
Беззубки (Bivalvia, Anodontinae) из озера Арейского — водоема-рефугиума Забайкалья

О. К. КЛИШКО

Институт природных ресурсов, экологии и криологии Сибирского Отделения Российской академии наук, ул. Бутина, 26, Чита 672090; E-mail: amelik2@mail.ru

Anodontine bivalves (Bivalvia, Anodontinae)
from the refuge lake Arejskoe of Transbaikalia

O.K. KLISHKO

*Institute of Natural Resources, Ecology and Cryology,
Siberian Branch, Russian Academy of Sciences. Str. Butina,
26, Chita 672090, Russia; E-mail: amelik2@mail.ru*

ABSTRACT. On the Transbaikalia territory in the refuge lake 6 species of anodontine bivalves of the genus *Amuranodonta*, known from different localities in Lower Amur basin, Sakhalin Island and southern Primorye Territory of Russia were recorded: *A. lomakini* (Zatravkin et Bogatov, 1987), *A. boloniensis* Zatravkin et Bogatov, 1987, *A. kijaensis* Moskvicheva, 1973, *A. sitaensis* Bogatov et Starobogatov, 1996, *A. parva* Moskvicheva, 1973, and *A. pulchra* Bogatov et Starobogatov, 1996. Morphology of shells and soft bodies of discovered species are described, while interspecific differences are estimated by different methods. Basing on the reliability of estimates of interspecific differences, only 4 valid species could be recognized.

В систематике пресноводных двустворчатых моллюсков Дальнего Востока отечественными малакологами разработана и используется очень подробная родовая и видовая классификация, в результате чего было описано большое число новых таксонов. Их таксономический статус вызывал дискуссии и подвергался неоднократным изменениям. В основанной исключительно на конхологических признаках системе возникала путаница, связанная с выделением, исключением или восстановлением описанных видов в составе того или иного рода, подрода. Наиболее дискуссионным являлся вопрос о статусе родов подсемейства Anodontinae и, в частности, рода *Amuranodonta* Moskvicheva, 1973. Он был установлен И.М. Москвичевой [1973] для 4 видов — *A. kijaensis* Moskvicheva, 1973, *A. parva* Moskvicheva, 1973, *A. starobogatovi* (Moskvicheva, 1973) и *A. suifunensis* (Shadin, 1938). Затем ранг этого рода был понижен до подродового в составе рода *Buldowskia* [Затравкин, Богатов, 1987]. В.В. Бо-

гатов и Я.И. Старобогатов [1996а] восстановили самостоятельность рода *Amuranodonta* с видами *A. kijaensis*, *A. pulchra* Bogatov et Starobogatov, 1996 и *A. inflata* Bogatov et Starobogatov, 1996, но выделили особый подрод *Amurbuldowskia* в составе рода *Buldowskia*, включив в него виды, описанные как *Buldowskia*: *B. boloniensis* Zatravkin et Bogatov, 1987, *B. lomakini* Zatravkin et Bogatov, 1987 и *Amuranodonta parva* Moskvicheva, 1973. А.В. Чернышев [1998] включил *Buldowskia* в состав рода *Anemina* в качестве подрода, а подрод *Amuranodonta* и вовсе упразднил. Позже от деления *Buldowskia* на два подрода отказались, и амурские виды подрода *Amurbuldowskia* вошли в состав рода *Amuranodonta*. *Buldowskia* и *Amuranodonta* стали считать самостоятельными родами, полагая, что представители *Buldowskia* встречаются в Южном Приморье, а *Amuranodonta* — в бассейне р. Амур [Богатов, Старобогатов, 1996б; Старобогатов и др., 2004]. Разделение беззубок обсуждаемых родов по бассейнам в последние годы стало достаточно условным, поскольку появились данные о нахождении представителей рода *Amuranodonta* и вне бассейна Амура [Саенко, Богатов, 2001; Саенко, 2003; Саенко, Шедько, 2005; Саенко, 2007]. Естественное проникновение моллюсков рода *Amuranodonta* из Амура в бассейны озера Ханка и реки Раздольной, по мнению Е.М. Саенко и С.В. Шедько [2005], вполне возможно, учитывая исследования по стратиграфии четвертичных отложений и палеогеографии.

По данным ряда авторов оба обсуждаемых рода беззубок образуют единую группу не только по конхологическим признакам, но и морфологии глотки, мягких тканей, а также особенностям репродуктивного цикла [Чернышев, 1998; Саенко, Богатов, 2001; Саенко, Богатов, 2004; Саенко, 2006, 2007]. Большинство зарубежных малакологов не признает самостоятельность не только этих родов, но также почти всех входящих в них видов, объединяя их в полиморфный вид *Anodonta arcaeformis* (Heude, 1879), распространенный в Китае, Японии, Корее и на юге Дальнего Востока России [обзор см.: Graf, 2007].

Согласно последней сводке отечественных малакологов [Старобогатов и др., 2004], род *Amuranodonta* Moskvicheva, 1973 на российском Дальнем Востоке представляют 6 видов: *A. Iomakini* (Zatravkin et Bogatov, 1987), *A. boloniensis* (Zatravkin et Bogatov, 1987), *A. parva* Moskvicheva, 1973, *A. pulchra* Bogatov et Starobogotov, 1996, *A. kijaensis* Moskvicheva, 1973, *A. sitaensis* Bogatov et Starobogotov, 1996. Все 6 видов рода были обнаружены в озере Арейском на территории Забайкалья. Они обитают совместно на заиленных песках побережья на глубине 0,5-1,5 м. Кроме беззубок *Amuranodonta*, в этом озере известны два вида жемчужниц рода *Dahurinaia* [Клишко, 2006], один из которых — *D. transbaltica* Klishko, 2008 является эндемиком Забайкалья [Клишко, 2008]. В озере также отмечены элементы амурской ихтиофауны.

В настоящее время озеро Арейское представляет собой бессточный водоем, утративший речную связь с верховьем бассейна Амура в результате новейших тектонических движений и локальной перестройки речной сети в плейстоцене [Уфимцев и др., 1965]. В пределах Ингодино-Арейского межгорного прогиба реки Арей и Блудная относятся к Байкальской системе. Ранее они были притоками палео-Ингоды и принадлежали Амурской речной системе. Изменение течения реки Арей на обратное связано с поднятием восточнее его верховий, четко зафиксированного геофизическими данными. Горно-котловинный рельеф Забайкалья в сочетании с многократными чрезвычайно мощными четвертичными оледенениями создавал идеальные условия для появления больших подпрудных озер [Алексеев и др., 1978; Осадчий, 1982, 1995; Гросвальд, Рудой, 1996]. Основные центры максимального плейстоценового оледенения располагались в горных сооружениях севера Забайкалья и Зачикийской горной стране [Еникеев, 1998]. На остальной территории оледенению подвергались гольцы и горные узлы с абсолютными отметками вершин, превышающими 1000-1100 м на севере и 1200-1300 м на юге Забайкалья [Еникеев, 2006]. Сток рек на север был перекрыт ледниками, в результате чего образовались обширные приледниковые водоемы, занимавшие мезокайнозойские впадины Забайкалья, в том числе Читино-Ингодинскую и Арейскую. В роли рефугиума озеро Арейское послужило в плейстоценовое время, где беззубки *Amuranodonta* пережили максимальную стадию покровного самаровского оледенения, происходившего около 220-290 тыс. лет назад. В регрессивную стадию оледенения сток рек восстановился, подпрудные приледниковые водоемы были спущены, оставляя в пониженных местах озера с доледниковой реликтовой фауной и внося элементы гидрофа-

уны соседних водных бассейнов [Клишко, 1998]. Современные популяции-изоляты *Amuranodonta* в озере Арейском представляют потомков водоема-рефугиума, существовавшего в плейстоцене.

Обнаружение в озере Арейском, на территории Забайкалья, типичных дальневосточных беззубок указывает на уникальность этого водного объекта и его реликтовой малакофауны. Совместное обитание в нем 6 видов *Amuranodonta*, известных из разных местонахождений на Дальнем Востоке России, представляет несомненный научный интерес, поскольку значительно расширяет ареал рода, а оценка достоверности межвидовых различий дает возможность всестороннего исследования эволюционной роли периферических популяций. Сравнительно-морфологический анализ внутривидовой изменчивости и межвидовых различий у географических изолятов на периферии ареала имеет особую важность для выявления предполагаемых предковых признаков. Впервые приводятся подробные данные по морфологии сифонов у всех видов *Amuranodonta*, слабо изученной у дальневосточных представителей этого рода.

Целью данного исследования было выявление морфологической дискретности 6 «компараторных» (термин предложил Graf, 2007) видов рода *Amuranodonta*, обитающих совместно в бессточном озере Арейском на территории Забайкалья. В задачи исследования входила оценка достоверности фенотипического различия 6 видов *Amuranodonta*, выделенных по морфологическим признакам, и выяснение того, какие из них имеют диагностическую значимость для выделения видов.

Материал и методы

Материалом для данного исследования послужили моллюски, собранные автором в 2004, 2005 и 2007 гг. в озере Арейском (Забайкальский край, Улетовский район, в 250 км от г. Читы). Озеро Арейское, расположено в седловине между хребтами на водоразделе бассейнов Байкала и Амура, в междуречье притоков рек Хилок и Ингода (52°00'N, 111°15'E) на высоте 996 м (Рис. 1 врезка). Его уровень зарегулирован подземными водами, имеет незначительный приток от небольших ручьев. Площадь озера составляет 4,6 км², максимальная глубина — 13,5 м. Моллюски собраны в побережье южной и юго-западной части озера на глубине 0,5-1,5 м, в характерных для озера биотопах — разной степени заиленных песков и илистых отложений.

Для анализа конхологических характеристик и морфологии мягкого тела беззубок использовали 195 раковин и 67 фиксированных (70% эта-

нолом) моллюсков. У раковин измеряли стандартные параметры: длину (l), высоту (h), ширину (b) и рассчитывали их отношения: b/h , b/l , h/l . В качестве дополнительных характеристик использовали расстояние от переднего края раковины до вершины макушки (u) и вершины крыла (w), относительно длины раковины. Учитывали расположение наиболее выступающей точки боковой поверхности створки на проекции ее длины и высоты, самой задней точки раковины относительно ее высоты, а также анализировали форму валиков макушечной скульптуры. Используя компараторный метод, сравнивали контуры фронтального сечения левых створок их раковин с контурами голотипов. Морфологические характеристики беззубок из Забайкалья сравнивали с типовым материалом дальневосточных видов из коллекции Зоологического музея (ЗИН РАН, Санкт-Петербург) и литературными данными [Затравкин, Богатов, 1987; Богатов, Старобогатов, 1996а; Старобогатов и др., 2004].

Особое внимание уделялось морфологии мягкого тела беззубок, поскольку у дальневосточных представителей рода *Amuranodonta* она до настоящего времени остается слабо изученной [Саенко, 2007]. К исследуемым признакам мягкого тела относились: расположение вершины крыла мантии относительно длины тела, расположение сифонов и спинного мантийного (супра-анального) отверстия относительно задних мускулов аддуктора и ретрактора, морфология ноги, вводного и выводного сифонов.

Фотографирование материала проводили с помощью цифровой фотокамеры OLYMPUS-750, морфологии сифонов — с помощью микроскопа МБИ-9 ($\times 10$, 20). Весь материал хранится в коллекции ИПРЭК СО РАН (г. Чита).

Полученные данные были подвергнуты статистическому анализу для выявления межвидовых различий по каждому из конхологических признаков и их комплексу (фенотипу). Для вычисления межвидовых фенотипических различий сравниваемых групп моллюсков использовали подход, который позволяет одновременно определять как индивидуальные, так и групповые различия по отдельным признакам и фенотипу в целом [Черепанов, 1985]. Относительные различия по одному признаку между каждой парой особей в выборках популяций беззубок рассчитывали по формуле:

$$d = \frac{x_j - x_{j+n}}{x_{jmax}} \quad (1),$$

где: \bar{d} — относительные различия по тому или иному признаку между каждой парой моллюсков в выборке; x_j и x_{j+n} — количественное выражение признаков у двух сравниваемых особей, из которых x_{jmax} — большее выражение при-

знака. Для совокупности моллюсков относительные различия по данному признаку составляли:

$$\bar{d} = \frac{1}{n} \sum_{j=1}^n \sqrt{\frac{(x_j - x_{j+n})^2}{x_{jmax}^2}} \quad (2),$$

где: \bar{d} — осредненное различие по одному признаку для группы моллюсков популяции, n — число особей. Для оценки различий между моллюсками по комплексу фенотипических признаков находили среднее значение индивидуальных коэффициентов различий по каждому признаку для каждой сравниваемой пары:

$$D = \frac{1}{n} \sum_{j=1}^n \bar{d}_{j+n} \quad (3) \text{ и для популяции в целом:}$$

$$\bar{D} = \frac{1}{n} \sum_{j=1}^n D_{1+n} \quad (4),$$

где: D — различия фенотипов по сумме признаков между парой особей, \bar{D} — осредненное различие между фенотипами в выборках популяций.

Различия по сумме признаков между парой моллюсков разных видов получали:

$$D_{AB} = \frac{1}{n} \sum_{j=1}^n d_{j+n} \quad (5)$$

и для группы особей вида A и B :

$$CD_{AB} = \frac{1}{n} \sum_{j=1}^n D_{1+n} \quad (6),$$

где: D_{AB} — межвидовые различия по сумме признаков для двух особей вида A и B , CD_{AB} — средние межвидовые фенотипические различия по сумме признаков для двух групп особей вида A и B ; n — суммарное число особей вида A и B . Рассчитанный по (6), межвидовой показатель фенотипических различий изменяется от 0 до 1, или от 0 до 100 %. Достоверность фенотипических различий видов беззубок оценивалась критерием Стьюдента [Лакин, 1990]. Объем вычислений по нормированному показателю видовых различий моллюсков выполнялся с помощью специально составленной компьютерной программы.

Для выявления морфологической дискретности видов *Amuranodonta* из озера Арейского использовали графический метод, отражающий распределение значимых для диагностики видов основных индексов раковины (b/h , b/l , h/l) с учетом их размерной изменчивости в онтогенезе [Сергеева и др., 2008]. Морфологическую дискретность исследуемых видов по совокупности тех же признаков с учетом данных о связях между отдельными признаками оценивали с помощью дискриминантного анализа [STATISTICA 6.0].

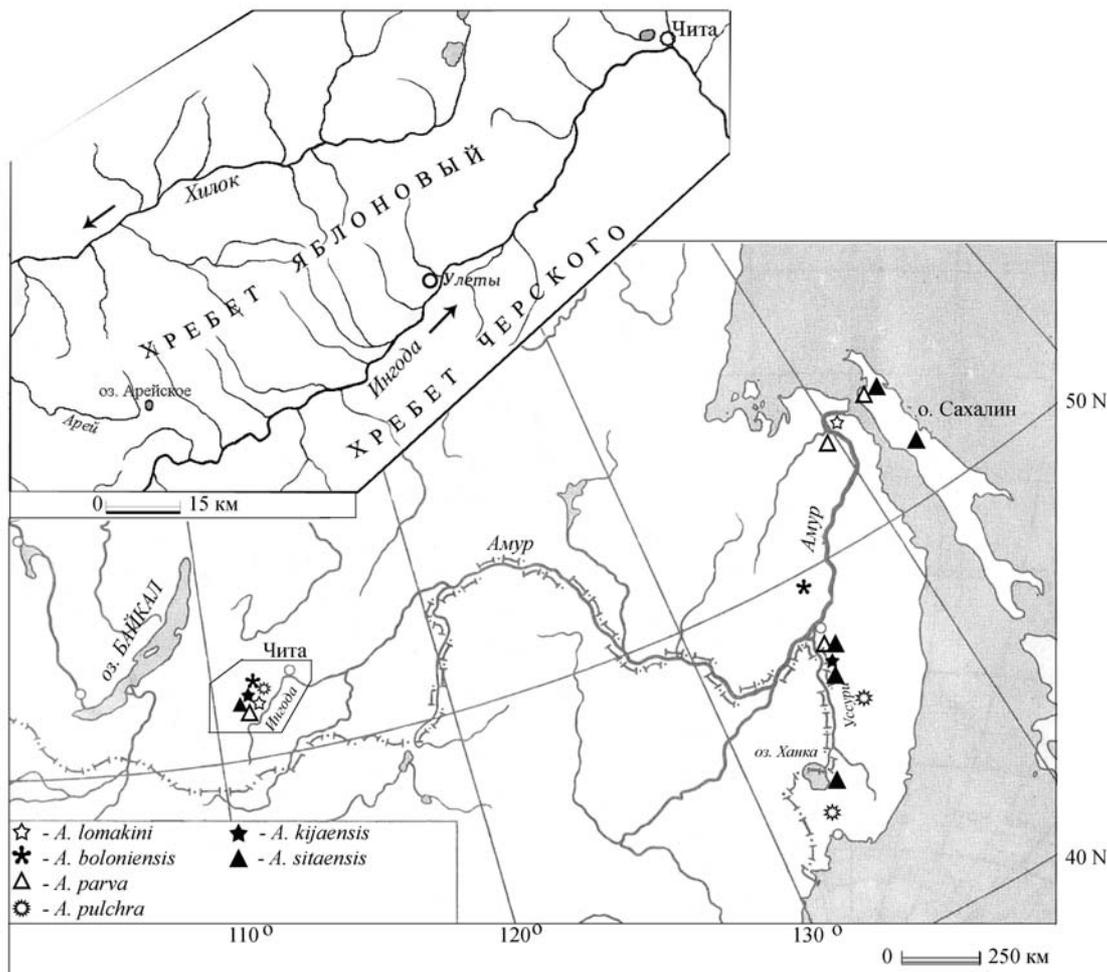


РИС. 1. Распространение беззубок *Amuranodonta* на Дальнем Востоке и в Забайкалье. На врезке — место расположения озера Арейского в Забайкалье.

FIG. 1. Distribution of *Amuranodonta* at Far East and the Transbaikalia. The insert — location of Arejskoe Lake, Transbaikalia.

Результаты и обсуждение

В результате анализа морфологических признаков беззубок (Unionidae, Anodontinae) озера Арейского идентифицированы 6 видов рода *Amuranodonta* Moskvicheva, 1973 (*A. lomakini*, *A. boloniensis*, *A. kijaensis*, *A. sitaensis*, *A. parva* и *A. pulchra*), распространенных в разных водоемах на российском Дальнем Востоке (Рис. 1). Форма раковин беззубок из Забайкалья сходна с дальневосточными видами рода. Периостракум гладкий, желто-зелено-коричневых тонов. Раковины тонкостенные, относительно прочные; лишь у *A. lomakini* раковина очень тонкостенная, почти просвечивающая, ломкая (Рис. 2 В, С). Спинной край раковин слабо наклонен вперед или почти параллелен продольной оси (Рис. 2А, В, Е, F, Н, J; Рис. 3А, С). Расстояние от макушки до вершины крыла заметно меньше максимальной высоты

раковины (Рис. 2А, Е, J; Рис. 3А) или примерно равно (Рис. 2F; Рис. 3С). Макушки узкие, заметно смещены к переднему краю раковины от середины ее длины и незначительно выступают над спинным краем. Макушечная скульптура в виде концентрических валиков выгнутых или вогнутых в вентральной части, не достигающих до линии килевого перегиба (Рис. 3Е, F, G, Н). Если валики заканчиваются на линии килевого перегиба, то их края слегка отогнуты вентрально (Рис. 3Е) или резко загнуты дорсально (Рис. 3I). Форма валиков макушечной скульптуры дальневосточных *B. kijaensis* и *B. parva* (Загравкин, Богатов, 1987; рис. 15 г, д) сходна с теми же видами *Amuranodonta* из озера Арейского (Рис. 3G, Н).

Раковины в разной степени выпуклые (Рис. 2С, G, K; Рис. 3В, D). Наибольшая выпуклость створки расположена на 0,42-0,54 ее длины от переднего края, а на проекции высоты — 0,51-

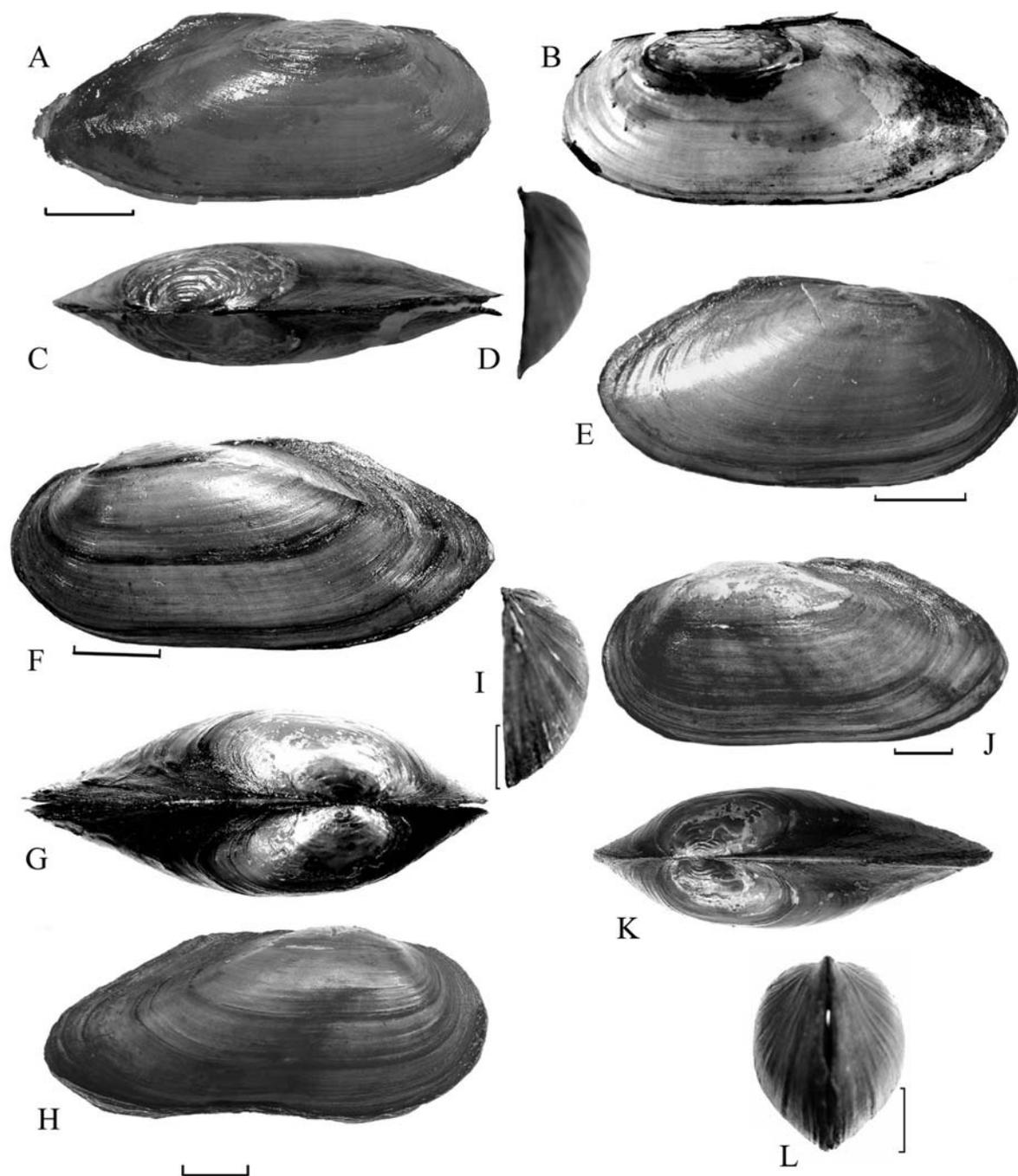


РИС. 2. Раковины беззубок *Amuranodonta* из озера Арейского: A-D — *A. lomakini*: A — вид створки снаружи, B — вид створки изнутри, C — вид раковины сверху, D — вид створки спереди; E — *A. boloniensis*; F-I — *A. pulchra*: F, H — вид раковин снаружи, G — вид сверху, I — вид спереди; J-L — *A. parva*: J — вид раковины снаружи, K — ее вид сверху и L — спереди. Масштабная линейка — 1 см.

FIG. 2. Shells of *Amuranodonta*, Arejskoe Lake: A-D — *A. lomakini*, A — external view of the valve, B — internal view of the valve, C — shell from above, D — shell from the front; E — *A. boloniensis*; F-I — *A. pulchra*: F, H — external views of the shells, G — shell from above, I — shell from the front; J-L — *A. parva*, J — external view of the shell, K — shell from above, L — shell from the front. Scale bar 1 cm.

0,68 от брюшного края (Табл. 1). Расположение макушки и вершины крыла от переднего края раковины варьирует у видов рода в пределах 0,29-0,36 и 0,65-0,74, соответственно. Основные

конхологические характеристики беззубок *Amuranodonta* из озера Арейского также приведены в таблице 1.

При сравнении кривизны фронтального сече-

Таблица 1. Конхологические характеристики *Amuranodonta* из озера Арейского

Вид (n)	l, мм	b/h	b/l	h/l	u	w	b _{max} /h	b _{max} /l
<i>A. bolonien-sis</i> (14)	29-87	<u>0.61-0.68</u> 0,653 ±0,0050	<u>0.30-0.33</u> 0,318 ±0,0046	<u>0.45-0.50</u> 0,455 ±0,0098	<u>0.32-0.35</u> 0,342 ±0,0007	<u>0.63-0.66</u> 0,645 ±0,0034	<u>0.52-0.59</u> 0,54 ±0,0047	<u>0.46-0.53</u> 0,49 ±0,0038
<i>A. lomakini</i> (31)	50-101	<u>0.65-0.73</u> 0,694 ±0,0049	<u>0.28-0.31</u> 0,298 ±0,0037	<u>0.39-0.44</u> 0,420 ±0,0063	<u>0.29-0.33</u> 0,31 ±0,0072	<u>0.66-0.72</u> 0,68 ±0,0132	<u>0.51-0.55</u> 0,53 ±0,0061	<u>0.46-0.50</u> 0,48 ±0,0055
<i>A. sitaensis</i> (54)	45-100	<u>0.75-0.79</u> 0,770 ±0,0053	<u>0.31-0.36</u> 0,342 ±0,0054	<u>0.39-0.47</u> 0,446 ±0,0065	0,30-0,33 0,32 ±0,0032	<u>0.66-0.72</u> 0,69 ±0,0067	<u>0.54-0.60</u> 0,57 ±0,0064	<u>0.45-0.49</u> 0,46 0,0024
<i>A. kijaensis</i> (76)	62-101	<u>0.73-0.82</u> 0,781 ±0,0135	0,30-0,37 0,346 ±0,0049	0,41-0,48 0,445 ±0,0051	0,30-0,34 0,33 ±0,0057	<u>0.66-0.72</u> 0,70 ±0,0070	0,57-0,61 0,59 ±0,0142	0,43-0,47 0,45 ±0,0032
<i>A. parva</i> (17)	45-97	<u>0.82-0.86</u> 0,827 ±0,0011	<u>0.36-0.38</u> 0,368 ±0,0017	<u>0.43-0.46</u> 0,445 ±0,0013	<u>0.29-0.34</u> 0,33 ±0,0011	0,70-0,73 0,71 ±0,0014	<u>0.54-0.59</u> 0,56 ±0,0015	<u>0.48-0.53</u> 0,50 ±0,0019
<i>A. pulchra</i> (24)	50-98	<u>0.81-0.92</u> 0,839 ±0,0036	0,33-0,38 0,354 ±0,0030	0,4-0,45 0,422 ±0,0022	0,30-0,32 0,31 ±0,0012	<u>0.66-0.70</u> 0,68 ±0,0039	0,60-0,65 0,63 ±0,0029	0,49-0,54 0,51 ±0,0028

Примечание: (n) — количество промеренных раковин; l — длина, h — высота и b — ширина раковины; u — расстояние от переднего края раковины до вершины макушки и w — до вершины крыла, относительно длины раковины; b_{max}/h — положение наиболее выступающей точки боковой поверхности створки относительно ее высоты от брюшного края и b_{max}/l — длины от переднего края. Над чертой — пределы значений, под чертой — среднее значение, ± — среднеквадратичное отклонение.

ния створок голотипов и экземпляров из Забайкалья компараторным методом, было отмечено полное их совпадение или некоторое расхождение. Причем, у многих из исследованных беззубок разных видов отмечалось ассиметричное расположение наиболее выступающей точки боковой поверхности у левой и правой створки раковины, что ставит под сомнение результаты идентификации видов компараторным методом. Используя этот метод, а также данные по комплексу морфологических характеристик раковины, можно было бы выделить еще как минимум 3 новых вида. Два из них по родовым признакам [Старобогатов и др., 2004] могут принадлежать роду *Amuranodonta* и один — роду *Buldowskia*. При этом *Amuranodonta* sp. 1 и *Amuranodonta* sp. 3 (Рис. 3J, L-M) сочетают в себе признаки обоих родов. Так, *A. sp. 1* имеет сильно вытянутую раковину со спрямленным брюшным краем, параллельным продольной оси раковины (признаки рода *Amuranodonta*), но расстояние от макушки до вершины крыла заметно меньше высоты раковины, измеренной у вершины крыла (признаки рода *Buldowskia*). У *A. sp. 3* раковина удлиненно-овальная (как у *Buldowskia*), а расстояние от макушки до вершины крыла заметно больше высоты раковины, измеренной у вершины крыла (как у *Amuranodonta*). При этом спинной край раковины выгнут, а брюшной слабо вогнут, не соответствуя признакам обоих родов. У обеих форм очень широкие, значительно выступающие над спинным краем макушки (как у *Anemina*), но

наклоненные вперед и расположенные от переднего края на 0,26 и 0,28 длины раковины (у *Anemina* 0,37-0,43). Форма и расположение макушек также отличает их от описанных видов рода, для которых характерны узкие и незначительно выступающие над спинным краем макушки, расположенные от переднего края на 0,30-0,36 длины раковины. По всем родовым признакам *A. sp. 2* (Рис. 3K) близок к роду *Buldowskia* и по конхологическим признакам имеет сходство с *B. sujfunensis* (Shadin, 1938). Отличается от него более смещенной к середине раковины макушкой, расположенной от переднего края на 0,38 ее длины, а не на 0,30-0,32. Слабо дифференцированные признаки родов *Buldowskia* и *Amuranodonta* затрудняют выделение трех обсуждаемых форм в составе того или иного рода. Кривизна фронтального сечения левых створок также не совпадает с описанными видами обоих родов. Располагая 1-2 экземплярами выделенных форм, мы воздерживаемся от описания новых видов до выполнения молекулярно-генетического анализа обнаруженных в озере Арейском беззубок. Даже при резких морфологических различиях они могут оказаться конспецифичными.

Общая морфология мягкого тела исследованных видов *Amuranodonta* из Забайкалья однотипна с представителями трибы Anodontini [Саенко, Богатов, 2004]. Тело удлиненно-овальное (Рис. 4А, В), со слабо развитым мантийным крылом, вершина которого расположена в диапазоне

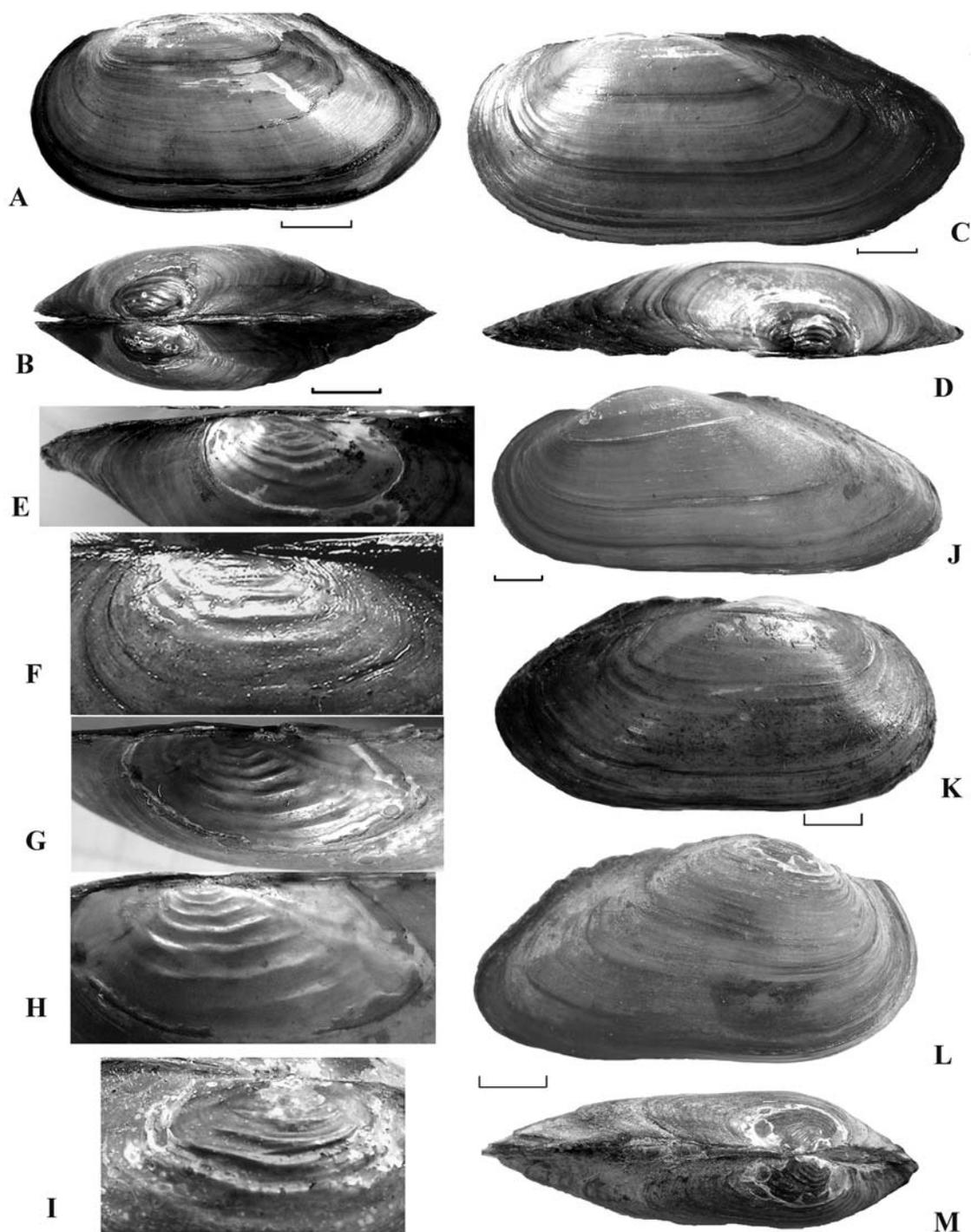


РИС. 3. Форма раковины и макушечная скульптура *Amuranodonta* из озера Арейского: А-В — *A. sitaensis*: А — вид сбоку, В — вид сверху; С-Д — *A. kijaensis*: С — вид сбоку, Д — вид створки сверху. Форма валиков макушечной скульптуры: Е — *A. boloniensis*; F — *A. lomakini*; G — *A. sitaensis* и *A. kijaensis*; H-I — *A. parva* и *A. pulchra*. Раковины неописанных видов *Amuranodonta*: J — *Amuranodonta* sp. 1; K — *Amuranodonta* sp. 2 (cf. *Buldowskia*); L-M — *Amuranodonta* sp. 3: L — вид сбоку, М — вид сверху. Масштабная линейка — 1 см.

FIG. 3. Shape of the shell and umbone sculpture of *Amuranodonta* from Arejskoe Lake: A-B — *A. sitaensis*: A — lateral view of the shell, B — shell from above; C-D — *A. kijaensis*: C — lateral view of the shell, D — valve from above. Umbone's sculpture: E — *A. boloniensis*; F — *A. lomakini*; G — *A. sitaensis* and *A. kijaensis*; H-I — *A. parva* and *A. pulchra*. Shells of undescribed species of *Amuranodonta*: J — *Amuranodonta* sp. 1, K — *Amuranodonta* sp. 2 (cf. *Buldowskia*), L-M — *Amuranodonta* sp. 3: L — external view of the shell and M — shell from above. Scale bar 1 cm.

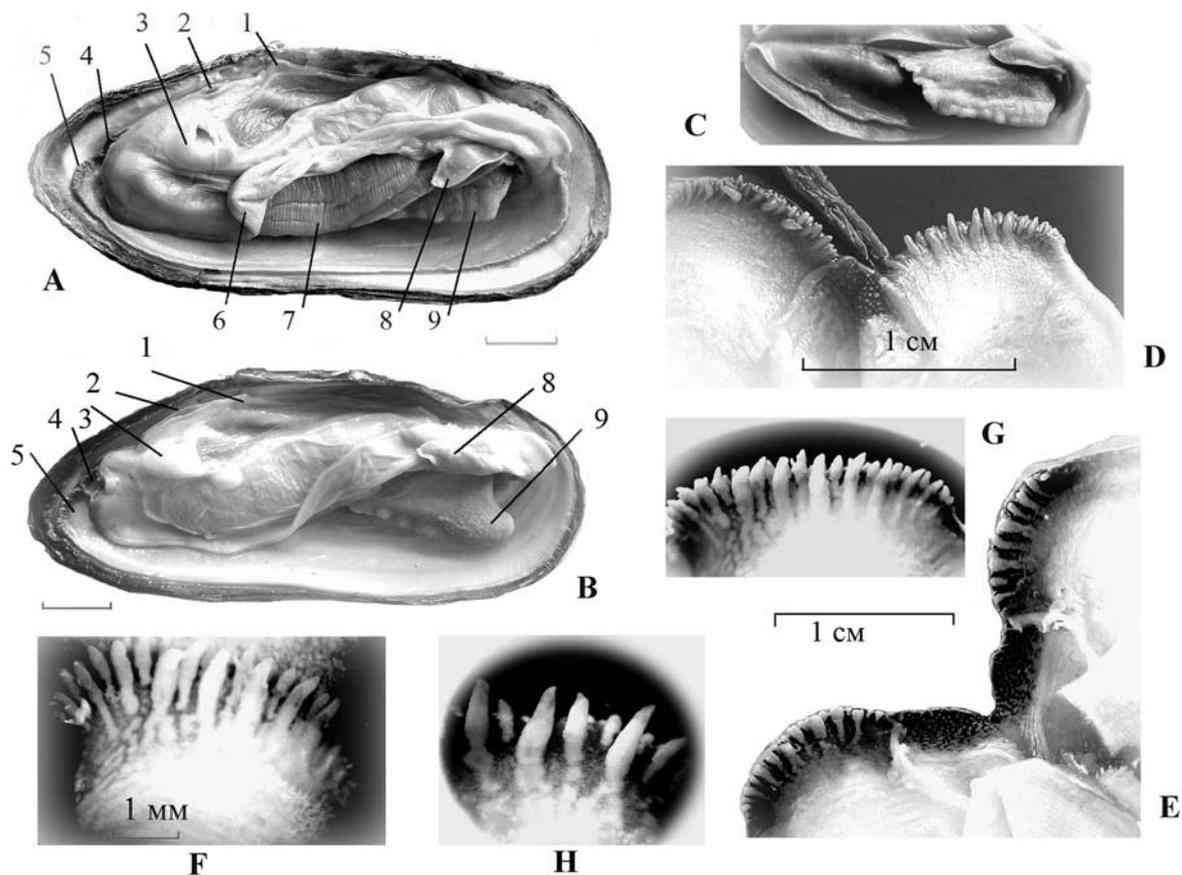


РИС. 4. Морфология мягкого тела *Amuranodonta* из озера Арейского: А — общий вид *A. kijaensis* и В — *A. parva*; 1 — мантийное крыло, 2 — спинное мантийное (супра-анальное) отверстие, 3 — задний мускул-замыкатель, 4 — выводной сифон, 5 — вводной сифон, 6 — мантия, 7 — жабры, 8 — ротовые лопасти, 9 — нога. С — форма ноги, характерная для *A. kijaensis*, *A. sitaensis*, *A. pulchra*, *A. lomakini*. D — общий вид вводного и выводного сифонов, форма и расположение папилл у *A. kijaensis* и *A. sitaensis*; E — то же у *A. pulchra* и *A. parva*; F — папиллы ювенильных беззубок; G и H — форма папилл взрослых *A. kijaensis* и *A. sitaensis*. Масштабная линейка — 1 см.

FIG. 4. Morphology of the soft body of *Amuranodonta* from Arejskoe Lake. A — general view of *A. kijaensis* and B — *A. parva*; 1 — mantle wing, 2 — dorsal mantle (supra-anal) opening, 3 — posterior adductor, 4 — exhalant siphon, 5 — inhalant siphon, 6 — mantle, 7 — gills, 8 — labial palps, 9 — foot. C — shape of the foot characteristic for *A. kijaensis*, *A. sitaensis*, *A. pulchra*, and *A. lomakini*. D — morphology of inhalant and exhalant siphons of *A. kijaensis* and *A. sitaensis*. E — the same of *A. pulchra* and *A. parva*; F — the papillae of inhalant siphon of juveniles; G and H — the papillae of inhalant siphon of adult specimens of *A. kijaensis* and *A. sitaensis*. Scale bar 1 cm.

0,27-0,41 длины тела от заднего края. Спинное мантийное (супра-анальное) отверстие находится выше задних мускулов аддуктора и ретрактора. Вводной сифон расположен против самого заднего края раковины. Нога небольшая, складчатая в брюшном крае (Рис.4А, В, С); ротовые лопасти крупные, хорошо развиты.

Строение вводного сифона у исследованных видов имеет единый план (Рис. 4D, E), однако расположение, количество и форма его папилл варьируют и имеют некоторые различия у разных видов. Папиллы расположены неплотно в 2–3 ряда по центру сифона и в 1 ряд по его краям. Удлиненно-коническая форма папилл встречалась у молодых моллюсков (Рис. 4F) и как характерная отмечена для взрослых *A. kijaensis* и

A. sitaensis (Рис. 4D, G, H). Форма папилл у других видов рода довольно разнообразна: коническая, бокаловидная, цилиндрическая, бочонковидная (Рис. 5A, B, C, D, E, F, G, H, I, J). У всех исследованных видов отмечались как простые папиллы, так и разветвленные, с узкими или широкими вершинами, часто с 2-3 короткими отростками. Поверхность папилл с внутренней стороны сифона светлая, выпуклая; с внешней стороны — уплощенная или слегка вогнутая, пигментированная. Поверхность мантии перед папиллами первого (внутреннего) ряда имеет столбчатые образования в виде светлых бугорков или крупных выпуклостей, оттененных пигментацией мантии. В выводном сифоне поверхность мантии с интенсивной коричневой пигмента-

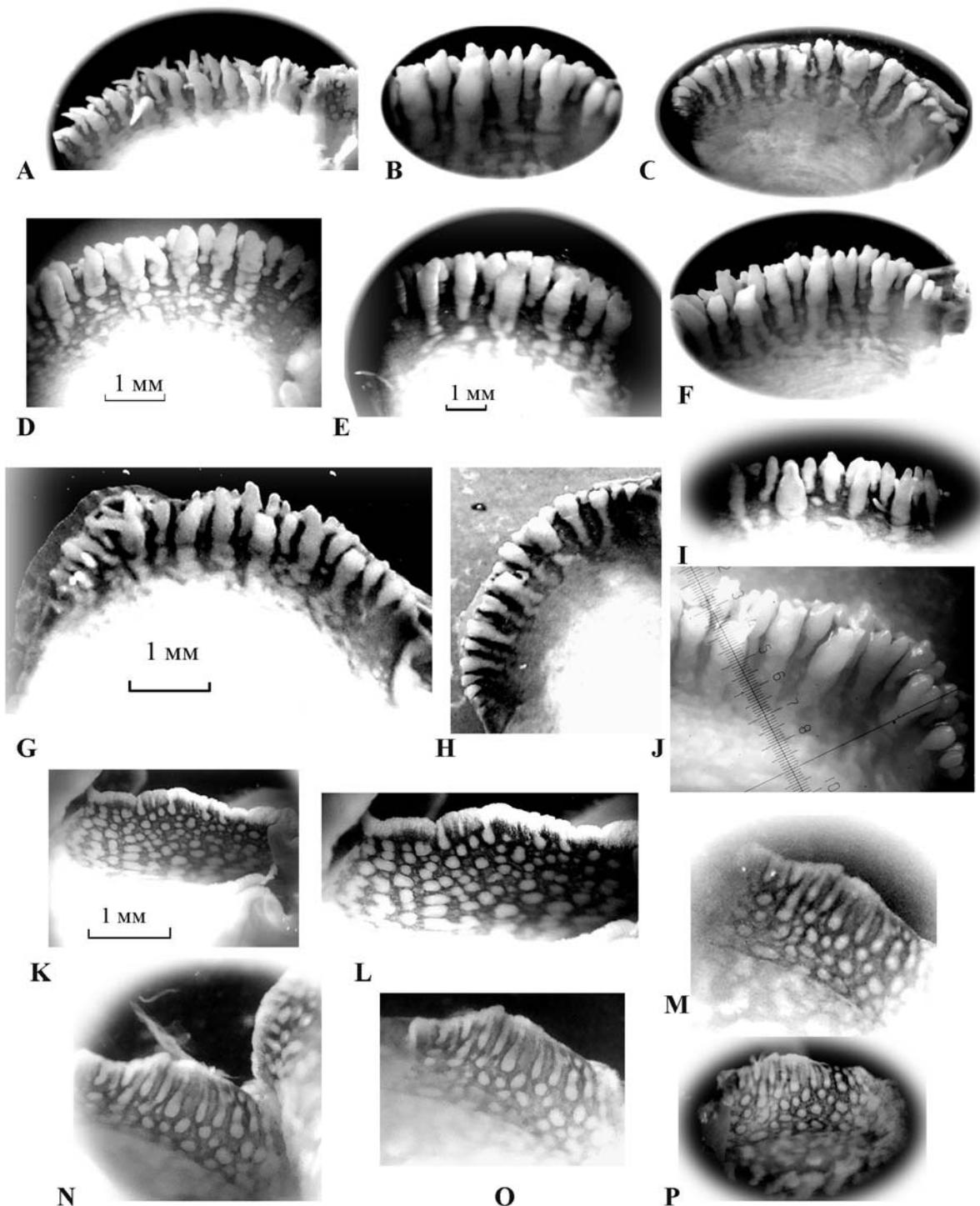


РИС. 5. Сифональные папиллы *Amuranodonta* из озера Арейского: А — *A. kijaensis* и *A. sitaensis*; В, D, F, J — *A. boloniensis* и *A. lomakini*; С, E, G, H, I — *A. parva* и *A. pulchra*; К, L — типичный выводной сифон у всех исследованных видов. Атипичный выводной сифон у отдельных особей: М-Н — *A. sitaensis*, О — *A. pulchra*, Р — *A. lomakini*.

FIG. 5. The papillae of the inhalant siphon of *Amuranodonta* of Arejskoe Lake: А — *A. kijaensis* and *A. sitaensis*; В, D, F, J — *A. boloniensis* and *A. lomakini*; С, E, G, H, I — *A. parva* and *A. pulchra*. К, L — the typical exhalant siphon of studied species. Anomalous exhalant siphon of some individuals: М-Н — *A. sitaensis*, О — *A. pulchra*, Р — *A. lomakini*.

цией, на фоне которой ярко выделяются светлый край складчатой каймы и мелкие округлые бугорки (Рис. 5К, L). У некоторых экземпляров отмечено слияние вертикальных рядов этих бугорков в вытянутые в форме папилл образования, оттененные пигментацией мантийной поверхности, а кайма слабо заметна (Рис. 5М, N, O, P).

Сравнивая морфологию мягкого тела беззубок трибы Anodontini и *Amuranodonta* из озера Арейского, можно отметить общее сходство и некоторые различия. У исследованных дальневосточных видов вершина мантийного крыла расположена менее чем 0,3 длины тела от заднего края [Саенко, Богатов, 2004], у арейских видов — до 0,41. Для дальневосточных Anodontini характерна удлинённо-коническая форма папилл, у беззубок из озера Арейского их форма более разнообразна — удлинённо-коническая, бокаловидная и цилиндрическая. Разветвленные папиллы обнаружены у дальневосточных *Anemina*, *Buldowskia* и *Amuranodonta* [Саенко, Богатов, 2004; Саенко, 2007], характерны они и для арейских *Amuranodonta*. Сифональные папиллы у амурских и приморских *Amuranodonta* очень плоские, а утолщения в их основании имеющие узко лентовидную форму [Саенко, 2007; рис. 2А, В]. Эти признаки отмечены как характерные для дальневосточных *Amuranodonta*, ряда *Anemina* и *Buldowskia*. У всех *Amuranodonta* из озера Арейского папиллы имеют выпукло-округлую форму с внутренней стороны сифона, а с его внешней стороны она уплощенная или слегка вогнутая и пигментированная. Утолщения в основании папилл первого ряда имеют форму столбчатых образований в виде светлых бугорков или крупных выпуклостей, оттененных пигментацией мантии. Подобные утолщения были отмечены у *Anemina shadini* из бассейна озера Ханка [Саенко, Богатов, 2004].

Таким образом, детальный анализ конхологических характеристик *Amuranodonta* из озера Арейского свидетельствует о несомненной близости забайкальских беззубок с дальневосточными видами рода. Основные отличия забайкальских популяций изолятов от исследованных дальневосточных видов заключаются в морфологии сифонов. По мнению А.В. Яблокова [1987], адаптированные к различной среде географически изолированные популяции и должны отличаться друг от друга. Причем, в центре ареала популяции могут быть более стабилизированы, чем на географической и экологической периферии.

Достаточно ли самостоятельными популяциями являются выделенные морфологические группировки беззубок, совместно обитающие в озере Арейском? Считать, что все они являются биологическими видами, можно лишь при усло-

вии их репродуктивной изоляции. При равных условиях среды в озере, она возможна при несопадающей во времени активности гонад и гаметогенеза в их репродуктивном цикле. Определить это практически весьма сложно. Существует возможность выявить генетическую интегрированность вида по общему для всех его особей, исторически сложившемуся генофонду. Для выявления генетической обособленности видов беззубок из озера Арейского планируется исследование по секвенированию ДНК. Тем не менее, располагая достаточным материалом для статистического анализа, имело смысл определить межвидовые фенотипические различия у беззубок *Amuranodonta*, обнаруженных в озере Арейском и оценить их морфологическую дискретность разными методами.

Внутрипопуляционные и межвидовые различия исследованных беззубок были рассчитаны для выборок одноразмерных особей (длина раковины 50-100 мм) 6 видов *Amuranodonta* по комплексу из 7 морфометрических признаков. Оцененные нормированным показателем фенотипических различий (*CD*), виды различались на уровне 6,3-13,7 %, в среднем по каждому признаку; их внутривидовые различия (\bar{D}) варьировали в пределах 2,5-5,5 % (Табл. 2). Наименьшие фенотипические различия оказались между *A. sitaensis*, *A. kijaensis* и *A. parva* (6,3-6,6 %); расхождение фенотипов у *A. parva* и *A. pulchra* достигало 8,0 %. Различающиеся между собой *A. boloniensis* и *A. lomakini* на уровне 8,8 %, с остальными видами рода различались от 9,4 до 13,7 %. Достоверность межвидовых фенотипических различий беззубок, оцененная критерием Стьюдента [Лакин, 1990], оказалась на высоком уровне значимости (0,05-0,001). Таким образом, нормированный показатель межвидовых фенотипических различий с высокой вероятностью позволяет предполагать существование в озере Арейском 6 видов *Amuranodonta*, достоверно различающихся между собой по фенотипу. Но это еще не доказательство, что все они являются биологическими видами. На усредненной дендрограмме расхождения фенотипов (соединение на уровне минимального различия) они разделяются на 3 кластера, в которых объединены пары фенотипически близких видов: *kijaensis-sitaensis*, *parva-pulchra* и *boloniensis-lomakini* (Рис. 6). Можно предположить, что уровень дивергенции между видами в кластерах (6,3-8,0 %) соответствует внутрипопуляционному, а более высокий между кластерами (8,4-9,4 %) — межвидовому. Точных данных такого рода для природных популяций двустворчатых моллюсков нет, поэтому особый интерес представляет определение уровня расхождения фенотипов, обуславливающего самостоятельность вида, имеющего биологичес-

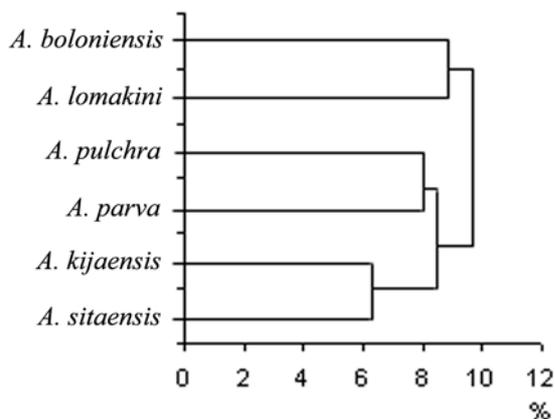


РИС. 6. Дендрограмма фенотипических различий видов *Amuranodonta* из озера Арейского.

FIG. 6. Dendrogram of phenotypic differences of *Amuranodonta* species, Lake Arejskoe.

кий, а следовательно, научный смысл. Получение таких данных необходимо для использования морфологических характеристик в рамках биологической концепции вида.

Самостоятельность биологического вида обусловлена его репродуктивной изоляцией, которая приводит к дискретности не только генотипа, но также его морфологии и других аспектов фенотипа, создаваемого этим генотипом [Майр, 1971]. О самостоятельности видов косвенно можно судить, например, по наличию хитуса, т.е. незаполненного разрыва между коррелированными комплексами признаков. На примере жемчужницы *Margaritifera margaritifera* (Linneus, 1758) убедительно показано, что выделенные по конхологическим признакам виды *M. elongata* (Lamark, 1819) и *M. borealis* (Westerlund, 1871) [Bogatov et al., 2003], принадлежат виду *M. margaritifera* [Сергеева и др., 2008]. В работе указывается, что при отсутствии зон хитусов, т.е. перерыва в распределении варьирующего диагностического признака b/h , с учетом его размерной изменчивости, выделенные виды жемчужниц представляют один полиморфный вид.

По данным нашего исследования, один из основных диагностических признаков b/h у беззубок *Amuranodonta* имеет тренд увеличения с ростом длины раковины, у двух видов (*A. parva* и *A. kijaensis*) он близок к постоянной величине (Рис. 7). Причем, у *A. parva* отношение b/h в онтогенезе изменяется слабо (0,82-0,84), а диапазон его варьирования у *A. kijaensis* более значительный (0,73-0,78). Значения b/h у видов рода коррелируют со значениями признаков b/l и h/l , которые снижаются с увеличением длины раковины (коэффициент корреляции — 0,330-0,978). По наличию дискретности (перерыва) в распре-

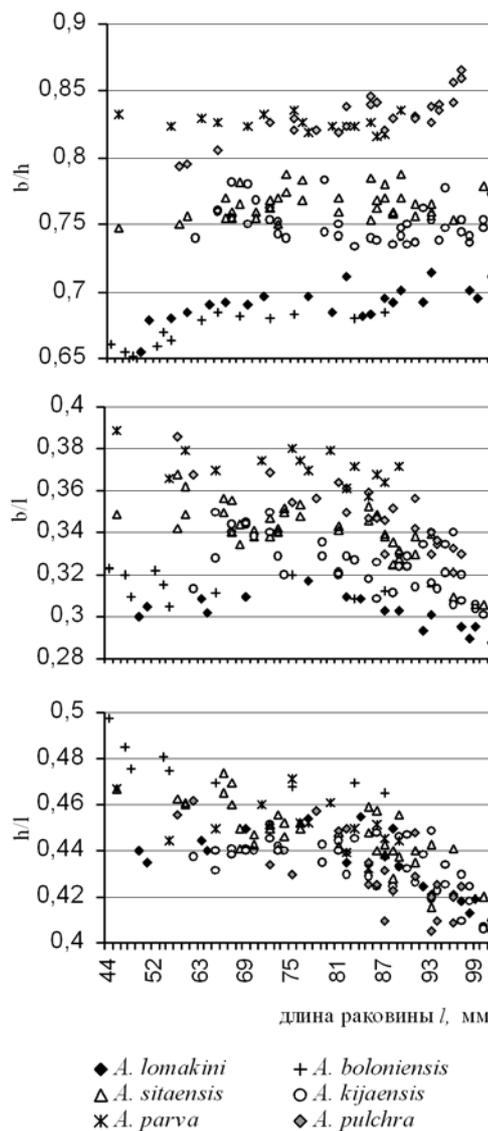


РИС. 7. Размерная динамика основных габитуальных индексов раковины *Amuranodonta* из озера Арейского.

FIG. 7. Variation of major indexes of the shell in relation to the shell length of *Amuranodonta*, Arejskoe Lake.

деления b/h в размерной динамике беззубок, они выделяются в 3 группы с парами близких видов: (*boloniensis-lomakini*), (*kijaensis-sitaensis*) и (*parva-pulchra*), имеющих соответственно слабо, умеренно и сильно выпуклые раковины. У видов группы *boloniensis-lomakini* значения b/h в размерной динамике тесно соприкасаются, а у пар двух других групп значительно перекрываются, указывая на высокое сходство по этому признаку. В распределении индекса b/l хорошо выраженный хитус существует между группами *boloniensis-lomakini* и *parva-pulchra* с промежуточным положением группы *kijaensis-sitaensis*. При этом значения b/l в размерной динамике группы

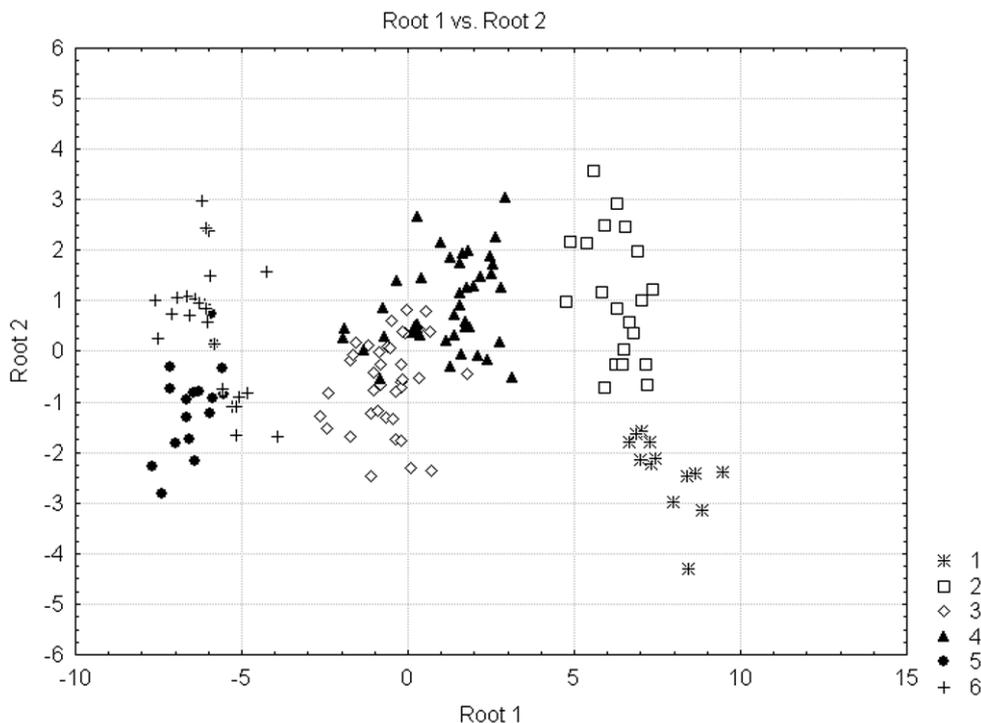


РИС. 8. Распределение исследованных выборок *Amuranodonta* в пространстве трех главных компонент. 1 — *A. boloniensis*, 2 — *A. lomakini*, 3 — *A. sitaensis*, 4 — *A. kijaensis*, 5 — *A. parva*, 6 — *A. pulchra*.

FIG. 8. The distribution of *Amuranodonta* samples in the space of three main components. 1 — *A. boloniensis*, 2 — *A. lomakini*, 3 — *A. sitaensis*, 4 — *A. kijaensis*, 5 — *A. parva*, 6 — *A. pulchra*.

boloniensis-lomakini также соприкасаются, не перекрываясь, как у видов других групп. В распределении значений индекса h/l значительная зона хиатуса существует только между *A. lomakini* и *A. boloniensis*, четко разделяя их по этому признаку. Прочие конхологические характеристики (расположение макушки и вершины крыла относительно длины раковины, наиболее выступающей точки боковой поверхности створки на проекции ее длины и высоты, самой задней точки раковины относительно ее высоты) не имеют значимой корреляции с основными диагностическими признаками. Их значения у всех видов значительно варьируют и перекрываются, поэтому мало пригодны для выявления их морфологической дискретности.

Таким образом, по наличию разрыва в распределении значений габитуальных индексов беззубок (с учетом размерной изменчивости особей) выборки исследуемых популяций *Amuranodonta* разделяются в 3 группы, различающихся по отношению b/h . Группе *boloniensis-lomakini* соответствуют значения b/h от 0,65 до 0,71, *kijaensis-sitaensis* — от 0,73 до 0,79 и *parva-pulchra* — от 0,79 до 0,86. Группы *boloniensis-lomakini* и *parva-pulchra*, кроме того, хорошо разделяются по индексу b/l (0,29-0,31 и 0,32-0,39). Промежуточное положение занимает группа *kijaensis-sitaensis* (0,31-0,37). По значениям индекса h/l раз-

деляются только виды группы *boloniensis-lomakini* (0,40-0,45 и 0,46-0,50). В целом, по основным индексам раковины эти виды оказались наиболее обособленными, что дает основание считать их морфологически дискретными. У видов в группах *kijaensis-sitaensis* и *parva-pulchra* выраженной дискретности не выявлено. Они слабо различаются по удлиненному (укороченному) спинному и заднему краю раковины, прямому (острому) углу ее самой задней точки, а также по кривизне фронтального сечения левых створок.

Данные по морфологической дискретности тех же видов с помощью дискриминантного анализа, позволяющего одновременно учитывать совокупность используемых морфологических характеристик моллюсков вне зависимости от их размеров, подтвердили результаты предыдущих методов анализа. Во-первых, исследованные выборки *Amuranodonta* по распределению в пространстве 3-х главных компонент также разделяются на 3 совокупности (Рис. 8). В правой части рисунка поля скопления точек соответствуют группе видов со слабо выпуклыми раковинами (*boloniensis-lomakini*), в центре — с умеренно выпуклыми раковинами (*kijaensis-sitaensis*) и в левой — с сильно выпуклыми раковинами (*parva-pulchra*). Взаиморасположение точек указывает на морфологическое сходство (различие) видов в группах. Во-вторых, значительное пере-

крывание точек скопления в группах видов *kijaensis-sitaensis* и *parva-pulchra* свидетельствует о близком сходстве или принадлежности их к одному виду в этих группах. Хорошо заметная дискретность в изменчивости особей в выборках *A. lomakini* и *A. boloniensis* позволяет считать их морфологически обособленными. Достоверность дискриминации оценена λ (лямбда Уилкса), значения которой изменяются от 0 до 1,0, означая идеальное разделение при $\lambda = 0$ и его отсутствие при $\lambda = 1$. Выявлено высоко достоверное разделение морфологического разнообразия *Amuranodonta* из озера Арейского на 3 группы видов ($\lambda = 0,018$), хорошее — видов *A. lomakini* и *A. boloniensis* ($\lambda = 0,312$) и статистически незначимое ($\lambda = 0,891$) — видов в группах (*kijaensis-sitaensis* и *parva-pulchra*).

Сопоставляя результаты определения морфологической дискретности исследуемых видов *Amuranodonta* различными методами статистического анализа, достоверно выделяются три группы фенотипически близких видов: *boloniensis-lomakini*, *kijaensis-sitaensis* и *parva-pulchra*, имеющих слабо, умеренно и сильно выпуклые раковины. Используемые методы показали достоверную дискретность видов *A. lomakini* и *A. boloniensis* по комплексу конхологических признаков, из которых наиболее значимыми являются *b/h* и *h/l*. Расхождение их фенотипов на уровне 8,8 % и достоверность дискриминации ($\lambda = 0,312$) позволяют считать их самостоятельными морфологическими видами. Виды групп *kijaensis-sitaensis* и *parva-pulchra* не имеют четко выраженной дискретности по морфологическим признакам. Слабая дивергенция между видами в этих группах ($CD = 6,3-8,0\%$) и незначительная дискриминация ($\lambda = 0,891$) показали невозможность выделения их в самостоятельные виды.

Однако окончательное решение вопроса о статусе биологических видов *Amuranodonta* из озера Арейского возможно с помощью молекулярно-генетического анализа и использования видов рода из разных частей ареала. При получении данных по генетической дискретности видов *Amuranodonta*, определится возможность выделения и описания 3 новых видов из озера Арейского, которые морфологически отличаются от обсуждаемых видов. По причине малого материала определить их видовую принадлежность пока затруднительно, но не следует исключать, что мы имеем дело с новыми для науки видами, происхождение которых на периферии дизъюнктивного ареала вполне вероятно.

Заключение

Исследование симпатрических популяций беззубок *Amuranodonta* из озера Арейского поз-

волило выявить их морфологическую изменчивость и оценить дискретность видов различными методами статистического анализа. Выборки одноразмерных морфологических группировок *Amuranodonta* по межвидовым фенотипическим различиям, оцененным нормированным показателем различий (*CD*), представляют 6 достоверно различающихся по фенотипу видов рода *Amuranodonta*. По наименьшему расхождению фенотипов они группируются в 3 кластера, один из которых объединяет виды *A. boloniensis-A. lomakini* со слабо выпуклыми раковинами, два других — *A. kijaensis-A. sitaensis* и *A. parva-A. pulchra* с умеренно и сильно выпуклыми раковинами. Уровень дивергенции между видами *A. boloniensis-A. lomakini* (8,8 %), позволяет считать их морфологически дискретными. Расхождение фенотипов между видами в группах *kijaensis-sitaensis* и *parva-pulchra* выражено слабее (6,3-8,0%).

По наличию зон хиатуса в распределении основного диагностического признака *b/h*, (с учетом его размерной изменчивости), 6 «компараторных» видов *Amuranodonta*, выделенных также по морфологическим признакам, выделяются в 3 группы с теми же парами близких видов. Сходство видов в каждой группе отмечено также по форме валиков макушечной скульптуры и сифональных папилл. Дискретность по распределению габитуальных индексов раковины (с учетом размерной изменчивости) позволяет виды одной из групп — *A. boloniensis* и *A. lomakini* считать морфологически дискретными. Виды двух других групп — *kijaensis-sitaensis* и *parva-pulchra* морфологически не обособлены.

Из рассматриваемых морфологических признаков *Amuranodonta*, разделяющих группы близких видов, наибольшую диагностическую ценность имеет индекс *b/h*. Видовыми признаками *A. boloniensis*, *A. lomakini* можно считать индекс *h/l* в комплексе с *b/h*, *b/l*, а также расположение вершин макушки и крыла от переднего края створки. В группе *kijaensis-sitaensis* четко дифференцированных видовых признаков не выявлено, кроме относительной длины спинного края раковины за макушками по ее высоте. В группе *parva-pulchra* — это расстояние от переднего края створки до вершины крыла и положение наиболее выступающей точки боковой поверхности створки относительно ее высоты.

Результаты дискриминантного анализа исследованных видов *Amuranodonta* из озера Арейского показали возможность выделения их морфологического разнообразия в 3 совокупности близких видов. Метод, учитывающий одновременно комплекс морфологических характеристик объектов вне зависимости от их размеров, позволил выявить достоверное разделение видов *A. boloniensis*, *A. lomakini* и групп видов *kijaen-*

sis-sitaensis и *parva-pulchra*. Между видами в группах дискриминация по используемым морфологическим признакам статистически незначима.

Таким образом, в озере Арейском самостоятельными морфологическими видами могут быть 4 из 6 видов рода *Amuranodonta*. Хотя первоначально шесть «компараторных» видов рода *Amuranodonta* (которым соответствуют виды из озера Арейского) были описаны как самостоятельные, они могут лишиться видового статуса, если еще и с помощью молекулярно-генетического анализа удастся установить, что близкие виды принадлежат скрещивающимся популяциям и представляют не более 4 самостоятельных биологических видов.

Находка в озере Арейском на территории Забайкалья известных на Дальнем Востоке видов *Amuranodonta*, представляет несомненный научный интерес, поскольку значительно расширяет ареал рода и определяет его дизъюнктивный тип. Кроме того, факт их обитания в ныне бессточном озере Арейском является косвенным, но достоверным доказательством речной связи озера с бассейном Амура в прошлом, на что указывают геоморфологические данные [Уфимцев и др., 1965, Уфимцев, 1966]. Ареал *Amuranodonta* мог быть обширным и непрерывным, по крайней мере, в плейстоценовое время, когда существовали гигантские системы подпрудных палеоводоемов. Древние береговые линии этих водоемов отмечались в интервале высот 710-900 м [Алексеев и др., 1978; Осадчий, 1982, 1995; Гросвальд, Рудой, 1996; Еникеев, 1998]. Обитание в озере Арейском *A. parva* и *A. sitaensis*, известных, кроме водоемов Нижнего Приамурья, бассейнов реки Уссури и озера Ханка еще и на севере острова Сахалин [Богатов, Старобогатов, 1996б; Богатов, 2001; Саенко, Богатов, 2001; Старобогатов и др., 2004], также является косвенным доказательством существования обширного древнего речного бассейна Амура. Его система сложилась, по данным Г.Ф. Уфимцева и А.И. Сизикова [1974], уже в позднем мелу. Озеро Арейское, входившее в бассейн реки Ингоды в Забайкалье, принадлежало верховью бассейна Амура, а нижнему течению — северная часть острова Сахалин. Беззубки *Amuranodonta* из озера Арейского, утратившие генетическую связь с дальневосточными видами этого рода в плейстоцене вследствие пространственной изоляции, представляют популяции географических изолят. Выявленные у них морфологические различия с дальневосточными видами рода вполне закономерны. По мнению Э. Майра [1971], такие различия, как и образование новых видов, чаще всего встречаются именно на периферии ареала. Биологическое значение географических изолят

заключается в том, что каждый изолят, независимо от его таксономического ранга, представляет собой зарождающийся вид и является важной единицей эволюции.

Выводы

В озере Арейском на территории Забайкалья обнаружена реликтовая малакофауна (плейстоценового времени), представленная беззубками рода *Amuranodonta*, известными на российском Дальнем Востоке — в бассейнах Нижнего Амура, Уссури, озера Ханка, Приморском крае и острове Сахалин.

Сравнительный анализ комплекса конхологических признаков и морфологии мягкого тела беззубок озера Арейского свидетельствует о несомненной близости представителей забайкальских *Amuranodonta* с дальневосточными видами этого рода. Определенные морфологические отличия беззубок из Забайкалья от дальневосточных видов обусловлены длительной пространственной и генетической изоляцией и различиями условий среды обитания.

Различными методами статистического анализа установлена возможность разделения морфологического разнообразия *Amuranodonta* из озера Арейского на три группы фенотипически близких видов: *boloniensis-lomakini*, *kijaensis-sitaensis* и *parva-pulchra*. По уровню дивергенции, выраженной дискретности габитуальных индексов раковины и достоверной дискриминации, виды первой группы — *A. boloniensis* и *A. lomakini* могут быть морфологически самостоятельными. При достаточной морфологической обособленности двух других групп — *kijaensis-sitaensis* и *parva-pulchra* те же показатели не позволяют выделить виды в группах как самостоятельные.

На данном этапе исследования в озере Арейском из 6 «компараторных» видов рода *Amuranodonta*, выделенных также по фенотипу, морфологически обособленными можно признать виды *A. boloniensis*, *A. lomakini* и группы видов: *kijaensis-sitaensis* и *parva-pulchra*.

Вопрос о таксономическом статусе беззубок *Amuranodonta* и их филетических отношениях может быть решен с использованием молекулярно-генетического анализа видов из разных частей ареала.

Благодарности

Автор искренне признателен П.В. Кияшко (куратору отдела наземных и пресноводных моллюсков лаборатории морских исследований ЗИН РАН, Санкт-Петербург) за консультации и помощь в изучении коллекций дальневосточных беззубок Зоологического музея.

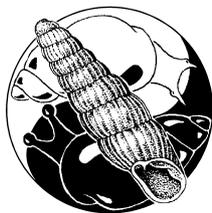
Список литературы

- Алексеев В.П., Коген В.С., Шпак Н.С. 1978. Новый морфоструктурный элемент Забайкалья по данным космических снимков. *Советская геология*, 5: 136-140.
- Богатов В.В., Старобогатов Я.И. 1996а. Беззубки (*Bivalvia*, *Anodontinae*) бассейна Амура. *Зоологический журнал*, 75 (7): 972-977.
- Богатов В.В., Старобогатов Я.И. 1996б. Беззубки (*Bivalvia*, *Anodontinae*) Восточного и Южного Приморья. *Зоологический журнал*, 75 (9): 1326-1335.
- Богатов В.В. 2001. Новые сведения об *Unioniformes* острова Сахалин. *Бюллетень Дальневосточного малакологического общества*, 5: 71-77.
- Гросвальд М.Г., Рудой А.Н. 1996. Четвертичные ледниково-подпрудные озера в горах Сибири. *Известия РАН, серия Географическая*, 6: 112-126.
- Еникеев Ф.И. 1998. История развития Восточной части Байкальской рифтовой зоны. В кн.: *Биоразнообразие водных экосистем Забайкалья*. Новосибирск: СО РАН: 5-20.
- Еникеев Ф.И. 2006. *Самаровское оледенение. Энциклопедия Забайкалья*. Том 4. Новосибирск: Наука: 11-12.
- Затравкин М.Н., Богатов В.В. 1987. *Крупные двустворчатые моллюски пресных и солоноватых вод Дальнего Востока СССР*. Владивосток: ДВО РАН, 152 с.
- Клишко О.К. 1998. Вопросы исторического формирования ландшафтов и бентофауны водоемов горно-таежной зоны Забайкалья. В кн.: *Биоразнообразие водных экосистем Забайкалья*. Новосибирск: СО РАН: 111-123.
- Клишко О.К. 2006. Двустворчатые моллюски (*Bivalvia*: *Margaritiferidae*, *Unionidae*) водоемов Забайкалья. *Еколого-функціональні та фауністичні аспекти дослідження молюсків, їх роль у біоіндикації стану навколишнього середовища. Збірник наукових праць*, 2. Житомир: ЖДУ: 133-136.
- Клишко О.К. 2008. *Dahurinaia transbaicalica* sp. n. (*Bivalvia*, *Margaritiferidae*) — новый вид жемчужниц из Забайкалья с замечаниями по естественной истории дальневосточных наяд. *Вестник зоологии*, 42(4): 291-302.
- Лакин Г.Ф. 1990. *Биометрия*. Москва: Высшая школа, 352 с.
- Майр Э. 1971. *Принципы зоологической систематики*. М.: Мир, 454 с.
- Москвичева И.М. 1973. Моллюски подсемейства *Anodontinae* (*Bivalvia*, *Unionidae*) бассейна Амура и Приморья. *Зоологический журнал*, 52 (6): 822-834.
- Осадчий С.С. 1982. К проблеме соотношения плювиальных и ледниковых эпох на территории Забайкальского севера. В кн.: *Позднекайнозойская история озер СССР*. Новосибирск: Наука: 61-71.
- Осадчий С.С. 1995. Следы максимальной трансгрессии Байкала. *География и геоморфология*, 3: 179-189.
- Саенко Е.М., Богатов В.В. 2001. Новые сведения о беззубках острова Сахалин. *Зоологический журнал*, 80 (11): 1297-1301.
- Саенко Е.М. 2003. *Беззубки (Bivalvia: Unionidae: Anodontinae) Российского Дальнего Востока*. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. Владивосток, 21 с.
- Саенко Е.М., Богатов В.В. 2004. Морфология мягких тканей моллюсков подсемейства *Anodontinae* российского Дальнего Востока. *Бюллетень Дальневосточного малакологического общества*, 8: 17-25.
- Саенко Е.М., Шедько С.В. 2005. Анализ морфологической изменчивости глохидиев беззубок *Anemina*, *Buldowskia* и *Amuranodonta* (*Anodontinae*, *Unionidae*). В кн.: *Чтения памяти проф. В.Я. Леванидова*. 3. Владивосток: Дальнаука: 275-288.
- Саенко Е.М. 2006. *Морфология глохидиев беззубок (Bivalvia: Unionidae: Anodontinae, Pseudanodontinae) фауны России*. Владивосток: Дальнаука, 64 с.
- Саенко Е.М. 2007. Новые данные по морфологии мягкого тела анодонтин (*Bivalvia: Anodontinae*) фауны России. *Бюллетень Дальневосточного малакологического общества*, 11: 100-106.
- Сергеева И.С., Болотов И.Н., Беспалая Ю.В., Махров А.А., Буханова А.Л., Артамонова В.С. 2008. 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*, 1: 119-122.
- Старобогатов Я.И., Прозорова Л.А., Богатов В.В., Саенко Е.М. 2004. *Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Моллюски, Полихеты, Немертины*. 6. СПб.: Наука: 9-491.
- Уфимцев Г.Ф., Сизых В.Е., Сизиков А.И. 1965. О перестройке гидросети в Центральном Забайкалье. *Известия Забайкальского филиала Географического общества СССР*, Чита, I (3): 108-116.
- Уфимцев Г.Ф. 1966. Арейский разлом и некоторые особенности дизъюнктивной тектоники Забайкалья. *Известия Забайкальского филиала Географического общества СССР*, Чита, II (4): 32-44.
- Уфимцев Г.Ф., Сизиков А.И. 1974. Нагорья Центрального и Восточного Забайкалья и Олекминского становика. В кн.: *Нагорья Прибайкалья и Забайкалья (История развития рельефа)*. Новосибирск: Наука: 61-71.

ефа Сибири и Дальнего Востока). М.: Наука: 245–296.

- Черепанов В.В. 1985. Фенотипический анализ дивергенции байкальской ихтиофауны. В кн.: *Беспозвоночные и рыбы*. Новосибирск: Наука: 99–127.
- Чернышев А.В. 1998. О родственных связях беззубок рода *Anetina* Naas, 1969 (Bivalvia, Unionida). *Бюллетень Дальневосточного малакологического общества*, 2: 75–80.
- Яблоков А.В. 1987. *Популяционная биология*. М.: Высшая школа, 303 с.
- Bogatov V.V., Prozorova L.A., Starobogatov Y.I. 2003. The family Margaritiferidae (Mollusca; Bivalvia) in Russia. *Ruthenica*, 13 (1): 41–52.
- Graf D.L. 2007. Palearctic freshwater mussel (Mollusca: Bivalvia: Unionoidea) diversity and the Comparative Method as a species concept. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 156: 71–88.

РЕЗЮМЕ. В озере-рефугиуме, на территории Забайкалья обнаружены 6 «компараторных» видов беззубок рода *Amuranodonta*, известных из различных водоемов бассейна Нижнего Амура, острова Сахалин и юга Приморского края России: *A. lomakini* (Zatrawkin et Bogatov, 1987), *A. boloniensis* Zatrawkin et Bogatov, 1987, *A. kijaensis* Moskvicheva, 1973, *A. sitaensis* Bogatov et Starobogatov, 1996, *A. parva* Moskvicheva, 1973 и *A. pulchra* Bogatov et Starobogatov, 1996. Приводятся данные по морфологии раковин и мягкого тела обнаруженных в озере моллюсков. Достоверность межвидовых различий у популяций изолятов, оцененная разными методами, позволяет выделить не более 4 самостоятельных видов.



This paper is published on a CD-ROM to comply with the Article 8.6 of the International Code of Zoological Nomenclature. The copies of the CD-ROM were mailed on the date mentioned on the front page to: Department of biological literature of the Library on Natural Sciences of Russian Ac. Sci., Library of Zoological Institution of Russian Ac. Sci., Malacology library of Muséum National d'Histoire Naturelle (Paris, France), Malacology library of the Natural History Museum (London, UK), Library of the National Museum of Natural History, Smithsonian Institution (Washington, DC, USA); Thomson Reuters (publishers of Zoological Record).

Эта статья опубликована на CD-ROM, что соответствует требованиям статьи 8.6 Международного Кодекса Зоологической номенклатуры. Копии CD-ROM разосланы в день, указанный на первой странице в следующие библиотеки: Библиотеку биологической литературы РАН (Москва), которая является отделом Библиотеки по естественным наукам Российской академии наук (БЕН РАН); библиотеку Зоологического института РАН; малакологическую библиотеку Muséum National d'Histoire Naturelle (Париж, Франция); малакологическую библиотеку Natural History Museum (London, UK), библиотеку National Museum of Natural History, Smithsonian Institution (Washington, DC, USA); Thomson Reuters (издатели Zoological Record).