

УДК 575.838:594.141

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИЧИНЫ И СЛЕДСТВИЯ ВОЗНИКНОВЕНИЯ ТАКСОНОВ С ПОНИЖЕННЫМ АДАПТИВНЫМ ПОТЕНЦИАЛОМ (НА ПРИМЕРЕ ПРЕСНОВОДНЫХ ЖЕМЧУЖНИЦ, *MARGARITIFERA*)

А. А. Махров¹, И. Н. Болотов², В. С. Артамонова¹

¹ Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН

² Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики РАН

Пресноводные жемчужницы обитают в быстрых и холодных реках и ручьях, занимая экологическую нишу, практически недоступную другим двустворчатым моллюскам. Как следствие, жемчужницы в ненарушенных местообитаниях достигают очень высокой численности, а борьба за существование в популяциях этих моллюсков снижена (исключение – сильный стабилизирующий отбор на приспособление личинок к паразитированию на определенных видах рыб-хозяев). В результате жемчужницы практически утратили адаптивный потенциал и не могут эволюционировать, в том числе при усилении антропогенного влияния на популяцию. Обсуждаются проблемы оценки адаптивного потенциала видов. Сделан вывод об отсутствии «недарвиновских» механизмов эволюции.

Ключевые слова: эволюция; иммобилизация; рутинизация; адаптация; моллюски; генетическое разнообразие.

A. A. Makhrov, I. N. Bolotov, V. S. Artamonova. ECOLOGICAL CAUSES AND CONSEQUENCES OF THE FORMATION OF TAXA WITH REDUCED ADAPTIVE POTENTIAL AS EXEMPLIFIED BY FRESHWATER PEARL MUSSELS (*MARGARITIFERA*)

Freshwater pearl mussels live in rapid, cold rivers and streams, occupying the ecological niche that few of other bivalves fit. Therefore, these mussels are abundant in undisturbed habitats, and there is practically no struggle for existence in their populations (with the exception of strong stabilizing selection for adaptation of larvae to parasitizing on specific host fish species). As a result, freshwater pearl mussels have almost lost their adaptive potential, which prevents their further evolution, including the evolutionary response to human pressure on their populations. Problems encompassed in the assessment of species adaptive potentials are discussed. The assumption on “non-Darwinian” evolutionary mechanisms is rejected.

Keywords: evolution; immobilization; routinization; adaptation; mollusks; genetic diversity.

Введение

Представление о том, что виды могут различаться по своей способности к адаптации, возникло давно, хотя изначально его использовали в основном палеонтологи. Важно отметить, что снижение адаптивного потенциала в ходе эволюции обоснованно рассматривают как одну из причин, способных привести к вымиранию видов [Давиташвили, 1969]. В классической работе И. И. Шмальгаузена [1945] различие видов по способности к адаптации не только получило материалистическое объяснение, но и было применено к ныне живущим видам.

Дискуссия о причинах различий в адаптивном потенциале видов в современной литературе все еще продолжается, но реальность самого явления можно считать доказанной [отметим только обзоры и монографии по этой проблеме: Марков, 2000; Ковалев, 2004; Артамонова, Махров, 2008; Попов, 2008; Flegr, 2008; Фридман, Еремкин, 2009; Хлебович, 2012].

Однако в экологических исследованиях должное внимание уделяется только большой группе видов с повышенным адаптивным потенциалом. Примерами могут служить сибирский углозуб, *Salamandrella keyserlingii* [Берман, 2002] и трехиглая колюшка, *Gasterosteus aculeatus* [Лайус и др., 2013]. Особое внимание уделяется инвазионным видам, которые не только успешно включаются в новые экосистемы, но и видоизменяют их [Решетников, 2009; Карабанов и др., 2010; Дгебуадзе, 2014 и мн. др.].

При разработке природоохранных мероприятий присутствие в экосистемах видов со сниженным адаптивным потенциалом, как правило, не учитывают. Более того, в книге Ю. В. Чайковского [2006] мы даже встретили ничем не аргументированное мнение о том, что в природе существуют «инвалидные» виды, обреченные на вымирание, сохранять которые нецелесообразно.

При обсуждении перспектив выживания популяций традиционно учитывали только их численность [Жизнеспособность..., 1989], а в последние годы для подобных оценок стали применять еще и различные показатели генетического разнообразия [Allendorf, Lusk, 2007].

Между тем в обзорной работе [McKinney, 1997] показано, что есть связь риска вымирания с целым рядом экологических особенностей организмов. Позже выявлено, в частности, что риск вымирания выше у млекопитающих с низким соотношением рождаемости и смертности взрослых особей [Polishchuk, 2002] и большими размерами взрослых животных

[Polishchuk, 2010]. Для ископаемых бентосных морских беспозвоночных показана отрицательная связь риска вымирания с размером ареала [Payne, Finnegan, 2007]. У лососевидных рыб наблюдается тенденция более широкого расселения особей из более крупных приледниковых рефугиумов [Боровикова, Махров, 2014].

Однако известны случаи, когда вид с высокой численностью, достаточно богатым генофондом, высокой плодовитостью, значительным ареалом и не очень большим размером особей не может адаптироваться к изменившейся среде обитания и быстро вымирает. Примером могут служить пресноводные жемчужницы рода *Margaritifera* [Geist, 2010]. Эти моллюски и стали объектом изучения в данной работе. Задачей нашего исследования был анализ эволюционных особенностей пресноводных жемчужниц в связи с их экологическими предпочтениями, выявление возможных причин возникновения следующих отсюда эволюционных ограничений и оценка влияния этих ограничений на способность жемчужниц к адаптации.

Особенности биологии пресноводных жемчужниц

Основная особенность жизненного цикла пресноводных жемчужниц, как и представителей близкого к ним семейства Unionidae, – паразитирование их личинок (глохидиев) на жабрах рыб [Kat, 1984]. После выхода из жабр рыбы-хозяина молодой моллюск обитает глубоко в грунте, и лишь по достижении им длины 1 см его удастся обнаружить в составе бентоса при традиционных способах сбора материала [Зюганов и др., 1993].

Согласно Смитту [Smith, 2001], семейство Margaritiferidae включает три рода, объединяющие 12 видов, причем все они обитают в Северном полушарии. Из них наиболее широко распространена и лучше всего изучена европейская жемчужница (*Margaritifera margaritifera*).

«Если считать географическое распространение, обилие и возраст вида мерой его успеха, то европейская жемчужница должна считаться одним из наиболее успешных видов животных» («If the geographical range, abundance and age of a species are measures of its fitness, then the freshwater pearl mussel must be considered one of the most successful animal species»), – писал Г. Бауэр [Bauer, 1987, p. 691].

Однако в настоящее время ареал и численность всех видов жемчужниц, и особенно европейской жемчужницы, стремительно сокращаются. До XX века основной причиной

сокращения численности жемчужниц был промысел, в XX столетии – нарушение гидрологического режима и загрязнение рек, а в настоящее время вымирание жемчужниц во многих случаях связано с отсутствием рыб – хозяев личинок жемчужниц [Rudzite, 2005; Geist, 2010; Makhrov et al., 2014].

Процессы снижения численности, вызванные сходными причинами, наблюдаются у многих представителей отряда Unionoidea, куда входят жемчужницы [Downing et al., 2010; Lopes-Lima et al., 2015], но даже среди родственных семейств жемчужницы выделяются исключительно высоким темпом вымирания. Какие же особенности жемчужниц приводят к этому?

Главная особенность экологии жемчужниц – приуроченность к быстрым и холодным рекам и ручьям

Для обеспечения нормальной жизнедеятельности двустворчатые моллюски должны в больших количествах пропускать через себя воду, которая приносит им пищу, уносит отходы, а также способствует распространению глохидиев. Из-за особенностей системы водообмена жемчужницы, в отличие от представителей родственных семейств, вынуждены занимать позицию на течении [Baue, 2001], хотя обитание в таких условиях ведет к гибели значительной доли глохидиев, уносимых водой с порогов, где обитает жемчужница.

Кроме того, из-за несовершенства системы водообмена жабры жемчужниц, в отличие от жабр других двустворчатых моллюсков, не могут быть заполнены глохидиями полностью. По этой причине жемчужницы отличаются от большинства родственных видов низкой величиной репродуктивного усилия, то есть доли энергии, которую организм направляет на размножение [Naag, 2013].

Эволюционным ответом жемчужниц как на увеличение гибели глохидиев на течении, так и на уменьшение общей массы личинок было увеличение числа глохидиев за счет резкого снижения их размеров [Baue, 1994; Naag, 2013].

Однако для видов с небольшими глохидиями, в свою очередь, характерно длительное развитие на жабрах рыб-хозяев и небольшое число таких хозяев. Последнее связано с тем, что при длительном развитии личинки на жабрах активизируется иммунитет хозяина, и моллюск вынужден генетически адаптироваться к нему. При этом спектр рыб-хозяев неизбежно сужается.

Таким образом, для жемчужниц характерны мелкие глохидии, которые быстро погибают,

если не прикрепятся к жабрам хозяина, а прикрепившиеся глохидии должны длительно выдерживать защитную реакцию организма рыбы. Обе эти особенности ведут к тому, что выживаемость глохидиев жемчужниц оказывается более низкой по сравнению с той, что характерна для представителей родственных семейств [Akiyama, 2007].

Важно отметить, что выживаемость глохидиев, не прикрепившихся к жабрам, повышается с понижением температуры воды [Jansen et al., 2001; Akiyama, Iwakuma, 2007]. Видимо, этим в значительной степени объясняется приуроченность жемчужниц, возникших в Юго-Восточной Азии [Любас и др., 2012], к холодным рекам и ручьям. Интересно, что даже лаосская жемчужница (*M. laosensis*), обитающая в настоящее время в Юго-Восточной Азии, встречается только в горных реках этого региона [Bolotov et al., 2014].

Обитание на быстром течении, когда большая часть глохидиев просто-напросто уносится из популяции (в плесовые участки рек, где выживание и размножение жемчужниц практически невозможны), видимо, само по себе оказало определенное влияние на эволюцию жемчужниц. Полный аналог такой ситуации – культивирование микроорганизмов в проточной среде. Показано, что в этом случае эволюция идет скачками, поскольку только мутации, сильно влияющие на приспособленность, способны закрепиться в популяции [Рапопорт, 1996]. Неслучайно, видимо, филогения жемчужниц, выявленная с помощью анализа митохондриального гена *COI*, в графическом представлении (Network) напоминает выходящее дерево – это несколько сильно дивергировавших «стволов» с небольшим числом «ветвей» [Araujo et al., 2009; Bolotov et al., 2015, 2016]. От родственных родов жемчужницы отличаются низкой скоростью молекулярной эволюции [Bolotov et al., 2016].

О замедлении эволюционного процесса говорит и морфология жемчужниц, которая крайне консервативна – существовавшие миллионы лет назад формы очень сходны с современными [Baue, 2001; Любас и др., 2012].

Снижение интенсивности борьбы за существование (внутривидовой конкуренции, реакции на уничтожение хищниками и на воздействие неблагоприятных абиотических факторов) у жемчужниц

После того как жемчужницы попали в необычные для крупных двустворок

местообитания – горные и северные реки и ручьи, у них не стало конкурентов среди других моллюсков. (Только в последнее время, когда жемчужница начала исчезать, бывшие «жемчужные» реки стали заселяться другими двусторчатными моллюсками [Попов, 2014; наши наблюдения], но связано это, судя по всему, не с отсутствием конкурента, а с эвтрофикацией водоемов.)

Кроме того, в таких местообитаниях практически не было животных, использующих жемчужницу как пищевой объект, наличие которых могло бы направить эволюцию жемчужниц по пути совершенствования каких-либо защитных механизмов. Из рассказов жемчугоголов известно, что жемчужницей питается выдра [Опарин, 1976]. Однако в случае, описанном в данном источнике, выдра уничтожила всех особей в небольшом ручье. Ондатра (*Ondatra zibethicus*) на экспериментальном участке уничтожила практически всех жемчужниц длиной менее 75 мм [Zahner-Meike, Hanson, 2001]. Таким образом, в обоих случаях имела место неизбирательная элиминация.

Другие факторы, способные направлять эволюцию животных, также почти не оказывали влияния на жемчужниц. Так, в монографии [Зюганов и др., 1993] указано, что сведений о паразитах жемчужниц в литературе не найдено, и лишь недавно стало известно о паразитировании на некоторых популяциях дальневосточных жемчужниц личинок горчака [Smith, Hartel, 1999; Клишко, 2012; наши наблюдения]. Кроме этого, в одной из рек штата Вашингтон (США) описано заболевание жемчужницы (многочисленные повреждения ноги, которая становилась похожей на губку), однако причины этого заболевания так и остались неизвестными [Pauley, 1968].

В работах Г. Бауэра [Bauer, 1987, 1991] показано, что интенсивность размножения жемчужниц прямо пропорциональна числу взрослых особей и никакого снижения интенсивности размножения при повышении плотности популяции не наблюдается. В одной из цитируемых работ есть замечательный снимок реки, дно которой полностью покрыто жемчужницами (фотография сделана между 1930 и 1940 годами).

Следует, однако, принять во внимание, что у этого явления имеется и обратная сторона. Ведь популяции большинства видов в той или иной степени компенсируют снижение численности усилением размножения, в то время как жемчужницы всегда размножаются с максимально возможной скоростью (репродуктивное усилие у них всегда максимально).

Кроме того, отсутствие какой-либо корреляции между интенсивностью размножения

отдельной особи и плотностью популяции, в которую эта особь входит, имеет большое значение для понимания эволюционной экологии вида. Фактически мы наблюдаем отсутствие конкуренции между взрослыми особями жемчужниц! Отметим, что даже для малоподвижных, а то и вовсе неподвижных гидробионтов описано взаимодействие, в том числе и конкурентное, за счет выделения в воду тех или иных веществ [Северцов, 2008].

Следует признать, что связь между особями наблюдается и в колониях жемчужниц: особи, обитающие в верхней части колонии, часто переходят к гермафродитизму, самая верхняя особь всегда является гермафродитом [Bauer, 1987]. Кроме того, все особи жемчужницы, обитающие на одном участке реки, выметывают глохидии одновременно [Hastie, Young, 2003].

Однако, судя по всему, все эти взаимодействия между особями не носят конкурентного характера; скорее наоборот – они сглаживают любые различия между особями, случайно попавшими в несколько различающиеся условия среды. Например, попадание глохидиев на жабры активизирует иммунную реакцию хозяина, поэтому глохидий, закрепившийся на жабрах первым, мог бы получить значительное преимущество перед другими – фактически подавить конкурентов. Но этого не происходит – генетический анализ показывает, что на жабрах рыбы-хозяина в непосредственной близости друг от друга могут весь период развития провести глохидии – потомки разных самок [Буханова, 2011].

Снижение адаптивного потенциала у жемчужниц

Между тем именно в результате конкуренции разные популяции одного вида адаптируются к разным условиям обитания, и, как следствие, в них начинают преобладать разные варианты генов, влияющих на признаки, важные для выживания в конкретных условиях. Даже в одной популяции нередко появляются генетически различающиеся особи, использующие разные адаптивные стратегии. Формируется, по терминологии С. М. Гершензона [1941], «мобилизационный резерв» популяции: при изменении условий среды велик шанс, что особи хоть с одним из множества генотипов выживут и вид сохранится.

Видимо, именно из-за того, что отдельные особи жемчужницы не конкурируют друг с другом, для популяций этого моллюска при изменении факторов внешней среды очень характерен ответ «все или ничего»: в одних условиях

все особи существуют вполне благополучно и быстро размножаются, а в других – полностью вымирают. Дифференциальное выживание, которое, собственно, и обеспечивает генетическую адаптацию к новым факторам среды, у этого вида практически отсутствует.

Показательно, что у европейской жемчужницы (другие виды рода в этом отношении не изучены) не наблюдается падения численности популяций при приближении к краю ареала, что обычно для большинства видов животных и растений. Самая южная популяция европейской жемчужницы, обитающая в одной из рек Португалии, хотя и пострадала от воздействия человека, до сих пор насчитывает более 5 тысяч особей [Sousa et al., 2013].

Более того, крупнейшая в мире популяция жемчужницы реки Варзуги [Зюганов и др., 1993] расположена на северо-восточном краю ареала вида. Севернее этот моллюск полностью отсутствует [Makhrov et al., 2014], восточнее известна только одна популяция – в реке Индере [А. А. Зотин, личн. сообщ.]. Аналогичным образом популяция реки Солза – самая восточная на южном берегу Белого моря – до изменения среды обитания человеком также была достаточно многочисленной [Беспалая и др., 2007].

Конкретные причины, ограничивающие распространение жемчужницы на восток, пока не ясны. Однако известно, что кумжа и семга обитают и в реках восточнее Варзуги и Солзы [Мартынов, 2007; Махров, 2013], так что отсутствие рыб-хозяев из числа возможных причин можно исключить.

И. Ю. Попов [2014] считает причиной, ограничивающей распространение европейской жемчужницы на восток, отсутствие крупных озер в большинстве водных систем восточной части бассейна Белого моря. По мнению И. В. Вихрева [2013, с. 4], «с востока ареал жемчужницы европейской ограничен широким распространением карбонатных и сульфатных осадочных пород палеозоя, повышающих минерализацию рек».

Однако ограничение по жесткости воды не абсолютно: исключение из этого правила – жемчужницы некоторых рек Британских островов [Попов, 2014]. Таким образом, адаптация европейской жемчужницы к повышенной жесткости воды в принципе возможна. Но на большей части ареала вида этого почему-то не происходит, то есть налицо снижение адаптивного потенциала моллюска.

На севере распространение жемчужницы может быть ограничено климатическими причинами. Так, на Кольском полуострове она не

встречается в зоне тундры и лесотундры. Интересно, что биомасса бентоса в реке Индера (без учета жемчужницы) значительно выше, чем в реках Кольского полуострова, расположенных в зоне тундры и лесотундры [Барышев и др., 2013].

Еще более ярко это снижение проявляется при воздействии на популяции жемчужниц факторов, приводящих к нарушению среды обитания. Так, нами был обследован ручей Жемчужный на Карельском берегу Белого моря. В результате незаконной вырубке леса в верховьях ручья вся популяция жемчужницы (сотни особей) в этом водоеме погибла, ни один моллюск не выжил [Махров и др., 2009].

Другой яркий пример – одна из рек Ленинградской области [Ostrovsky, Popov, 2011]. В ее верхней части обнаружены только разрушенные раковины жемчужниц, погибших, видимо, от какого-то катастрофического изменения условий среды, связанного с деятельностью человека. Однако в нижней части реки живут и воспроизводятся многочисленные колонии этого вида, никакого градиента плотности моллюсков не наблюдается. Для двустворчатых моллюсков других видов (относящихся к семейству Unionidae) описана совсем другая картина: например, они погибают в местах выхода воды из водохранилищ, а ниже по течению их численность постепенно растет [Vaughn, Taylor, 1999].

Предпринятые нами попытки обнаружить какие-либо выраженные генетические различия, отражающие адаптацию жемчужниц к среде обитания, успехом не увенчались. Изучение морфологических признаков позволило выявить близкое к клинальному изменение некоторых из них с севера на юг [Болотов и др., 2013], однако эти же признаки оказались подвержены возрастной изменчивости [Сергеева и др., 2008]. Поэтому в данном случае мы, скорее всего, имели дело с фенотипической пластичностью, а не с отбором в пользу особей с раковиной определенного типа.

Предположение о наличии генетических различий по адаптивно важным признакам между северными и южными популяциями европейской жемчужницы выдвигалось в работе В. В. Зюганова с соавторами [Ziuganov et al., 2000], но эта работа имеет ряд методических недостатков, которые подробно описаны в нашей статье [Махров, Болотов, 2010].

Таким образом, жемчужница может служить живой (пока) иллюстрацией к словам И. И. Шмальгаузена [1945, с. 17]: «Все консервативные группы организмов относятся к ... оседлым и даже сидячим, пассивным формам,

частью защищенным скелетными образованиями, живущим в ограниченных и мало изменившихся условиях, главным образом, морской жизни». Это явление он назвал иммобилизацией, то есть отсутствием мобилизационного резерва. Позже А. А. Любищев [1982] назвал это явление рутинизацией. Однако само явление, как бы оно ни называлось, до сих пор, к сожалению, практически не исследовано [Махров и др., 2013].

Надо особо отметить, что никакой внутренней «склонности к вымиранию» [термин Ю. В. Чайковского, 2006, с. 646] жемчужницы не проявляют – если воссоздать необходимые им условия среды, они заселяют восстановленные биотопы и увеличивают свою численность [Dolmen, Kleiven, 2008; Иешко и др., 2014; наши наблюдения].

Особенности взаимоотношений жемчужниц и рыб-хозяев

Вывод о значительном снижении интенсивности борьбы за существование неприменим только к одному аспекту экологии жемчужниц – к их взаимоотношениям с рыбами-хозяевами. Успешное развитие гложидия на жабрах рыбы – ключевой этап онтогенеза жемчужниц и часто единственный фактор, определяющий численность популяций. В настоящее время мы можем наблюдать лишь стабилизирующий отбор, направленный к узкой адаптации того или иного вида жемчужниц к определенному виду-хозяину: гложидий, закрепившийся на жабрах рыб другого вида, неизбежно погибает через две недели в результате развития иммунного ответа.

Разные виды жемчужниц используют разных рыб-хозяев [Taylor, Uyeno, 1965; Зюганов и др., 1993; Bauer, 1997; Barnhart et al., 2008], и, судя по всему, как раз адаптация к определенному хозяину – ключевой момент в видообразовании у этих моллюсков: мутации, позволяющие личинкам развиваться на жабрах рыб другого вида, часто не расширяют спектр хозяев, а дают начало новым видам. Современные данные показывают, что даже если какой-то вид использует нескольких близкородственных хозяев, то наблюдается специализация на уровне популяций.

Так, показано, что конкретные популяции европейской жемчужницы адаптированы к обитанию либо на атлантическом лососе, известном на Русском Севере как семга (*Salmo salar*), либо на кумже (*Salmo trutta*); при этом гложидии, специализированные к обитанию на семге, на жабрах кумжи практически не выживают,

и наоборот [Larsen, 2002; Österling, Wengström, 2015]. Отнести моллюсков, специализированных к разным видам-хозяевам, к различным видам мешает, однако, то, что взаимоотношения между ними практически не изучены: нет данных об их морфологических особенностях, генетические различия между ними изучены недостаточно [Karlsson et al., 2014], неизвестно, возможна ли между ними гибридизация и плодовиты ли гибриды, если таковые образуются. С другой стороны, имеются данные о том, что популяции жемчужницы, личинки которых используют в качестве хозяина кумжу, могут паразитировать также на жабрах европейского тайменя, *Hucho hucho* [Taeubert et al., 2010] и арктического гольца, *Salvelinus alpinus* [Thomas, 2011]. Более того, отмечен факт паразитирования жемчужницы в одной реке как на кумже, так и на атлантическом лососе [Иешко и др., 2014].

Интересно, что в эксперименте было показано изменение поведения молоди кумжи, зараженной гложидиями европейской жемчужницы, – рыбы становились более осторожными [Thomas, 2011]. Здесь особенно характерно, что свои способности к манипуляции поведением хозяина жемчужница использовала не в целях расселения, а наоборот, для ограничения его перемещения. Таким образом, консерватизм, столь свойственный этому виду, проявился и в данном случае.

Проблема выявления видов с пониженным адаптивным потенциалом

Для поиска признаков, отражающих адаптивный потенциал, сравним европейскую жемчужницу и другого представителя двустворчатых моллюсков – дрейссену (*Dreissena polymorpha*), в отличие от жемчужницы активно осваивающую новые местообитания. При таком сравнении бросаются в глаза два наиболее ярких различия между этими видами моллюсков.

Во-первых, пресноводные жемчужницы имеют малофрагментированные ареалы со сглаженными границами, что нетипично для древних видов со сложной историей расселения [см. рисунки в работах: Зюганов и др., 1993; Volotov et al., 2016]. Для дрейссен, напротив, характерно образование популяций далеко за границами основного ареала, которые так и хочется сравнить с метастазами [см. рис. в монографии: Дрейссена..., 1994].

Однако еще более яркие различия между двумя таксонами моллюсков вскрывает анализ разнообразия митохондриального гена *COI*.

У *Dreissena polymorpha* уровень межпопуляционной генетической дифференциации очень высок, в некоторых недавно возникших популяциях фиксированы гаплотипы, отсутствующие в ближайших популяциях [Voroshilova et al., 2011]. Наиболее вероятная причина этого явления – разная устойчивость носителей разных гаплотипов к разным условиям среды.

Для европейской жемчужницы, напротив, характерен относительно низкий уровень межпопуляционной генетической дифференциации. И хотя между крупными регионами различия наблюдаются, связаны они не с адаптацией к разным условиям, а с заселением соответствующих водоемов из разных приледниковых рефугиумов [Machordom et al., 2003; Буханова, 2011], причем в одном водоеме, например в реке Солза бассейна Белого моря, порой сосуществуют потомки вселенцев из разных рефугиумов.

Аналогичным образом для жемчужницы *M. falcata*, населяющей западное побережье Северной Америки, характерен низкий уровень генетических различий между разными частями ареала, в отличие от представителя рода *Anodonta*, населяющего этот же регион [Mock et al., 2013].

Полное отсутствие генетических различий между популяциями было выявлено у жемчужницы *M. hembeli* из Луизианы [Curole et al., 2004]. У даурской жемчужницы *M. dahurica* было обнаружено всего лишь два гаплотипа митохондриального гена *COI* на огромном пространстве от Забайкалья до Уссури и бассейна Раздольной [Bolotov et al., 2015]. Популяции жемчужницы *M. middendorffi* на Камчатке, Сахалине, Курилах и в Японии также не имеют выраженных генетических различий [Bolotov et al., 2015; Takeuchi et al., 2015]. С другой стороны, есть и исключения из общей закономерности. Так, жемчужница *M. monodonta* в бассейне Миссисипи отличается довольно высоким уровнем генетического разнообразия [Inoue et al., 2014]. Отметим, что этот вид рядом систематиков рассматривается как отдельный род *Cumberlandia* [Зюганов и др., 1993].

Низкий уровень генетической дифференциации у большинства видов жемчужниц свидетельствует либо об отсутствии необходимости к адаптации, либо об отсутствии резервов для адаптации, но приведенные выше данные говорят скорее в пользу второго. Разумеется, изложенные здесь представления надо рассматривать как гипотезы, выдвинутые на ограниченном материале и нуждающиеся в проверке, однако они позволяют свести воедино и непротиворечиво объяснить имеющиеся

в литературе данные по биологии и генетике жемчужниц, которые не вписываются в схемы, разработанные на примерах животных других видов.

Заключение

Таким образом, пресноводные жемчужницы представляют собой интересный модельный объект для экологов и специалистов по охране природы. Эти моллюски, которые совсем недавно были вполне благополучными, то есть имели высокую численность популяций, обширные ареалы, огромную плодовитость, оказались крайне уязвимы перед изменением окружающей среды, осуществленным человеком.

Существование в природе подобных таксонов заставляет задуматься о том, что принятые на сегодняшний день критерии оценки адаптивного потенциала видов несовершенны и необходимо их пересматривать и дорабатывать. Причем эта проблема важна не только для сохранения видов с низким адаптивным потенциалом. Новые критерии должны также помогать выявлению видов с высоким адаптивным потенциалом – потенциальных инвазионных организмов, нарушающих уникальные природные экосистемы, в которые они попадают [Артамонова, Махров, 2011].

Кроме того, жемчужницы оказались очень интересным объектом изучения для эволюционистов. Для этих моллюсков типичен очень низкий уровень внутривидовой конкуренции, нехарактерна дифференциальная устойчивость к выеданию хищниками, дифференциальная устойчивость к паразитическим организмам и изменению абиотических факторов среды, то есть весь тот набор признаков, который определяет высокий уровень борьбы за существование. А между тем борьба за существование – это ведущий фактор эволюции.

Низкий уровень борьбы за существование у жемчужниц дает возможность проанализировать на этом объекте, какой вклад вносят в эволюцию так называемые «недарвиновские» механизмы, о которых в последнее время так много пишут: наследование благоприобретенных признаков и номогенез [Чайковский, 2006], а также «нейтральная» эволюция [Кимура, 1985].

И пример жемчужниц показывает, что эволюция под действием «недарвиновских» механизмов не ведет ни к морфологическому, ни к биологическому прогрессу вида: за счет этих механизмов она фактически вообще не идет. Происходит лишь рост плодовитости, то есть стремление к размножению в чистом виде,

свойственное всем живым организмам [Артемьев, 1981].

Почти идентичная картина наблюдается в искусственно поддерживаемых популяциях различных организмов, где также ослаблена борьба за существование за счет интенсивной, но неизбирательной элиминации человеком. В этих популяциях также растет плодовитость, а в некоторых случаях дополнительно отмечена деградация систем, отвечающих за адаптацию к жизни в дикой природе [Артамонова, Махров, 2006].

Таким образом, никаких механизмов «недарвиновской» эволюции на примере жемчужниц выявить не удастся, и судя по всему, их просто не существует. Этот пример скорее показывает, что при отсутствии борьбы за существование живые существа способны только увеличивать плодовитость и деградировать, а при сколько-нибудь значительных изменениях среды обитания их популяции полностью вымирают.

Выводы

1. При планировании природоохранных мероприятий необходимо учитывать наличие видов с пониженным адаптивным потенциалом. Необходимо разрабатывать методы идентификации таких видов.

2. На примере пресноводных жемчужниц хорошо видно, что виды с пониженным адаптивным потенциалом появляются в результате длительного существования в стабильных условиях среды без конкуренции за экологическую нишу с представителями других таксонов, а вовсе не являются результатом мистического процесса «старения видов».

3. Борьба за существование, ведущая к естественному отбору, – необходимый фактор прогрессивной эволюции. Ее отсутствие ведет к появлению видов, способных поддерживать исключительно высокую численность популяций, но лишь в узком диапазоне внешних условий. При сколько-нибудь значительных изменениях внешней среды популяции таких видов полностью вымирают.

Мы признательны И. Ю. Попову, А. Б. Савинову, В. С. Фридману за обсуждение проблем, затрагиваемых в статье, и рецензенту за важные замечания, позволившие существенно улучшить работу.

Исследование было поддержано Программой «Биоразнообразие природных систем» (подпрограмма «Генофонды живой природы

и их сохранение»), а также грантами Президента России (проект МД-7660.2016.5) и РФФИ (проект 16-05-00854).

Литература

Артамонова В. С., Махров А. А. Неконтролируемые генетические процессы в искусственно поддерживаемых популяциях: доказательство ведущей роли отбора в эволюции // Генетика. 2006. Т. 42, № 3. С. 310–324.

Артамонова В. С., Махров А. А. Генетические системы как регуляторы процессов адаптации и видообразования (к системной теории микроэволюции) // Современные проблемы биологической эволюции: труды конференции. К 100-летию Государственного Дарвиновского музея. 17–20 сентября 2007, г. Москва. М., 2008. С. 381–403.

Артамонова В. С., Махров А. А. Особенности организации генетических систем у инвазивных видов водных организмов // Биологическое разнообразие: Генофонды и генетическое разнообразие: материалы отчетной конференции. М., 2011. С. 72–74.

Артемьев Ю. Т. Направляющие факторы эволюционного процесса // Микроэволюция. 1981. Вып. 1. С. 31–40.

Барышев И. А., Белякова Е. Н., Веселов А. Е. Зообентос пороговых участков лососевых рек юго-востока Кольского полуострова // Биология внутренних вод. 2013. № 4. С. 43–51. doi: 10.7868/S0320965213040049

Берман Д. И. Идеальный приспособленец, или Адаптивная стратегия сибирского углозуба // Природа. 2002. № 10. С. 59–68.

Беспалая Ю. В., Болотов И. Н., Махров А. А. Состояние популяции европейской жемчужницы *Margaritifera margaritifera* (L.) (Mollusca, Margaritiferidae) на северо-восточном краю ареала (р. Солза, бассейн Белого моря) // Экология. 2007. № 3. С. 222–229.

Болотов И. Н., Махров А. А., Беспалая Ю. В. и др. Итоги тестирования компараторного метода: кривизна фронтального сечения створки раковины не может служить систематическим признаком у пресноводных жемчужниц рода *Margaritifera* // Известия РАН. Сер. биол. 2013. № 2. С. 245–256.

Боровикова Е. А., Махров А. А. Адаптивные возможности популяций и история их формирования: успех в расселении лососевидных рыб зависит от размеров приледниковых рефугиумов // Любимцевские чтения-2014. Современные проблемы экологии и эволюции: сб. матер. межд. конф. (Ульяновск, 7–9 апреля 2014 г.). Ульяновск, 2014. С. 70–76.

Буханова А. Л. Разработка и тестирование методов идентификации и изучения генетического разнообразия исчезающего вида *Margaritifera margaritifera* (Linnaeus, 1758) на разных стадиях онтогенеза: магистерская дис. Пушино, 2011. 65 с.

Вихрев И. В. Распространение и современное состояние популяций жемчужницы европейской (*Margaritifera margaritifera* L.) на восточной границе ареала: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2013. 18 с.

Гершензон С. М. «Мобилизационный резерв» внутривидовой изменчивости // Журн. общ. биол. 1941. Т. 2, № 1. С. 85–107.

Давиташвили Л. Ш. Причины вымирания организмов. М.: Наука, 1969. 440 с.

Дгебуадзе Ю. Ю. Чужеродные виды в Голарктике: некоторые результаты и перспективы исследований // Российский журнал биологических инвазий. 2014. № 1. С. 2–8.

Дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pall.) (*Bivalvia*, *Dreissenidae*). Систематика, экология, практическое значение. М.: Наука, 1994. 240 с.

Жизнеспособность популяций: Природоохраненные аспекты. М.: Мир, 1989. 224 с.

Зюганов В. В., Зотин А. А., Третьяков В. А. Жемчужницы и их связь с лососевыми рыбами. М.: Ин-т биологии развития РАН, 1993. 134 с.

Иешко Е. П., Веселов А. Е., Мурзина С. А. и др. Пресноводная жемчужница *Margaritifera margaritifera* L. в реке Сюскьянйоки (бассейн Ладожского озера) // Труды КарНЦ РАН. 2014. № 6. С. 122–130.

Карабанов Д. П., Кодухова Ю. В., Куцоконь Ю. К. Экспансия амурского чебачка, *Pseudorasbora parva* (Cypriniformes, Cyprinidae), в водоемы Евразии // Вестник зоологии. 2010. Т. 44, № 2. С. 115–124.

Кимура М. Молекулярная эволюция: теория нейтральности. М.: Мир, 1985. 394 с.

Клишко О. К. Некоторые данные о репродуктивной биологии двустворчатых моллюсков (*Margaritiferidae*, *Unionidae*) и их взаимоотношениях с горчачками (*Cyprinidae*) в водоемах Забайкалья // Бюл. Дальневосточного малакологического об-ва. 2012. Вып. 15/16. С. 31–55.

Ковалев О. В. Новая концепция формирования биосферных инвазий: экспансия «ювенильных» таксонов // Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2004. С. 53–68.

Лайус Д. Л., Шатских Е. В., Иванова Т. С., Иванов М. В. «Волны жизни» беломорской колюшки // Природа. 2013. № 4. С. 43–52.

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. 2012. № 4. С. 75–81.

Любищев А. А. Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. М.: Наука, 1982. 278 с.

Марков А. В. Возвращение черной королевы, или Закон роста средней продолжительности существования родов в процессе эволюции // Журн. общей биологии. 2000. Т. 61, № 4. С. 357–369.

Мартынов В. Г. Атлантический лосось (*Salmo salar* L.) на Севере России. Екатеринбург: УрО РАН, 2007. 414 с.

Махров А. А. Кумжа (*Salmo trutta* L.) на северо-восточном краю ареала // Принципы экологии. 2013. Т. 2, № 1. С. 5–19.

Махров А. А., Болотов И. Н. Влияет ли европейская жемчужница (*Margaritifera margaritifera*) на жизненный цикл атлантического лосося (*Salmo salar*)? // Успехи геронтологии. 2010. Т. 23, № 3. С. 382–391.

Махров А. А., Иешко Е. П., Щуров И. Л. и др. Оценка состояния популяций европейской

жемчужницы (*Margaritifera margaritifera*) Северной Карелии с использованием данных о численности и зараженности рыб-хозяев // Зоол. журн. 2009. Т. 88, № 12. С. 1425–1432.

Махров А. А., Пономарева М. В., Хаймина О. В. и др. Нарушение развития гонад карликовых самок и пониженная выживаемость их потомства как причины редкости жилых популяций атлантического лосося (*Salmo salar* L.) // Онтогенез. 2013. Т. 44, № 6. С. 423–433. doi: 10.7868/S0475145013060074

Оларин В. Г. Жемчужное ожерелье. Петрозаводск: Карелия, 1976. 104 с.

Попов И. Ю. Старение видов – факт или иллюзия? // Успехи геронтологии. 2008. Т. 21, № 2. С. 181–194.

Попов И. Ю. «Правило озера» и другие закономерности в распространении обыкновенной жемчужницы, *Margaritifera margaritifera* // Труды КарНЦ РАН. 2014. № 2. С. 127–140.

Рапопорт И. А. Гены, эволюция, селекция. М.: Наука, 1996. 249 с.

Решетников А. Н. Современный ареал ротана *Percocottus glenii* Dybowski, 1877 (*Odontobutidae*, *Pisces*) в Евразии // Российский журнал биологических инвазий. 2009. № 1. С. 22–35.

Северцов А. С. Эволюционный стазис и микроэволюция. М.: Т-во науч. изд. КМК; Авторская Академия, 2008. 176 с.

Сергеева И. С., Болотов И. Н., Беспалая Ю. В. и др. 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) // Известия РАН. Серия биологическая. 2008. № 1. С. 119–122.

Хлебкович В. В. Экология особи. Очерки фенотипических адаптаций животных. СПб.: ЗИН РАН, 2012. 143 с.

Фридман В. С., Еремкин Г. С. Урбанизация «диких» видов птиц в контексте эволюции урболандшафта. М.: ЛИБРОКОМ, 2009. 240 с.

Чайковский Ю. В. Наука о развитии жизни. Опыт теории эволюции. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2006. 712 с.

Шмальгаузен И. И. Проблема устойчивости организмовых форм (онтогенезов) в их историческом развитии // Журн. общ. биол. 1945. Т. 6, № 1. С. 3–25.

Akiyama Y. Factors causing extinction of a freshwater pearl mussel, *Margaritifera laevis* in Japan (*Bivalvia*: *Unionoida*): Ph. D. Thesis. Sapporo, 2007. 115 p.

Akiyama Y., Iwakuma T. Survival of glochidial larvae of the freshwater pearl mussel, *Margaritifera laevis* (*Bivalvia*: *Unionoida*), at different temperatures: A comparison between two populations with and without recruitment // Zoological Science. 2007. Vol. 24. P. 890–893.

Allendorf F. W., Luikart G. Conservation and the genetics of populations. Malden, USA: Blackwell Publishing, 2007. 642 p.

Araujo R., Toledo C., Van Damme D. et al. *Margaritifera marocana* (Pallary, 1918): a valid species inhabiting Moroccan rivers // Journal of Molluscan Studies. 2009. Vol. 75. P. 95–101. doi: 10.1093/mollus/eyp043

- Barnhart M. C., Haag W. R., Roston W. N. Adaptation to host infection and larval parasitism in Unionoida // J. N. Am. Benthol. Soc. 2008. Vol. 27. P. 370–394. doi: 10.1899/07–093.1
- Bauer G. Reproductive strategy of the Freshwater Pearl Mussel mussel *Margaritifera margaritifera* // J. Anim. Ecol. 1987. Vol. 56. P. 691–704.
- Bauer G. Plasticity in the Life History Traits of the Freshwater Pearl Mussel – Consequences for the Danger of extinction and conservation measures // A. Seitz and V. Loeschcke (eds). Species Conservation: A population-Biological Approach. Basel: Birkhäuser Verlag, 1991. P. 103–120.
- Bauer G. The Adaptive Value of Offspring Size among Freshwater Mussels (Bivalvia; Unionoidea) // J. Anim. Ecol. 1994. Vol. 63. P. 933–944.
- Bauer G. Host relationships at reversed generation times: *Margaritifera* (Bivalvia) and Salmonids // Ecological Studies. 1997. Vol. 130. P. 69–79.
- Bauer G. Framework and driving forces for the evolution of naiad life histories // Ecological studies. 2001. Vol. 145. P. 233–255.
- Bolotov I. N., Besspalaya Y. V., Vikhrev I. V. et al. Taxonomy and Distribution of Freshwater Pearl Mussels (Unionoida: Margaritiferidae) of the Russian Far East // PLoS ONE. 2015. 10 (5): e0122408. doi: 10.1371/journal.pone.0122408
- Bolotov I., Vikhrev I., Besspalaya Ju. et al. Ecology and conservation of endangered Indochinese freshwater pearl mussel, *Margaritifera laosensis* (Lea, 1863) in the Nam Pe and Nam Long rivers, Northern Laos // Tropical Conservation Science. 2014. Vol. 7. P. 706–719.
- Bolotov I. N., Vikhrev I. V., Besspalaya Yu. V. et al. Multi-locus fossil-calibrated phylogeny, biogeography and a subgeneric revision of the Margaritiferidae (Mollusca: Bivalvia: Unionoida) // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2016. Vol. 103. P. 104–121. doi: 10.1016/j.jmpev.2016.07.020
- Chesney H. C. G., Oliver P. G., Davis G. M. *Margaritifera durrovensis* Phillips, 1928: Taxonomic Status, Ecology and Conservation // Journal of Conchology. London. 1993. Vol. 34. P. 267–299.
- Curole J. P., Foltz D. W., Brown K. M. Extensive allozyme monomorphism in a threatened species of freshwater mussel, *Margaritifera hembeli* Conrad (Bivalvia: Margaritiferidae) // Cons. Genet. 2004. Vol. 5. P. 271–278.
- Dolmen D., Kleiven E. Distribution, status and threats of the freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera* (Linnaeus) (Bivalvia, Margaritiferidae) in Norway // Fauna norvegica. 2008. Vol. 26/27. P. 3–14.
- Downing J. A., Van Meter P., Woolnough D. A. Suspects and evidence: a review of the causes of extirpation and decline in freshwater mussels // Animal Biodiversity and Conservation. 2010. Vol. 33. P. 151–185.
- Flegr J. Frozen evolution. Prague: Charles University in Prague, Faculty of Science, 2008. 224 p.
- Geist J. Strategies for the conservation of endangered freshwater pearl mussels (*Margaritifera margaritifera* L.): a synthesis of conservation genetics and ecology // Hydrobiologia. 2010. Vol. 644. P. 69–88. doi: 10.1007/s10750-010-0190-2
- Haag W. R. The role of fecundity and reproductive effort in defining life-history strategies of North American freshwater mussels // Biol. Rev. 2013. Vol. 88. P. 745–766. doi: 10.1111/brv.12028
- Hastie L. C., Young M. R. Timing of spawning and glochidial release in Scottish freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*) populations // Freshwater Biology. 2003. Vol. 48. P. 2107–2117.
- 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
- Jansen W., Bauer G., Zahner-Meike E. Glochidial mortality in freshwater mussels // Ecological studies. 2001. Vol. 145. P. 185–211.
- Karlsson S., Larsen B. M., Hindar K. Host-dependent genetic variation in freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera* L.) // Hydrobiologia. 2014. Vol. 735. P. 179–190. doi: 10.1007/s10750-013-1679-2
- Kat P. W. Parasitism and the Unionacea (Bivalvia) // Biol. Rev. 1984. Vol. 59. P. 189–207.
- Larsen B. M., ed. Overvåking av elvemusling *Margaritifera margaritifera* I Norge. Årsrapport 2001. NINA Oppdragsmelding. 2002. 762. 46 p.
- Lopes-Lima M., Sousa R., Geist J. et al. Conservation status of freshwater mussels in Europe: state of the art and future challenges // Biological Reviews. December 2015. doi: 10.1111/brv.12244
- Machordom A., Araujo R., Erpenbeck D., Ramos M.-A. Phylogeography and conservation genetics of endangered European Margaritiferidae (Bivalvia: Unionoida) // Biol. J. Linn. Soc. 2003. Vol. 78. P. 235–252.
- Makhrov A., Besspalaya Ju., Bolotov I. et al. 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. P. 149–159. doi: 10.1007/s10750-013-1546-1
- McKinney M. L. Extinction vulnerability and selectivity: combining ecological and paleontological views // Annu. Rev. Ecol. Syst. 1997. Vol. 28. P. 495–516.
- Mock K. E., Box J. C. B., Chong J. P. et al. Comparison of population genetics patterns in two widespread freshwater mussels with contrasting life histories in western North America // Mol. Ecol. 2013. Vol. 22. P. 6060–6073. doi: 10.1111/mec.12557
- Österling E. M., Wengström N. Test of the host fish species of a unionoid mussel: A comparison between natural and artificial encystment // Limnologica. 2015. Vol. 50. P. 80–83. doi: 10.1016/j.limno.2014.11.005
- Ostrovsky A. N., Popov I. Yu. Rediscovery of the largest population of the freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*) in the Leningrad oblast (northwest Russia) // Aquatic Conserv: Mar. Freshw. Ecosyst. 2011. Vol. 21. P. 113–121. doi: 10.1002/aqc.1164
- Pauley G. B. A disease of the freshwater mussel, *Margaritifera margaritifera* // Journal of invertebrate pathology. 1968. Vol. 12. P. 321–328.
- Payne J. L., Finnegan S. The effects of geographic range on extinction risk during background and mass extinction // PNAS. 2007. Vol. 104. P. 10506–10511.
- Polishchuk L. V. A fecundity to mortality ratio, population size variability and the chance for a mammal

species to be listed on the Red List // Журн. общ. биол. 2002. Т. 63. С. 99–111.

Polishchuk L. V. The three-quarter-power scaling of extinction risk in Late Pleistocene mammals, and a new theory of size selectivity of extinction // Evolutionary Ecology Research. 2010. Vol. 12. P. 1–22.

Rudzīte M. Assessment of the condition of freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera* (Linnaeus 1758) populations in Latvia // Acta Universitatis Latvien-sis. 2005. Vol. 691. Biology. P. 121–128.

Smith D. G. Systematics and distribution of the recent Margaritiferidae // Ecological studies. 2001. Vol. 145. P. 33–49.

Smith D. G., Hartel K. E. Margaritiferidae (Mollusca: Unionoidea): possible hosts for *Rhodeus* (Pisces: Cyprinidae) // Pol. Arch. Hydrobiol. 1999. Vol. 46. P. 277–281.

Sousa R., Amorim Â., Sobral C. et al. Ecological status of a *Margaritifera margaritifera* (Linnaeus, 1758) population at the southern edge of its distribution (river Paiva, Portugal) // Environmental Management. 2013. Vol. 52. P. 1230–1238. doi: 10.1007/s00267-013-0117-6

Taubert J.-E., Denic M., Gum M. et al. Suitability of different salmonid strains as hosts for the endangered freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera* L.) // Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosys-tems. 2010. Vol. 20. P. 728–734. doi: 10.1002/aqc.1147

Takeuchi M., Okada A., Kakino W. Phyloge-netic relationships of two freshwater pearl mus-sels, *Margaritifera laevis* (Haas, 1910) and *Mar-garitifera togakushiensis* Kondo & Kobayashi, 2005

(Bivalvia: Margaritiferidae), in the Japanese archipelago // Molluscan Research. 2015. Vol. 35. P. 218–226. doi: 10.1080/13235818.2015.1053165

Taylor D. W., Uyeno T. Evolution of host specificity of freshwater salmonid fishes and mussels in the North Pa-cific Region // Venus. 1965. Vol. 24. P. 199–209.

Thomas G. R. Conservation ecology of the en-dangered freshwater pearl mussel, *Margaritifera mar-garitifera*. A thesis submitted to the College of Sciences, Department of Biosciences, for the degree of Doctor of Philosophy at Swansea University, Wales. 2011. 165 p.

Vaughn C. C., Taylor C. M. Impoundments and the decline of freshwater mussels: a case study of an ex-tinction gradient // Conservation Biology. 1999. Vol. 13. P. 912–920.

Voroshilova I. S., Artamonova V. S., Yakovlev V. N. The Origin of populations of *Dreissena polymorpha* near the North-Eastern boundary of its distribution area // Mussels: Anatomy, Habitat and Environmental Impact. Ed. L. E. McGevin. Hauppauge, NY: Nova Science Pub-lishers, Inc., 2011. P. 453–468.

Zahner-Meike E., Hanson J. M. Effects of musk-rat predation on naiads // Ecological studies. 2001. Vol. 145. P. 163–184.

Ziuganov V., San Miguel E., Neves R. J. et al. Life span variation of the freshwater pearl shell: a model spe-cies for testing longevity mechanisms in animals // Am-bio. 2000. Vol. 29. P. 102–105.

Поступила в редакцию 06.07.2016

References

Artamonova V. S., Makhrov A. A. Nekontroliruemye geneticheskie protsessy v iskusstvenno podderzhivae-mykh populyatsiyakh: dokazatel'stvo vedushchei roli ot-bora v evolyutsii [Unintentional genetic processes in ar-tificially maintained populations: proving the leading role of selection in evolution]. *Genetika* [Russian Journal of Genetics]. 2006. Vol. 42, no. 3. P. 310–324.

Artamonova V. S., Makhrov A. A. Geneticheskie sistemy kak regulatory protsessov adaptatsii i vidoo-brazovaniya (k sistemnoi teorii mikroevolyutsii) [Gene-tic systems as regulators of adaptation and speciation (toward the systemic theory of microevolution)]. *Sovremennye problemy biologicheskoi evolyutsii: trudy kon-ferentsii. K 100-letiyu Gosudarstvennogo Darvinovsk-ogo muzeya (17–20 sentyabrya 2007 g. Moskva)* [Modern Problems of Biological Evolution: Proceed. of the Conf. to the 100 Anniv. of the State Darwin Museum, September 17–20, 2007, Moscow]. Moscow, 2008. P. 381–403.

Artamonova V. S., Makhrov A. A. Osobennosti or-ganizatsii geneticheskikh sistem u invaziinykh vidov vodnykh organizmov [Characteristics of genetic sys-tems organization of invasive species of aquatic or-ganisms]. *Biologicheskoe raznoobrazie: Genofondy i geneticheskoe raznoobrazie: materialy otchetnoi kon-ferentsii* [Biological Diversity. Gene Pools and Genetic Di-versity: Proceed. of the Reporting Conf.]. Moscow, 2011. P. 72–74.

Artem'ev Yu. T. Napravlyayushchie faktory evolyutsi-onnogo protsessa [Directing factors in evolution]. *Mik-roevolyutsiya* [Microevolution]. 1981. Iss. 1. P. 31–40.

Baryshev I. A., Belyakova E. N., Veselov A. E. Zoo-bentos porogovykh uchastkov lososevykh rek yugo-vostoka Kol'skogo poluoostrova [Zoobenthos in riffles of the salmon rivers in the southeast of the Kola Peninsula]. *Biologiya vnutrennikh vod* [Inland Water Biology]. 2013. No. 4. P. 43–51. doi: 10.7868/S0320965213040049

Berman D. I. Ideal'nyi prisposoblenets, ili adaptivnaya strategiya sibirskogo uglozuba [The perfect adapter, or the adaptive strategy of the Siberian salamander]. *Priroda* [Nature]. 2002. No. 10. P. 59–68.

Bespalaya Yu. V., Bolotov I. N., Makhrov A. A. So-stoyanie populyatsii evropeiskoi zhemchuzhnitsy *Mar-garitifera margaritifera* (L.) (Mollusca, Margaritiferidae) na severo-vostochnom krayu areala (r. Solza, bassein Belogo morya) [State of the population of the freshwa-ter pearl mussel *Margaritifera margaritifera* (L.) (Mol-lusca, Margaritiferidae) at the northeastern boundary of its range (Solza River, the White Sea Basin)]. *Ekologiya* [Russian Journal of Ecology]. 2007. No. 3. P. 222–229.

Bolotov I. N., Makhrov A. A., Bespalaya Yu. V., Vikhrev I. V., Aksenova O. V., Aspkhol'm P. E., Go-farov M. Yu., Ostrovskii A. N., Popov I. Yu., Pal'tser I. S., Rudzite M., Rudzitis M., Voroshilova I. S., Sokolova S. E. Itogi testirovaniya komparatornogo metoda: krivizna frontal'nogo secheniya stvorki rakoviny

ne mozhet sluzhit' sistemicheskim priznakom u presnovodnykh zhemchuzhnits roda *Margaritifera* [Results of the comparator method testing: the curvature of the shell valve frontal section is inappropriate as a systematic characteristic of the freshwater pearl mussel of the genus *Margaritifera*]. *Izvestiya RAN. Ser. biol. [Biology Bulletin]*. 2013. No. 2. P. 245–256.

Borovikova E. A., Makhrov A. A. Adaptivnye vozmozhnosti populyatsii i istoriya ikh formirovaniya: uspekh v rasselenii lososevidnykh ryb zavisit ot razmerov prilednikovykh refugiumov [Adaptive potential of the populations and the history of their formation: success in salmonoid fishes dispersal depends on the dimensions of periglacial refugium]. *Lyubishchevskie chteniya 2014. Sovremennye problemy ekologii i evolyutsii*. Sbornik mater. mezhd. konf. (Ul'yanovsk, 7–9 aprelya 2014 g.) [Lubishev Readings 2014. Modern Problems of Ecology and Evolution: Proceed. of the Int. Conf. (Ulyanovsk, April 7–9, 2014)]. Ul'yanovsk, 2014. P. 70–76.

Bukhanova A. L. Razrabotka i testirovanie metodov identifikatsii i izucheniya geneticheskogo raznoobraziya ischezayushchego vida *Margaritifera margaritifera* (Linnaeus, 1758) na raznykh stadiyakh ontogeneza: magistrskaya dis. [Elaboration and testing of methods to identify and study genetic variability of the endangered species *Margaritifera margaritifera* (Linnaeus, 1758) on different ontogenesis stages: master's thesis]. Pushchino, 2011. 65 p.

Chaikovskii Yu. V. Nauka o razvitii zhizni. Opyt teorii evolyutsii [Life development sciences. Essay on a theory of evolution]. Moscow: T-vo nauchnykh izdaniy KMK, 2006. 712 p.

Davitashvili L. Sh. Prichiny vymiraniya organizmov [Causes of organisms extinction]. Moscow: Nauka, 1969. 440 p.

Dgebuadze Yu. Yu. Chuzherodnye vidy v Golarktike: nekotorye rezul'taty i perspektivy issledovaniy [Invasions of alien species in Holarctic: some results and perspectives of research]. *Rossiiskii zhurnal biologicheskikh invazii [Russian Journal of Biological Invasions]*. 2014. No. 1. P. 2–8.

Dreissena Dreissena polymorpha (Pall.) (Bivalvia, Dreissenidae) [Zebra mussel *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia, Dreissenidae)]. *Sistematika, ekologiya, prakticheskoe znachenie [Taxonomy, ecology, practical importance]*. Moscow: Nauka, 1994. 240 p.

Fridman V. S., Eremkin G. S. Urbanizatsiya "dikikh" vidov ptits v kontekste evolyutsii urbolandshafta [Wild bird species urbanization in the context of urban landscape evolution]. Moscow: LIBROKOM, 2009. 240 p.

Gershenson S. M. "Mobilizatsionnyi rezerv" vnutrividovoi izmenchivosti ["Mobilization resources" of intraspecific variability]. *Zhurn. obshch. biol. [Journal of General Biology]*. 1941. Vol. 2, no. 1. P. 85–107.

Ieshko E. P., Veselov A. E., Murzina S. A., Efremov D. A., Ruch'ev M. A., Zotin A. A. Presnovodnaya zhemchuzhnitsa *Margaritifera margaritifera* L. v reke Syuskyuyanioki (bassein Ladozhskogo ozera) [The freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera* L. in the Syuskyuyanioki river (Lake Ladoga Basin)]. *Trudy KarNTs RAN [Trans. of KarRC of RAS]*. 2014. No. 6. P. 122–130.

Karabanov D. P., Kodukhova Yu. V., Kutson' Yu. K. Ekspansiya amurskogo chebachka,

Pseudorasbora parva (Cypriniformes, Cyprinidae), v vodoemy Evrazii [Expansion of the topmouth gudgeon *Pseudorasbora parva* (Cypriniformes, Cyprinidae) into the water bodies of Eurasia]. *Vestnik zoologii [Zoological Herald]*. 2010. Vol. 44, no. 2. P. 115–124.

Kimura M. Molekulyarnaya evolyutsiya: teoriya neutral'nosti [Molecular evolution: the theory of neutrality]. Moscow: Mir, 1985. 394 p.

Klishko O. K. Nekotorye dannye po reproduktivnoi biologii dvustvorchatykh mollyuskov (Margaritiferidae, Unionidae) i ikh vzaimootnosheniyakh s gorchakami (Cyprinidae) v vodoemakh Zabaikal'ya [Data on reproductive biology of bivalved molluscs (Margaritiferidae, Unionidae) and their interaction with bitterlings (Cyprinidae) in the water bodies of the Zabaykalsky region]. *Byull. Dal'nevostochnogo malakologicheskogo ob-va [Bulletin of the Russian Far East Malacological Society]*. 2012. Iss. 15/16. P. 31–55.

Khlebovich V. V. Ekologiya osobi. Ocherki fenotipicheskikh adaptatsii zhitovnykh [Ecology of a specimen. Descriptions of animals' phenotypical adaptations]. St. Petersburg: ZIN RAN, 2012. 143 p.

Kovalev O. V. Novaya kontseptsiya formirovaniya biosfernykh invazii: ekspansiya «yuvnil'nykh» taksonov [A new concept of biosphere invasions: expansion of 'juvenile' taxons]. *Biologicheskie invazii v vodnykh i nazemnykh ekosistemakh [Biological Invasions in Aquatic and Terrestrial Ecosystems]*. Moscow: T-vo nauch. izd. KMK, 2004. P. 53–68.

Laius D. L., Shatskikh E. V., Ivanova T. S., Ivanov M. V. "Volny zhizni" belomorskoj kolyushki ["Waves of life" of the White Sea stickleback]. *Priroda [Nature]*. 2013. No 4. P. 43–52.

Lyubas A. A., Bolotov I. N., Kryauchyunas V. V. Izmeneniya fauny i arealov presnovodnykh zhemchuzhnits (Bivalvia, Unionoida: Margaritiferidae) v mezozoe [Changes in fauna and ranges of freshwater pearl mussels (Bivalvia, Unionoida: Margaritiferidae) in the Mesozoic]. *Vestnik Severnogo (Arkticheskogo) Federal'nogo universiteta [Vestnik of Northern (Arctic) Federal University]*. 2012. No. 4. P. 75–81.

Lyubishchev A. A. Problemy formy, sistematiki i evolyutsii organizmov [Problems of forms, systematics, and evolution of organisms]. Moscow: Nauka, 1982. 278 p.

Markov A. V. Vozvrashchenie chernoj korolevy, ili zakon rosta srednei prodolzhitel'nosti sushchestvovaniya rodov v protsesse evolyutsii [The return of the black queen, or the Law of the average lifespan growth of genera in evolution]. *Zhurn. obshchei biologii [Journal of General Biology]*. 2000. Vol. 61, no. 4. P. 357–369.

Martynov V. G. Atlanticheskii losos' (*Salmo salar* L.) na Severe Rossii [The Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the North of Russia]. Ekaterinburg: UrO RAN, 2007. 414 p.

Makhrov A. A. Kumzha (*Salmo trutta* L.) na severo-vostochnom krayu areala [The brown trout (*Salmo trutta* L.) at the northeastern boundary of its range]. *Printsipy ekologii [Principles of the Ecology]*. 2013. Vol. 2, no. 1. P. 5–19.

Makhrov A. A., Bolotov I. N. Vliyaet li evropeiskaya zhemchuzhnitsa (Margaritifera margaritifera) na zhiznennyi tsikl atlanticheskogo lososya (*Salmo salar*)?

[Does the freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*) change the life cycle of the Atlantic salmon (*Salmo salar*)?]. *Uspekhi gerontologii* [Advances in Gerontology]. 2010. Vol. 23, no. 3. P. 382–391.

Makhrov A. A., Ieshko E. P., Shchurov I. L., Barskaya Yu. Yu., Lebedeva D. I., Novokhatskaya O. V., Shirokov V. A. Otsenka sostoyaniya populyatsii evropeiskoi zhemchuzhnitsy (*Margaritifera margaritifera*) Severnoi Karelii s ispol'zovaniem dannykh o chislennosti i zarazhennosti ryb-khozyaev [Assessment of the population status of the freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*) in the Northern Karelia based on the data on the abundance and infection rate of host-fishes]. *Zool. Zhurn* [Russian Journal of Zoology]. 2009. Vol. 88, no. 12. P. 1425–1432.

Makhrov A. A., Ponomareva M. V., Khaimina O. V., Gilepp V. E., Efimova O. V., Nechaeva T. A., Vasilenkova T. I. Narushenie razvitiya gonad karlikovykh samok i ponizhennaya vyzhivaemost' ikh potomstva kak prichiny redkosti zhilykh populyatsii atlanticheskogo lososya (*Salmo salar* L.) [Abnormal development of tiny females' gonads and low survival of their offspring as the cause of the rarity of resident populations of the Atlantic salmon (*Salmo Salar* L.)]. *Ontogenez* [Russian Journal of Development Biology]. 2013. Vol. 44, no. 6. P. 423–433. doi: 10.7868/S0475145013060074

Oparin V. G. Zhemchuzhnoe ozherel'e [The pearl necklace]. Petrozavodsk: Kareliya, 1976. 104 p.

Popov I. Yu. Starenie vidov – fakt ili illyuziya? [Genera aging: fact or illusion?]. *Uspekhi gerontologii* [Advances in Gerontology]. 2008. Vol. 21, no. 2. P. 181–194.

Popov I. Yu. "Pravilo ozera" i drugie zakonomernosti v rasprostraneni obyknovennoi zhemchuzhnitsy, *Margaritifera margaritifera* ["Lake rule" and other regularities in the distribution of the freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera*]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. of KarRC of RAS]. 2014. No. 2. P. 127–140.

Rapopot I. A. Geny, evolyutsiya, selektsiya [Genes, evolution, and selection]. Moscow: Nauka, 1996. 249 p.

Reshetnikov A. N. Sovremenniy areal rotana *Percottus glenii* Dybowski, 1877 (Odontobutidae, Pisces) v Evrazii [The current range of Amur sleeper *Percottus glenii* Dybowski, 1877 (Odontobutidae, Pisces) in Eurasia]. *Rossiiskii zhurnal biologicheskikh invazii* [Russian Journal of Biological Invasions]. 2009. No. 1. P. 22–35.

Sevrtsov A. S. Evolyutsionnyi stazis i mikroevolyutsiya [Evolutional stasis and microevolution]. Moscow: T-vo nauch. izd. KMK; Avtorskaya Akademiya, 2008. 176 p.

Sergeeva I. S., Bolotov I. N., Bespalaya 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 as *M. margaritifera* (Linnaeus, 1758)]. *Izvestiya RAN. Seriya biologicheskaya* [Biology Bulletin]. 2008. No. 1. P. 119–122.

Shmal'gauzen I. I. Problema ustoichivosti organicheskikh form (ontogenezov) v ikh istoricheskom

razvitiy [The problem of organic forms (ontogeneses) stability in the process of evolution]. *Zhurn. obshch. biol.* [Biology Bulletin Reviews] 1945. Vol. 6, no. 1. P. 3–25.

Vikhrev I. V. Rasprostranenie i sovremennoe sostoyanie populyatsii zhemchuzhnitsy evropeiskoi (*Margaritifera margaritifera* L.) na vostochnoi granitse areala [Distribution and the current status of populations of the freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera* L.) at the eastern boundary of its range]: DSc (Cand. of Biol.) thesis. Syktyvkar, 2013. 18 p.

Zhiznesposobnost' populyatsii: Prirodokhrannyye aspekty [Populations viability: nature conservation aspects]. Moscow: Mir, 1989. 224 p.

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: In-t biologii razvitiya RAN, 1993. 134 p.

Akiyama Y. Factors causing extinction of a freshwater pearl mussel, *Margaritifera laevis* in Japan (Bivalvia: Unionoida): PhD. Thesis. Sapporo, 2007. 115 p.

Akiyama Y., Iwakuma T. Survival of glochidial larvae of the freshwater pearl mussel, *Margaritifera laevis* (Bivalvia: Unionoida), at different temperatures: A comparison between two populations with and without recruitment. *Zoological Science*. 2007. Vol. 24. P. 890–893.

Allendorf F. W., Luikart G. Conservation and the genetics of populations. Malden, USA: Blackwell Publishing, 2007. 642 p.

Araujo R., Toledo C., Van Damme D., Ghamiz M., Machordom A. *Margaritifera marocana* (Pallary, 1918): a valid species inhabiting Moroccan rivers. *Journal of Molluscan Studies*. 2009. Vol. 75. P. 95–101. doi: 10.1093/mollus/eyn043

Barnhart M. C., Haag W. R., Roston W. N. Adaptation to host infection and larval parasitism in Unionoida. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 2008. Vol. 27. P. 370–394. doi: 10.1899/07-093.1

Bauer G. Reproductive strategy of the Freshwater Pearl Mussel *Margaritifera margaritifera*. *J. Anim. Ecol.* 1987. Vol. 56. P. 691–704.

Bauer G. Plasticity in the Life History Traits of the Freshwater Pearl Mussel – Consequences for the Danger of extinction and conservation measures. A. Seitz and V. Loeschcke (eds). *Species Conservation: A Population-Biological Approach*. Basel: Birkhäuser Verlag, 1991. P. 103–120.

Bauer G. The Adaptive Value of Offspring Size among Freshwater Mussels (Bivalvia; Unionoidea). *J. Anim. Ecol.* 1994. Vol. 63. P. 933–944.

Bauer G. Host relationships at reversed generation times: *Margaritifera* (Bivalvia) and Salmonids. *Ecological Studies*. 1997. Vol. 130. P. 69–79.

Bauer G. Framework and driving forces for the evolution of naiad life histories. *Ecological studies*. 2001. Vol. 145. P. 233–255.

Bolotov I. N., Bespalaya Y. V., Vikhrev I. V., Aksenova O. V., Aspholm P. E., Gofarov M. Y., Klishko O. K., Kolosova Yu. S., Kondakov A. V., Lyubas A. A., Paltser I. S., Konopleva E. S., Tumpeesuwan S., Bolotov N. I., Voroshilova I. S. Taxonomy and Distribution of Freshwater Pearl Mussels (Unionoida: Margaritiferidae) of the Russian Far East. *PLoS ONE*. 2015. 10 (5): e0122408. doi: 10.1371/journal.pone.0122408

- Bolotov I., Vikhrev I., Bespalaya Ju., Artamonova V., Gofarov M., Kolosova Ju., Kondakov A., Makhrov A., Frolov A., Tumpeesuwan S., Lyubas A., Romanis T., Titova K. Ecology and conservation of endangered Indo-chinese freshwater pearl mussel, *Margaritifera laosensis* (Lea, 1863) in the Nam Pe and Nam Long rivers, Northern Laos. *Tropical Conservation Science*. 2014. Vol. 7. P. 706–719.
- Bolotov I. N., Vikhrev I. V., Bespalaya 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). *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 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. *Journal of Conchology*. London. 1993. Vol. 34. P. 267–299.
- Curole J. P., Foltz D. W., Brown K. M. Extensive allozyme monomorphism in a threatened species of freshwater mussel, *Margaritifera hembeli* Conrad (Bivalvia: Margaritiferidae). *Cons. Genet.* 2004. Vol. 5. P. 271–278.
- Dolmen D., Kleiven E. Distribution, status and threats of the freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera* (Linnaeus) (Bivalvia, Margaritiferidae) in Norway. *Fauna norvegica*. 2008. Vol. 26/27. P. 3–14.
- Downing J. A., Van Meter P., Woolnough D. A. Suspects and evidence: a review of the causes of extirpation and decline in freshwater mussels. *Animal Biodiversity and Conservation*. 2010. Vol. 33. P. 151–185.
- Flegr J. Frozen evolution. Prague: Charles University in Prague, Faculty of Science, 2008. 224 p.
- Geist J. Strategies for the conservation of endangered freshwater pearl mussels (*Margaritifera margaritifera* L.): a synthesis of conservation genetics and ecology. *Hydrobiologia*. 2010. Vol. 644. P. 69–88. doi: 10.1007/s10750-010-0190-2
- Haag W. R. The role of fecundity and reproductive effort in defining life-history strategies of North American freshwater mussels. *Biol. Rev.* 2013. Vol. 88. P. 745–766. doi: 10.1111/brv.12028
- Hastie L. C., Young M. R. Timing of spawning and glochidial release in Scottish freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*) populations. *Freshwater Biology*. 2003. Vol. 48. P. 2107–2117.
- 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
- Jansen W., Bauer G., Zahner-Meike E. Glochidial mortality in freshwater mussels. *Ecological studies*. 2001. Vol. 145. P. 185–211.
- Karlsson S., Larsen B. M., Hindar K. Host-dependent genetic variation in freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera* L.). *Hydrobiologia*. 2014. Vol. 735. P. 179–190. doi: 10.1007/s10750-013-1679-2
- Kat P. W. Parasitism and the Unionacea (Bivalvia). *Biol. Rev.* 1984. Vol. 59. P. 189–207.
- Larsen B. M., ed. Overvåking av elvemusling *Margaritifera margaritifera* I Norge. Årsrapport 2001. NINA Oppdragsmelding. 2002. 762. 46 p.
- Lopes-Lima M., Sousa R., Geist J. et al. Conservation status of freshwater mussels in Europe: state of the art and future challenges. *Biological Reviews*. December 2015. doi: 10.1111/brv.12244
- Machordom A., Araujo R., Erpenbeck D., Ramos M.-A. Phylogeography and conservation genetics of endangered European Margaritiferidae (Bivalvia: Unionoidea). *Biol. J. Linn. Soc.* 2003. Vol. 78. P. 235–252.
- Makhrov A., Bespalaya Ju., 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. P. 149–159. doi: 10.1007/s10750-013-1546-1
- McKinney M. L. Extinction vulnerability and selectivity: combining ecological and paleontological views. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 1997. Vol. 28. P. 495–516.
- Mock K. E., Box J. C. B., Chong J. P., Furnish J., Howard J. K. Comparison of population genetics patterns in two widespread freshwater mussels with contrasting life histories in western North America. *Mol. Ecol.* 2013. Vol. 22. P. 6060–6073. doi: 10.1111/mec.12557
- Österling E. M., Wengström N. Test of the host fish species of a unionoid mussel: A comparison between natural and artificial encystment. *Limnologica*. 2015. Vol. 50. P. 80–83. doi: 10.1016/j.limno.2014.11.005
- Ostrovsky A. N., Popov I. Yu. Rediscovery of the largest population of the freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*) in the Leningrad oblast (north-west Russia). *Aquatic Conserv: Mar. Freshw. Ecosyst.* 2011. Vol. 21. P. 113–121. doi: 10.1002/aqc.1164
- Pauley G. B. A disease of the freshwater mussel, *Margaritifera margaritifera*. *Journal of invertebrate pathology*. 1968. Vol. 12. P. 321–328.
- Payne J. L., Finnegan S. The effects of geographic range on extinction risk during background and mass extinction. *PNAS*. 2007. Vol. 104. P. 10506–10511.
- Polishchuk L. V. A fecundity to mortality ratio, population size variability and the chance for a mammal species to be listed on the Red List. *Zhurn. obshch. biol. [Biology Bulletin Review]*. 2002. Vol. 63. P. 99–111.
- Polishchuk L. V. The three-quarter-power scaling of extinction risk in Late Pleistocene mammals, and a new theory of size selectivity of extinction. *Evolutionary Ecology Research*. 2010. Vol. 12. P. 1–22.
- Rudzīte M. Assessment of the condition of freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera* (Linnaeus 1758) populations in Latvia. *Acta Universitatis Latviensis*. 2005. Vol. 691. Biology. P. 121–128.
- Smith D. G. Systematics and distribution of the recent Margaritiferidae. *Ecological studies*. 2001. Vol. 145. P. 33–49.
- Smith D. G., Hartel K. E. Margaritiferidae (Mollusca: Unionoida): possible hosts for *Rhodeus* (Pisces: Cyprinidae). *Pol. Arch. Hydrobiol.* 1999. Vol. 46. P. 277–281.
- Sousa R., Amorim Â., Sobral C., Froufe E., Varandas S., Teixeira A., Lopes-Lima M. Ecological status of a *Margaritifera margaritifera* (Linnaeus, 1758) population at the southern edge of its distribution (river Paiva, Portugal). *Environmental Management*. 2013. Vol. 52. P. 1230–1238. doi: 10.1007/s00267-013-0117-6

Taubert J.-E., Denic M., Gum M., Lance M., Geist J. Suitability of different salmonid strains as hosts for the endangered freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera* L.). *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*. 2010. Vol. 20. P. 728–734. doi: 10.1002/aqc.1147

Takeuchi M., Okada A., Kakino W. Phylogenetic relationships of two freshwater pearl mussels, *Margaritifera laevis* (Haas, 1910) and *Margaritifera togakushiensis* Kondo & Kobayashi, 2005 (Bivalvia: Margaritiferidae), in the Japanese archipelago. *Molluscan Research*. 2015. Vol. 35. P. 218–226. doi: 10.1080/13235818.2015.1053165

Taylor D. W., Uyeno T. Evolution of host specificity of freshwater salmonid fishes and mussels in the North Pacific Region. *Venus*. 1965. Vol. 24. P. 199–209.

Thomas G. R. Conservation ecology of the endangered freshwater pearl mussel, *Margaritifera margaritifera*. A thesis submitted to the College of Sciences, Department of Biosciences, for the degree of Doctor of Philosophy at Swansea University, Wales. 2011. 165 p.

Vaughn C. C., Taylor C. M. Impoundments and the decline of freshwater mussels: a case study of an extinction gradient. *Conservation Biology*. 1999. Vol. 13. P. 912–920.

Voroshilova I. S., Artamonova V. S., Yakovlev V. N. The Origin of populations of *Dreissena polymorpha* near the North-Eastern boundary of its distribution area. *Mussels: Anatomy, Habitat and Environmental Impact*. Ed. L. E. McGevin. Hauppauge, NY: Nova Science Publishers, Inc., 2011. P. 453–468.

Zahner-Meike E., Hanson J. M. Effects of muskrat predation on naiads. *Ecological studies*. 2001. Vol. 145. P. 163–184.

Ziuganov V., San Miguel E., Neves R. J. et al. Life span variation of the freshwater pearl shell: a model species for testing longevity mechanisms in animals. *Ambio*. 2000. Vol. 29. P. 102–105.

Received July 06, 2016

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Махров Александр Анатольевич

старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт проблем экологии и эволюции
им. А. Н. Северцова РАН
Ленинский просп., 33, Москва, Россия, 119071
эл. почта: makhrov12@mail.ru
тел.: +79036667215

Болотов Иван Николаевич

главный научный сотрудник, д. б. н.
Федеральный исследовательский центр комплексного
изучения Арктики РАН
наб. Сев. Двины, 23, Архангельск, Россия, 163000
эл. почта: inepras@yandex.ru

Артамонова Валентина Сергеевна

и. о. ведущего научного сотрудника, к. б. н.
Институт проблем экологии и эволюции
им. А. Н. Северцова РАН
Ленинский просп., 33, Москва, Россия, 119071
эл. почта: valar99@mail.ru

CONTRIBUTORS:

Makhrov, Alexandr

A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution,
Russian Academy of Sciences
33 Leninsky prospect, 119071 Moscow, Russia
e-mail: makhrov12@mail.ru
tel.: +79036667215

Bolotov, Ivan

Institute of Biogeography and Genetic Resources,
Federal Center for Integrated Arctic Research,
Russian Academy of Sciences
23 Severnaya Dvina Emb., 163000 Arkhangelsk, Russia
e-mail: inepras@yandex.ru

Artamonova, Valentina

A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution,
Russian Academy of Sciences
33 Leninsky prospect, 119071 Moscow, Russia
e-mail: valar99@mail.ru