

Родовая систематика наяд (Bivalvia, Unionida) Дальнего Востока России

А.В. Чернышёв

Институт биологии моря ДВО РАН, Владивосток 690041, Россия
Дальневосточный государственный университет, Владивосток 690600, Россия

Обзор унионид и жемчужниц Дальнего Востока России на родовом уровне. Отечественными малакологами разработана очень дробная родовая систематика, основанная исключительно на конхологических признаках. Напротив, зарубежные малакологи принимают слишком широкую трактовку родов *Unio* и *Anodonta*. Анализ литературных и оригинальных данных позволяет признать следующий список родов (подродов) унионид Дальнего Востока России: *Margaritanopsis* (с подродом *Dahurinaia*), *Lanceolaria*, *Nodularia*, *Middendorffinaia* (с подродом *Middendorffinaia* и *Pseudopotamida*), *Cristaria*, *Anemina* (с подродом *Anemina* и *Buldowskia*), *Beringiana* (= *Kunashiria*, *Arsenievinaia*), *Sinanodonta* (с подродом *Sinanodonta* и *Ellipsanodon*). Подродовые названия *Kurilinaia*, *Magadaninaia*, *Amurunio*, *Amuranodonta*, *Cristariopsis* и *Amurbuldowskia* признаны невалидными.

The generic systematics of the najades (Bivalvia, Unionida) of the Russian Far East

A.V. Chernyshev

Institute of Marine Biology, Far East Branch, Russian Academy of Sciences,
Vladivostok 690600, Russia
Far East National University, Vladivostok 690600, Russia

The generic review of the unionids and pearl mussels of the Russian Far East is given. The Russian malacologists created very subdivided generic taxonomy based exclusively on conchological characters. The foreign malacologists take very broad interpretation of the *Unio* and *Anodonta* genera. The analysis of the published and original data permits to admit the following list of the genera (subgenera) of the najades of the Russian Far East: *Margaritanopsis* (subgenus *Dahurinaia*), *Lanceolaria*, *Nodularia*, *Middendorffinaia* (subgenera *Middendorffinaia* and *Pseudopotamida*), *Cristaria*, *Anemina* (subgenera *Anemina* and *Buldowskia*), *Beringiana* (= *Kunashiria*, *Arsenievinaia*), *Sinanodonta* (subgenera *Sinanodonta* and *Ellipsanodon*). The subgeneric names *Kurilinaia*, *Magadaninaia*, *Amurunio*, *Amuranodonta*, *Cristariopsis* and *Amurbuldowskia* are regarded as invalid.

Настоящая статья посвящена родовой систематике моллюсков отряда Unionida российского Дальнего Востока. Необходимость подобного обзора возникла давно, когда в отечественной систематике унионид наметилась стойкая тенденция дробления видовых и родовых таксонов. Почти за три десятилетия было описано такое большое число новых таксонов, что в работах зарубежных авторов их зачастую не приводят

даже в синонимии. На мой взгляд, систематика пресноводных, а с недавних пор и некоторых наземных моллюсков бывшего СССР представляет собой особое явление в мировой малакологии, требующее критического анализа, поскольку невозможно понять, чего здесь больше – позитивного синтеза забытых и совершенно новых подходов или идейного кризиса, зашедшего в глубокий таксономический тупик.

Видовая систематика пресноводных двустворчатых моллюсков всегда вызывала многочисленные споры, переключая исследователей с одних методов на другие. В отечественной пресноводной малакологии господствующим является так называемый компараторный метод, суть которого заключается в сравнении кривизны фронтального сечения створок [Логвиненко, Старобогатов, 1971]. Негласная аксиома метода может быть сформулирована так: логарифмическая спираль, описывающая кривизну фронтального сечения створок, у разных видов должна иметь разное математическое выражение. Я не буду останавливаться на критике этого метода, поскольку это не входит в задачи статьи. Можно лишь отметить, что математические обоснования метода не убедительны [Кафанов, 1975; Kafanov, 1998].

Новый подход в родовой систематике унионид Дальнего Востока был намечен в известной книге Старобогатова [1970], где даны краткие диагнозы большого числа новых таксонов родовой и семейственной групп. Автор не декларирует принципы, по которым выделяются новые роды, но эти принципы можно вывести из разрозненных утверждений, приведенных в разных главах. Прежде всего, Я.И. Старобогатов обращает внимание на конхологические различия видов некоторых родов и на основе этих отличий разделяет их на два или более родов. Косвенным указателем того, какие таксоны могут быть сборными, является их ареал: род, распространенный в разных зоогеографических областях или подобластях, как правило, нуждается в ревизии. В последующих работах Я.И. Старобогатов и его ученики выделяют новые роды и подроды, причем зачастую без должного сравнительно-морфологического анализа.

Согласно отечественным малакологам, семейство Margaritiferidae на Дальнем Востоке России представлено

12 номинальными видами, которые объединяются в один [Богатов, Затравкин, 1988] или два рода [Bogatov et al., 2003]. Старобогатов [1970], выделяя род *Dahurinaia*, помещает его в трибу Heudeanini Modell, 1942, а не в Margaritiferini. Этим самым косвенно постулируется конвергентное сходство *Dahurinaia* и европейских жемчужниц. По мнению Старобогатова (устное сообщение), род *Dahurinaia* происходит от представителей рода *Margaritanopsis* Haas, 1913, в то время как *Margaritifera* Schumacher, 1816 берет начало от рода *Pseudunio* Haas, 1913. Смит [Smith, 2001a, b] на основе конхологических и анатомических признаков подтвердил эту гипотезу, однако род *Dahurinaia* был сведен им в синонимы *Margaritanopsis*. Мне близка эта точка зрения, поскольку жемчужницы с Сахалина, Японских и Курильских островов имеют слабо развитый задний латеральный зуб – переходное состояние между *Margaritanopsis laosensis* (Lea, 1863) и *M. dahurica* (Middendorff, 1850). Вполне допустимо сохранить *Dahurinaia* в качестве подрода, отличающегося от номинативного подрода более редуцированным замком. Существует, однако, и другая точка зрения. Богатов [Bogatov, 2001] разделяет *Dahurinaia* на два рода, ранее считавшихся подродами: *Dahurinaia* s. str. (без латеральных зубов) и *Kurilinaia* Zatravkin et Bogatov, 1988 (с рудиментарными латеральными зубами). Такое таксономическое решение нуждается в серьезном обосновании не только на конхологическом, но и на анатомическом уровне.

Родовая систематика семейства Unionidae Rafinesque, 1820 исключительно запутана, даже объем семейства понимается разными авторами по-разному. Униониды российского Дальнего Востока относятся к «типичным» представителям семейства, поэтому вопрос объема Unionidae здесь не обсуждается. Старобогатов [1970] выделял 6 подсемейств унионид: Psilunio-

ninae, Acuticostinae, Lamellidentinae, Unioninae, Anodontinae и Pseudanodontinae. Нас будут интересовать три последних подсемейства, поскольку остальные в нашей фауне не представлены.

Подсемейство Unioninae признается всеми малакологами, однако Старобогатов и Затравкин [Затравкин, Богатов, 1987] из его состава выделили новое подсемейство Nodulariinae, указав в его составе только два рода – *Nodularia* Conrad, 1853 и *Middendorffinaia* Moskvicheva et Starobogatov, 1973. Авторы не привели никаких обоснований новому подсемейству и не сравнили его диагноз с диагнозом Unioninae. Если учесть, что роды *Nodularia* и *Middendorffinaia* в настоящее время большинством малакологов рассматриваются в качестве синонимов рода *Unio* Philippson, 1788, то выделение их в отдельное подсемейство без каких-либо серьезных обоснований лишено всякого смысла. Тем не менее, я полностью разделяю точку зрения Старобогатова [1970] о том, что на Дальнем Востоке род *Unio* не обитает. Сходство дальневосточных и европейских унионин конвергентно, и это становится ясным, если проследить становление родов *Nodularia* и *Middendorffinaia*.

Москвичева и Старобогатов [1973] отмечали значительное сходство *Middendorffinaia* и *Pronodularia* (несколькими годами ранее Старобогатов [1970] относил миддендорффиной в выделенный им род *Pronodularia* Starobogatov, 1970). Род *Pronodularia* можно было бы и не выделять, если бы Старобогатов не последовал идеям Моделля [Modell, 1942] и не поместил близкий род *Inversidens* Haas, 1911 в семейство Amblemidae Rafinesque, 1820. Благодаря работам Кондо [Kondo, 1982, 1998], стало ясно, что *Inversidens*, по расположению марзупиев, должен быть отнесен к подсемейству Unioninae. В настоящее время японские малакологи не признают род

Pronodularia, но выделяют из состава *Inversidens* род *Inversiunio* Habe, 1991. Поразительно то, что оба вида рода *Inversidens*, в том числе *I. japonensis* (Lea, 1859) – типовой вид *Pronodularia*, имеют примитивные глехидии без крючка и вентрального угла. Это может быть свидетельством глубокой древности инверсиденсов, с которыми, безусловно, филогенетически связан более продвинутый род *Inversiunio*. Род *Middendorffinaia* близок к *Inversiunio*, и промежуточным звеном между двумя родами может быть загадочный «*Unio*» *continentalis* Haas, 1910 [Чернышев, Чернова, 2000]. Хотя нодулярий нельзя напрямую вывести из *Middendorffinaia*, родство этих родов не вызывает сомнения. Пока нет данных, позволяющих однозначно говорить о связи рода *Unio* s. str. с дальневосточными унионинами, но если такая связь и существовала, то только на уровне более архаичных форм, и внешнее сходство некоторых *Unio* с *Nodularia* может рассматриваться как конвергенция. Поэтому я полностью разделяю взгляды Старобогатова на родовой состав унионин Дальнего Востока России, к которым, кроме *Nodularia* и *Middendorffinaia*, относится признаваемый всеми малакологами род *Lanceolaria* Conrad, 1853. Подрод *Magadaniania* Martynov et Chernyshev, 1992 следует упразднить, т.к. его отличия от *Nodularia* s. str. незначительны. Однако я отказываюсь рассматривать в составе рода *Nodularia* так называемую *Nodularia lebedevi* Zatravkin et Starobogatov, 1984. Ознакомившись с единственным типовым экземпляром, я пришел к выводу, что он принадлежит какому-то виду *Unio*. Эта раковина была найдена в комнатном аквариуме жителя г. Амурск, который якобы собрал ее в р. Амур (устное сообщение Я.И. Старобогатова). В том же аквариуме был экземпляр неизвестного вида *Lanceolaria*, описанного позже как *L. bogatovi* Zatravkin et Starobogatov, 1984, поэтому авторы вида решили, что и эта

неизвестная «нодулярия» также имеет амурское происхождение. А поскольку *Unio* в бассейне Амура не обитает, авторы описали находку как новую нодулярию [Затравкин, Старобогатов, 1984] и выделили ее в отдельный подрод *Amurunio* Zatravkin et Starobogatov in Zatravkin et Bogatov, 1987. Между тем, «*N. lebedevi*» поразительно похожа на европейскую *Unio tumidus* Philippson, 1788, и, несомненно, не связана с аборигенной малакофауной Амура.

Подсемейство Anodontinae Rafinesque, 1820 трактуется Старобогатовым [1970] в более узком объеме, нежели многими зарубежными малакологами, которые относят в это подсемейство трибу Alasmidontini Frierson, 1927 [Heard, Guckert, 1970]. Под влиянием идей Моделля [Modell, 1942], Старобогатов выводит из состава анодонтин *Pseudanodonta* Bourguignat, 1876, *Physunio* Simpson, 1900 и близкие роды, помещая их в отдельное подсемейство Pseudanodontinae Jaekel, 1962. Позже в это подсемейство был включен новый род *Kunashiria* Starobogatov in Zatravkin, 1983, распространенный на Сахалине, южных Курильских и Японских островах. Старобогатов [1970] выдвигает гипотезу, что низшие псевданодонтины (триба Physunionini Starobogatov, 1970) филогенетически связаны с примитивными Acuticostinae Starobogatov, 1967 или даже с их непосредственными предками. Сомнение вызывает отнесение *Physunio* к унионидам. Как показали недавние исследования [Panha, Eongprakornkeaw, 1995], глехидии *Physunio* и представителей некоторых амблемидных родов (*Trapezoideus*, *Pseudodon*, *Uniandra*) обладают уникальным строением: глехидии неравносторчатые, с боковым крючковидным придатком на одной створке, но без крючка. Все это указывает на принадлежность *Physunio* к семейству Amblemidae, а не к Unionidae. Роды *Pseudanodonta*, *Kunashiria*, *Pyganodon* и близкие североамериканские роды имеют глехидии

типичные для Anodontinae, поэтому нет оснований выделять их в отдельное подсемейство. Следовательно, все дальневосточные беззубки относятся к одному подсемейству Anodontinae. К сходным заключениям недавно пришла Саенко [2003], хотя, по ее мнению, подсемейство *Pseudanodontinae* имеет право на существование.

Род *Cristaria* Schumacher, 1817 признают все малакологи, но его положение остается предметом дискуссий. Модель [Modell, 1942] помещает кристарий в выделенное им подсемейство Hyriopsinae, что находит поддержку главным образом у японских малакологов. Старобогатов [1970] рассматривает кристарий и все гириопсисо-подобные роды в составе трибы Limnoscaphini Lindholm, 1932 подсемейства Anodontinae. Однако глехидии видов из родов *Hyriopsis*, *Sinohyriopsis* и *Chamberlainia* не имеют крючка и относятся к лампсилоидному типу (у других родов глехидии не изучены) [Inaba, 1964; Panha, Eongprakornkeaw, 1995], что ставит под сомнение их принадлежность к подсемейству Anodontinae. В то же время, глехидии *Cristaria* – типичного анодонтного типа [Inaba, 1964; Прозорова, Саенко, 2001]. На этом основании будет логичным выделить всех гириопсисо-подобных унионид (включая *Pilsbryoconcha*) в подсемейство Limnoscaphinae (=Hyriopsinae), а *Cristaria* оставить в подсемействе Anodontinae. К аналогичным выводам в свое время пришел Хаас [Haas, 1969], помещая гириопсисо-подобных унионид в подсемейство Unioninae, а *Cristaria* – в Anodontinae. Хаас отказывается гомологизировать пластинчатые зубы кристарий с зубами других унионид, предлагая для первых термин «claustra». Недавно Богатов и Саенко [2003] показали морфологическое сходство *Cristaria* и *Sinanodonta*, но, по их мнению, эти два рода необходимо перевести в трибу Limnoscaphini. К сожалению, авторы сравнивают небольшое

число видов беззубок, противопоставляя кристариам и синанодонтам далеким от них *Anodonta* и *Anemina*. Резкое отличие глохидиев и замка кристарий и гириопсисов делает невозможным объединение этих унионид в одно подсемейство или трибу. Существование «переходных» между *Cristaria* и *Sinanodonta* родов *Oguranodonta* и *Pletolophus* подтверждает точку зрения Хааса.

Наиболее дискуссионным является вопрос о статусе других родов беззубок, которые были восстановлены или выделены Старобогатовым, Москвичевой, Затравкиным и Богатовым. Зарубежные малакологи обычно сводят всех настоящих беззубок Дальнего Востока в один род *Anodonta* Lamarck, 1799, но японские авторы выделяют эндемичный японский род *Oguranodonta* Kuroda et Habe, 1987, а также приводят *Anemina* Naas, 1969 (= *Haasiella*) и *Sinanodonta* Modell, 1945 в качестве отдельных родов или подродов. Малакологами школы Я.И. Старобогатова для беззубок Дальнего Востока России приводятся следующие родовые названия: *Anemina*, *Sinanodonta*, *Buldowskia* Moskviceva, 1973, *Amuranodonta* Moskviceva, 1973, *Beringiana* Starobogatov in Zatravkin, 1983, *Kunashiria* Starobogatov in Zatravkin, 1983, *Arsenievinaia* Zatravkin et Bogatov, 1987.

Anemina и *Buldowskia* образуют единую группу, что подтверждается не только конхологическими признаками, но также строением глохидиев и особенностями репродуктивного цикла [Чернышев, 1998]. Для *Amuranodonta* глохидии не описаны, но для видов этого «рода» также характерно длительное вынашивание личинок в жабрах. Все это послужило основанием для объединения всех трех родов в один – *Anemina* [Мартынов, Чернышев, 1992; Чернышев, 1998]. Богатов и Старобогатов [1996а, б], Богатов, Саенко [2002, 2003] не соглашались с подобным объединением, считая его необоснованным.

Здесь необходимо оговориться, что род в малакологической школе Я.И. Старобогатова понимается очень узко, а его выделение зачастую происходит без должного сравнительно-морфологического анализа. Все три таксона (*Anemina*, *Buldowskia*, *Amuranodonta*) имеют различия в форме раковины: у амуранодонт она более удлиненная, чем у других родов, у анемин – более короткая и выпуклая. Но почему еще более значительное разнообразие формы раковины у видов рода *Colletopterum* Bourguignat, 1881 не стало причиной для его дробления? Огромное конхологическое разнообразие прудовиков не отразилось на целостности главного рода *Lymnaea*. Необходимо обратить внимание на то, почему различия формы раковины видов группы «*Anemina*» стали «родовыми». В работе Москвичевой [1973а] доказывалось, что анемино-подобные беззубки бассейна Амура и озера Ханка относятся к родам *Sinanodonta* (включая подрод *Anemina*) и *Amuranodonta*, а виды из рек, впадающих в зал. Петра Великого, – к роду *Buldowskia*. Все эти подразделения хорошо укладывались в зоогеографическую схему пресных водоемов Приморского края, юг которого выделялся в особую Комаровскую провинцию со своей специфической фауной наяд [Москвичева, 1973б]. Более позднее обнаружение на юге Приморья анемин [Мартынов, Чернышев, 1992] объясняется интродукцией [Богатов и Старобогатов, 1996б], хотя представители этого рода давно известны из Японии, Кореи и южного Китая. Когда в бассейне Амура стали находить новые виды булдовский, то для устранения возникших зоогеографических противоречий они были выделены в отдельный подрод *Amurbuldowskia* [Богатов, Старобогатов, 1996а], который я рассматриваю в качестве младшего синонима подрода *Buldowskia*. Таким образом, главная причина в дроблении рода *Anemina* ле-

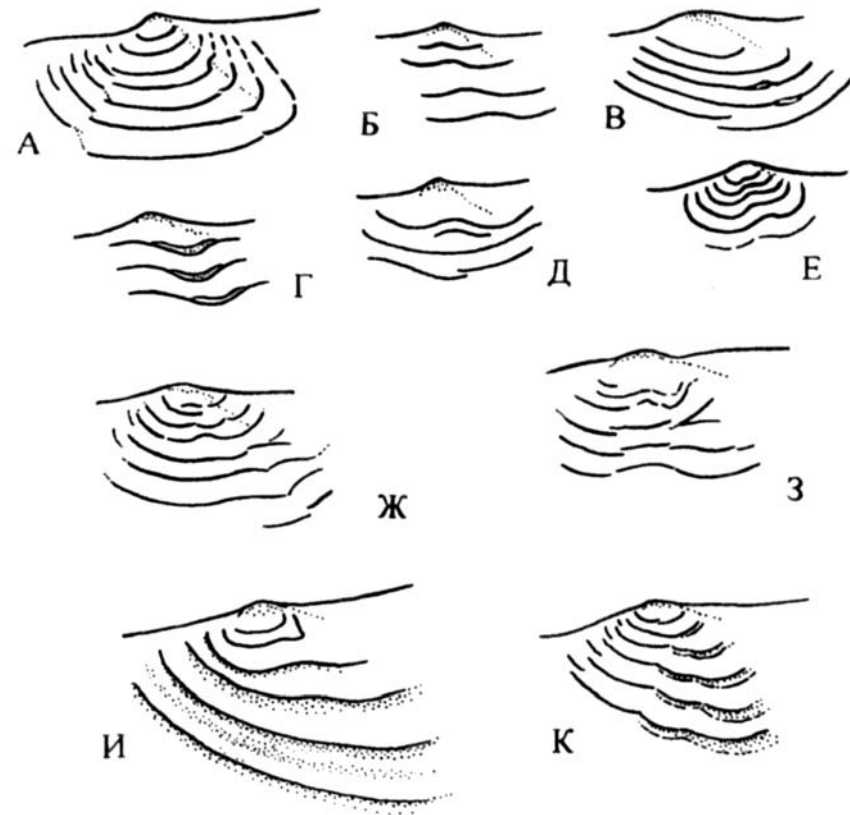


Рис. 1. Макушечная скульптура различных анодонтин (левая створка): А – ювенильная «*Kunashiria*» sp. (Итуруп); Б – «*Kunashiria*» japonica boreosakhalinensis (паратип), В-Д – половозрелые «*Kunashiria*» sp. (Кунашир), Е – *Beringiana* sp. (Камчатка), Ж – *Anemina* (*Buldowskia*) flavotincta (южное Приморье), З – *Colletopterum* sp. (Финский залив), И – молодая *Sinanodonta fukudai* (южное Приморье), К – *S. cf. orbiculata* (Узбекистан).

Fig. 1. The umbonal sculpture of the different Anodontinae (left valve): А – juvenile «*Kunashiria*» sp. (Iturup Isl.); Б – «*Kunashiria*» japonica boreosakhalinensis (paratype), В-Д – adult «*Kunashiria*» sp. (Kunashir), Е – *Beringiana* sp. (Kamchatka); Ж – *Anemina* (*Buldowskia*) flavotincta (south Primorye region), З – *Colletopterum* sp. (Finland Bay), И – juvenile *Sinanodonta fukudai* (south Primorye region), К – *S. cf. orbiculata* (Uzbekistan).

жит в плоскости не морфологических, а скорее зоогеографических парадигм, которые в настоящее время в достаточной степени нивелированы [Саенко, 2003]. Статус *Amuranodonta* остается под вопросом, но указаний на то, что у представителей этого таксона «замет-

но более крупные глохидии» [Богатов, Старобогатов, 1996а, с. 973], явно недостаточно для подтверждения его самостоятельности даже в качестве подрода. Представители «подрода» *Amurbuldowskia* демонстрируют тесную связь амуранодонт с представителями подро-

да *Buldowskia*, поскольку сочетают признаки и тех, и других (по крайней мере, на конхологическом уровне).

Сходная ситуация сложилась и в отношении трех других родов беззубок: *Beringiana*, *Arsenievinaia* и *Kunashiria*. Принято считать, что род *Beringiana* распространен в Палеарктической области (естественно, не выходя за пределы Дальнего Востока), на Аляске и Алеутских островах, род *Arsenievinaia* обитает в Приморской провинции Сино-Индийской области и на севере Сахалина, а род *Kunashiria* — на южных Курильских островах, юге Сахалина и в Японии. В этой стройной схеме имелись некоторые исключения: *Beringiana taranetzi* (Shadin, 1938) и *Kunashiria japonica boreosakhalinensis* Labay et Shulga, 1999 были описаны с севера Сахалина. Позже первый вид был переведен в род *Arsenievinaia*, а второй сведен в синонимы *Arsenievinaia sihotealinica* [Богатов, 2001].

Морфологическим обоснованием новых родов был характер макушечной скульптуры: у рода *Kunashiria* она состоит из сглаженных W-образных валиков со скошенной в заднюю треть вогнутостью, у *Arsenievinaia* валики вогнуты по середине, а у *Beringiana* вогнутость наблюдается лишь у части валиков. Недавно Богатов и Саенко [2002] продемонстрировали, что макушечная скульптура *Kunashiria*, *Beringiana* и *Arsenievinaia* не имеет существенных различий, однако все три рода рассматриваются ими как валидные. Позже Саенко [2003] все же синонимизировала *Arsenievinaia* с *Kunashiria*, но род *Beringiana* рассматривается отдельно. Указанные ранее различия в строении глохидиев *Kunashiria* и *Beringiana* [Антонова, Старобогатов, 1988] оказались ошибочными. Глохидии всех трех родов не имеют существенных различий: отношение высоты к длине (H/L) составляет 1,01–1,04, вентральный угол немного притуплен и сдвинут к заднему краю створок, шипы на крючке не

доходят до его вершины, перепонка, отходящая от базальных краев крючка, длинная, поры створок 2,0–2,4 мкм в диаметре. По данным Саенко [2000], у *Beringiana* глохидии значительно крупнее (в среднем 311,3 мкм в длину), чем у видов двух других родов. Для глохидиев *Beringiana beringiana* (Middendorff, 1851) Хоггарт [Hoggarth, 1999] приводит среднюю длину 289 мкм. У исследованных мною глохидиев *Beringiana* sp. (окрестности г. Петропавловск-Камчатский) длина составляет 281–300 мкм, а у *Arsenievinaia* sp. (Ванинский район Хабаровского края, р. Тумнин, определены В.В. Богатовым как *A. sihotealinica*) — 268–296 мкм, т.е. длины створок значительно перекрываются и не могут служить различиями между родами. Богатов и Саенко [1996] указывают на различия в морфологии мягких тканей берингиан, арсениевинай и кунаширий (положение и форма мантийных краев выше сифона), однако необходимо учесть, что эти признаки исследованы лишь у небольшой части видов и коррелируют с формой раковины. Можно предположить, что у видов рода *Colletopterum* различия в морфологии мягких тканей не меньше, чем в комплексе *Kunashiria* + *Beringiana* + *Arsenievinaia*. Существенным является то, что не было обнаружено серьезных отличий кунаширий от остальных дальневосточных беззубок.

Исследование макушечной скульптуры на обширном материале показало, что вогнутость валиков свойственна различным беззубкам, даже анеминам. Более того, у молодых берингиан с хорошо сохранившейся скульптурой валики всегда вогнуты, как у арсениевинай и кунаширий. У крупных особей макушечная скульптура нередко претерпевает сильные деформации, в результате которых вогнутость может исчезать даже у кунаширий (рис. 1 В, Д). Ювенильные раковины *Kunashiria*, *Colletopterum* и *Anemina* обладают характерной скульптурой из обособленных и

чередующихся передних, средних и задних валиков (рис. 1 А, Ж, З), что в определенной мере рекапитулирует анцестральное состояние. Вогнутость макушечной скульптуры проявляется тогда, когда эти валики начинают соединяться друг с другом. Вероятно, у одних анодонтин (*Cristaria*, *Anemina*, многие *Sinanodonta* и *Anodonta*) вогнутость валиков сглаживается линиями роста (рис. 1 И) или волнообразными складками (как у *Oguranodonta*). У других родов вогнутость сохраняется (рис. 1 Б, Г, Е), из чего, однако, не следует, что их предками не могут быть синанодонтоподобные формы. Для нас более важен другой факт: разная степень вогнутости валиков не может служить критерием для разграничения родов, поэтому целесообразно объединение *Beringiana*, *Kunashiria* и *Arsenievinaia* в один род *Beringiana* s. l. Отечественные малакологи достаточно пространно декларируют наличие конхологических различий между этими родами, весьма вольно интерпретируя те или иные особенности скульптуры. Иначе трудно понять, почему *Kunashiria japonica boreosakha-linensis* была сведена в синонимы *Arsenievinaia sihotealinica*, хотя у большинства молодых экземпляров с севера Сахалина скульптура типична для *Kunashiria* (рис. 1 Б). Сходство фронтальных сечений обоих видов не может, в таком случае, служить основанием для признания *K. japonica boreosakha-linensis* невалидным.

В недавней ревизии *Beringiana* s. str. [Богатов, Старобогатов, 2001] наметилась тенденция включения в данный род некоторых североамериканских видов. Униониды Северной Америки изучены значительно лучше, чем азиатские виды. На основе конхологических, анатомических и репродуктивных признаков американские малакологи разделяют североамериканских *Anodonta* s. l. на три рода или подрода: *Anodonta*, *Utterbackia* Baker, 1927 и *Pyganodon* Crosse et Fisher, 1893 [Kat,

1983; Hoeh, 1990]. Богатов и Старобогатов [2001] помещают в род *Beringiana* хорошо изученный вид *Anadonta kennerlyi* Lea, 1860, который американские авторы рассматривают в составе *Anodonta* s. str. Действительно, у *A. kennerlyi* глохидии характеризуются большими размерами (длина до 354 мкм) и практически не смещенным назад заостренным вентральным углом [Hoggarth, 1999], что делает невозможным его включение в род *Beringiana*. Наличие вогнутых валиков у этого вида может лишь свидетельствовать о близости многих североамериканских анодонтов к видам рода *Colletopterum*.

Род *Sinanodonta* по конхологическим признакам близок к роду *Pletolophus* Simpson, 1900, который иногда рассматривается в качестве подрода кристарий [Haas, 1969]. Синанодонты, как и виды рода *Beringiana* s. l., обладают коротким периодом вынашивания личинок в жабрах [Чернышев, 1996], более мелкими глохидиями со смещенным назад вентральным углом [Inaba, 1964; Антонова, Старобогатов, 1988], чем хорошо отличаются от *Anodonta* и *Colletopterum* (некоторые авторы ошибочно трактуют смещение вентрального угла как асимметрию глохидиев, проводя плоскость симметрии перпендикулярно плоскости смыкания створок, что совершенно недопустимо). Глохидии большинства изученных синанодонтов имеют небольшие размеры (от 230 до 280 мкм в длину), отношение H/L от 1,07 до 1,13, вентральный угол у них закруглен, шипы на крючке не доходят до вершины, поры на створках 2–4 мкм в диаметре. По сравнению с глохидиями *Cristaria*, у синанодонтов имеются некоторые апоморфии: створки глохидиев более вытянуты в высоту, поры заметно крупнее, крючок более плотный и с хорошо развитыми шипиками. Род *Beringiana* s. l. не может быть выведен из «типичных» *Sinanodonta*, т.е. близких к типовому виду *S. woodiana* (Lea, 1834), т.к. глохидии берингиан

обладают менее крупными порами и менее вытянутыми в высоту створками. Но у *S. fukudai* Modell, 1945 гложидии 268–294 мкм длиной и 272–300 мкм высотой, H/L = 1,01–1,06, вентральный угол притуплен, поры створок обычно диаметром 2–3 мкм, значительно реже встречаются поры диаметром 1–1,5 мкм и 3,5 мкм (неопубликованные данные). Следует обратить внимание на то, что *S. fukudai* sensu Moskvicheva, 1973 (= *Anodonta woodiana* var. *elliptica* sensu Zhadin, 1938) не имеет отношения к настоящей *S. fukudai*. Мною были просмотрены коллекции Зоологического института РАН и фотографии типа *S. fukudai* (№ М.3420), любезно присланные Dr. S.A. Ridgway (Zoologische Staatssammlung Munchen, Deutschland). Тип *S. fukudai* соответствует *S. manchurica* Bogatov et Starobogatov, 1996, в то время, как *S. fukudai* sensu Moskvicheva, 1973 близка к *S. primorjensis* Bogatov et Zatravkin, 1988, поскольку обладает массивной толстостенной раковинной с псевдолатеральными «зубами» (точнее – с выростами, похожими на зубы, но примыкающими к лигаменту). Подобные синанодонты до сих пор встречаются в бассейне р. Раздольная и не заходят южнее. Внешне *S. fukudai* паразитально похожа на некоторых крупных «*Kunashiria*» cf. *japonica* с о. Кунашир и отличается от большинства других синанодонт.

У ювенильных *S. fukudai* наблюдается резкая шевронизация макушечной скульптуры (рис. 1 И), напоминающая скульптуру *Oguranodonta ogurai* Kuroda et Habe, 1987, которая также исчезает у более крупных особей [Kuroda, Habe, 1987]. Гложидии *O. ogurai* отличаются от гложидиев *S. fukudai* заметно большим отношением H/L (в среднем 1,14) [Fukuhara et al., 1997]. Наиболее интересным является наличие у молодых *O. oguruae* заднего крыла, гомологичного таковому у *Cristaria*, поскольку оно расположено над лигаментом. Это крыло

в процессе роста полностью исчезает. У исследованных мною ювенильных *S. fukudai* длиной 3,5–4,5 см в области лигамента заметен обломанный край крыла, которое, вероятно, исчезает еще раньше, чем у огуранодонты. Все эти факты позволяют предположить следующий сценарий филогенетических взаимоотношений дальневосточных беззубок. От *Pletolophus*-подобных форм вполне мог произойти и род *Oguranodonta*, и синанодонты из группы «*fukudai*». В свою очередь, *Sinanodonta* ex gr. *fukudai* хорошо подходят в качестве предка остальных синанодонт. Но и огуранодонта после полной утраты крыла и характерной скульптуры становятся неотличимыми от типичных синанодонт, поэтому вполне допустимо, что род *Sinanodonta* имеет дифилетическое происхождение, однако для обоснования этой гипотезы необходимы дальнейшие исследования этого и близких родов.

На конхологическом уровне род *Sinanodonta* хорошо отличается от *Beringiana* ранней редукцией задней части макушечной скульптуры (рис. 1 И, К). Это состояние присуще *Oguranodonta* и *Cristaria*. Вопрос происхождения берингиан упирается в слабую изученность «*Sinanodonta japonica*», которую отечественные авторы помещают в род *Kunashiria*. Совершенно ясно, что настоящая «*S. japonica*» (Clessin, 1874), описанная с Хонсю, и «*Kunashiria japonica*» из водоемов южных Курильских островов [Затравкин, Богатов, 1987] относятся к разным видам, на что указывают значительные различия в строении гложидиев этих видов [Inaba, 1964; Саенко, 2000]. Более того, пропорции гложидиев настоящей «*Sinanodonta japonica*» указывают на принадлежность этого вида к роду *Sinanodonta*. Если в дальнейшем будет установлено, что макушечная скульптура этого вида имеет характерное для *Beringiana* строение, то азиатское про-

исхождение берингиан станет основной гипотезой. Пока же данная гипотеза может конкурировать с предположением о происхождении берингиан от американских беззубок. Североамериканский вид *Utterbackia imbecilis* (Say, 1829) по форме и размерам гложидиев сходен с берингианами [Hoggarth, 1999], а очень короткий повторяющийся репродуктивный цикл свидетельствует об эволюционной примитивности этой беззубки [Heard, Gucker, 1970]. Поскольку макушечная скульптура у *Beringiana* и *Utterbackia* похожа, то вполне возможно близкое родство этих двух родов.

Возможно и более широкое понимание рода *Sinanodonta*, в который в качестве подродов можно включить *Beringiana* и *Oguranodonta*. Подобного подхода, вероятно, следует избегать, т. к. за ним может последовать объединение *Sinanodonta* с североамериканским родом *Utterbackia* и другими беззубками, что в конечном счете опять приведет к сведению большинства беззубок в род *Anodonta*. Дробление рода *Sinanodonta* s. str. на подроды и описание новых видов пока преждевременны, поскольку остается неясным таксономический статус огромного числа синанодонт, описанных из Китая. Выделение подрода *Cristariopsis* Moskvicheva, 1973 совершенно необоснованно: за рудименты заднего зуба были ошибочно приняты образования, не имеющие отношения ни к настоящим зубам, ни к клаустро кристарий. Учитывая обособленность *S. fukudai*, я считаю необходимым сохранить подрод *Ellipsanodon*

Bogatov et Starobogatov, 1996, признав его типовой вид *S. ovata* Bogatov et Starobogatov, 1996 младшим синонимом *S. fukudai*.

Дальнейшие исследования родовой таксономии дальневосточных унионид необходимо проводить на основе четких и взвешенных морфологических признаков, тестируя их на предмет апоморфности-плезиоморфности. В противном случае нам опять не избежать чрезмерного таксономического дробления, которое не находит понимания у зарубежных специалистов и приводит к изоляции отечественной пресноводной малакологии.

Суммируя все вышеизложенное, родовая систематика наяд Дальнего Востока России может быть представлена в следующем виде:

Family Margaritiferidae: genus *Margaritanopsis* Haas, 1913 (subgenus *Dahurinaia* Starobogatov, 1970) (= *Kurilinaia* Zatravkin et Bogatov, 1988).

Family Unionidae. Subfamily Unioninae: genera *Lanceolaria* Conrad, 1853, *Nodularia* Conrad, 1853, *Middendorffinaia* Moskvicheva et Starobogatov, 1973 (subgenera *Middendorffinaia* s. str., *Pseudopotamida* Moskvicheva et Starobogatov, 1973)

Subfamily Anodontinae: genera *Cristaria* Schumacher, 1817, *Anemina* Haas, 1969 (subgenera *Anemina* s. str., *Buldowskia* Moskvicheva, 1973), *Beringiana* Starobogatov in Zatravkin, 1983 (= *Kunashiria* Starobogatov in Zatravkin, 1983, *Arsenievinaia* Zatravkin et Bogatov, 1987), *Sinanodonta* Modell, 1945 (subgenera *Sinanodonta* s. str., *Ellipsanodon* Bogatov et Starobogatov, 1996).

Благодарности

Выражаю глубокую благодарность к.б.н. А.В. Мартынову и Dr. T. Kondo (Osaka Kyoiku University, Japan) за постоянную помощь, которую они оказывали при сборе коллекционного материала и в поиске необходимой литера-

туры. Работа выполнена при финансовой поддержке фонда Министерства Образования РФ и US CRDF (грант № VL-003) и гранта «Научные школы» (1219.2003.4).

Литература

- Антонова Л.А., Старобогатов Я.И. 1988. Родовые различия гложидиев наяд (Bivalvia, Unionoidea) фауны СССР и вопросы эволюции гложидиев // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 187. С. 129-154.
- Богатов В.В. 2001. Новые сведения об Unioniformes острова Сахалин // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. Вып. 5. С. 71-77.
- Богатов В.В., Затравкин М.Н. 1988. Новые виды отряда Unioniformes (Mollusca, Bivalvia) с юга Дальнего востока СССР // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 187. С. 155-168.
- Богатов В.В., Саенко Е.М. 1996. Морфология мягких тканей дальневосточных Anodontinae // Ruthenica. Т. 6, № 1. С. 68.
- Богатов В.В., Саенко Е.М. 2002. История изучения Anodontinae и Pseudanodontinae (Bivalvia, Unionida) российского Дальнего Востока // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. Вып. 6. С. 102-112.
- Богатов В.В., Саенко Е.М. 2003. О составе и систематическом положении рода *Sinanodonta* (Bivalvia, Unionidae) // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. Вып. 7. С. 85-93.
- Богатов В.В., Старобогатов Я.И. 1996а. Беззубки (Bivalvia, Anodontinae) бассейна Амура // Зоологический журнал. Т. 75, вып. 7. С. 972-977.
- Богатов В.В., Старобогатов Я.И. 1996б. Беззубки (Bivalvia, Anodontinae) восточного и южного Приморья // Зоологический журнал. Т. 75, вып. 9. С. 1326-1335.
- Богатов В.В., Старобогатов Я.И. 2001. Беззубки рода *Beringiana* (Bivalvia, Anodontinae) // Зоологический журнал. Т. 80, вып. 1. С. 26-31.
- Затравкин М.Н., Богатов В.В. 1987. Крупные двустворчатые моллюски пресных и солоноватых вод Дальнего Востока СССР (определитель). Владивосток: ДВО АН СССР. 146 с.
- Затравкин М.Н., Старобогатов Я.И. 1984. Новые виды надсемейства Unionoidea (Bivalvia, Unioniformes) Дальнего Востока СССР // Зоологический журнал. Т. 63, вып. 12. С. 1785-1791.
- Кафанов А.И. 1975. Об интерпретации логарифмической спирали в связи с анализом изменчивости и роста двустворчатых моллюсков // Зоологический журнал. Т. 54, вып. 10. С. 1457-1467.
- Логвиненко Б.М., Старобогатов Я.И. 1971. Кривизна фронтального сечения створки как систематический признак у двустворчатых моллюсков // Доклады высшей школы. Серия Биологические науки. Вып. 5. С. 7-10.
- Мартьянов А.В., Чернышев А.В. 1992. Новые и редкие виды пресноводных двустворчатых моллюсков Дальнего Востока СССР // Зоологический журнал. Т. 71, вып. 6. С. 18-23.
- Москвичева И.М. 1973а. Моллюски подсемейства Anodontinae (Bivalvia, Unionidae) бассейна Амура и Приморья // Зоологический журнал. Т. 52, вып. 6. С. 822-834.
- Москвичева И.М. 1973б. Наяды (Bivalvia, Unionoidea) бассейна Амура и Приморья // Зоологический журнал. Т. 52, вып. 10. С. 1458-1471.
- Москвичева И.М., Старобогатов Я.И. 1973. О восточноазиатских потомидоподобных унионид (Bivalvia) // Бюллетень Московского общества испытателей природы (отдел биологический). Т. 78, вып. 2. С. 21-38.
- Прозорова Л.А., Саенко Е.М. 2001. К биологии беззубок рода *Cristaria* (Bivalvia, Unionidae) // Ruthenica. Т. 11, № 1. С. 33-36.
- Саенко Е.М. 2000. Морфологические различия гложидиев некоторых видов унионид (Bivalvia, Unionidae) российского Дальнего Востока // Моллюски: проблемы систематики, экологии и филогении. Четвертое (тринадцатое) совещание по изучению моллюсков: Авторефераты докладов. Санкт-Петербург, 27-29 октября 1998 г. С. 126-127.
- Саенко Е.М. 2003. Беззубки (Bivalvia: Unionidae: Anodontinae) российского Дальнего Востока. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток. 22 с.
- Старобогатов Я.И. 1970. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов земного шара. Л.: Наука. 372 с.
- Чернышев А.В. 1996. О репродуктивных циклах дальневосточных унионид // Международное совещание «Проблемы гидробиологии континентальных вод и их малакофауна»: Тезисы докладов. Санкт-Петербург, 18-21 ноября 1996 г. С. 60-61.
- Чернышев А.В. 1998. О родственных связях беззубок рода *Anetina* Haas, 1969 (Bivalvia, Unionida) // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. Вып. 2. С. 75-80.
- Чернышев А.В., Чернова Т.В. 2000. Двустворчатые моллюски рода *Middendorffina* Starobogatov et Moskvicheva, 1973 (Bivalvia, Unionoidea) // Четвертое (тринадцатое) совещание по изучению моллюсков: Авторефераты докладов. Санкт-Петербург, 27-29 октября 1998 г. С. 156-157.
- Bogatov V.V. 2001. Pearl mussels (Bivalvia: Margaritiferidae) of the Kuril archipelago and adjacent region // International Symposium on Kuril Island Biodiversity, Sapporo, May 18-22, 2001. P. 28.
- Bogatov V.V., Prozorova L.A., Starobogatov Ya.I. 2003. The family Margaritiferidae (Mollusca: Bivalvia) in Russia // Ruthenica. V. 13, N 1. P. 41-52.
- Haas F. 1969. Superfamilia Unionacea. Treatise on Invertebrate Paleontology (R.C. Moore, ed.). Part N. Mollusca, 6. V. 1: Bivalvia. N411-N470.
- Heard W.H., Guckert R.H. 1970. A re-evaluation of the recent Unionidae (Pelecypoda) of North America // Malacologia. V. 10, N. 2. 333-355.
- Hoeh W.R. 1990. Phylogenetic relationships among eastern North American *Anodonta* (Bivalvia: Unionidae) // Malacological Review. V. 23. С. 63-82.
- Hoggarth M. A. 1999. Descriptions of some of the glochidia of the Unionidae (Mollusca: Bivalvia) // Malacologia. V. 41, N 1. P. 1-118.
- Fukuhara S., Kihira H., Matsuda M., Tabe M., Kondo T. 1997. Breeding season of *Oguranodonta ogurata* (Bivalvia: Unionida) in a small pond // Venus. V. 56, N 4. P. 299-304.
- Inaba S. 1964. Morphological and ecological studies on the glochidia, larvae of the Unionidae // Scientific Report of the Faculty of Liberal Arts and Education, Gifu University. V. 3. P. 275-307.
- Kafanov A.I. 1998. Recent and fossil Clinocardiinae (Bivalvia, Cardiidae) of the World. I. General part // Bulletin of the Mizunami Fossil Museum. No. 25. P. 1-28.
- Kat P.W. 1983. Genetic and morphological divergence among nominal species of North American *Anodonta* (Bivalvia: Unionidae) // Malacologia. V. 23, N 2. P. 361-374.
- Kondo T. 1982. Taxonomic revision of *Inversidens* (Bivalvia: Unionida) // Venus. V. 41, N 3. P. 181-193.
- Kondo T. 1998. Revision of the genus *Inversium* (Bivalvia: Unionida) // Venus. V. 57, N 2. P. 85-93.
- Kuroda T., Habe T. 1987. Description of *Oguranodonta ogurata* gen. et sp. n. // Venus. V. 45, N 4. P. 215-218.
- Modell H. 1942. Das natürliche System der Najaden // Archiv für Molluskenkunde. Bd. 74, N. 5-6. S. 161-191.
- Panha S., Eongprakornkeaw A. 1995. Glochidium shell morphology of Thai amblymid mussels // Venus. V. 54, N 3. P. 225-236.
- Smith D.G. 2001a. Observations on the morphology and anatomy of *Margaritopsis dahurica* (Middendorff, 1850) (Unionoidea: Margaritiferidae) // Journal of Conchology. V. 37, N 2. P. 119-125.
- Smith D.G. 2001b. Systematics and distribution of the recent Margaritiferidae // Ecology and Evolution of the Freshwater Mussels Unionoidea. Ecological Studies, V. 145. P. 33-49.