaritiferidae (Bivalvia, Unionoida): a synthesis of molecular and fossil data // Zoologica Scripta. 2016. Vol. 46. P. 289–307. DOI: 10.1111/zsc.12217
- Artamonova V., Bolotov I., Klishko O., Bepalaja Y., Voroshilova I., Makhrov A., Frolov A., Vikhrev I., Gofarov M., Kolosova Y., Aksyonova O., Kondakov A., Paltser I., Sokolova S. Origin and routes of expansion of freshwater pearl mussels (*Margaritifera*) // Book of abstracts, International meeting on biology and conservation of freshwater bivalves. Braganca, Portugal: School of Agriculture, Polytechnic Institute of Braganca, 2012. P. 91
- Baird M.S. Life history of the spectaclecase, *Cumberlandia monodonta* Say, 1829 (Bivalvia, Unionoidea, Margaritiferidae). Master thesis. Springfield, Mo: Southwest Missouri State University. 2000. 108 p.
- Blakey R. Earth's Palaeogeography - Continental Movements through Time. 2009. <https://www.youtube.com/watch?v=mwfCmzAEiY8>
- Blakey R. The Cenozoic Timescale and Paleogeography. 2018. <http://cas2.unl.edu/~tfrank/History%20on%20the%20Rocks/Nebraska%20Geology/Cenozoic/cenozoic%20web/2/Timescale.html#6>
- Bolotov I., Vikhrev I., Bepalaya Yu., Artamonova V., Gofarov M., Kolosova Ju., Kondakov A., Makhrov A., Frolov

- A., Tumpeesuwan S., Lyubas A., Romanis T., Titova K. Ecology and conservation of the endangered Indochinese freshwater pearl mussel, *Margaritifera laosensis* (Lea, 1863) in the Nam Pe and Nam Long rivers, Northern Laos // Mongabay.com Open Access J. - Tropical Conserv. Sci. 2014. Vol. 7. № 4. P. 706–719.
- Bolotov I.N., Vikhrev I.V., Beshpalaya Yu.V., Gofarov M.Y., Kondakov A.V., Konopleva E.S., Bolotov N.N., Lyubas A.A. Multi-locus fossil-calibrated phylogeny, biogeography and a subgeneric revision of the Margaritiferidae (Mollusca: Bivalvia: Unionoida) // Mol. Phylogen. Evol. 2016a. Vol. 103. P. 104–121. DOI: 10.1016/j.ympev.2016.07.020
- Bolotov I.N., Vikhrev I.V., Beshpalaya Yu.V., Gofarov M.Y., Kondakov A.V., Konopleva E.S., Bolotov N.N., Lyubas A.A. Appendix B. List of fossil records of *Margaritifera* spp. which were used for choice of the phylogeny calibrations. 2016b. <https://www.researchgate.net/publication/305601202>
- Bolotov I.N., Vikhrev I.V., Lopes-Lima M., Gofarov M.Y., Konopleva E.S., Lyubas A.A., Lunn Z., Chan N., Bogan A.E. *Unio sella* and *U. sula*: A review of enigmatic taxonomic names linked to *Gibbosula laosensis* (Lea, 1863) (Bivalvia: Margaritiferidae: Gibbosulinae) // Raffles Bull. Zool. 2019. Vol. 67. P. 440–447. DOI: 10.26107/RBZ-2019-0035
- Chepalyya A.L. Fossil *Margaritifera* of Moldavia and southwestern Ukraine // Int. Geol. Rev. 1965. Vol. 7, № 10. P. 1847–1857.
- Cobban W.A., Merewether E.A. Stratigraphy and paleontology of Mid-Cretaceous rocks in Minnesota and contiguous areas. Washington: United States Government Printing Office, 1983. 52 p.
- Curole J.P., Foltz D.W., Brown K.M. Extensive allozyme monomorphism in a threatened species of freshwater mussel, *Margaritifera hembeli* Conrad (Bivalvia: Margaritiferidae) // Conserv. Genet. 2004. Vol. 5. P. 271–278. DOI: 10.1023/B:COGE.0000030005.14751.76
- Database of palaeontological fossils. China. 2005. <http://159.226.74.248:8000>
- Delvene G., Araujo R. Early Cretaceous non-marine bivalves from the Cameros and Basque-Cantabrian basins of Spain // J. Iberian Geol. 2009. Vol. 35 № 1. P. 19–34.
- Fang Z.-J., Chen J.-H., Chen C.-Z., Sha J.-G., Lan X., Wen S.-X. Supraspecific taxa of the Bivalvia first named, described, and published in China (1927–2007) // Univ. Kansas Paleontol. Contribut. 2009. № 17. P. 1–157.
- Fossilworks. Paleobiology Database. 2019. <http://fossilworks.org>.
- Graf D.L., Cummings K.S. Palaeoheterodont diversity (Mollusca: Trigonioidea + Unionoida): what we know and what we wish we knew about freshwater mussel evolution // Zool. J. Linn. Soc. 2006. № 148. P. 343–394. DOI: 10.1111/j.1096-3642.2006.00259.x
- Graf D., Cummings K. The MUSSEL Project: MUSSELp. 2019. <http://mussel-project.uwsp.edu/>
- Gu Z. Evolutionary trends in non-marine Cretaceous bivalves of northeast China // Bivalves: an Eon of evolution. 1998. P. 267–276.
- Hannibal H. A synopsis of the recent and tertiary freshwater Mollusca of the Californian province, based upon an ontogenetic classification // Proc. Malacol. Soc. London. 1912–1913. Vol. 10. P. 112–211.
- Henderson J. Fossil non-marine Mollusca of North America // Special papers. Geol. Soc. Amer. 1935. № 3. P. 1–313.
- Hoeh W.R., Bogan A.E., Heard W.H. A phylogenetic perspective on the evolution of morphological and reproductive characteristics in the Unionoida // Ecology and Evolution of the Freshwater Mussels Unionoida. Ser. Ecol. Stud. 2001. Vol. 145. P. 257–280.
- Huff S.W., Campbell D., Gustafson D.L., Lydeard C., Altaba C.R., Giribet G. Investigations into the phylogenetic relationships of freshwater pearl mussels (Bivalvia: Margaritiferidae) based on molecular data: implications for their taxonomy and biogeography // J. Mollus. Stud. 2004. Vol. 70. P. 379–388. DOI: 10.1093/mollus/70.4.379
- Inoue K., Monroe E.M., Elderkin C.L., Berg D.J. Phylogeographic and population genetic analyses reveal Pleistocene isolation followed by high gene flow in a wide ranging, but endangered, freshwater mussel // Heredity. 2014. Vol. 112. P. 282–290. DOI: 10.1038/hdy.2013.104
- Kim J.H., Lee C.K., Choi D.Y. *Margaritifera cf. isfarensis* (Chernishev) from the Amisan Formation, Nampo Group, Korea // J. Geol. Soc. Korea. 2015. Vol. 51. № 4. P. 357–362.
- Klishko O.K. Pearl mussels of the genus *Dahurinaia* (Bivalvia, Margaritiferidae): differently sized groups of *Margaritifera dahurica* Middendorff, 1850 // Biol. Bull. 2014. Vol. 41. № 5. P. 434–443. DOI: 10.1134/S1062359014050057
- Ma Q. Revision of Mesozoic Margaritiferidae in China and their development // Acta Palaeontol. Sin. 1996. Vol. 35. P. 408–429.
- Mitrovica J.X.; Beaumont C., Jarvis G.T. Tilting of continental interiors by the dynamical effects of subduction // Tectonics. 1989. Vol. 8. P. 1–1079.
- Munt M.C., Delvene G. A reappraisal of the Early Cretaceous margaritiferid *Margaritifera (Pseudunio) valdensis* (Mantell 1844). 2017. https://www.researchgate.net/publication/321978495_A_reappraisal_of_the_Early_Cretaceous_margaritiferid_Margaritifera_Pseudunio_valdensis_Mantell_1844
- Murzina S.A., Ieshko E.P., Zotin A.A. The freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera* L.: metamorphosis, growth, and development dynamics of encysted glochidia // Biol. Bull. 2017. Vol. 44. № 1. P. 6–13. DOI: 10.1134/S106235901701006X
- National infrastructure of mineral rocks and fossils resources for science and technology. 2019. <http://www.nimrf.net.cn/ept/detail?ptzyh=2332C0001000019225>
- Natural History Museum Rotterdam. 2018. <http://www.nmr-pics.nl/>
- Schneider S., Prieto J. First record of an autochthonous community of fluviatile freshwater molluscs from the Mid-

- dle/Late Miocene Upper Freshwater Molasse (southern Germany) // Arch. Molluskenkunde. 2011. Vol. 140. № 1. S. 1–18. DOI: 10.1127/arch.moll/1869-0963/140/001-018
- Skawina A., Dzik J. Umbonal musculature and relationships of the Late Triassic filibranch unionoid bivalves // Zool. J. Linn. Soc. 2011. Vol. 163. P. 863–883. DOI: 10.1111/j.1096-3642.2011.00728.x
- Smith D.G. Systematics and distribution of the recent Margaritiferidae // Ecology and Evolution of the Freshwater Mussels Unionoida. Ser. Ecol. Stud. 2001. Vol. 145. P. 33–49.
- Terui A., Miyazaki Y. A. "Parasite-tag" approach reveals long-distance dispersal of the riverine mussel *Margaritifera laevis* by its host fish // Hydrobiologia. 2015. DOI: 10.1007/s10750-015-2325-y (published online 17.05.2015)
- Van Damme D., Bogan A.E., Dierick M. A revision of the Mesozoic naiads (Unionoida) of Africa and the biogeographic implications // Earth-Science Reviews. 2015. Vol. 147. P. 141–200. DOI: 10.1016/j.earscirev.2015.04.011
- Vikhrev I. V., Bolotov I. N., Altun A., Gofarov M. Y., Dvoryankin G. A., Kondakov A. V., Ozcan T., Ozcan G. The revenant: rediscovery of *Margaritifera homsensis* from Orontes drainage with remarks on its taxonomic status and conservation (Bivalvia: Margaritiferidae) // Syst. Biodivers. 2017. DOI: 10.1080/14772000.2017.1343876
- Watters G.T. The evolution of the Unionacea in North America, and its implications for the worldwide fauna // Ecology and Evolution of the Freshwater Mussels Unionoida. Ser. Ecol. Stud. 2001. Vol. 145. P. 281–307.
- Williams J.D., Butler R.S., Warren G.L., Johnson N.A. Freshwater mussels of Florida. Tuscaloosa: Univ. Alabama Press, 2014. 523 p.
- Ziuganov V., Zotin A., Nezlin L., Tretiakov V. The freshwater pearl mussels and their relationships with salmonid fish. Moscow: VNIRO Publ. House, 1994. 104 p. DOI: 10.13140/RG.2.1.1141.4565
- Zotin A.A. Definition of genera and species of the family Margaritiferidae (Bivalvia, Unionida) // East Eur. Sci. J. 2017. Vol. 1. № 10 (26). Part 1. P. 4–10.
- Zotin A.A. Synonymy in the family Margaritifera (Bivalvia: Unionidae) // Invert. Zool. 2018. Vol. 15. № 1. P. 131–152. DOI: 10.15298/invertzool.15.1.10

REFERENCES

- Altaba C.R., López M.A. 2001. Experimental demonstration of viability for the endangered giant pearl mussel *Margaritifera auricularia* (Bivalvia: Unionoida) in its natural habitat // Boll. SOCo Rist. Nat. BaZears. Vol. 44. P. 15–21.
- Andersen R.N. 2006. Triple divide points and North American drainage basins. Eau Claire: Univ. Wisconsin. 31 p.
- Araujo R., Toledo C., Van Damme D., Ghamizi M., Machordom A. 2009. *Margaritifera marocana* (Pallary, 1918): a valid species inhabiting Moroccan rivers // J. Mollus. Stud. Vol. 75. P. 95–101. DOI: 10.1093/mollus/eyn043
- Araujo, R., Schneider S., Roe K.J., Erpenbeck D., Machordom A. 2016. The origin and phylogeny of Margaritiferidae (Bivalvia, Unionoida): a synthesis of molecular and fossil data // Zoologica Scripta. Vol. 46. P. 289–307. DOI: 10.1111/zsc.12217
- Artamonova V., Bolotov I., Klishko O., Bepalaja Y., Voroshilova I., Makhrov A., Frolov A., Vikhrev I., Gofarov M., Kolosova Y., Aksyonova O., Kondakov A., Paltser I., Sokolova S. 2012. Origin and routes of expansion of freshwater pearl mussels (*Margaritifera*) // Book of abstracts, International meeting on biology and conservation of freshwater bivalves. Braganca, Portugal: School of Agriculture, Polytechnic Institute of Braganca, P. 91
- Baird M.S. 2000. Life history of the spectaclecase, *Cumberlandia monodonta* Say, 1829 (Bivalvia, Unionoidea, Margaritiferidae). Master thesis. Springfield, Mo: Southwest Missouri State University. 108 p.
- Blakey R. 2009. Earth's Palaeogeography - Continental Movements through Time. <https://www.youtube.com/watch?v=mwfCmzAEiY8>
- Blakey R. 2018. The Cenozoic Timescale and Paleogeography. <http://cas2.unl.edu/~tfrank/History%20on%20the%20Rocks/Nebraska%20Geology/Cenozoic/cenozoic%20web/2/Timescale.html#6>
- Bogachev V.V. 1924. Presnovodnaya fauna Evrazii [Freshwater fauna of Eurasia]// Trudy geol. kom. Novaya ser. № 135. Chast 1. 255 s.
- Bolotov I., Vikhrev I., Bepalaya Yu., Artamonova V., Gofarov M., Kolosova Ju., Kondakov A., Makhrov A., Frolov A., Tumpeesuwan S., Lyubas A., Romanis T., Titova K. 2014. Ecology and conservation of the endangered Indochinese freshwater pearl mussel, *Margaritifera laosensis* (Lea, 1863) in the Nam Pe and Nam Long rivers, Northern Laos // Mongabay.com Open Access J. - Tropical Conserv. Sci. Vol. 7. № 4. P. 706–719.
- Bolotov I.N., Vikhrev I.V., Bepalaya Yu.V., Gofarov M.Y., Kondakov A.V., Konopleva E.S., Bolotov N.N., Lyubas A.A. 2016a. Multi-locus fossil-calibrated phylogeny, biogeography and a subgeneric revision of the Margaritiferidae (Mollusca: Bivalvia: Unionoida) // Mol. Phylogen. Evol. Vol. 103. P. 104–121. DOI: 10.1016/j.ympev.2016.07.020
- Bolotov I.N., Vikhrev I.V., Bepalaya Yu.V., Gofarov M.Y., Kondakov A.V., Konopleva E.S., Bolotov N.N., Lyubas A.A. 2016b. Appendix B. List of fossil records of *Margaritifera* spp. which were used for choice of the phylogeny calibrations. <https://www.researchgate.net/publication/305601202>
- Bolotov I.N., Vikhrev I.V., Lopes-Lima M., Gofarov M.Y., Konopleva E.S., Lyubas A.A., Lunn Z., Chan N., Bogan A.E. 2019. *Unio sella* and *U. sula*: A review of enigmatic taxonomic names linked to *Gibbosula laosensis* (Lea, 1863) (Bivalvia: Margaritiferidae: Gibbosulinae) // Raffles Bull. Zool. Vol. 67. P. 440–447. DOI: 10.26107/RBZ-2019-0035
- Chepalyga A.L. 1965. Fossil Margaritifera of Moldavia and southwestern Ukraine // Int. Geol. Rev. Vol. 7, № 10. P. 1847–1857.
- Chepalyga A.L. 1967. Antropogenovye presnovodnye mollyuski yuga russkoj ravniny i ih stratigraficheskoe znachenie [Anthropogenic freshwater mollusks of the south of the Russian plain and their stratigraphic significance]// Trudy

- geologicheskogo instituta. Vyp. 166. S. 1–221.
- Chepalyga A.L., Chepalyga R.Yu. 2005. Presnovodnye mollyuski tiraspol'skogo faunisticheskogo kompleksa: credizemnomorskie elementy [Freshwater mollusks of the Tiraspol faunistic complex: Mediterranean elements] // Problemy paleontologii i arheologii yuga Rossii i soprodel'nyh territorij. Rostov-na-Donu: Izd-vo OOO CVVR. S. 111–112.
- Cobban W.A., Merewether E.A. 1983. Stratigraphy and paleontology of Mid-Cretaceous rocks in Minnesota and contiguous areas. Washington: United States Government Printing Office. 52 p.
- Curole J.P., Foltz D.W., Brown K.M. 2004. Extensive allozyme monomorphism in a threatened species of freshwater mussel, *Margaritifera hembeli* Conrad (Bivalvia: Margaritiferidae) // Conserv. Genet. Vol. 5. P. 271–278. DOI: 10.1023/B:COGE.0000030005.14751.76
- Database of palaeontological fossils. China. 2005. <http://159.226.74.248:8000>
- Delvene G., Araujo R. 2009. Early Cretaceous non-marine bivalves from the Cameros and Basque-Cantabrian basins of Spain // J. Iberian Geol. Vol. 35 № 1. P. 19–34.
- Fang Z.-J., Chen J.-H., Chen C.-Z., Sha J.-G., Lan X., Wen S.-X. 2009. Supraspecific taxa of the Bivalvia first named, described, and published in China (1927–2007) // Univ. Kansas Paleontol. Contribut. № 17. P. 1–157.
- Fossilworks. Paleobiology Database. 2019. <http://fossilworks.org>.
- Geohronologicheskaya shkala vremeni [Geochronological time scale]. 2019. <http://dinoera.com/paleontologiya/geologicheskaya-shkala-vremeni/geohronologicheskaya-shkala-vremeni>
- Graf D.L., Cummings K.S. 2006. Palaeoheterodont diversity (Mollusca: Trigonioidea + Unionioidea): what we know and what we wish we knew about freshwater mussel evolution // Zool. J. Linn. Soc. № 148. P. 343–394. DOI: 10.1111/j.1096-3642.2006.00259.x
- Graf D., Cummings K. The MUSSEL Project: MUSSELp. 2019. <http://mussel-project.uwsp.edu/>
- Gu Z. 1998. Evolutionary trends in non-marine Cretaceous bivalves of northeast China // Bivalves: an Eon of evolution. P. 267–276.
- Hannibal H. 1912–1913. A synopsis of the recent and tertiary freshwater Mollusca of the Californian province, based upon an ontogenetic classification // Proc. Malacol. Soc. London. Vol. 10. P. 112–211.
- Henderson J. 1935. Fossil non-marine Mollusca of North America // Special papers. Geol. Soc. Amer. № 3. P. 1–313.
- Hoeh W.R., Bogan A.E., Heard W.H. 2001. A phylogenetic perspective on the evolution of morphological and reproductive characteristics in the Unionioidea // Ecology and Evolution of the Freshwater Mussels Unionioidea. Ser. Ecol. Stud. Vol. 145. P. 257–280.
- Huff S.W., Campbell D., Gustafson D.L., Lydeard C., Altaba C.R., Giribet G. 2004. Investigations into the phylogenetic relationships of freshwater pearl mussels (Bivalvia: Margaritiferidae) based on molecular data: implications for their taxonomy and biogeography // J. Mollus. Stud. Vol. 70. P. 379–388. DOI: 10.1093/mollus/70.4.379
- Inoue K., Monroe E.M., Elderkin C.L., Berg D.J. 2014. Phylogeographic and population genetic analyses reveal Pleistocene isolation followed by high gene flow in a wide ranging, but endangered, freshwater mussel // Heredity. Vol. 112. P. 282–290. DOI: 10.1038/hdy.2013.104
- Iordanskij N.N. 2012. Istoriya zhizni [History of the life] // Universal'naya i global'naya istoriya. Evolyuciya Vselennoj, Zemli, zhizni i obshchestva. Volgograd: Uchitel'. S. 249–277
- Istoriya Chernogo moray [History of the Black Sea]. 2018. http://www.blacksea.su/history_page.html
- Kim J.H., Lee C.K., Choi D.Y. 2015. *Margaritifera cf. isfarensis* (Chernishev) from the Amisan Formation, Nampo Group, Korea // J. Geol. Soc. Korea. Vol. 51. № 4. P. 357–362.
- Klishko O.K. 2014. Pearl mussels of the genus *Dahurinaia* (Bivalvia, Margaritiferidae): differently sized groups of *Margaritifera dahurica* Middendorff, 1850 // Biol. Bull. Vol. 41. № 5. P. 434–443. DOI: 10.1134/S1062359014050057
- Lyubas A.A. 2015. Paleorekonstrukciya sredy obitaniya presnovodnyh mollyuskov v neogen-chetvertichnyh vodotokah s ekstremal'nymi prirodnyimi usloviyami [Paleoreconstruction of the freshwater mussel habitat in Neogene-Quaternary streams with extreme environmental conditions]. Kand diss. Arhangel'sk: Institut ekologicheskikh problem Severa UrO RAN. 24 s.
- Lyubas A.A., Bolotov I.N., Kryauchunas V.V. 2012. Izmeneniya fauny i arealov presnovodnyh zhemchuzhnic (Bivalvia, Unionioidea: Margaritiferidae) v mezozoe [Changes in the fauna and areas of freshwater pearl mussels (Bivalvia, Unionioidea: Margaritiferidae) in the Mesozoic] // Vestnik severnogo (arkticheskogo) federal'nogo universiteta. Ser. estestvennye nauki. № 4. S. 75–81.
- Ma Q. 1996. Revision of Mesozoic Margaritiferidae in China and their development // Acta Palaeontol. Sin. Vol. 35. P. 408–429.
- Martinson G.G. 1956. Opredelitel' mezozojskikh i kajnozojskikh presnovodnyh mollyuskov Vostochnoj Sibiri [Key to Mesozoic and Cenozoic freshwater mollusks of Eastern Siberia]. M., L.: Izd-vo AN SSSR. 92 s.
- Mitrovica J.X.; Beaumont C., Jarvis G.T. 1989. Tilting of continental interiors by the dynamical effects of subduction // Tectonics. Vol. 8. P. 1–1079.
- Munt M.C., Delvene G. 2017. A reappraisal of the Early Cretaceous margaritiferid *Margaritifera (Pseudunio) valdensis* (Mantell 1844). https://www.researchgate.net/publication/321978495_A_reappraisal_of_the_Early_Cretaceous_margaritiferid_Margaritifera_Pseudunio_valdensis_Mantell_1844
- Murzina S.A., Ieshko E.P., Zotin A.A. 2017. The freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera* L.: metamorphosis, growth, and development dynamics of encysted glochidia // Biol. Bull. Vol. 44. №. 1. P. 6–13.

DOI: 10.1134/S106235901701006X

- National infrastructure of mineral rocks and fossils resources for science and technology. 2019. <http://www.nimrf.net.cn/ept/detail?ptzyh=2332C0001000019225>
- Natural History Museum Rotterdam. 2018. <http://www.nmr-pics.nl/>
- Nevevskaya L.A., Popov S.V., Goncharova I.A., Guzhov A.V., Yanin B.T., Polubotko I.V., Byakov A.S., Gavrilova V.A., Zonova T.N. 2013. Dvustvorchatye mollyuski Rossii i sopredel'nyh stran v fanerozoie [Bivalves of Russia and neighboring countries in the Phanerozoic]. Tr. PIN RAN. T. 294. M.: Nauchnyj Mir. 524 s.
- Nesis K.N. 1998. Kak Chernoe ozero stalo Chernym morem [How the Black Lake became the Black Sea] // Priroda. № 3. S. 107–109.
- Osinov A.G. 2004. Lososevye ryby (Salmonidae, Salmoniformes): proiskhozhdenie, evolyuciya, filogeniya, sistematika, ohrana [Salmon fish (Salmonidae, Salmoniformes): origin, evolution, phylogeny, systematics, conservation]. Avtoref. dis. dokt. biol. nauk. M.: MGU. 48 s.
- Pogorelov R. 2013. Dvizhenie materikov. Izmeneniya poverhnosti Zemli v proshlom i budushchem [The movement of the continents. Earth surface changes in the past and future]. http://samlib.ru/p/pogorelov_r_j/robert28.shtml
- Sahalin – soedinen s materikom... Otgoloski istorii [Sakhalin connected to the mainland ... Echoes of history]. 2018. http://www.karpeko.info/news/sakha-lin-soedinjon_s-materikom/2018-01-07-887
- Schneider S., Prieto J. 2011. First record of an autochthonous community of fluviatile freshwater molluscs from the Middle/Late Miocene Upper Freshwater Molasse (southern Germany) // Arch. Molluskenkunde. Vol. 140. № 1. S. 1–18. DOI: 10.1127/arch.moll/1869-0963/140/001-018
- Sinel'nikova V.N., Fot'yanova L.I., Chelebaeva A.I., Skiba L.A., Lupikina E.G., Chepalyga A.L., Drushchic B.G. 1976. Mio-pliocen Zapadnoj Kamchatki (ermanovskaya svita i paleontologicheskoe obosnovanie ee vozrasta) [Myocene-Pliocene of Western Kamchatka (Erman Formation and paleontological substantiation of its age)] // Trudy GIN. Vyp. 294. M.: Nauka. 131 s.
- Skawina A., Dzik J. 2011. Umbonal musculature and relationships of the Late Triassic filibranch unionoid bivalves // Zool. J. Linn. Soc. Vol. 163. P. 863–883. DOI: 10.1111/j.1096-3642.2011.00728.x
- Smith D.G. 2001. Systematics and distribution of the recent Margaritiferidae // Ecology and Evolution of the Freshwater Mussels Unionoida. Ser. Ecol. Stud. Vol. 145. P. 33–49.
- Starobogatov Ya.I. 1970. Fauna mollyuskov i zoogeograficheskoe rajonirovanie kontinental'nyh vodoemov zemnogo shara [Fauna of mollusks and zoogeographic zoning of continental reservoirs of the globe]. L.: Nauka. 372 s.
- Terui A., Miyazaki Y. A. 2015. "Parasite-tag" approach reveals long-distance dispersal of the riverine mussel *Margaritifera laevis* by its host fish // Hydrobiologia. DOI: 10.1007/s10750-015-2325-y (published online 17.05.2015)
- Tolstikova N.V. 1974. Paleogenovye presnovodnye mollyuski Zajsanskoj vpadiny i ih paleolimnologicheskoe znachenie [Paleogenous freshwater mollusks of the Zaysan depression and their paleolimnological significance] // Problemy issledovaniya drevnih ozer Evrazii. L.: Nauka. S. 70–95.
- Van Damme D., Bogan A.E., Dierick M. 2015. A revision of the Mesozoic naiads (Unionoida) of Africa and the biogeographic implications // Earth-Science Reviews. Vol. 147. P. 141–200. DOI: 10.1016/j.earscirev.2015.04.011
- Vikhrev I. V., Bolotov I. N., Altun A., Gofarov M. Y., Dvoryankin G. A., Kondakov A. V., Ozcan T., Ozcan G. 2017. The revenant: rediscovery of *Margaritifera homsensis* from Orontes drainage with remarks on its taxonomic status and conservation (Bivalvia: Margaritiferidae) // Syst. Biodivers. DOI: 10.1080/14772000.2017.1343876
- Watters G.T. 2001. The evolution of the Unionacea in North America, and its implications for the worldwide fauna // Ecology and Evolution of the Freshwater Mussels Unionoida. Ser. Ecol. Stud. Vol. 145. P. 281–307.
- Williams J.D., Butler R.S., Warren G.L., Johnson N.A. 2014. Freshwater mussels of Florida. Tuscaloosa: Univ. Alabama Press. 523 p.
- Ziuganov V., Zotin A., Nezlin L., Tretiakov V. 1994. The freshwater pearl mussels and their relationships with salmonid fish. Moscow: VNIRO Publ. House. 104 p. DOI: 10.13140/RG.2.1.1141.4565
- Zotin A.A. 2009. Zakonomernosti rosta i energeticheskogo obmena v ontogeneze mollyuskov [Patterns of growth and energy metabolism in the ontogenesis of mollusks]. Avtoref. dis. dokt. biol. nauk. M.: IBR RAN. 30 s.
- Zotin A.A. 2017. Definition of genera and species of the family Margaritiferidae (Bivalvia, Unionida) // East Eur. Sci. J. Vol. 1. № 10 (26). Part 1. P. 4–10.
- Zotin A.A. 2018a. Synonymy in the family Margaritifera (Bivalvia: Unionidae) // Invert. Zool. Vol. 15. № 1. P. 131–152. DOI: 10.15298/invertzool.15.1.10
- Zotin A.A. 2018b. Filogeniya v semeystve Margaritiferidae (Bivalvia) [Phylogeny in the family Margaritiferidae (Bivalvia)] // The scientific method. Vol. 1. № 16. P. 24–38.

CONSTRUCTION OF PHILOGENY OF FRESHWATER MOLLUSKS BY PALEOZOOGEOGRAPHIC DATA ON THE EXAMPLE OF THE FAMILY MARGARITIFERIDAE (BIVALVIA)

A. A. Zotin

*N.K. Koltsov Institute of Development Biology RAS,
117334 Moscow, ul. Vavilova, 26, e-mail: zotin@idbras.ru*

The article is devoted to the development of a consistent pattern of phylogenetic relations between genera and species of the Margaritiferidae (Bivalvia). To do this, the analysis of data from 64 literature sources on the time and place of detection of fossil mollusks, paleogeographic coordinates, morphological and molecular genetic studies was made. The data were superimposed on paleogeographic maps, which allowed us to trace the sequence of occurrence and geographical distribution of genera and species. Particular attention is paid to the movement of mollusk habitats as a result of the drift of continents and islands. The results of the analysis made it possible to clarify the phylogeny of Margaritiferidae. In particular, the time of occurrence of the family is specified. Margaritiferidae probably appeared as a result of the introduction of Trigoniida mollusks into fresh waters by transfer of larvae (glochidia) by anadromous fish of the Erolichthyidae family (Acipenseriformes). This event occurred at the beginning of the Middle Triassic. Revised time of occurrence of modern genera and species was done. The genus *Pseudunio* is divided into two subgenera: *Pseudunio* and *Schalienskaia*. Despite the fact that some of the provisions of the proposed phylogeny are insufficiently substantiated, in general, it is fully consistent with the currently available information.

Keywords: bivalves, Margaritiferidae, phylogeny

Научное издание

*М. В. Винарский, М. В. Чертопруд, Д. М. Палатов, Е. С. Бабушкин, А. Л. Рижинашвили, В. Б. Вербицкий, А. Н. Шаров,
С. В. Холодкевич, Л. С. Турсунова, И. О. Нехаев, Т. В. Жукова, А. А. Зотин*

Труды ИБВВ РАН, 2020, вып. 89(92)

Рекомендуемый вариант цитирования статей:

... // Труды ИБВВ РАН. 2020. Вып. 89(92). С. ...

Recommended option for citing articles:

... // Transactions of IBIW RAS. 2020. Is. 89(92). P. ...

Подписано в печать 20.02.2020. Формат 60×90 1/8.

Усл. печ. л. 11,5. Заказ № 20025. Тираж 150 экз.

Отпечатано с готового оригинал-макета в типографии ООО «Филигрань»
150049, г. Ярославль, ул. Свободы, 91, pechataet@bk.ru