

Морфология глохидиев двух видов *Nodularia* (*Bivalvia*: *Unionidae*: *Nodulariinae*) из Приморского края

Е.М. Саенко, С.К. Холин

Биолого-почвенный институт ДВО РАН, проспект 100-лет Владивостоку 159, Владивосток 690022 Россия. e-mail: sayenko@ibss.dvo.ru

РЕЗЮМЕ: Приведены первые данные по морфологии личиночных раковин (глохидиев) пресноводных двустворчатых моллюсков-перловиц *Nodularia abbreviata* (Westerlund, 1897) и *Nodularia vladivostokensis* Moskvicheva, 1973 (*Unionidae*: *Nodulariinae*) из Приморского края; дается сравнение полученных данных с литературными сведениями. Показано, что все изученные глохидии нодулярий могут варьировать по величине (высота, длина глохидия, длина лигамента) и форме раковин, отмечена изменчивость признаков прикрепительного аппарата глохидиев.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: глохидий, *Nodularia abbreviata*, *Nodularia vladivostokensis*, *Nodulariinae*.

Glochidia morphology of two species of *Nodularia* (*Bivalvia*: *Unionidae*: *Nodulariinae*) from Primorye Territory

E.M. Sayenko, S.K. Kholin

Institute of Biology and Soil Sciences, Far-Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, prospect 100-let Vladivostok 159, Vladivostok 690022 Russia. e-mail: sayenko@ibss.dvo.ru

ABSTRACT: First data on morphology of glochidia of freshwater bivalves (najades) *Nodularia abbreviata* (Westerlund, 1897) and *Nodularia vladivostokensis* Moskvicheva, 1973 (*Unionidae*: *Nodulariinae*) from Primorye Territory are given, including the comparison with literature. It is shown that glochidia of all investigated species of *Nodularia* can vary in size (length, height, length of ligament) and shape; variability of glochidial hooks is also noted.

KEY WORDS: glochidium, *Nodularia abbreviata*, *Nodularia vladivostokensis*, *Nodulariinae*.

Введение

Жизненный цикл пресноводных двустворчатых моллюсков перловиц (подсемейство *Nodulariinae*, семейство *Unionidae*) включает стадию глохидия — своеобразной

личинки, которая в период метаморфоза определенное время паразитирует на рыбе. Исследования глохидиев перловиц (наяд) рода *Nodularia* Conrad, 1853 немногочисленны. Среди отечественных малакологов первую очень краткую характеристику гло-

хидиальных раковин, составленную по данным световой микроскопии, дал В.И. Жадин (1938). Отметим, что точное место сбора моллюсков с личинками в работе не указано, автор приводит лишь общие сведения о распространении нодулярий. Краткая характеристика глохидиев перловиц бассейна Амура (световая микроскопия) приведена в работах Антоновой с соавторами (Антонова, Старобогатов, 1988; Антонова и др., 1990). Личинки некоторых видов наяд были изучены на территории Кореи (Inaba, 1941, 1964; Kwon et al., 1993; Park, Kwon, 1993), Японии (Habe, 1973) и Китая (Wu et al., 1999) с помощью как светового, так и сканирующего электронного микроскопов. К сожалению, даже немногочисленные данные, полученные отечественными и зарубежными специалистами, трудно сравнивать между собой из-за различия взглядов на систематику *Nodularia*.

Зарубежные малакологи относят обсуждаемую группу моллюсков либо к роду *Unio* Philipsson in Retzius, 1788, либо в его составе выделяют подрод *Nodularia*, при этом для бассейна Амура и юга Приморского края отмечают присутствие только одного вида — *Unio (Nodularia) douglasiae* Griffith et Pidgeon, 1833 (см. Higo, Goto, 1993; Kwon et al., 1993; и др.). Однако еще первые исследователи указывали на неоднородность *U. douglasiae* (Schrenck, 1867; Westerlund, 1897), выделив, кроме данного вида, несколько новых.

В отечественной малакологии представления о системе дальневосточных перловиц менялись. Так, известный российский малаколог В.И. Жадин то рассматривал их в составе подрода *Nodularia* рода *Unio* (Жадин, 1938), то отказывался от выделения подрода *Nodularia*, указывая для дальневосточного региона *Unio douglasiae* с разновидностями (Жадин, 1952). И.М. Москвичева (1973), проведя ревизию дальневосточных наяд, сделала вывод о самостоятельности рода *Nodularia*. Японские перловицы, известные как *Nodularia japonensis* (Lea, 1859) (см. Жадин, 1938), *N. japonensis* (см. Москвиче-

ва, Старобогатов, 1973) или *Unio japonensis* (см. Старобогатов, 1970), были выделены из состава рода *Nodularia* (см. Старобогатов, 1970). В ходе дальнейших исследований (Затравкин, Богатов, 1987) род *Nodularia* разделили на 2 подрода: *Nodularias*. str. и *Amurunio* Zatravkin et Starobogatov, 1987.

В настоящее время принято считать, что в бассейне Амура и на юге Приморского края обитают 7 видов перловиц, все из подрода *Nodularia*: *N. middendorffi* (Westerlund, 1890) — басс. р. Амур; *N. amurensis* (Mousson, 1887), *N. abbreviata* (Westerlund, 1897), *N. schrencki* (Westerlund, 1897) и *N. flavoviridis* Haas, 1910 — басс. рек Амур, Уссури и оз. Ханка; *N. vladivostokensis* Moskvicheva, 1973 и *N. moskvichevae* Bogatov et Starobogatov, 1992 — басс. р. Раздольной (Старобогатов и др., 2004).

Из этого списка только у нодулярий бассейна Амура изучены личиночные раковины, достоверные описания имеются для двух видов, а именно *N. abbreviata* и *N. amurensis* (Антонова, Старобогатов, 1988; Антонова и др., 1990). Глохидии нодулярий, обитающих в водоемах Приморского края, никем не исследовались, поэтому целью настоящей работы было изучение морфологии глохидиев *N. vladivostokensis* и *N. abbreviata* из бассейнов р. Раздольной и оз. Ханка.

Материал и методы

В работе использованы сборы моллюсков, хранящиеся в коллекции Лаборатории пресноводных сообществ БПИ ДВО РАН (г. Владивосток): *N. vladivostokensis* — 1 экз., р. Раздольная, 17.05.1994, сб. В.В. Богатов, Е.М. Саенко; 2 экз., р. Кедровая, басс. р. Раздольной, 31.05.1994, сб. Л.А. Прозорова; *N. abbreviata* — 2 экз., р. Мельгуновка, басс. оз. Ханка, 25.07.1994, сб. Л.А. Прозорова.

Раковины взрослых моллюсков определяли как по совокупности конхологических признаков, характерных для данных видов (Табл. 1), так и по кривым фронтального сечения с помощью компараторного метода (Логвиненко, Старобогатов, 1971; Скарлато

Таблица 1. Морфометрические характеристики раковин взрослых *Nodularia* (см).
Table 1. Morphometric characteristics of adult shells of *Nodularia* (cm).

Вид; место сбора Species; locality	H	L	B	U	B/H	H/L	B/L	U/L
<i>Nodularia vladivostokensis</i> р. Раздольная Razdolnaya R.	3,2	7,7	2,7	2,0	0,84	0,42	0,35	0,26
<i>Nodularia vladivostokensis</i> р. Кедровая, басс. р. Раздольной Kedrovaya R., Razdolnaya R. basin	2,8 3,5	5,95 8,0	2,35 3,15	1,6 2,2	0,84 0,90	0,47 0,44	0,40 0,39	0,27 0,28
<i>Nodularia abbreviata</i> р. Мельгуновка, басс. оз. Ханка Melgunovka R., Khanka L. basin	2,4 2,5	4,4 5,2	1,8 1,85	1,35 1,5	0,75 0,74	0,55 0,48	0,41 0,36	0,31 0,29

Примечание. H — высота раковины у макушки; L — длина раковины; B — выпуклость раковины; U — расстояние от переднего края раковины до макушки.

Notes. H — height of the shell at umbo; L — length of the shell; B — width of the shell; U — distance between anterior end of the shell and umbo.

и др., 1990). Видовую принадлежность зрелых глохидиев устанавливали по взрослой особи, из полужабр которой их извлекали. Фиксированные глохидии подготавливали для последующего исследования путем очистки в 5%-ном КОН (подробно см. Саенко, 2003). Зрелые глохидии (не менее 25 экземпляров из каждой взрослой особи) измеряли, пользуясь световым микроскопом, в соответствии со стандартными методиками (Kondo, Yamashita, 1980; и др.).

В работе используются следующие характеристики: длина глохидия (*L*), высота глохидия (*H*), выпуклость (*B*), длина лигамента (*lig*), длина крючка (*hook*), ширина крючка (*hook**) (рис. 1). В зависимости от того, как ложилась раковина глохидия в препарате, нередко для одной личинки измеряли не все приведенные признаки, а только некоторые. Такой признак, как выпуклость глохидия, имеет единичные промеры, т.к. вероятность того, что сильно выпуклая раковина личинки нодулярий ляжет фронтально (см. рис. 1B) была крайне мала.

Для статистического сравнения признаков, имеющих малое число промеров (значение признака измерено у 3–13 экз.), мы использовали подход, предложенный В. Manly (1991). На первом этапе находили разницу между средними значениями признака для сравниваемых выборок. Далее

выборки случайным образом перемешивали, при этом сохраняя их исходный объем, и вычисляли разницу средних значений. Эту операцию проводили 4999 раз. На основе полученного распределения значений (4999 вычисленных плюс одно наблюдаемое) устанавливали уровень значимости принятия нуль-гипотезы о том, что выборки равны или различия между ними случайны. Данный тест аналогичен традиционному критерию Стьюдента. Вычисления проводили с помощью программы RT, вер. 1.02, описанной в работе В. Manly (1991).

Фотографии глохидиев получены на световом микроскопе Nikon с помощью цифрового фотоаппарата Nikon Coolpix 4500.

Результаты и обсуждение

По форме и размерам глохидии *Nodularia* относятся к анодонтоидному типу (Inaba, 1941, 1964; и др.); здесь мы придерживаемся мнения, что разделение на анодонтоидный и унионоидный типы (Антонова, Старобогатов, 1988) является неоправданным и логично выделять только анодонтоидный тип (Саенко, 2006). Раковины округло-треугольные, имеют дуговидные передний и задний края, на вентральной стороне сходящиеся под углом, и почти прямой лигамент, длина которого, по нашим данным, составляет 73–85%

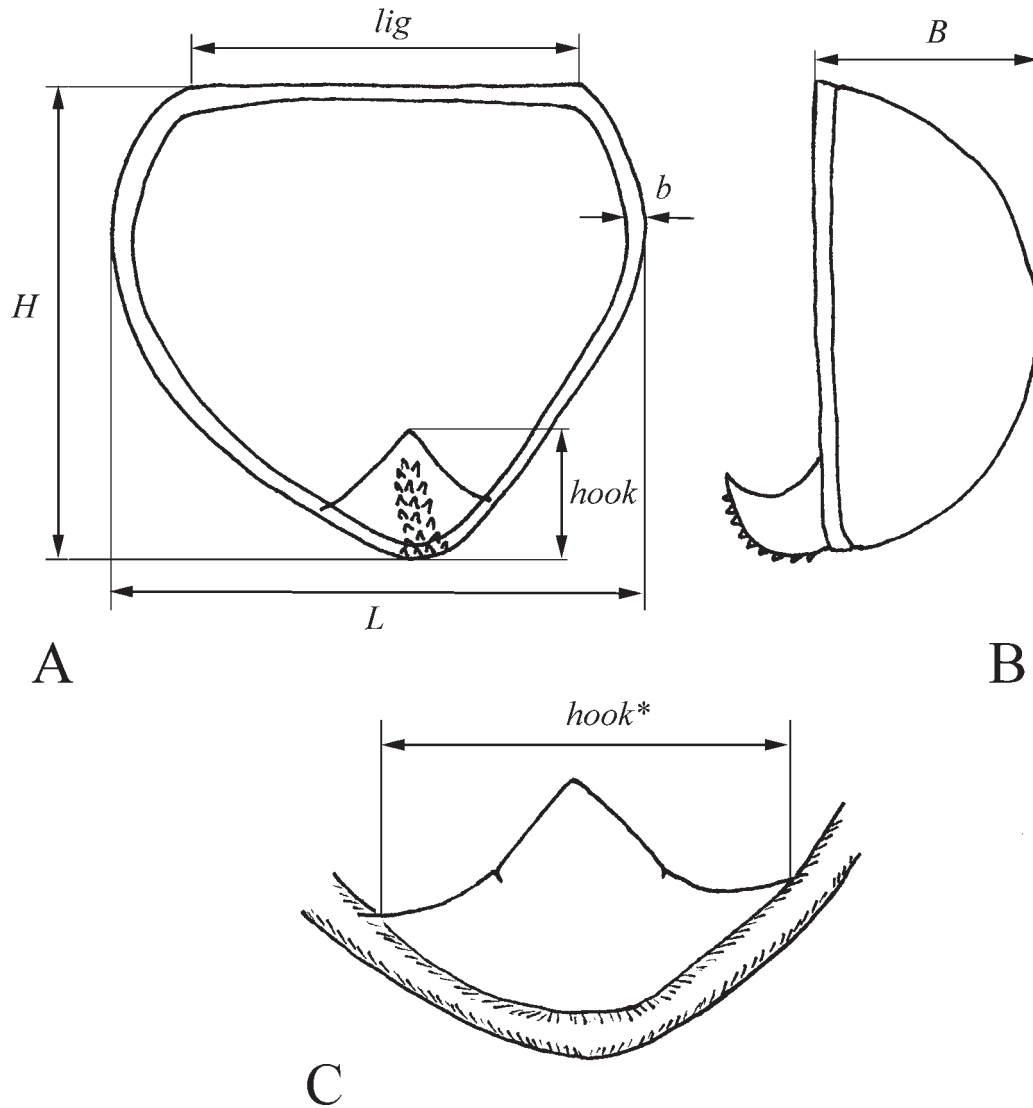


Рис. 1. Схема измерений глохидиальной раковины и крючка.

А, В — створка, вид сбоку и спереди, С — крючок (шипы не изображены).

Обозначения: H — высота глохидия, L — длина глохидия, B — выпуклость одной створки, lig — длина лигамента, $hook$ — длина крючка, $hook^*$ — ширина крючка, b — толщина ободка створки.

Fig. 1. Diagram of the glochidium and hook measurements.

A, B — glochidial valve, lateral and frontal views, C — hook (spines are not shown).

Abbreviations: H — height of glochidium, L — length of glochidium, lig — length of ligament, B — width of glochidial valve, $hook$ — length of the hook, $hook^*$ — width of the hook, b — width of the valve rim.

длины глохидиальной створки (Табл. 2; рис. 2, 3). Самый короткий лигамент среди всех изученных видов нодулярий отмечен у личинок *N. abbreviata* из басс. оз. Ханка (Табл. 2, 3).

Прикрепительный аппарат в виде треугольного крючка с широким основанием (рис. 4). Поверхность крючка покрыта несколькими рядами больших шипов, а также

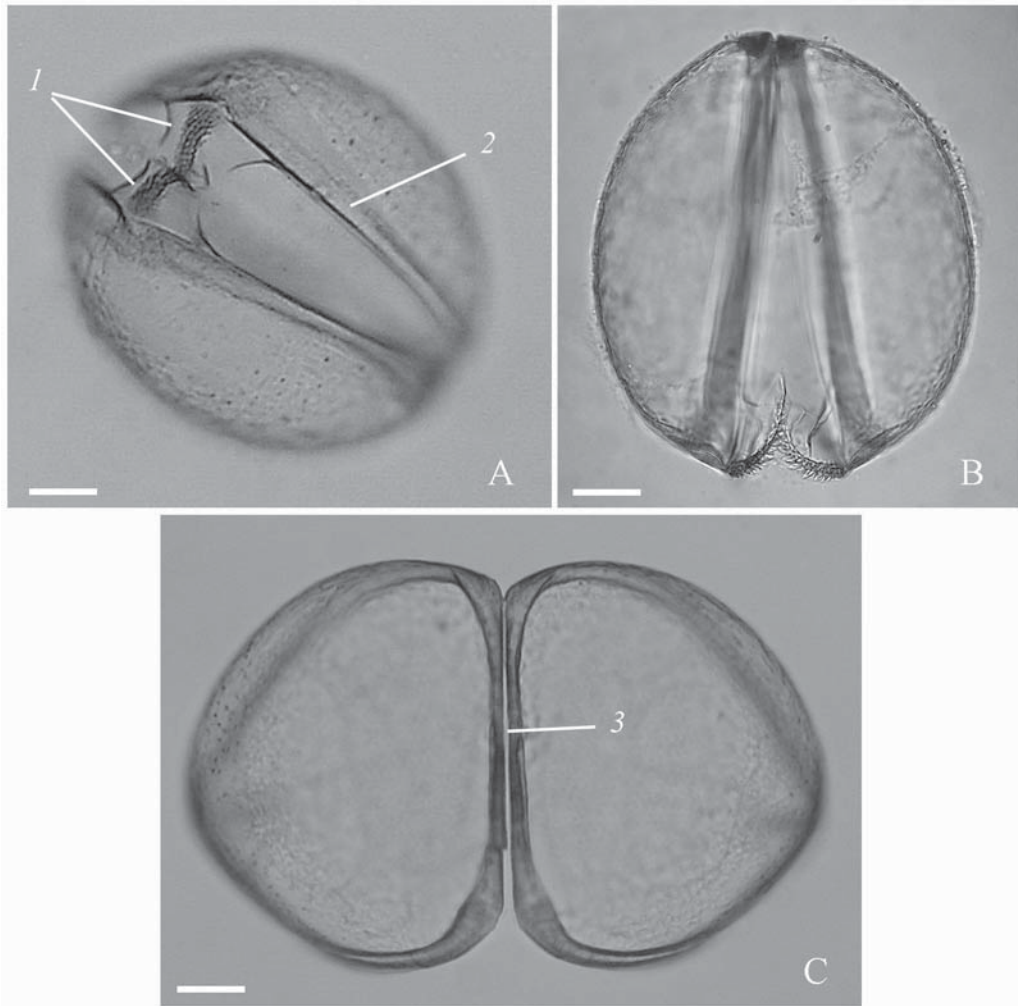


Рис. 2. Раковины глохидиев *Nodularia abbreviata* (р. Мельгуновка, басс. оз. Ханка). А — вид со стороны крючков, В — вид спереди или сзади, С — вид со стороны лигамента. Обозначения: 1 — крючки, 2 — ободок створки, 3 — лигамент. Масштаб: 25 мкм.

Fig. 2. Glochidial shells of *Nodularia abbreviata* (Melgunovka River, Khanka Lake basin). А — viewed from the hooks, В — viewed from anterior or posterior side, С — viewed from the ligament. Abbreviations: 1 — hooks, 2 — the valve rim, 3 — ligament. Scale bars: 25 μ m.

мелкими шипиками, при этом под микрошипами понимаем шипики размером менее 1 мкм длиной, а под макрошипами — шипики более 1 мкм длиной (Clarke, 1981; Hoggarth, 1999).

Размеры изученных глохидиев не менее 145 мкм и до 185 мкм, створки продольно вытянуты, т.е. их длина всегда больше высо-

ты (Табл. 2; рис. 3). Подобные пропорции раковин отмечены и другими исследователями (Табл. 3). По пропорциям раковин различают глохидии перловиц, принадлежащих родам *Nodularia* и *Lanceolaria*: если у нодулярий сильно вытянутые в продольном направлении глохидии, когда длина створки превышает ее высоту в 1,2 раза, то для лан-

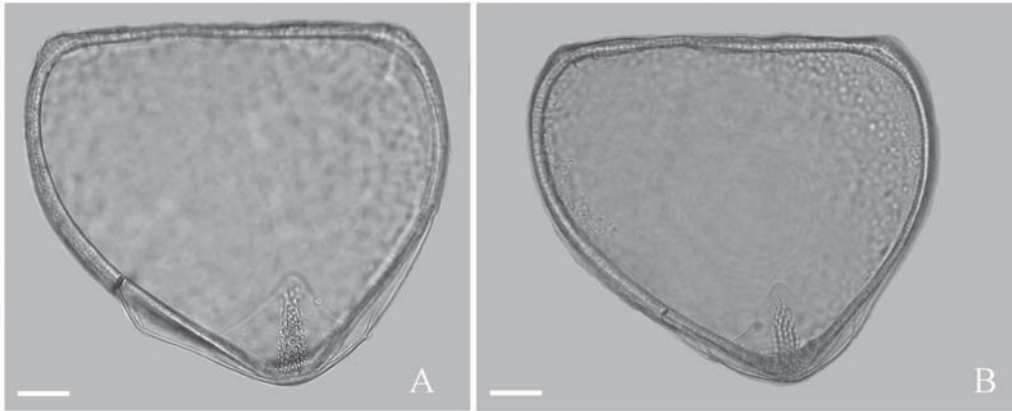


Рис. 3. Створки глохидиев *Nodularia vladivostokensis* (р. Кедровая, басс. р. Раздольной), вид изнутри. Масштаб: 25 мкм.

Fig. 3. Glochidial valves of *Nodularia vladivostokensis* (Kedrovaya River, Razdolnaya River basin), viewed from interior. Scale bars: 25 μ m.

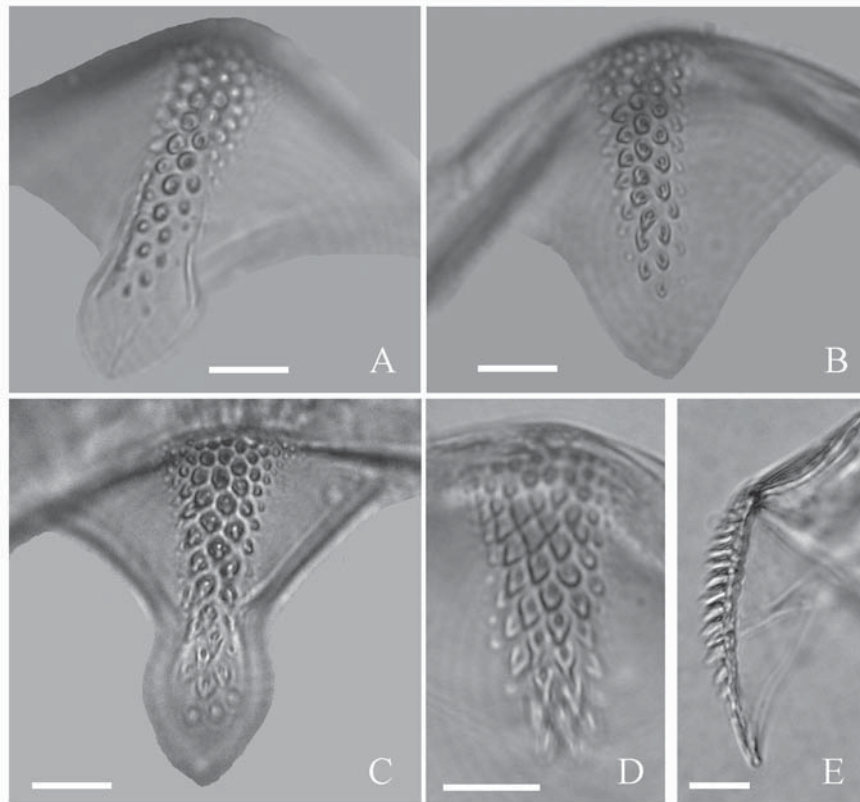


Рис. 4. Прикрепительный аппарат (крючок) глохидиев: вид спереди (A–D) и сбоку (E).

A, D, E — *Nodularia abbreviata* (р. Мельгуновка, басс. оз. Ханка), B, C — *Nodularia vladivostokensis* (р. Кедровая, басс. р. Раздольной). Масштаб: 10 мкм.

Fig. 4. Glochidial hooks: frontal (A–D) and lateral (E) views.

A, D, E — *Nodularia abbreviata* (Melgunovka River, Khanka Lake basin), B, C — *Nodularia vladivostokensis* (Kedrovaya River, Razdolnaya River basin). Scale bars: 10 μ m.

цеоларий отмечены более округлые глохидии, длина створки больше высоты не более чем в 1,1 раза (Антонова, Старобогатов, 1988). В нашем случае индекс L/H для глохидиев *N. abbreviata* составил 1,15–1,2, а для глохидиев *N. vladivostokensis* — 1,13–1,18. Отметим также, что глохидии *N. abbreviata* из Приморья оказались крупнее глохидиев данного вида из басс. р. Амур (Табл. 2, 3).

Толщина ободка створки до 12–13 мкм. Раковины очень выпуклые (рис. 2А, В), выпуклость одной створки 70–75 мкм. На значительную выпуклость глохидиев перловиц указывали многие авторы (Антонова, Старобогатов, 1988; Антонова и др., 1990; и др.), в частности, у наяд из Кореи выпуклость створки глохидия достигала 65 мкм (Park, Kwon, 1993).

Крючок крупный, до трети высоты створки (Табл. 2). Макрошипы формируют на крючке 3–4 диагональных ряда. Подобный

порядок расположения макрошипов типичен для всех изученных нодулярий (Антонова, Старобогатов, 1988; Антонова и др., 1990; Kwon et al., 1993; Park, Kwon, 1993). Однако по количеству макрошипов глохидии могут различаться — по нашим данным, у обоих исследованных видов макрошипов больше 30 (рис. 4А–Д), напротив, глохидии нодулярий из Китая имели на крючке всего 20–24 макрошипа (Wu et al., 1999). Максимальный размер шипов двух исследованных видов до 5–6 мкм (рис. 4Д). Шипики не заходят на обратную сторону створки, кроме того, шипы существенно не доходят до дистального конца крючка (рис. 4А, В). Ширина крючка, измеренная параллельно лигаменту (рис. 1), как правило, больше длины крючка и достигает 54 мкм.

На внешней поверхности створок имеются неглубокие ямки, впадины — “shallow pits” (Inaba, 1941, 1964), либо многочислен-

Таблица 2. Конхологические признаки исследованных глохидиев *Nodularia* (мкм) из Приморья.
Table 2. Conchological features of investigated *Nodularia* glochidia (μm) from Primorye.

Вид; место сбора Species; locality	<i>H</i>	<i>L</i>	<i>lig</i>	<i>hook</i>	<i>hook*</i>
<i>Nodularia vladivostokensis</i> р. Раздольная Razdolnaya R.	<u>150,0–162,5</u> 155,2±1,04 (11)	<u>175,0–185,0</u> 179,3±8,9 (10)	<u>137,5–147,5</u> 142,2±1,01 (11)	<u>45,0–50,0</u> 47,5±1,02 (4)	<u>47,5–52,5</u> 50,0±1,44 (3)
<i>Nodularia vladivostokensis</i> р. Кедровая, басс. р. Раздольной Kedrovaya R., Razdolnaya R. basin	<u>152,5–162,5</u> 157,9±1,14 (9)	<u>170,0–182,5</u> 179,7±1,45 (8)	<u>143,8–150,0</u> 146,3±0,66 (9)	<u>42,5–55,0</u> 47,8±1,21 (9)	<u>50,0–52,55</u> 1,4±0,50 (7)
<i>Nodularia abbreviata</i> р. Мельгуновка, басс. оз. Ханка Melgunovka R., Khanka L. basin	<u>147,5–162,5</u> 155,0±2,04 (7)	<u>177,5–182,5</u> 180,0±0,77 (7)	<u>130,0–147,5</u> 139,2±2,12 (9)	<u>47,5</u> 47,5 (1)	<u>47,5–52,5</u> 49,5±0,44 (13)

Вид; место сбора Species; locality	<i>L/H</i>	<i>lig/L</i>	<i>hook/H</i>	<i>hook*/H</i>
<i>Nodularia vladivostokensis</i> р. Раздольная Razdolnaya R.	<u>1,127–1,177</u> 1,151±0,017 (10)	<u>0,778–0,831</u> 0,796±0,006 (10)	<u>0,295–0,312</u> 0,303±0,008 (4)	<u>0,312–0,350</u> 0,330±0,011 (3)
<i>Nodularia vladivostokensis</i> р. Кедровая, басс. р. Раздольной Kedrovaya R., Razdolnaya R. basin	<u>1,143–1,177</u> 1,142±0,021 (8)	<u>0,806–0,846</u> 0,815±0,005 (8)	<u>0,268–0,328</u> 0,302±0,010 (5)	<u>0,312–0,339</u> 0,324±0,003 (7)
<i>Nodularia abbreviata</i> р. Мельгуновка, басс. оз. Ханка Melgunovka R., Khanka L. basin	<u>1,107–1,180</u> 1,162±0,035 (7)	<u>0,732–0,817</u> 0,784±0,011 (7)	<u>0,306</u> 0,306 (1)	<u>0,297–0,339</u> 0,321±0,006 (7)

Примечание. *H* — высота глохидия; *L* — длина глохидия; *lig* — длина лигамента; *hook* — длина крючка; *hook** — ширина крючка. Над чертой — пределы изменчивости (min-max) каждого признака; под чертой — среднее арифметическое со стандартной ошибкой; в скобках — объем выборки.

Notes. *H* — height of glochidium; *L* — length of glochidium; *lig* — length of ligament; *hook* — length of the hook; *hook** — width of the hook. Above the line — limit of variation (min-max) of every character; under the line — mean arithmetical value with standard error; in parentheses — sample size.

Таблица 3. Конхологические признаки глохидиев *Nodularia* (мкм): литературные данные.
Table 3. Conchological features of *Nodularia* glochidia (μm): data from literature.

Вид; место сбора Species; locality	H	L	lig	hook	H/L	lig/L	hook/H	Источник Reference
<i>Nodularia</i> sp. (= <i>Unio</i> (<i>Nodularia</i>) <i>douglasiae</i>) басс. Амура, реки Приморья Amur R. basin, rivers of Primorye	140–180	150–185	—	—	0,93–0,97	—	—	Жадин, 1938
<i>Nodularia amurensis</i> (?), <i>Nodularia abbreviata</i> басс. Амура Amur R. basin	не более 150	не более 150	—	—	0,89	0,84	—	Антонова, Старобогатов, 1988
<i>Nodularia amurensis</i> басс. Амура Amur R. basin	150	170	—	48,0–50,0	0,85	—	0,32–0,33	Антонова и др., 1990
<i>Nodularia</i> sp. (= <i>Unio douglasiae</i>) Корея, р. Кванго Korea, Kwanko River near Roryoshin	147	166	139	—	0,89	0,84	—	Inaba, 1941, 1964
<i>Nodularia</i> sp. (= <i>Unio douglasiae</i>) Корея, оз. Уян Korea, Ujan Lake near Chun Cheon City	—	—	—	—	0,88	—	—	Kwon et al., 1993
<i>Nodularia</i> sp. (= <i>Unio douglasiae</i>) Корея Korea	160	170	140	—	0,94	0,88	—	Park, Kwon, 1993
<i>Nodularia</i> sp. (= <i>Unio douglasiae</i>) Япония Japan	151	177	—	—	0,85	—	—	Habe, 1973
<i>Nodularia</i> sp. (= <i>Unio douglasiae</i>) Китай, оз. Поянг China, Poyang Lake, Jiangxi Province	141,2±5,5	148,3±6,7	140,1±7,6	37,8±5,4	$\frac{0,94-0,96}{0,95}$	—	$\frac{0,24-0,29}{0,27}$	Wu et al., 1999

Примечание. H — высота глохидия; L — длина глохидия; lig — длина лигамента; hook — длина крючка. Над чертой — пределы изменчивости (min-max) каждого признака; под чертой — среднее арифметическое.

Notes. H — height of glochidium; L — length of glochidium; lig — length of ligament; hook — length of the hook. Above the line — limit of variation (min-max) of every character; under the line — mean arithmetical value.

ные выросты — “processes” (Kwon et al., 1993); подобные образования видны только при использовании сканирующего электронного микроскопа (СЭМ). Поры на створках немногочисленные, крайне мелкие, видны только в СЭМ на большом увеличении (Kwon et al., 1993). Именно поэтому некоторые исследователи отмечали поры только на внутренней поверхности створок (Антонова и др., 1990), либо называли створки гладкими (“psilate”), в противоположность глохидиям беззубок из подсем. Anodontinae, имеющим мелкоямчатую (“foveolate”) из-за наличия пор поверхность раковин (Park, Kwon, 1993).

На внутренней поверхности каждой створки личиночной раковины располагаются по 3 пучка чувствительных волосков (Inaba, 1941, 1964; Park, Kwon, 1993); этим нодулярии отличаются от беззубок (подсем. Anodontinae, Pseudanodontinae), чьи глохидии имеют по 4 пучка чувствительных волосков на каждой створке (Старобогатов и др., 2004; Park, Kwon, 1993). Имеется биссусная нить, по литературным данным ее диаметр составляет 2,3 мкм (Park, Kwon, 1993).

Проведенный сравнительный статистический анализ размерных характеристик глохидиев, а именно результаты попарного сравнения между выборками из двух популяций *Nodularia vladivostokensis* и одной выборкой *N. abbreviata*, показали следующее. В большинстве случаев глохидии статистически значимо не различаются по размерам как на популяционном уровне в пределах одного вида, так и между видами. Однако в некоторых случаях наблюдаются достоверные различия. Так, глохидии *N. vladivostokensis* в рассматриваемых выборках отличаются по длине лигамента ($p < 0,005$) и индексу *lig/L* ($p < 0,025$). Выборка *N. vladivostokensis* из р. Раздольной с высокой достоверностью отличается от таковой *N. abbreviata* по длине лигамента ($p < 0,005$), ширине крючка ($p < 0,025$) и по индексу *lig/L* ($p < 0,01$). В целом глохидии *N. vladivostokensis* в выборке из р. Раздольной более крупные, а глохидии *N. abbreviata* имеют меньшие размеры по сравнению с первым видом (Табл. 2). Одна-

ко анализ возможной диагностической ценности мерных признаков глохидиев у рассматриваемых видов требует исследования большего объема материала.

Отметим также, что вымет глохидиев, который, в отличие от начала нереста и откладки яиц в жабры моллюсков, зависит от внешних экологических факторов, отмечен нами во всех трех точках сбора проб с середины мая до начала июня.

Литература

- Антонова Л.А., Старобогатов Я.И. 1988. Родовые различия глохидиев наяд (Bivalvia Unionoidea) фауны СССР и вопросы эволюции глохидиев // Старобогатов Я.И. (ред.) Систематика и фауна брюхоногих, двустворчатых и головоногих моллюсков. Труды Зоологического института АН СССР. Л.: Наука. Т.187. С.129–154.
- Антонова Л.А., Старобогатов Я.И., Богатов В.В. 1990. Использование электронного сканирующего микроскопа для идентификации родовой принадлежности глохидиев унионид // Зоологический журнал. Т.69. Вып.11. С.134–137.
- Богатов В.В., Старобогатов Я.И. 1992. Перловицы (Bivalvia, Unionoidea) юга Приморского края // Зоологический журнал. Т.71. Вып.11. С.132–136.
- Жадин В.И. 1938. Семейство Unionidae // Фауна СССР. Моллюски. М.-Л.: АН СССР. Т.IV. Вып.1. 169с.
- Жадин В.И. 1952. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР // Определители по фауне СССР. М.-Л.: АН СССР. Т.46. 346 с.
- Затравкин М.Н., Богатов В.В. 1987. Крупные двустворчатые моллюски пресных и солоноватых вод Дальнего Востока СССР. Владивосток: ДВО АН СССР. 153 с.
- Затравкин М.Н., Старобогатов Я.И. 1984. Новые виды подсемейства Unionoidea (Bivalvia, Unioniformes) Дальнего Востока СССР // Зоологический журнал. Т.63. Вып.12. С.1785–1791.
- Логвиненко Б.М., Старобогатов Я.И. 1971. Кривизна фронтального сечения створки как систематический признак у двустворчатых моллюсков // Научные доклады высшей школы (серия Биологические науки). No.5. С.7–10.
- Москвичева И.М. 1973. Наяды (Bivalvia, Unionoidea) бассейна Амура и Приморья // Зоологический журнал. Т.52. Вып.10. С.1458–1471.
- Москвичева И.М., Старобогатов Я.И. 1973. О восточноазиатских потомидоподобных унионидах (Bivalvia) // Бюллетень Московского общества испытателей природы, отделение биологии. Т.78. Вып.2. С.21–37.
- Саенко Е.М. 2003. Беззубки (Bivalvia: Unionidae: Anodontinae) российского Дальнего Востока. Ав-

- тореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: БПИ ДВО РАН. 22 с.
- Саенко Е.М. 2006. Морфология глосидиев беззубок (Bivalvia: Unionidae: Anodontinae, Pseudanodontinae) фауны России. Владивосток: Дальнаука. 72 с.
- Скарлато О.А., Старобогатов Я.И., Антонов Н.И. 1990. Морфология раковины и микроанатомия // Шкорбатов Г.Л., Старобогатов Я.И. (ред.). Методы изучения двустворчатых моллюсков. Труды Зоологического института АН СССР. Л.: Наука. Т.219. С.4–31.
- Старобогатов Я.И. 1970. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов земного шара. Л.: Наука. 371с.
- Старобогатов Я.И., Прозорова Л.А., Богатов В.В., Саенко Е.М. 2004. Моллюски пресных и солоноватых вод // С.Я. Цалолыхин (ред.). Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 6. Моллюски, Полихеты, Немертины. СПб.: Наука. С.9–491.
- Clarke A.H. 1981. The tribe Alasmidontini (Unionidae: Anodontinae), Part I: *Pegias*, *Alasmidonta*, and *Arctidens* // Smithsonian Contributions to Zoology. Vol.326. P.1–101.
- Habe T. 1973. Pelecypoda // M. Ujino (ed.). Freshwater biology of Japan. Tokyo: Hokuryukan Publishing Co. Ltd. P.331–341.
- Higo S., Goto Y. 1993. A systematic list of molluscan shells from the Japanese Is. and the adjacent areas. Tokyo. 148 p.
- Hoggarth M.A. 1999. Descriptions of some of the glochidia of the Unionidae (Mollusca: Bivalvia) // Malacologia. Vol.41. No.1. P.1–118.
- Inaba S. 1941. A preliminary note on the glochidia of Japanese freshwater mussels // Annotationes Zoologicae Japonenses. Vol.20. No.1. P.14–23.
- Inaba S. 1964. Morphological and ecological studies on the glochidia larvae of the Unionidae // Science Reports of the Faculty of Liberal Arts and Education, Gifu University. Vol.3. P.275–307.
- Kondo T., Yamashita J. 1980. Morphology of the glochidium of *Pseudodon omiensis* Heimburg // Venus. Vol.39. No.3. P.187–189.
- Kwon O.-K., Park G.-M., Lee J.-S., Song H.-B. 1993. Scanning electron microscope studies of the minute shell structure of glochidia of three species of Unionidae (Bivalvia) from Korea // Malacological Review. Vol.26. No.1–2. P.63–70.
- Manly B.F.J. 1991. Randomization and Monte Carlo methods in biology. Chapman and Hall. London-New York-Tokyo-Melbourne-Madras, 281p.
- Middendorff A. 1851. Mollusken // Reise in der dussersten Norden und Osten Sibiriens während der Jahre 1843 und 1844. Bd.2. Th.1. St.-Petersburg. S.163–464.
- Park G.-M., Kwon O.-K. 1993. A comparative study of morphology of the freshwater Unionidae glochidia (Bivalvia: Palaeoheterodonta) in Korea // Korean Journal of Malacology. Vol.9. No.1. P.46–62.
- Schrenck L. 1867. Reisen und Forschungen im Amur-Lande. 2. Mollusken des Amur-Lande und des Nord-japanischen Meeres. St.-Petersburg. S.257–973.
- Westerlund C.A. 1897. Beiträge zur Molluskenfauna Russlands // Annuaire du Musée Zoologique de l'Académie Impériale des Sciences (Ежегодник Зоологического музея Императорской Академии наук). Bd.2. St.-Petersbourg. S.117–143.
- Wu X.-p., Liang Ya.-l., Wang H.-zh. 1999. A comparative study of glochidial morphology of Unionidae (Bivalvia). I. *Unio douglasiae*, *Cuneopsis pisciulus*, *Acuticosta chinensis* and *Acuticosta ovata* // Acta Hydrobiologica Sinica. Vol.23. No.2. P.141–145.