

УДК 57.063.7:594.1

## НАУЧНОЕ НАСЛЕДИЕ В. И. ЖАДИНА И СОВРЕМЕННАЯ МАЛАКОЛОГИЯ: ОПРЕДЕЛИТЕЛЬ ПРЕСНОВОДНЫХ ЖЕМЧУЖНИЦ (BIVALVIA: UNIONOIDA: MARGARITIFERIDAE) ФАУНЫ РОССИИ

**И. Н. Болотов<sup>1,2</sup>, А. А. Махров<sup>3</sup>, И. В. Вихрев<sup>1,2</sup>,  
Ю. В. Беспалая<sup>1,2</sup>, А. А. Зотин<sup>4</sup>, О. К. Клишко<sup>5</sup>,  
М. Б. Кабаков<sup>2</sup>**

<sup>1</sup> Северный (Арктический) федеральный университет им. М. В. Ломоносова, Архангельск, Россия

<sup>2</sup> Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики им. академика Н. П. Лаверова РАН, Архангельск, Россия

<sup>3</sup> Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, Москва, Россия

<sup>4</sup> Институт биологии развития им. Н. К. Кольцова РАН, Москва, Россия

<sup>5</sup> Институт природных ресурсов, экологии и криологии СО РАН, Чита, Россия

Выполнен обзор современных ревизий пресноводных жемчужниц (Margaritiferidae) европейской части России, Восточной Сибири и Дальнего Востока. Фауна России насчитывает 4 вида жемчужниц, в том числе европейскую (*Margaritifera margaritifera*) – реки западной части страны, даурскую (*M. dahurica*) – бассейны Амура, Раздольной и близлежащих малых рек, Миддендорфа (*M. middendorffi*) – Камчатка, Сахалин, Курилы и гладкую (*M. laevis*) – Сахалин и Курилы. Медианная сеть гаплотипов, построенная на основе нуклеотидных последовательностей митохондриального гена, кодирующего первую субъединицу фермента цитохромоксидазы, свидетельствует, что генетические дистанции между всеми четырьмя видами жемчужниц России соответствуют уровню межвидовой дивергенции, в то время как внутривидовая генетическая изменчивость каждого из видов очень низка. Показано, что актуальная таксономия российских жемчужниц соответствует системе В. И. Жадина, которая на многие годы опередила свое время, поскольку интенсивные исследования в этом направлении начались лишь в последнее десятилетие. Разработан определитель видов жемчужниц по конхиологическим признакам, представляющий собой несколько уточненный ключ из классического определителя В. И. Жадина. Отмечено, что подготовка нового определителя фауны пресноводных моллюсков России должна быть основана на масштабной ревизионной работе по отдельным таксонам. Для идентификации наяд (Unionoidea) на переходный период предложено использовать определитель В. И. Жадина с последующим уточнением таксономического статуса, синонимии и родовой принадлежности тех или иных видов в соответствии с актуальной системой палеарктических Unionoidea.

Ключевые слова: жемчужницы; систематика; В. И. Жадин; определитель видов; обзор.

**I. N. Bolotov, A. A. Makhrov, I. V. Vikhrev, Yu. V. Bespalaya, A. A. Zotin, O. K. Klishko, M. B. Kabakov. THE SCIENTIFIC HERITAGE OF V. I. ZHADIN AND MODERN MALACOLOGY: IDENTIFICATION KEY FOR FRESHWATER PEARL MUSSELS (BIVALVIA: UNIONOIDA: MARGARITIFERIDAE) OF RUSSIA**

We provide an overview of the recent revisions of freshwater pearl mussels (Margaritiferidae) of European Russia, East Siberia and Russian Far East. Four species of pearl mussels inhabit the territory of Russia. There are the European pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*) from rivers of the western part of the country, *M. dahurica* from the catchments of the Amur River, the Razdol'naya River and nearby small rivers, *M. middendorffi* from Kamchatka, Sakhalin Island, Kuril Islands, and *M. laevis* from Sakhalin Island and Kuril Islands. The reduced median phylogenetic network based on COI sequences shows that genetic distances between the four pearl mussel species of Russia correspond to the interspecific divergence level. At the same time, intraspecific genetic variability within each species is extremely low. In this paper we state that the current taxonomy of pearl mussels for Russia corresponds to the system suggested by V. I. Zhadin, who was years ahead of his time, considering that intensive studies in this direction have only started in the past decade. The resultant pearl mussel identification key based on conchological features almost agrees with the key from V. I. Zhadin's classical identification guide. We argue that the new identification guide for freshwater mollusks of Russia must be prepared with a profound revision of certain taxa. V. I. Zhadin's key could be used for identification of Unionoidea during the transitional period, and further disambiguation of the taxonomic status, synonyms and generic affiliations of species should be done in accordance with the updated system of palearctic Unionoidea.

**Key words:** pearl mussels; systematics; V. I. Zhadin; species identification guide; review.

---

*«Изменчивость раковины моллюсков известна каждому, хоть сколько-нибудь знакомому с этой группой животных. Среди ученых эта изменчивость породила несколько направлений исследований – одни ученые каждое уклонение в форме раковины описывали как новый вид, другие за источник изменчивости принимали географический фактор и описывали колоссальное количество географических разновидностей <...>, третьи связывают изменчивость раковин с условиями существования <...>. Наши симпатии примыкают к исследованиям третьей группы, как наиболее отчетливо анализирующим причины и пути изменчивости. В сущности, географическая изменчивость также может рассматриваться под углом зрения исследователей третьей группы, так как, расшифровывая выражение «географический фактор», мы приходим к анализу отдельных элементов условий существования, обусловленных географическим положением данного места...»*

*Профессор Владимир Иванович Жадин  
[1926. С. 41]*

Пресноводные жемчужницы (сем. Margaritiferidae) – очень древняя и высокоспециализированная группа двустворчатых моллюсков [Smith, 2001; Bolotov et al., 2016]. Современное фрагментированное распространение

жемчужниц в реках Северного полушария указывает на их лавразийское происхождение и гораздо более обширный ареал в прошлом [Smith, 2001; Huff et al., 2004; Araujo et al., 2009]. Наиболее ранние ископаемые остатки жемчужниц известны из позднего триаса китайской провинции Сычуань [Fang et al., 2009]. Еще в недавнем прошлом, до начала XX века, некоторые из видов этой группы служили ресурсом для добычи речного жемчуга [Жадин, 1938, 1952; Зюганов и др., 1993; Makhrov et al., 2014]. Сейчас все жемчужницы – виды, находящиеся под угрозой исчезновения. Во многих реках их популяции исчезли или же сократились в численности в связи с загрязнением воды, снижением обилия рыб – хозяев глохидиев, регулированием водотоков и по некоторым другим причинам [Зюганов и др., 1993; Smith, 2001; Araujo et al., 2009; Makhrov et al., 2014; Bolotov et al., 2014a].

Наиболее поздние определительные ключи для жемчужниц фауны России были опубликованы в работах Богатова с соавт. [Bogatov et al., 2003] и Старобогатова с соавт. [2004]. Некоторые дополнительные комментарии по подходам к определению отдельных видов с помощью «модифицированного» компараторного метода несколько позже были даны Богатовым [2012]. Однако, поскольку систематика жем-

чужниц фауны России ныне полностью пересмотрена [Сергеева и др., 2008; Болотов и др., 2013; Ворошилова, 2013; Клишко, 2014; Bolotov et al., 2015], указанные ключи непригодны для определения видов этой группы. Между тем жемчужницы крайне уязвимы к антропогенным и естественным изменениям среды обитания, многие их популяции требуют специальных мер охраны, и достоверная идентификация видов представляется крайне важной природоохранной задачей.

В связи с этим в настоящем сообщении проведен обзор результатов современных ревизий пресноводных жемчужниц фауны России и представлен определитель биологических видов по конхиологическим признакам. Он разработан на основе ключа В. И. Жадина [1952] с учетом современных представлений о таксономии российских жемчужниц, опубликованных в целом ряде статей [Сергеева и др., 2008; Болотов и др., 2013; Ворошилова, 2013; Клишко, 2014; Bolotov et al., 2015]. Помимо этого, мы использовали результаты морфологического исследования 1711 раковин жемчужниц из рек европейской части России, 52 – из рек Восточной Сибири и 502 – из рек Дальнего Востока. Были изучены коллекции ФИЦКИА РАН (Архангельск), ЗИН РАН (Санкт-Петербург) и Senckenberg Museum (Франкфурт).

### **Таксономия пресноводных жемчужниц России: сопоставление результатов современных ревизий с системой В. И. Жадина**

В последние годы были проведены масштабные исследования морфологической и генетической изменчивости пресноводных жемчужниц из рек Европы [Machordom et al., 2003; Graf, 2007; Сергеева и др., 2008; Буханова, 2011; Болотов и др., 2013; Ворошилова, 2013; Зотин, 2015], Восточной Сибири и Дальнего Востока [Huff et al., 2004; Graf, 2007; Клишко, 2014; Bolotov et al., 2015]. В результате этих исследований и проведенных на их основе таксономических ревизий было показано, что фауна России насчитывает четыре вида жемчужниц, принадлежащих к единственному роду *Margaritifera*. На западе страны обитает европейская жемчужница (*M. margaritifera*). В бассейне Амура и в пределах близлежащих речных систем, в том числе в бассейне реки Раздольная, встречается даурская жемчужница (*M. dahurica*). Жемчужница Миддендорфа (*M. middendorffi*), которая ранее считалась эндемиком Камчатки, на самом деле распространена гораздо шире и была обнаружена также на Сахалине и Кури-

лах. По последним данным [Bolotov et al., 2016], жемчужница Тогакуши (*M. togakushiensis*), недавно описанный эндемик Японских островов [Kondo, Kobayashi, 2005], на самом деле конспецифична с жемчужницей Миддендорфа и является младшим синонимом последней. Наконец, гладкая жемчужница (*M. laevis*) заселяет Сахалин, Курилы и Японские острова. Жемчужницы Миддендорфа и гладкая нередко образуют совместные колонии, которые были найдены в некоторых реках на Сахалине и Кунашире. Медианная сеть гаплотипов, построенная на основе нуклеотидных последовательностей митохондриального гена, кодирующего первую субъединицу фермента цитохромоксидазы, свидетельствует, что генетические дистанции между всеми четырьмя видами жемчужниц России соответствуют уровню межвидовой дивергенции, в то время как внутривидовая генетическая изменчивость каждого из видов очень низка (рис.).

Таким образом, в результате этой многолетней и масштабной ревизионной работы нам пришлось вернуться на полвека назад, к истокам отечественной малакологии. В частности, актуальная таксономия российских жемчужниц полностью соответствует классической системе В. И. Жадина [1952], которая включала те же самые четыре биологических вида (учитывая, что описанный им вид *M. sachalinensis* конспецифичен с *M. laevis*). Более того, используя определительную таблицу, которую разработал В. И. Жадин [1952], и сейчас можно достоверно и без особых затруднений определять российских жемчужниц. Отметим, что именно на систему В. И. Жадина [1952] опирались в своих работах В. В. Зюганов с соавт. [1993], а позднее Д. Смит [Smith, 2001] и Д. Граф [Graf, 2007]. Кроме того, современные ревизии подтверждают верность представлений В. И. Жадина о *Cristaria herculea* как о морфологической вариации *C. plicata* [Klishko et al., 2014], а также его видение системы европейских видов наяд из родов *Unio* и *Anodonta* [Graf, 2007; Graf, Cummings, 2014; Гураль-Сверлова, Гураль, 2015; Klishko et al., 2017b]. Приведенные результаты, с одной стороны, подчеркивают высокую значимость научного наследия этого выдающегося малаколога, а с другой – указывают на необходимость более внимательного изучения тех подходов, которые он разработал применительно к систематике Unionoidea. Не случайно в эпиграф статьи вынесена его ключевая мысль о необходимости учитывать связь изменчивости раковины с условиями существования моллюсков.

К сожалению, разработанные В. И. Жадиным [1938. С. 30–42] представления об уровне



Список нуклеотидных последовательностей гена COI разных видов пресноводных жемчужниц (Margaritiferidae: *Margaritifera*), использованных при построении медианной сети гаплотипов\*

Nucleotide COI sequences of freshwater pearl mussels (Margaritiferidae: *Margaritifera*) used for calculation of the median joining haplotype network\*

Подрод Subgenus	Вид Species	Распространение Distribution	Номера сиквенсов из базы данных NCBI GenBank NCBI GenBank acc. numbers
<i>Margaritanopsis</i> Haas, 1912	<i>M. (Ma.) laosensis</i> (Lea, 1863)	Некоторые реки бассейнов Меконга и Ситауна (Лаос, Таиланд и Мьянма) Several streams of the Mekong and Sittaung Rivers drainages (Laos, Thailand, and Myanmar)	JX497731 – JX497735, KR006698, KR006699, KP843087, KJ161531 – KJ161532
	<i>M. (Ma.) monodonta</i> (Say, 1829)	Бассейны верхней и нижней Миссисипи, нижней Миссури (США) Drainages of the upper and lower Mississippi and the lower Missouri (USA)	KX256130 – KX256156
<i>Pseudunio</i> Haas, 1910	<i>M. (P.) auricularia</i> (Spengler, 1793)	Бассейны рек Шаранта, Вьенна, Крез и Эбро (Франция и Испания) Drainages of the Charente, Vienna, Creuse and Ebro Rivers (France and Spain)	AF303309 – AF303315, AY579125, JX046574
	<i>M. (P.) marocana</i> (Pallary, 1918)	Постоянные реки на северо-западе Марокко Permanent streams at the north-west of Morocco	EU429676 – EU429683, EU429685
<i>Margaritifera</i> (s. str.) Schumacher, 1816	<i>M. (M.) dahurica</i> (Middendorff, 1850)	Бассейны Амура, Раздольной и некоторых близлежащих малых рек (Россия и Китай) Drainages of the Amur River, the Razdolnaya River and several nearest small rivers (Russia and China)	KJ161515, KJ161517 – KJ161523, KJ161525 – KJ161530
	<i>M. (M.) falcata</i> (Gould, 1850)	Тихоокеанское побережье Северной Америки от Калифорнии до Аляски Pacific coast of North America from Alaska to California	DQ272374 – DQ272383, AY579126, AY579128, KF701432, KF701434 – KF701437, KF701439 – KF701450, KF701452, KF701454, KF701456 – KF701458
	<i>M. (M.) laevis</i> (Haas, 1910)	Сахалин, Кунашир, Хоккайдо и Хонсю Sakhalin, Kunashir, Hokkaido and Honshu	KJ161497 – KJ161514
	<i>M. (M.) middendorffi</i> (Rosén, 1926)	Камчатка, Курилы, Сахалин, Хоккайдо и Хонсю Kamchatka, Kuril Islands, Sakhalin, Hokkaido and Honshu	AY579124, KJ161534 – KJ161551
	<i>M. (M.) margaritifera</i> (Linnaeus, 1758)	Северо-запад России, Северная Европа, Прибалтика, Западная Европа, Пиренейский п-ов, атлантическое побережье Северной Америки от штата Делавер в США до Ньюфаундленда в Канаде. North-western Russia, Northern Europe, Baltic countries, Western Europe, Iberian Peninsula. Atlantic coast of North America from the Delaware state (USA) to Newfoundland (Canada)	AF303316 – AF303347
	<i>M. (M.) hembeli</i> (Conrad, 1838)	Бассейн р. Ред в Центральной Луизиане (США) The Red River drainage, central Louisiana (USA)	KU763218 – KU763220
	<i>M. (M.) marrianae</i> R. I. Johnson, 1983	Реки штата Алабама (США) Rivers of the Alabama state (USA)	KU763243

*Примечание.* \*Систематика и ареалы приведены согласно ревизии мировой фауны семейства [Bolotov et al., 2016]. Генетические последовательности опубликованы в следующих работах: [Machordom et al., 2003; Huff et al., 2004; Gustafson, Iwamoto, 2005; Araujo et al., 2009, 2016; Prié et al., 2012; Mock et al., 2013; Inoue et al., 2014; Bolotov et al., 2015, 2016].

*Note.* \*Taxonomy and distribution are given in accordance with the revision of the family fauna [Bolotov et al., 2016]. Sequences were published in the following papers: [Machordom et al., 2003; Huff et al., 2004; Gustafson, Iwamoto, 2005; Araujo et al., 2009, 2016; Prié et al., 2012; Mock et al., 2013; Inoue et al., 2014; Bolotov et al., 2015, 2016].

анализа были выявлены значимые изменения формы и размеров раковины в зависимости от тех же самых экологических параметров, которые выделял В. И. Жадин, в том числе от гидрохимических факторов, температурного режима, скорости течения и типа грунта [Zieritz, Aldridge, 2009; Zieritz et al., 2010; Morais et al., 2014; Fassatoui et al., 2015; Болотов и др., 2013]. Например, у популяции европейской жемчужницы, обитающей в условиях жесткой воды одной из ирландских рек, формируется особый «экофенотип» раковины [Preston et al., 2010]. Резкое отличие от типичных жемчужниц послужило основанием для описания формы в качестве отдельного таксона, но позднее было показано, что это лишь морфологическая вариация *M. margaritifera* [Chesney et al., 1993]. Помимо этого, в процессе онтогенеза европейской жемчужницы происходит постоянная смена относительного роста раковины, приводящая то к ее удлинению, то к округлению [Зотин, 2015]. Еще одним ярким примером изменчивости формы раковины наяд под влиянием условий среды является так называемый «эффект большой реки» (Big River Effect), когда в верховьях рек формируются морфы с уплощенной и удлиненной раковиной, а в их нижнем течении – укороченные, очень выпуклые раковины [Watters, 1994].

В свою очередь, было выявлено, что ни один из родов и видов жемчужниц, выделенных на основе как «классического» [Bogatov et al., 2003; Старобогатов и др., 2004], так и «модифицированного» вариантов компараторного метода [Богатов, 2012], не является валидным. Все это оказались лишь морфологические вариации, связанные с изменчивостью формы раковины у тех или иных биологических видов [Huff et al., 2004; Сергеева и др., 2008; Болотов и др., 2013; Ворошилова, 2013; Клишко, 2014; Bolotov et al., 2015]. Интересно, что даурская жемчужница, послужившая основой для выделения наибольшего количества «компараторных» таксонов [Bogatov et al., 2003; Старобогатов и др., 2004; Клишко, 2008; Богатов, 2012], на самом деле обладает чрезвычайно низким генетическим разнообразием в пределах своего обширного ареала [Bolotov et al., 2015]. В популяциях этого вида на огромном пространстве от Верхнего Амура через Уссури до бассейна Раздольной нам удалось выявить всего лишь два гаплотипа митохондриального гена, кодирующего первую субъединицу цитохромоксидазы (COI) (рис.). При этом оба гаплотипа были встречены как в бассейне Амура, так и в бассейне Раздольной, что свидетельствует о связи между этими речными системами в недавнем

прошлом (поскольку COI принадлежит к числу сравнительно быстро эволюционирующих генов). Между тем ранее считалось, что фауны этих бассейнов вообще не имеют общих видов наяд [Богатов, 2012].

### **Ключ для определения видов пресноводных жемчужниц фауны России (по В. И. Жадину [1952] с уточнениями и изменениями авторов)**

1 (4). Замок раковины состоит из псевдокардинальных зубов и рудиментов латеральных зубов.

2 (3). Раковина небольшая, укороченно овальная. На правой створке перед псевдокардинальным зубом имеется псевдокардинальный выступ, обычно между ним и псевдокардинальным зубом присутствует четко выраженная выемка, утончение. Макушка раковины высокая, хорошо заметна при взгляде с внутренней стороны створки. Псевдокардинальный зуб правой створки узко треугольный. Мантийные отпечатки малочисленны или слабо различимы ..... *M. middendorffi* (Rozen, 1926)

Камчатка, Курилы, Сахалин, Хоккайдо и Хонсю.

3 (2). Раковина крупная, эллиптическая, высокая, псевдокардинальный выступ отсутствует, выемка между ним и псевдокардинальным зубом обычно отсутствует. Макушка слабо выступает над спинным краем раковины, не видна с внутренней стороны створки. Мантийные отпечатки многочисленны, хорошо различимы, распространены от макушки по направлению к брюшному краю более-менее равномерно ..... *M. laevis* (Haas, 1910)

Сахалин, Кунашир, Хоккайдо и Хонсю.

4 (1) Замок раковины состоит только из псевдокардинальных зубов, латеральные зубы редуцированы.

5 (6). Передний псевдокардинальный зуб левой створки сильно редуцирован. Задний псевдокардинальный зуб левой створки со скошенной вершиной .....

..... *M. dahurica* (Middendorff, 1850)

Бассейны Амура, Раздольной и некоторых близлежащих малых рек.

6 (5). Псевдокардинальные зубы левой створки хорошо развиты. Задний псевдокардинальный зуб левой створки пирамидальный .....

..... *M. margaritifera* (Linnaeus, 1785)

Северо-запад России, Северная Европа, Прибалтика, Западная Европа, Пиренейский п-ов, атлантическое побережье Северной Америки от штата Делавер в США до Ньюфаундленда в Канаде.

## Заключение

В настоящей работе мы обобщили материалы ревизий пресноводных жемчужниц фауны европейской части России, Восточной Сибири и Дальнего Востока и представили ключ для определения российских видов по конхиологическим признакам. С помощью этого обзора мы надеемся привлечь внимание российских малакологов к необходимости проведения таксономических ревизий отдельных групп пресноводных моллюсков фауны нашей страны с учетом высокой экологической и географической изменчивости формы раковины. В соответствии с современными общемировыми подходами ревизии должны быть основаны на принципах интегративной таксономии, предусматривающих синтез молекулярно-генетических и сравнительно-морфологических данных. К сожалению, такие ревизии до сих пор единичны как для двустворчатых, так и для брюхоногих моллюсков пресноводной фауны России и сопредельных стран. Помимо процитированных работ по жемчужницам можно отметить недавние публикации М. В. Винарского с соавт. [Vinarski et al., 2012] по степным *Lymnaea* spp., серию публикаций О. К. Клишко с соавт. [Klishko et al., 2014] по *Cristaria* spp. из Амура, [Klishko et al., 2017a] по *Nodularia* Дальнего Востока России, [Klishko et al., 2017b] по *Unio* России и Украины, работы И. Н. Болотова с соавт. [Bolotov et al., 2014b] по *Radix* spp. из источника Ходутка на Камчатке, С. В. Межжерина с соавт. [Mezhzherin et al., 2014] по беззубкам Украины. Очевидно, что попытка подготовки нового определителя по фауне пресноводных моллюсков России вряд ли целесообразна без проведения такой трудоемкой и длительной ревизионной работы по отдельным таксонам. В свою очередь, без адекватного национального определителя крайне затруднено развитие отечественных гидробиологических и малакологических исследований, в том числе по таким актуальным направлениям, как мониторинг состояния популяций краснокнижных видов или оценка последствий антропогенных и климатических изменений для пресноводных экосистем. Для идентификации наяд (Unionoidea) на переходный период мы рекомендуем использовать определитель В. И. Жадина [1952] с последующим уточнением таксономического статуса, синонимии и родовой принадлежности тех или иных видов в соответствии с актуальной системой палеарктических Unionoidea [Graf, 2007; Graf, Cummings, 2014]. Эта система во многом уже подтверждена данными молекулярной филогении, по крайней мере на уровне

надвидовых категорий, включая большинство родов, хотя статус отдельных видов и подвидов (например, *Unio crassus mongolicus*) явно будет пересмотрен по мере накопления молекулярно-генетических и сравнительно-морфологических данных по российским наядам.

Исследования были выполнены в рамках программ ФАНО (№ 0409-2015-0143, № 0409-2016-0022), программ Президиума РАН (№ 55 «Арктика», № 41 «Биоразнообразие природных систем и биологические ресурсы России»), программы Президиума УрО РАН (№ 18-4-4-8), Министерства образования и науки РФ (№ 6.2343.2017/4.6), гранта Президента России для молодых кандидатов наук (проект № МК-4723.2018.4), грантов РФФИ (№ 16-34-60152\_мол\_а\_дк, № 17-45-290066\_р\_а, № 17-54-53085\_ГФЕН\_а).

## Литература

- Алимов А. Ф., Богатов В. В. Рост беззубки *Apodonta piscinalis* в водохранилищах Калининской области // Зоол. журн., 1975. Т. 54, № 1. С. 27–31.
- Богатов В. В. Жемчужницы (Bivalvia, Margaritiferidae, *Dahurinaia*) бассейна Амура // Зоол. журн., 2012. Т. 91, № 3. С. 273–276.
- Болотов И. Н., Махров А. А., Беспалая Ю. В., Вихрев И. В., Аксенова О. В., Аспхольм П. Э., Гофаров М. Ю., Островский А. Н., Попов И. Ю., Пальцер И. С., Рудзите М., Рудзитис М., Ворошилова (Сергеева) И. С., Соколова С. Е. Итоги тестирования компараторного метода: кривизна фронтального сечения створки раковины не может служить систематическим признаком у пресноводных жемчужниц рода *Margaritifera* // Изв. РАН. Сер. биол. 2013. № 2. С. 245–256. doi: 10.7868/S0002332913020021
- Буханова А. Л. Разработка и тестирование методов идентификации и изучения генетического разнообразия исчезающего вида *Margaritifera margaritifera* (Linnaeus, 1758) на разных стадиях онтогенеза: Магист. дис. ПушГУ, 2011. 65 с.
- Ворошилова И. С. Видоспецифичны ли контуры фронтального сечения створок раковин у двустворчатых моллюсков? // Изв. РАН. Сер. биол. 2013. № 3. С. 324–331. doi: 10.7868/S0002332913030107
- Гураль-Сверлова Н. В., Гураль Р. И. Моллюски семейства Unionidae в фондах Государственного природоведческого музея НАН Украины, их конхиологическая изменчивость и особенности диагностики. [Электронный ресурс]. 2015. URL: <http://www.pip-mollusca.org/page/epubl/unionidae.php> (дата обращения: 04.03.2015).
- Жадин В. И. Наши пресноводные моллюски. Биология и определитель для краеведов-натуралистов. Муром: Изд. Окской биостанции, 1926. 131 с.
- Жадин В. И. Сем. Unionidae. Фауна СССР. Моллюски. Т. 4. Вып. 1. М.; Л.: АН СССР, 1938. 170 с.

Жадин В. И. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР. М.: АН СССР, 1952. 376 с.

Зотин А. А. Особенности линейного роста *Margaritifera margaritifera* (Bivalvia: Margaritiferidae), влияющие на морфометрические параметры раковины // Изв. РАН. Сер. биол. 2015. № 3. С. 285–292. doi: 10.7868/S0002332915030169

Зюганов В. В., Зотин А. А., Третьяков В. А. Жемчужницы и их связь с лососевыми рыбами. М.: ЦНИИТЭИлегпром, 1993. 134 с.

Клишко О. К. *Dahurinaia transbaicalica* sp. n. (Bivalvia, Margaritiferidae) – новый вид жемчужниц из Забайкалья с заметками по естественной истории дальневосточных наяд // Вестник зоологии. 2008. Т. 42, № 4. С. 291–302.

Клишко О. К. Жемчужницы рода *Dahurinaia* (Bivalvia, Margaritiferidae) – разноразмерные группы вида *Margaritifera dahurica* Middendorff, 1850 // Изв. РАН. Сер. биол. 2014. № 5. С. 481–491. doi: 10.7868/S0002332914050051

Сергеева И. С., Болотов И. Н., Беспалая Ю. В., Махров А. А., Буханова А. Л., Артамонова В. С. Пресноводные жемчужницы рода *Margaritifera* (Mollusca: Bivalvia), выделенные в виды *M. elongata* (Lamarck, 1819) и *M. borealis* (Westerlund, 1871), принадлежат к виду *M. margaritifera* (Linnaeus, 1758) // Изв. РАН. Сер. биол. 2008. № 1. С. 119–122.

Старобогатов Я. И., Прозорова Л. А., Богатов В. В., Саенко Е. М. Моллюски // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 6. Моллюски, полихеты, немертины / Под ред. В. В. Богатова и С. Я. Цалолихина. СПб.: Наука, 2004. С. 9–422.

Araujo R., Toledo C., Van Damme D., Ghamizi M., Machordom A. *Margaritifera marocana* (Pallary, 1918): a valid species inhabiting Moroccan rivers // J. Molluscan Stud., 2009. Vol. 75, no. 2. 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 // Zool. Scr. 2016. doi: 10.1111/zsc.12217

Bandelt H.-J., Forster P., Sykes B. C., Richards M. B. Mitochondrial portraits of human populations // Genetics. 1995. Vol. 141. P. 743–753.

Bogatov V. V., Prozorova L. A., Starobogatov Y. I. The family Margaritiferidae (Mollusca; Bivalvia) in Russia // Ruthenica. 2003. Vol. 13, no. 1. P. 41–52.

Bolotov I., Vikhrev I., Bepalaya Y., Artamonova V., Gofarov M., Kolosova J., 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 // Tropical Conserv. Sci. 2014a. Vol. 7, no. 4. P. 706–719. doi: 10.1177/194008291400700409

Bolotov I., Bepalaya Y., Aksenova O., Aksenov A., Bolotov N., Gofarov M., Kondakov A., Paltser I., Vikhrev I. A taxonomic revision of two local endemic *Radix* spp. (Gastropoda: Lymnaeidae) from Khodutka geothermal area, Kamchatka, Russian Far East // Zootaxa. 2014b. Vol. 3869, no. 5. P. 585–593. doi: 10.11646/zootaxa.3869.5.9

Bolotov I. N., Bepalaya Y. V., Vikhrev I. V., Aksenova O. V., Aspholm P. E., Gofarov M. Y., Klishko O. K., Kolosova Y. S., Kondakov A. V., Lyubas A. A., Paltser I. S., Konopleva E. S., Tumpeesuwan S., Bolotov N. N., Voroshilova I. S. Taxonomy and distribution of the freshwater pearl mussels (Unionoida: Margaritiferidae) in the Far East of Russia // PLoS ONE. 2015. Vol. 10, no. 5, doi: 10.1371/journal.pone.0122408

Bolotov I. N., Vikhrev I. V., Bepalaya Yu. V., Gofarov M. Y., Kondakov A. V., Konopleva E. S., Boltov N. I., Lybas A. A. Multi-locus fossil-calibrated phylogeny, biogeography and a subgeneric revision of the Margaritiferidae (Mollusca: Bivalvia: Unionoida) // Mol. Phylogenet. Evol. 2016. Vol. 103. P. 104–121. doi: 10.1016/j.ympev.2016.07.020

Chesney H. C. G., Oliver P. G., Davis G. M. *Margaritifera durrovensis* Phillips, 1928: taxonomic status, ecology and conservation // J. Conchol. 1993. Vol. 34, no. 5. P. 267–299.

Fang Z.-J., Chen J., Chen C., Sha J., Lan X., Wen S. Supraspecific taxa of the Bivalvia first named, described, and published in China (1927–2007) // Univ. Kansas Paleontol. Contrib. New Ser. 2009. Vol. 17. P. 1–157.

Fassatoui C., Jenhani A. B. R., Romdhane M. S. Geographic pattern of shell morphology in the endemic freshwater mussel *Unio ravoisieri* (Bivalvia: Unionidae) from northern Tunisia // J. Molluscan Stud. 2015. Vol. 81, no. 1. P. 152–160. doi: 10.1093/mollus/eyu069

Graf D. L. Palearctic freshwater mussel (Mollusca: Bivalvia: Unionoidea) diversity and the comparative method as a species concept // Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia. 2007. Vol. 156. P. 71–88. doi: 10.1635/0097-3157(2007)156[71:PFMMBU]2.0.CO;2

Graf D. L., Cummings K. S. MUSSEL Project Web Site. The freshwater mussels (Unionoida) of the World (and other less consequential bivalves), 2014. [Электронный ресурс]. URL: <http://mussel-project.uwsp.edu/> (дата обращения: 15.11.2014).

Gustafson R. G., Iwamoto E. M. A DNA-based identification key to Pacific Northwest freshwater mussel glochidia: importance to salmonid and mussel conservation // Northwest Sci. 2005. Vol. 79, no. 4. P. 233–245.

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, no. 3. P. 282–290. doi: 10.1038/hdy.2013.104

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. Molluscan Stud. 2004. Vol. 70, no. 4. P. 379–388. doi: 10.1093/mollus/70.4.379

Klishko O. K., Lopes-Lima M., Froufe E., Bogan A. E. Are *Cristaria herculea* (Middendorff, 1847) and *Cristaria plicata* (Leach, 1815) (Bivalvia, Unionidae) separate species? // ZooKeys. 2014. Vol. 438. P. 1–15. doi: 10.3897/zookeys.438.7493

Klishko O. K., Lopes-Lima M., Froufe E., Bogan A. E., Abakumova V. Y. Unravelling the systematics of *Nodularia* (Bivalvia, Unionidae) species from east-

ern Russia // Systematics and Biodiversity. 2017a. doi: 10.1080/14772000.2017.1383527

Klishko O., Lopes-Lima M., Froufe E., Bogan A., Vasiliev L., Yanovich L. Taxonomic reassessment of the freshwater mussel genus *Unio* (Bivalvia: Unionidae) in Russia and Ukraine based on morphological and molecular data // Zootaxa. 2017b. Vol. 4286(1). P. 93–112. doi: 10.11646/zootaxa.4286.1.4

Kondo T., Kobayashi O. Revision of the genus *Margaritifera* (Bivalvia, Margaritiferidae) of Japan, with description of a new species // Venus. 2005. Vol. 64, no. 3–4. P. 135–140.

Machordom A., Araujo R., Erpenbeck D., Ramos M.-A. Phylogeography and conservation genetics of endangered European Margaritiferidae (Bivalvia: Unionoidea) // Biol. J. Linn. Soc. Lond. 2003. Vol. 78. P. 235–252.

Makhrov A., Bepalaya J., Bolotov I., Vikhrev I., Gofarov M., Alekseeva Ya., Zotin A. Historical geography of pearl harvesting and current status of populations of freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera* (L.) in the western part of Northern European Russia // Hydrobiologia. 2014. Vol. 735, no. 1. P. 149–159. doi: 10.1007/s10750-013-1546-1

Mezhzherin S. V., Yanovich L. M., Zhalay E. I., Vasilieva L. A., Pampura M. M. Genetic and morphological variability and differentiation of mussels (Bivalvia, Unionidae, Anodontinae) in Ukraine // Vestn. Zool. 2014. Vol. 48, no. 2. P. 99–110. doi: 10.2478/vzoo-2014-0011

Mock K. E., Brim Box J. C., Chong J. P., Furnish J., Howard J. K. Comparison of population genetic patterns in two widespread freshwater mussels with contrasting life histories in western North America // Mol. Ecol. 2013. Vol. 22, no. 24. P. 6060–6073. doi: 10.1111/mec.12557

Morais P., Rufino M. M., Reis J., Dias E., Sousa R. Assessing the morphological variability of *Unio delphinus* Spengler, 1783 (Bivalvia: Unionidae) using geometric morphometry // J. Molluscan Stud. 2014. Vol. 80, no. 1. P. 17–23. doi: 10.1093/mollus/eyt037

## References

Alimov A. F., Bogatov V. V. Rost bezzubki *Anodonta piscinalis* v vodokhranilishchakh Kalininskoi oblasti [Growth of *Anodonta piscinalis* in water reservoirs of the Kalinin district]. Zool. zhurn. [J. Zool.]. 1975. Vol. 54, no. 1. P. 27–31.

Bogatov V. V. Zhemchuzhnitsy (Bivalvia, Margaritiferidae, *Dahurinaia*) basseina Amura [Pearl mussels (Bivalvia, Margaritiferidae, *Dahurinaia*) from the Amur River basin]. Zool. zhurn. [Russ. J. Zool.]. 2012. Vol. 91, no. 3. P. 273–276.

Bolotov I. N., Makhrov A. A., Bepalaya Yu. V., Vikhrev I. V., Aksenova O. V., Aspikhol'm P. E., Gofarov M. Yu., Ostrovskii A. N., Popov I. Yu., Pal'tser I. S., Rudzite M., Rudzitis M., Voroshilova (Sergeeva) I. S., Sokolova S. E. Itogi testirovaniya komparatornogo metoda: krivizna frontal'nogo secheniya stvorki rakoviny ne mozhet sluzhit' sistematischeskim priznakom u presnovodnykh zhemchuzhnitsy roda *Margaritifera* [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 of the genus Mar-

Preston S. J., Harrison A., Lundy M., Roberts D., Beddoe N., Rogowski D. Square pegs in round holes – the implications of shell shape variation on the translocation of adult *Margaritifera margaritifera* (L.) // Aquat. Conserv. 2010. Vol. 20, no. 5. P. 568–573. doi: 10.1002/aqc.1121

Prié V., Puillandre N., Bouchet P. Bad taxonomy can kill: molecular reevaluation of *Unio mancus* Lamarck, 1819 (Bivalvia: Unionidae) and its accepted subspecies // Knowl. Manag. Aquat. Ecosyst. 2012. No. 405(08). doi: 10.1051/kmae/2012014

Smith D. G. Systematics and distribution of the recent Margaritiferidae // Ecology and evolution of the freshwater mussels Unionoidea. Heidelberg: Springer Verlag, 2001. P. 33–49. doi: 10.1007/978-3-642-56869-5\_3

Vinarski M. V., Schniebs K., Glöer P., Son M. O., Hundsdoerfer A. K. The steppe relics: taxonomic study on two lymnaeid species endemic to the former USSR (Gastropoda: Pulmonata: Lymnaeidae) // Arch. Molluskenkunde: Int. J. Malacol. 2012. Vol. 141, no. 1. P. 67–85. doi: 10.1127/arch.moll/1869-0963/141/067-085

Watters G. T. Form and function of unionoidean shell sculpture and shape (Bivalvia) // Am. Malacol. Bull. 1994. Vol. 11, no. 1. P. 1–20.

Zieritz A., Aldridge D. C. Identification of ecophenotypic trends within three European freshwater mussel species (Bivalvia: Unionoidea) using traditional and modern morphometric techniques // Biol. J. Linn. Soc. Lond. 2009. Vol. 98. P. 814–825. doi: 10.1111/j.1095-8312.2009.01329.x

Zieritz A., Hoffman J. I., Amos W., Aldridge D. C. Phenotypic plasticity and genetic isolation-by-distance in the freshwater mussel *Unio pictorum* (Mollusca: Unionoidea) // Evol. Ecol. 2010. Vol. 24, no. 4. P. 923–938. doi: 10.1007/s10682-009-9350-0

Поступила в редакцию 03.11.2017

garitifera]. Izv. RAN. Ser. biol. [Biol. Bull.]. 2013. No. 2. P. 245–256. doi: 10.7868/S0002332913020021

Bukhanova A. L. Razrabotka i testirovanie metodov identifikatsii i izucheniya geneticheskogo raznoobraziya ischezayushchego vida *Margaritifera margaritifera* (Linnaeus, 1758) na raznykh stadiyakh ontogeneza [Development and testing of methods for identification and study of the genetic diversity of the endangered species *Margaritifera margaritifera* (Linnaeus, 1758) at different stages of ontogenesis]. Pushchino: Pushchino St. Univ., 2011. 65 p.

Gural'-Sverlova N. V., Gural' R. I. Mollyuski seimestva Unionidae v fondakh Gosudarstvennogo prirodovedcheskogo muzeya NAN Ukrainy, ikh konkholicheskaya izmenchivost' i osobennosti diagnostiki [Mollusks of the Unionidae family in the collections of the State Natural History Museum of the National Academy of Sciences of Ukraine, their conchological variability and diagnostic features]. Elektron. b-ki [Digital library]. 2015. URL: <http://www.pip-mollusca.org/page/epubl/unionidae.php> (accessed: 4.03.2015).

Klishko O. K. *Dahurinaia transbaicalica* sp. n. (Bivalvia, Margaritiferidae) – novyi vid zhemchuzhnits iz Zabaikal'ya s zametkami po estestvennoi istorii dal'nevostochnykh nayad [*Dahurinaia transbaicalica* sp. n. (Bivalvia, Margaritiferidae) – a new species of pearl mussels from Transbaikalia, with remarks on the natural history of Far Eastern naiads]. *Vestnik zool.* [Zool. Bull.]. 2008. Vol. 42, no. 4. P. 291–302.

Klishko O. K. Zhemchuzhnitsy roda *Dahurinaia* (Bivalvia, Margaritiferidae) – raznorazmernye gruppy vida *Margaritifera dahurica* Middendorff, 1850 [Pearl mussels of the genus *Dahurinaia* (Bivalvia, Margaritiferidae): differently sized groups of *Margaritifera dahurica* Middendorff, 1850]. *Izv. RAN. Ser. Boil.* [Biol. Bull.]. 2014. No. 5. P. 481–491. doi: 10.7868/S0002332914050051

Sergeeva I. S., Bolotov I. N., Bepalaya Yu. V., Makhrov A. A., Bukhanova A. L., Artamonova V. S. Presnovodnye zhemchuzhnitsy roda *Margaritifera* (Mollusca: Bivalvia), vydelennye v vidy *M. elongata* (Lamarck, 1819) i *M. borealis* (Westerlund, 1871), prinadlezhat k vidu *M. margaritifera* (Linnaeus, 1758) [Freshwater pearl mussels of the genus *Margaritifera* (Mollusca: Bivalvia) described as *M. elongata* (Lamarck, 1819) and *M. borealis* (Westerlund, 1871) should be classified with *M. margaritifera* (Linnaeus, 1758)]. *Izv. RAN. Ser. biol.* [Biol. Bull.]. 2008. No. 1. P. 119–122.

Starobogatov Ya. I., Prozorova L. A., Bogatov V. V., Saenko E. M. Mollyuski [Mollusks]. Opredelitel' presnovodnykh bespozvonochnykh Rossii i sopredel'nykh territorii. t. 6. Mollyuski, polikhety, nemertiny [The identification guide of freshwater invertebrates of Russia and adjacent territories. Vol. 6. Mollusks, polychaetes, nemertines]. St. Petersburg: Nauka, 2004. P. 9–422.

Voroshilova I. S. Vidospetsifichny li kontury frontal'nogo secheniya stvorok rakovin u dvustvorchatykh mollyuskov? [Are the contours of the frontal section of shell valves in bivalvia specific?]. *Izv. RAN. Ser. biol.* [Biol. Bull.]. 2013. No. 3. P. 324–331. doi: 10.7868/S0002332913030107

Zhadin V. I. Nashi presnovodnye mollyuski. Biologiya i opredelitel' dlya kraevedov-naturalistov [Our freshwater mollusks. Biology and an identification guide for local historians, naturalists.]. Murom: Izd. Okskoi biostantsii, 1926. P. 131.

Zhadin V. I. Sem. Unionidae. Fauna SSSR. Mollyuski [Family Unionidae. Fauna of the USSR. Mollusks]. Moscow-Leningrad: AN SSSR, 1938. Vol. 4, iss. 1. P. 170.

Zhadin V. I. Mollyuski presnykh i solonovatykh vod SSSR [Mollusks of fresh and brackish waters of the USSR]. M.: AN SSSR, 1952. 376 p.

Zotin A. A. Osobennosti lineinogo rosta *Margaritifera margaritifera* (Bivalvia: Margaritiferidae), vliyayushchie na morfometricheskie parametry rakoviny [Features of linear growth of *Margaritifera margaritifera* (Bivalvia: Margaritiferidae), affecting the morphometric parameters of the shell]. *Izv. RAN. Ser. biol.* [Biol. Bull.]. 2015. No. 3. P. 285–292. doi: 10.7868/S0002332915030169

Zyuganov V. V., Zotin A. A., Tret'yakov V. A. Zhemchuzhnitsy i ikh svyaz' s lososevymi rybami [Pearl mussels and their connection with salmonid fishes]. Moscow: TsNIITEIlegprom, 1993. P. 134.

Araujo R., Toledo C., Van Damme D., Ghamizi M., Machordom A. *Margaritifera marocana* (Pallary, 1918):

a valid species inhabiting Moroccan rivers. *J. Molluscan Stud.* 2009. Vol. 75, no. 2. 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. *Zool. Scr.* 2016. doi: 10.1111/zsc.12217

Bandelt H.-J., Forster P., Sykes B. C., Richards M. B. Mitochondrial portraits of human populations. *Genetics.* 1995. Vol. 141. P. 743–753.

Bogatov V. V., Prozorova L. A., Starobogatov Y. I. The family Margaritiferidae (Mollusca; Bivalvia) in Russia. *Ruthenica.* 2003. Vol. 13, no. 1. P. 41–52.

Bolotov I., Vikhrev I., Bepalaya Yu. V., Artamonova V., Gofarov M., Kolosova J., 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. *Tropical Conserv. Sci.* 2014a. Vol. 7, no. 4. P. 706–719. doi: 10.1177/194008291400700409

Bolotov I., Bepalaya Yu. V., Aksenova O., Aksenov A., Bolotov N., Gofarov M., Kondakov A., Paltser I., Vikhrev I. A taxonomic revision of two local endemic *Radix* spp. (Gastropoda: Lymnaeidae) from Khodutka geothermal area, Kamchatka, Russian Far East. *Zootaxa.* 2014b. Vol. 3869, no. 5. P. 585–593. doi: 10.11646/zootaxa.3869.5.9

Bolotov I. N., Bepalaya Yu. V., Vikhrev I. V., Aksenova O. V., Aspholm P. E., Gofarov M. Y., Klishko O. K., Kolosova Y. S., Kondakov A. V., Lyubas A. A., Paltser I. S., Konopleva E. S., Tumpeesuwan S., Bolotov N. N., Voroshilova I. S. Taxonomy and distribution of the freshwater pearl mussels (Unionoida: Margaritiferidae) in the Far East of Russia. *PLoS ONE.* 2015. Vol. 10, no. 5. doi: 10.1371/journal.pone.0122408

Bolotov I. N., Vikhrev I. V., Bepalaya Yu. V., Gofarov M. Y., Kondakov A. V., Konopleva E. S., Bolotov N. I., Lybas A. A. Multi-locus fossil-calibrated phylogeny, biogeography and a subgeneric revision of the Margaritiferidae (Mollusca: Bivalvia: Unionoida). *Mol. Phylogenet. Evol.* 2016. Vol. 103. P. 104–121. doi: 10.1016/j.ympev.2016.07.020

Chesney H. C. G., Oliver P. G., Davis G. M. *Margaritifera durrovensis* Phillips, 1928: taxonomic status, ecology and conservation. *J. Conchol.* 1993. Vol. 34, no. 5. P. 267–299.

Fang Z.-J., Chen J., Chen C., Sha J., Lan X., Wen S. Supraspecific taxa of the Bivalvia first named, described, and published in China (1927–2007). *Univ. Kansas Paleontol. Contrib. New Ser.* 2009. Vol. 17. P. 1–157.

Fassatoui C., Jenhani A. B. R., Romdhane M. S. Geographic pattern of shell morphology in the endemic freshwater mussel *Unio ravoisieri* (Bivalvia: Unionidae) from northern Tunisia. *J. Molluscan Stud.* 2015. Vol. 81, no. 1. P. 152–160. doi: 10.1093/mollus/eyu069

Graf D. L. Palearctic freshwater mussel (Mollusca: Bivalvia: Unionoidea) diversity and the comparative method as a species concept. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia.* 2007. Vol. 156. P. 71–88. doi: 10.1635/0097-3157(2007)156[71:PFMMBU]2.0.CO;2

Graf D. L., Cummings K. S. MUSSEL Project Web Site. The freshwater mussels (Unionoida) of the World

(and other less consequential bivalves). 2014. URL: <http://mussel-project.uwsp.edu/> (accessed: 15.11.2014).

Gustafson R. G., Iwamoto E. M. A DNA-based identification key to Pacific Northwest freshwater mussel glochidia: importance to salmonid and mussel conservation. *Northwest Sci.* 2005. Vol. 79, no. 4. P. 233–245.

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. Molluscan Stud.* 2004. Vol. 70, no. 4. 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, no. 3. P. 282–290. doi: 10.1038/hdy.2013.104

Klishko O. K., Lopes-Lima M., Froufe E., Bogan A. E. Are *Cristaria herculea* (Middendorff, 1847) and *Cristaria plicata* (Leach, 1815) (Bivalvia, Unionidae) separate species? *ZooKeys.* 2014. Vol. 438. P. 1–15. doi: 10.3897/zookeys.438.7493

Klishko O. K., Lopes-Lima M., Froufe E., Bogan A. E., Abakumova V. Y. Unravelling the systematics of *Nodularia* (Bivalvia, Unionidae) species from eastern Russia. *Systematics and Biodiversity.* 2017a. doi: 10.1080/14772000.2017.1383527

Klishko O., Lopes-Lima M., Froufe E., Bogan A., Vasiliiev L., Yanovich L. Taxonomic reassessment of the freshwater mussel genus *Unio* (Bivalvia: Unionidae) in Russia and Ukraine based on morphological and molecular data. *Zootaxa.* 2017b. Vol. 4286(1). P. 93–112. doi: 10.11646/zootaxa.4286.1.4

Kondo T., Kobayashi O. Revision of the genus *Margaritifera* (Bivalvia, Margaritiferidae) of Japan, with description of a new species. *Venus.* 2005. Vol. 64, no. 3–4. P. 135–140.

Machordom A., Araujo R., Erpenbeck D., Ramos M.-A. Phylogeography and conservation genetics of endangered European Margaritiferidae (Bivalvia: Unionoidea). *Biol. J. Linn. Soc. Lond.* 2003. Vol. 78. P. 235–252.

Makhrov A., Bespalaya J., Bolotov I., Vikhrev I., Gofarov M., Alekseeva Ya., Zotin A. Historical geography of pearl harvesting and current status of populations of freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera* (L.) in the western part of Northern European Russia. *Hydrobiologia.* 2014. Vol. 735, no. 1. P. 149–159. doi: 10.1007/s10750-013-1546-1

Mezhzherin S. V., Yanovich L. M., Zhalay E. I., Vasiliieva L. A., Pampura M. M. Genetic and morphological variability and differentiation of mussels (Bivalvia, Unionidae, Anodontinae) in Ukraine. *Vestn. Zool.* 2014. Vol. 48, no. 2. P. 99–110. doi: 10.2478/vzoo-2014-0011

Mock K. E., Brim Box J. C., Chong J. P., Furnish J., Howard J. K. Comparison of population genetic patterns in two widespread freshwater mussels with contrasting life histories in western North America. *Mol. Ecol.* 2013. Vol. 22, no. 24. P. 6060–6073. doi: 10.1111/mec.12557

Morais P., Rufino M. M., Reis J., Dias E., Sousa R. Assessing the morphological variability of *Unio delphinus* Spengler, 1783 (Bivalvia: Unionidae) using geometric morphometry. *J. Molluscan Stud.* 2014. Vol. 80, no. 1. P. 17–23. doi: 10.1093/mollus/eyt037

Preston S. J., Harrison A., Lundy M., Roberts D., Beddoe N., Rogowski D. Square pegs in round holes – the implications of shell shape variation on the translocation of adult *Margaritifera margaritifera* (L.). *Aquat. Conserv.* 2010. Vol. 20, no. 5. P. 568–573. doi: 10.1002/aqc.1121

Prié V., Puillandre N., Bouchet P. Bad taxonomy can kill: molecular reevaluation of *Unio mancus* Lamarck, 1819 (Bivalvia: Unionidae) and its accepted subspecies. *Knowl. Manag. Aquat. Ecosyst.* 2012. No. 405(08). doi: 10.1051/kmae/2012014

Smith D. G. Systematics and distribution of the recent Margaritiferidae. *Ecology and evolution of the freshwater mussels Unionoidea.* Heidelberg: Springer Verlag. 2001. P. 33–49. doi: 10.1007/978-3-642-56869-5\_3

Vinarski M. V., Schniebs K., Glöer P., Son M. O., Hundsdoerfer A. K. The steppe relics: taxonomic study on two lymnaeid species endemic to the former USSR (Gastropoda: Pulmonata: Lymnaeidae). *Arch. Molluskkunde: Int. J. Malacol.* 2012. Vol. 141, no. 1. P. 67–85. doi: 10.1127/arch.moll/1869-0963/141/067-085

Watters G. T. Form and function of unionoidean shell sculpture and shape (Bivalvia). *Am. Malacol. Bull.* 1994. Vol. 11, no. 1. P. 1–20.

Zieritz A., Aldridge D. Identification of ecophenotypic trends within three European freshwater mussel species (Bivalvia: Unionoidea) using traditional and modern morphometric techniques. *Biol. J. Linn. Soc. Lond.* 2009. Vol. 98. P. 814–825. doi: 10.1111/j.1095-8312.2009.01329.x

Zieritz A., Hoffman J. I., Amos W., Aldridge D. C. Phenotypic plasticity and genetic isolation-by-distance in the freshwater mussel *Unio pictorum* (Mollusca: Unionoidea). *Evol. Ecol.* 2010. Vol. 24, no. 4. P. 923–938. doi: 10.1007/s10682-009-9350-0

Received November 11, 2017

## СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

### **Болотов Иван Николаевич**

главный научный сотрудник, д. б. н.  
Северный (Арктический) федеральный университет  
им. М. В. Ломоносова  
наб. Северной Двины, 17, Архангельск, Россия, 163002

главный научный сотрудник  
Федеральный исследовательский центр  
комплексного изучения Арктики  
им. академика Н. П. Лаверова РАН  
наб. Северной Двины, 23, Архангельск, Россия, 163000  
эл. почта: inepras@yandex.ru

### **Махров Александр Анатольевич**

старший научный сотрудник, к. б. н.  
Институт проблем экологии и эволюции  
им. А. Н. Северцова РАН  
Ленинский пр., 33, Москва, Россия, 119071  
эл. почта: makhrov12@mail.ru

### **Вихрев Илья Витальевич**

ведущий научный сотрудник, к. б. н.  
Северный (Арктический) федеральный университет  
им. М. В. Ломоносова  
наб. Северной Двины, 17, Архангельск, Россия, 163002  
старший научный сотрудник

Федеральный исследовательский центр комплексного  
изучения Арктики им. академика Н. П. Лаверова РАН  
наб. Северной Двины, 23, Архангельск, Россия, 163000  
эл. почта: vikhrevilja@gmail.com

### **Беспалая Юлия Владимировна**

ведущий научный сотрудник, к. б. н.  
Северный (Арктический) федеральный университет  
им. М. В. Ломоносова  
наб. Северной Двины, 17, Архангельск, Россия, 163002  
зав. музеем  
Федеральный исследовательский центр комплексного  
изучения Арктики им. академика Н. П. Лаверова РАН  
наб. Северной Двины, 23, Архангельск, Россия, 163000  
эл. почта: jbespalaja@yandex.ru

### **Зотин Алексей Александрович**

ведущий научный сотрудник, д. б. н.  
Институт биологии развития им. Н. К. Кольцова РАН  
ул. Вавилова, 26, Москва, Россия, 119334  
эл. почта: aazotin@mail.ru

### **Клишко Ольга Корнеевна**

старший научный сотрудник, к. б. н.  
Институт природных ресурсов, экологии  
и криологии СО РАН  
ул. Бутина, 26, Чита, Россия, 672014  
эл. почта: olga\_klishko@mail.ru

### **Кабakov Михаил Борисович**

младший научный сотрудник, аспирант  
Федеральный исследовательский центр комплексного  
изучения Арктики им. академика Н. П. Лаверова РАН  
наб. Северной Двины, 23, Архангельск, Россия, 163000  
эл. почта: mike-kab@yandex.ru

## CONTRIBUTORS:

### **Bolotov, Ivan**

Northern (Arctic) federal university  
named after M. V. Lomonosov  
163002 Arkhangelsk, Russia

Federal Center for Integrated Arctic Research,  
Russian Academy of Sciences  
163000 Arkhangelsk, Russia  
e-mail: inepras@yandex.ru

### **Makhrov, Alexander**

A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution,  
Russian Academy of Sciences  
119071 Moscow, Russia  
e-mail: makhrov12@mail.ru

### **Vikhrev, Ilya**

Northern (Arctic) federal university  
named after M. V. Lomonosov  
Arkhangelsk 163002, Russia

Federal Center for Integrated Arctic Research,  
Russian Academy of Sciences  
163000 Arkhangelsk, Russia  
e-mail: vikhrevilja@gmail.com

### **Bespalaya, Yulia**

Northern (Arctic) federal university  
named after M. V. Lomonosov  
163002 Arkhangelsk, Russia

Federal Center for Integrated Arctic Research,  
Russian Academy of Sciences  
163000 Arkhangelsk, Russia  
e-mail: jbespalaja@yandex.ru

### **Zotin, Alexey**

Kol'tsov Institute of Developmental Biology,  
Russian Academy of Sciences  
119334 Moscow, Russia  
e-mail: aazotin@mail.ru

### **Klishko, Olga**

Institute of Natural Resources, Ecology and Cryology,  
Siberian Branch, Russian Academy of Sciences  
672014 Chita, Russia  
e-mail: olga\_klishko@mail.ru

### **Kabakov, Mikhail**

Federal Center for Integrated Arctic Research,  
Russian Academy of Sciences  
163000 Arkhangelsk, Russia  
e-mail: mike-kab@yandex.ru