# Новые данные о морфологии перловицы *Unio abyssinicus* (Bivalvia: Unionidae) из Эфиопии

#### Е.М. САЕНКО

Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты восточной Азии ДВО РАН, Владивосток 690022, РОССИЯ. E-mail: sayenko@ibss.dvo.ru

**РЕЗЮМЕ.** Эндемик бассейна Голубого Нила, реликтовый вид *Unio abyssinicus* находится на грани исчезновения, его ареал постепенно сокращается. Новая находка популяции моллюска в р. Дуко (Duko) региона Оромия (юго-запад Эфиопии) расширяет немногочисленные сведения о его распространении. Впервые приводятся сведения о морфологии сифонов *U. abyssinicus*, проведено сравнение признаков сифональных папилл с другими видами перловиц. Уточнены данные по макушечной скульптуре и строению зубов замка раковин взрослых моллюсков. Дополнены сведения о биологии моллюска.

New data on morphology of *Unio abyssinicus* (Bivalvia: Unionidae) from Ethiopia

### E.M. SAYENKO

Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch of Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690022, RUSSIAN FEDERATION. E-mail: sayenko@ibss.dvo.ru

ABSTRACT. A relict and endemic species of the Blue Nile drainage basin, the mussel *Unio abyssinicus*, is under the threat of extinction, with the continuing decline in the area, while data on the localities and biology of the mollusc are scarce. A new find of the mollusc population in the Duko river, located in the Oromiya Region of south-western Ethiopia, gives additional information about distribution of this species. The morphology of siphons of *U. abyssinicus* has been studied for the first time, the features of siphonal papillas are compared with those of the other mussel species. The data on the beak sculpture as well as the morphology of the hinge teeth have been clarified. Some new data on biology of the mussel are provided.

Перловицы рода *Unio* Philipsson, 1788 — широко распространенная в Палеарктике группа двустворчатых моллюсков, разные виды которой встречаются на территории Северной Африки (Марокко, Алжир, Тунис, Эфиопия), в Европе и частично в Азии [Van Damme, Van Bocxlaer, 2009; Seddon *et al.*, 2011; Fassatoui *et al.*, 2015; Klishko *et al.*, 2017, 2019; Araujo *et al.*, 2018; Khalloufi *et al.*, 2019; Lopes-Lima *et al.*, 2020; и др.].

Для африканского континента в настоящее время отмечают несколько видов перловиц, при-

надлежащих к этому роду. На севере Африки для бассейнов рек Атласских гор (Марокко, Алжир) и севера Туниса указывают виды Unio gibbus Spengler, 1793 [Araujo et al., 2009b; Khalloufi, Boumaïza, 2009], U. ravoisieri Deshayes, 1847, U. durieui Deshayes, 1847 [Khalloufi et al., 2011, 2019; Fassatoui et al., 2015; Araujo et al., 2018] и U. mancus Lamarck, 1819 (= U. elongatulus C. Pfeiffer, 1825) [Seddon et al., 2011], а для бассейна Голубого Нила – виды *U. dembeae* Reeve, 1865 и U. abyssinicus von Martens, 1866 [Van Damme, 1984; Van Damme, Van Bocxlaer, 2009]. Обитающий на юге Африки вид Cafferia caffra (Krauss, 1848) позже отнесли к роду Unio [Heard, Vail, 1976; de Kock, Wolmarans, 2010; de Kock et al., 2017], однако некоторые авторы обосновывают его перевод снова в род Cafferia Simpson, 1900 [Graf, O Foighil, 2000; Graf, 2002; Graf, Cummings, 2011; Araujo et al., 2018].

Реликтовый вид *Unio abyssinicus* является эндемиком бассейна Голубого Нила [Graf, Cummings, 2011] — правого притока Нила, берущего свое начало из озера Тана (Тапа) на территории Эфиопии. В плейстоцене вид был широко распространен в бассейне Нила вплоть до верхнего Египта, исчезнув с большинства территорий в раннем или среднем голоцене (10000–5000 лет до н.э.) [Van Damme, 1984; Graf, Cummings, 2007]. Сейчас вид известен только из оз. Тана и в бассейне Аббая — так называют верхнее течение Голубого Нила в пределах Эфиопского нагорья [Van Damme, 1984; Graf, Cummings, 2007; Bauer, 2013]. Основываясь на современном ограниченном распространении вида, полагают, что иско-

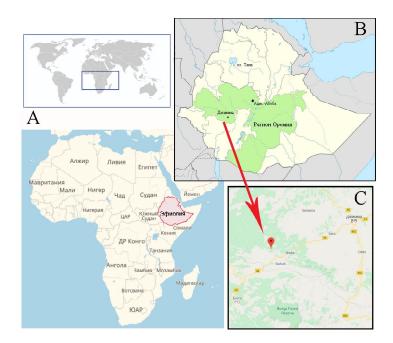


РИС. 1. Карта-схема места сбора *Unio* abyssinicus. А. Эфиопия на карте Африки. В. Регион Оромия на карте Эфиопии. С. Место сбора пертории.

FIG. 1. Map of collection site of *Unio abyssinicus*. A. Ethiopia on a map of Africa. B. Oromia Region on a map of Ethiopia. C. Collection site of mussels

паемые раковины *U. abyssinicus* служат индикатором более низких, чем в настоящее время, температур воды [Gautier, 1976]. Филогенетически наиболее близким к *U. abyssinicus* считается вид *U. tigridis* Bourguignat, 1852 из Передней Азии и Израиля, а не упомянутые виды *Unio* северо-востока Африки [Van Damme, 1984; Daget, 1998].

По мнению специалистов [Lydeard et al., 2004] для многих пресноводных моллюсков уровень опасности исчезновения недооценен вследствие недостатка данных. Сведения о виде *Unio abyssinicus* крайне немногочисленны. Вид имеет статус находящегося на гране исчезновения [Van Damme, 2010], поэтому важны любые новые данные о распространении и биологии моллюска.

## Материал и методы

В работе использованы 2 экземпляра моллюсков, собранных в октябре 2017 г. (сб. С.Ю.Незнанова) в р. Дуко (Duko) — притоке реки Годжеб (Gojeb), которая в свою очередь является восточным притоком реки Омо (Ото), — в югозападной части Эфиопии в окрестностях города Джимма (Jimma) региона Оромия (07°31'17.8"N; 36°25'02.5"Е) (Рис. 1). Зафиксированные в 75% спирте тела перловиц хранятся в коллекции Лаборатории пресноводной гидробиологии ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, раковины переданы в коллекцию Зоологического музея Дальневосточного федерального университета (г. Владивосток).

Для сравнительного анализа использованы

сборы европейских и азиатских перловиц из коллекции ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН:

- 12 экз. *Unio pictorum* (Linnaeus, 1758) из
  р. Ивица (бассейн р. Волга), Рамешковский р-он
  Тверской обл., 16.08.2013 г., сб. В.В. Богатов;
- 6 экз. *Middendorffinaia mongolica* (Middendorff, 1851) из оз. Соленое, Приморский край, 22.06.2017 г. сб. Е.В. Колпаков;
- 9 экз. Nodularia douglasiae (Griffith et Pidgeon, 1833) из р. Илистая (бассейн оз. Ханка),
  Приморский край, 18.06.2014 г., сб. Т.В. Гучан.

Фотографии получены в Центре коллективного пользования «Биология и генетическая инженерия» ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН на бинокуляре AxioCam MRc (Carl Zeiss, Германия) с использованием камеры AxioCam HRc и программы Axiovision 4.6, а также с помощью светового (Nikon) и сканирующего электронного (Merlin) микроскопов. Подготовка временных и постоянных препаратов проводилась по стандартным методикам [Hoggarth, 1999; Sayenko, 2006].

# Результаты и обсуждение

Для *U. abyssinicus* характерны толстостенные, небольшие (не более 70 мм длиной [Van Damme, 1984], 49 мм у типового экземпляра [Martens, 1866]) раковины с выступающими макушками, изогнутым спинным краем и явственно опущенным книзу задним краем (Рис. 2 А-В). Такая форма отличает *U. abyssinicus* от остальных северо-африканских видов *Unio* [Khalloufi, Boumaïza, 2009; Khalloufi *et al.*, 2011; Fassatoui *et al.*, 2015].

Для представителей вида характерна значи-

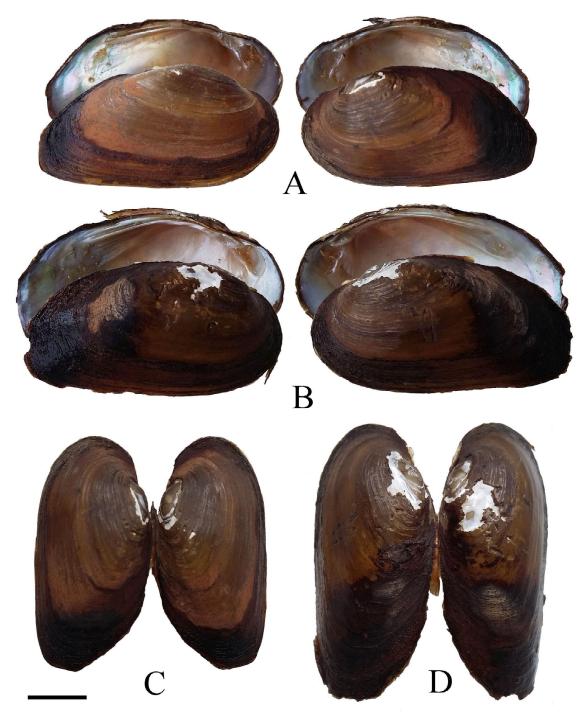


РИС. 2. Раковины *Unio abyssinicus*. **A**, **B**. Вид сбоку. **C**, **D**. Вид со стороны макушки. Масштаб = 1 см. FIG. 2. Shells of *Unio abyssinicus*. **A**, **B**. Side view. **C**, **D**. View from umbo. Scale bar = 1 cm.

тельная морфологическая изменчивость: описаны экземпляры со слабо выпуклыми овальными раковинами (макушки отстоят от переднего края раковины на 0,28–0,30 ее длины), а также с более выпуклыми удлиненными раковинами овально-четырехугольной формы (макушки отстоят от переднего края раковины на 0,31–0,33 ее длины) [Jickeli, 1874]. Значение отношения высоты к длине раковины (H/L) у типового материала равня-

лось 0,6 [Martens, 1866], для других экземпляров данный параметр составил 0,60–0,68 [Jickeli, 1874]. Моллюски из р. Дуко имеют удлиненную форму раковины (индекс H/L в пределах 0,50–0,54), макушки отстоят от переднего края на 0,26–0,30 ее длины. Причины такой изменчивости требуют дополнительных исследований, т.к. могут являться следствием не только внешних (тип субстрата, температура, доступность пищи,

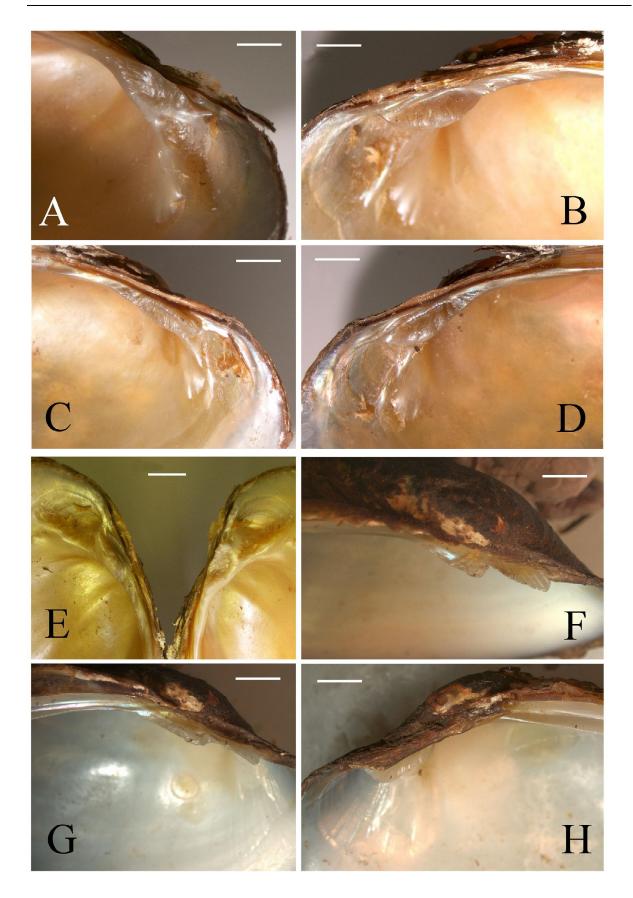


РИС. 3. Морфология кардинальных зубов. **A-E**. *Unio abyssinicus*. **F-H**. *Unio pictorum*. Macштаб = 2,5 мм. FIG. 3. Morphology of pseudocardinal teeth. **A-E**. *Unio abyssinicus*. **F-H**. *Unio pictorum*. Scale bars = 2.5 mm.

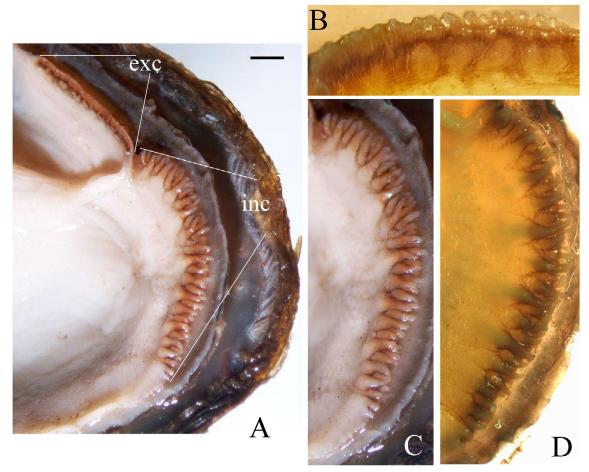


РИС. 4. Сифоны правой створки *Unio abyssinicus*. **А.** Внешний вид вводного (inc) и выводного (exc) сифонов, масштаб = 1 мм. **В.** Фрагмент выводного сифона со слаборазвитыми папиллами по краю. **С**, **D**. Вводные сифоны с удлиненно-конусовидными папиллами.

FIG. 4. Right valve chambers of *Unio abyssinicus*. **A.** View of incurrent (inc) and excurrent (exc) apertures, scale bar = 1 mm. **B.** Fragment of excurrent chamber with weakly developed, short-conical papillae located on the chamber's edge. **C**, **D**. Fragment of incurrent chamber with elongated conical papillae.

загрязнение окружающей среды, паразитизм, патогенные микроорганизмы и т.д.), но и внутренних (генетических) факторов [Ortmann, 1920; Zieritz, Aldridge, 2009; Klishko et al., 2017; Zając et al., 2018]. Для примера, оценка морфологической изменчивости раковин другого североафриканского вида *U. ravoisieri* показала наличие высокой вариабельности признаков между особями, собранными даже на сравнительно небольшой территории [Fassatoui et al., 2015].

Макушечная скульптура укладывается в типичную для представителей рода *Unio* схему, когда рисунок состоит из коротких или вытянутых волнистых возвышений/бугорков, формирующих два или более радиальных ряда [Zieritz *et al.*, 2014]. У взрослых особей *U. abyssinicus* она слабо выражена, не заходит на боковую поверхность створок и поэтому практически не заметна из-за коррозии раковин (Рис. 2 C-D). У ювенильных особей макушечная скульптура более отчетлива и продолжается на заднюю часть рако-

вины [Martens, 1866]. Схожая картина наблюдается у других северо-африканских видов перловиц: слабо выраженная макушечная скульптура не заходит на боковую поверхность створок и может отсутствовать у взрослых экземпляров даже с хорошо сохранившейся, не корродированной раковиной [Araujo et al., 2009a; Khalloufi et al., 2011]. Для сравнения, раковины южноафриканских перловиц Cafferia caffra имеют отчетливый зигзагообразный рисунок, заходящий до половины боковой поверхности створки [Heard, Vail, 1976; Appleton, Miranda, 2015].

Морфология зубов *U. abyssinicus* в целом типичная для перловиц. Кардинальные (передние) зубы расположены под заметным углом к длинным гладким латеральным (задним) зубам. В правой створке один хорошо выраженный кардинальный зуб; в левой – два кардинальных зуба, уплощенных, зазубренных по краю (Рис. 3 А-Е). Кардинальные зубы левой створки расположены один над другим и отделены друг от друга широ-

Табл. 1. Сравнительная характеристика морфологических признаков вводного и выводного сифонов различных видов перловиц.

Table 1. Comparison of the morphological features of the mussels incurrent and excurrent chambers.

таксон	вводной сифон	выводной сифон	источник	
Unio abyssinicus	папиллы хорошо развиты, удлиненно-конусовидные, до 1,2 мм длиной, неразветвленные, расположены в 2–3 плотных ряда	папиллы слабо развиты, в виде очень укороченных конусов, не более 0,1 мм высотой, расположены редко, в один ряд; мантийный лист с пигментным рисунком, гладкий	собственные данные	
Unio gibbus	папиллы хорошо развиты, удлиненно-конусовидные, до 1 мм длиной, неразветвленные, расположены в 3 плотных ряда	нет данных	Khalloufi, Boumaïza, 2009	
Unio ravoisieri	папиллы хорошо развиты, удлиненно-конусовидные, неразветвленные, расположены в 3-4 плотных ряда	нет данных	Araujo <i>et al.</i> , 2009a	
Unio mancus	папиллы хорошо развиты, удлиненно-конусовидные, иногда раздвоенные, расположены в 1–2 плотных ряда	без папилл	Araujo <i>et al.</i> , 2005	
Unio crassus	папиллы короткие, цилиндрической формы, расположены в 2 ряда	без папилл	Klishko et al., 2018	
Eolymnium	папиллы хорошо развиты, удлиненно-конусовидные, неразветвленные, до 1,2 мм длиной, расположены в 2–3 плотных ряда	папиллы слабо развиты, в виде очень укороченных конусов, расположены редко, в один ряд; мантийный лист с пигментным рисунком, гладкий	Sayenko, Palatov, 2017	
Nodularia douglasiae	папиллы хорошо развиты, удлиненно- конусовидные, до 0,9 мм длиной, расположены в 2—3 плотных ряда	папиллы слабо развиты, в виде укороченных конусов, расположены редко, в один ряд; у основания папилл на пигментированном фоне имеются пупырчатые выпуклости (овальные наросты эпидермиса)	Bogatov, 2012 Klishko <i>et al.</i> , 2018 Klishko <i>et al.</i> , 2019 собственные данные	
Middendorffinaia mongolica	папиллы хорошо развиты, удлиненно-конусовидные, до 1,3 мм длиной, расположены в 2–3 плотных ряда	папиллы слабо развиты, в виде укороченных конусов, не более 0,2 мм высотой, расположены редко, в один ряд; мантийный лист с пигментным рисунком, гладкий	Klishko et al., 2019 собственные данные	

кой щелью (Рис. 2E). Этим *U. abyssinicus* отличается как от северо-африканского вида *U. gibbus* [Khalloufi, Boumaïza, 2009], так и от европейского *U. pictorum* (Рис. 3 F-H), у которых кардинальные зубы смещены относительно друг друга и разделены узкой щелью, при этом второй (нижний) кардинальный зуб всегда более выступающий (Рис. 3 F, G). Дополнительный рудиментарный зуб у *U. abyssinicus* не отмечен.

Морфология вводного и выводного сифонов U. abyssinicus типична для рода Unio. По количеству папилл в вводном сифоне вид U. abyssinicus занимает промежуточное положение среди встречающихся на северо-востоке Африки видов Unio (Табл. 1). Наименьшее количество рядов папилл

отмечено у моллюсков *U. mancus* [Araujo et al., 2005], наибольшее — в сифонах *U. gibbus* и *U. ravoisieri* [Araujo et al., 2009a; Khalloufi, Boumanza, 2009]. Интересно, что у *U. abyssinicus* папиллы обнаружены не только в вводном сифоне, но и выводном (Рис. 4), это отличает данный вид от исследованных *U. mancus* и *U. crassus* Philipsson in Retzius, 1788 [Araujo et al., 2005; Klishko et al., 2018]. Сравнить морфологию сифонов *U. abyssinicus* и перловиц северо-восточной Африки на данный момент не представляется возможным, т.к. для ряда видов изучены только европейские популяции из Иберии, а для некоторых видов вообще нет данных (Табл. 1).

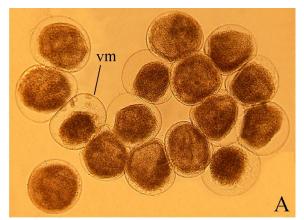
Первые сведения по репродуктивной биоло-

гии *U. abyssinicus*, включая описание морфологии глохидиев, приведены в работе G. Bauer [2013]. Как и остальные представители рода *Unio*, вид *U. abyssinicus* раздельнополый, с несколькими периодами вымета. Ранее показана способность перловиц *Unio* реагировать на изменение внешних условий, так что число периодов нереста может меняться в зависимости от температуры воды [Antonova, 1991]. У северо-африканского вида *U. ravoisieri* отмечена способность приспособить свой репродуктивный цикл к сезону дождей [Khalloufi *et al.*, 2019].

Глохидии *U. abyssinicus* вынашиваются только в наружных полужабрах [Bauer, 2013; собственные данные], также как у остальных видов *Unio*, в т.ч. северо-африканских представителей рода [Khalloufi *et al.*, 2011; Bauer, 2013], у *Cafferia caffra* [Ortmann, 1918; Heard, Vail, 1976]. Собранные в р. Дуко в октябре моллюски *U. abyssinicus* имели в полужабрах незрелые личинки (Рис. 5). Зрелые глохидии для этого вида отмечены в январе-феврале [Bauer, 2013].

Глохидии округло-треугольные, прикрепительный аппарат в виде крючка на вершине каждой створки. Имеется личиночная нить. Средняя длина глохидиальных раковин 196 мкм, при этом длина створки всегда больше ее высоты (Табл. 2). Следует обратить внимание, что по этому признаку (отношение высоты створки к ее длине) продольно вытянутые глохидии *U. abyssinicus* отличаются от вертикально вытянутых глохидиев *C. caffra* [Ortmann, 1918].

Форма раковины и наличие крючка типичны



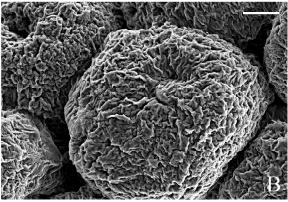


РИС. 5. Эмбрионы *Unio abyssinicus* в яйцевых оболочках (vm), световая (**A**) и сканирующая электронная (**B**) микроскопии. Масштаб = 20 мкм.

FIG. 5. Embryos of *Unio abyssinicus* with vitelline membranes (vm) under light (A) and scanning electron (B) microscopy. Scale bar = 20 μm.

Табл. 2. Мерные признаки глохидиев африканских видов *Unio*: литературные данные.

Table 2. Glochidial shell measurements of African Unio: literature data.

Вид	Место сбора	<i>H</i> , мкм*	L, мкм*	Источник
Unio abyssinicus	Эфиопия, Эфиопское нагорье, район Бахир Дар, исток Голубого Нила из озера Тана	175–189 ( <b>182</b> )	191–199 ( <b>196</b> )	Bauer, 2013
Unio dembeae (=U. mancus dembeae)	Эфиопия, Эфиопское нагорье, район Бахир Дар, исток Голубого Нила из озера Тана	191–198 ( <b>194</b> )	208–215 ( <b>212</b> )	Bauer, 2013
Unio gibbus	Марокко, р. Бет	211	209	Araujo <i>et al.</i> , 2009b
Unio gibbus	Тунис, реки на севере страны	232	231	Khalloufi, Boumaïza, 2009
Unio ravoisieri	Тунис, реки на севере страны	177	209	Khalloufi et al., 2011
Unio durieui	Тунис, реки на севере страны	232	207	Khalloufi et al., 2011
Cafferia caffra (=Unio caffer)	ЮАР, 1) р-он г. Претория, слияние рек Эландс и Вилге; 2) провинция Квазулу-Наталь, басс. р. Малая Тугела	200–210	230–250	Ortmann, 1918
Cafferia caffra (=Unio caffer)	Зимбабве, округ Чиредзи, бассейн р. Саве, р. Рунде (раньше р. Лунди), в месте слияния с Чилонга	210	210	Heard, Vail, 1976

Обозначения: H — высота глохидиальной раковины; L — длина глохидиальной раковины; \* — жирным шрифтом выделены средние показатели.

Abbreviations: *H* – height of glochidial shell; *L* – length of glochidial shell; \* – means are in bold.

для глохидиев всех африканских перловиц. Указание на отсутствие крючка у *Unio gibbus* не соответствует действительности, т.к. на иллюстрациях, приведенных в работе R. Araujo [Araujo et al., 2009b, Fig. 6] видно, что крючки просто загнуты внутрь глохидиальных створок, что часто происходит в процессе чистки личиночных раковин. Для *Unio ravoisieri* одновременно отмечены как глохидии округло-треугольной формы с крючками, так и округлые без крючков [Khalloufi et al., 2011], что, скорее всего, свидетельствует о не завершенном процессе созревания личинок.

Данных о рыбах-хозяевах, на которых происходит процесс метаморфоза личинок-глохидиев *U. abyssinicus* в ювенильные раковины, на данный момент нет. В реке Дуко отмечены рыбы родов *Labeo, Labeobarbus, Barbus, Garra, Afronemacheilus* (сведения от С.Ю. Незнановой, ННЦМБ ДВО РАН), однако на данный момент невозможно сказать какие именно группы рыб являются хозяевами для личинок перловиц.

Дальнейшие исследования позволят уточнить особенности биологии исчезающего вида *Unio abyssinicus*.

# Благодарности

Выражаю свою искреннюю благодарность к.б.н. С.Ю. Незнановой и д.б.н. А.В. Чернышеву (ННЦМБ ДВО РАН, г. Владивосток) за предоставленные для работы экземпляры перловиц и данные по рыбам реки Дуко, д-ру Мануэлю Лопес-Лима (Dr. Manuel Lopes-Lima, CIBIO/InBIO – Research Center in Biodiversity and Genetic Resources, University of Porto, Portugal) за помощь в определении раковин из Эфиопии, а также В.М. Казарину (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН) за помощь при работе на сканирующем электронном микроскопе.

## Список литературы

- Antonova L.A. 1991. Connection of the reproductive cycles with environmental factors in Unionidae in Volga Delta. *Trudy Zoologicheskogo Instituta, Leningrad*, 228: 12–29 [In Russian].
- Appleton C., Miranda N. 2015. Moluscs Phylum Mollusca. In: Griffiths Ch.L., Day J.A., Picker M. (Eds), Freshwater Life: A field guide to the plants and animals of southern Africa. Cape Town, Penguin Random House: 124–136.
- Araujo R., Buckley D., Nagel K.-O., García-Jiménez R., Machordom A. 2018. Species boundaries, geographic distribution and evolutionary history of the Western Palaeartic freshwater mussels *Unio* (Bivalvia: Unionidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 182(2): 275–299. https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlx039
- Araujo R., Gómez I., Machordom A. 2005. The identity and biology of *Unio mancus* Lamarck, 1819

- (= *U. elongatulus*) (Bivalvia: Unionidae) in the Iberian Peninsula. *Journal of Molluscan Studies*, 71(1): 25–31. https://doi.org/10.1093/mollus/eyi002
- Araujo R., Reis J., Machordom A., Toledo C., Madeira M.J., Gómez I., Velasco J.C., Morales J., Barea J.M., Ondina P., Ayala I. 2009a. The naiads of the Iberian Peninsula. *Iberus*, 27(2): 7–72 [In Spanish].
- Araujo R., Toledo C., Machordom A. 2009b. Redescription of *Unio gibbus* Spengler, 1793, a West Palaearctic freshwater mussel with hookless glochidia. *Malacologia*, 51(1): 131–141. https://doi.org/10.4002/040.051.0109
- Bauer G. 2013. Reproductive biology of naiads in the Upper Blue Nile. *Malacologia*, 56(1–2): 321–328. http://dx.doi.org/10.4002/040.056.0220
- Bogatov V.V. 2012. Pearl mussels of the subfamily Nodulariinae (Bivalvia, Unionidae) in the Amur River basin. *Zoologicheskij zhurnal*, 91(4): 393–403 [In Russian].
- Daget J. 1998. Catalogue raisonné des Mollusques bivalves d'eau douce africains. Leiden, Backhuys Publishers and Paris, ORSTOM: 1–329.
- de Kock K.N., Wolmarans C.T. 2010. Distribution and habitats of *Unio caffer* Krauss, 1848 (Bivalvia: Unionoida: Unionidae) in South Africa based on the records in the database of the National Freshwater Snail Collection. *South-African Journal of Science and Technology*, 29(4): 173–185. https://doi.org/10.4102/satnt.v29i4.21
- de Kock K.N., Wolmarans C.T., Erasmus J.H., Lubbe E., Strauss H.M., van Niekerk G.L. 2017. A new distribution record of *Chambardia wahlbergi* (Krauss, 1848) (Bivalvia: Iridinidae) and *Unio caffer* (Krauss, 1848) (Bivalvia: Unionidae) in South Africa. *Water SA* (on-line), 43(1): 25–27. http://dx.doi.org/10.4314/wsa.v43i1.04
- Fassatoui C., Jenhani A.B.R., Romdhane M.S. 2015. Geographic pattern of shell morphology in the endemic freshwater mussel *Unio ravoisieri* (Bivalvia: Unionidae) from northern Tunisia. *Journal of Molluscan Studies*, 81(1): 152–160. https://doi.org/10.1093/mollus/eyu069
- Gautier A. 1976. Freshwater molluses and mammals from upper Paleolithic sites near Idfu and Isna. In: Wendorf F., Schild R. (Eds), *Prehistory of the Nile Valley*. New York, San Francisco, London, Academic Press: 349–361.
- Graf D.L. 2002. Molecular phylogenetic analysis of two problematic freshwater mussel genera (*Unio* and *Gonidea*) and a re-evaluation of the classification of Nearctic Unionidae (Bivalvia: Palaeoheterodonta: Unionoida). *Journal of Molluscan Studies*, 68(1): 65–71. https://doi.org/10.1093/mollus/68.1.65
- Graf D.L., Cummings K.S. 2007. Review of the systematics and global diversity of freshwater mussel species (Bivalvia: Unionoida). *Journal of Molluscan Studies*, 73(4): 291–314. https://doi.org/10.1093/mollus/eym029
- Graf D.L., Cummings K.S. 2011. Freshwater mussel (Mollusca: Bivalvia: Unionoida) richness and endemism in the ecoregions of Africa and Madagascar based on comprehensive museum sampling. *Hydrobiologia*, 678: 17–36. https://doi.org/10.1007/s10750-011-0810-5
- Graf D.L., Ó Foighil D. 2000. Molecular phylogenetic analysis of 28S rDNA supports a Gondwanan origin

- for Australasian Hyriidae (Mollusca: Bivalvia: Unionoida). *Vie et Milieu*, 50(4): 245–254.
- Heard W.H., Vail V.A. 1976. The systematic position of *Unio caffer* (Pelecypoda: Unionoida: Unionidae). *Zoologica Africana*, 11(1): 45–58.
- Hoggarth M.A. 1999. Descriptions of some of the glochidia of the Unionidae (Mollusca: Bivalvia). *Malacologia*, 41(1): 1–118.
- Jickeli C.F. 1874. Fauna der Land- und Süsswasser-Mollusken Nord-Ost-Afrika's. Nova Acta der Ksl. Leop.-Carol. Deutschen Akademie der Naturforscher, 37(1): 1–352.
- Khalloufi N., Aissaoui C., Béjaoui M. 2019. Growth, reproductive traits and habitat patterns of *Unio ravoisieri* (Mollusca: Bivalvia) from Ichkeul Lake tributaries (Northern Tunisia). *Biologia*, 74(7): 821–834. https://doi.org/10.2478/s11756-019-00213-2
- Khalloufi N., Boumaïza M. 2009. First record and biology of *Unio gibbus* Spengler, 1793 in Tunisia. *Biologia*, 64(6): 1178–1183. https://doi.org/10.2478/s11756-009-0196-2
- Khalloufi N., Toledo C., Machordom A., Boumaïza M., Araujo R. 2011. The unionids of Tunisia: taxonomy and phylogenetic relationships, with redescription of *Unio ravoisieri* Deshayes, 1847 and *U. durieui* Deshayes, 1847. *Journal of Molluscan Studies*, 77(2): 103–115. https://doi.org/10.1093/mollus/ eyq046
- Klishko O., Lopes-Lima M., Froufe E., Bogan A., Vasiliev L., Yanovich L. 2017. Taxonomic reassessment of the freshwater mussel genus *Unio* (Bivalvia: Unionidae) in Russia and Ukraine based on morphological and molecular data. *Zootaxa*, 4286(1): 093–112. https://doi.org/10.11646/zootaxa.4286.1.4
- Klishko O.K., Lopes-Lima M., Froufe E., Bogan A.E. 2019. Solution of taxonomic status of *Unio mongolicus* Middendorff, 1851 (Bivalvia: Unionidae) from the type locality in Transbaikalia and history of its taxonomy. *Ruthenica*, *Russian Malacological Journal*, 29: 55–70.
- Klishko O.K., Lopes-Lima M., Froufe E., Bogan A.E., Abakumova V.Y. 2018. Unravelling the systematics of *Nodularia* (Bivalvia, Unionidae) species from eastern Russia. *Systematics and Biodiversity*, 16: 287–301. https://doi.org/10.1080/14772000.2017. 1383527
- Lopes-Lima M., Hattori A., Kondo T., Lee J.H., Kim S.K., Shirai A., Hayashi H., Usui T., Sakuma K., Toriya T., Sunamura Y., Ishikawa H., Hoshino N., Kusano Y., Kumaki H., Utsugi Y., Yabe S., Yoshinari Y., Hiruma H., Tanaka A., Sao K., Ueda T., Sano I., Miyazaki J.-I., Gonçalves D., Klishko O.K., Konopleva E.S., Vikhrev I.V., Kondakov A.V., Gofarov M.Yu., Bolotov I.N., Sayenko E.M., Soroka M., Zieritz A., Bogan A.E., Froufe E. 2020. Freshwater mussels (Bivalvia: Unionidae) from the rising sun (Far East Asia): phylogeny, systematics, and distribution. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 146 (106755): 1–27. https://doi.org/10.1016/j.ympev.2020.106755
- Lydeard C., Cowie R.H., Ponder W.F., Bogan A.E., Bouchet P., Clark S.A., Cummings K.S., Frest T.J., Gargominy O., Herbert D.G., Hershler R., Perez K.E.,

- Roth B., Seddon M., Strong E.E., Thompson F.G. 2004. The global decline of nonmarine mollusks. *BioScience*, 54: 321–330. https://doi.org/10.1641/0006-3568(2004)054[0321:TGDONM]2.0.CO;2
- Martens E. von. 1866. Ueber einige afrikanische Binnenconchylien. 1. Zusätze zur uebersicht der mollusken des Nilgebiets. *Malakozoologische Blätter*, 13:91–110.
- Ortmann A.E. 1918. The anatomy of two African nayades, *Unio caffer* and *Spatha wahlberg*. *Nautilus*, 31:75–78.
- Ortmann A.E. 1920. Correlation of shape and station in freshwater mussels (naiades). *Proceedings of the American Philosophical Society*, 59: 269–312.
- Sayenko E.M. 2006. Morphology of glochidia (Bivalvia: Unionidae: Anodontinae, Pseudanodontinae) of Russia. Vladivostok: Dal'nauka, 72 p. [In Russian].
- Sayenko E.M., Palatov D.M. 2017. New data on unionids of the genus *Eolymnium* Prashad, 1919 from Abkhazia. *Vladimir Ya. Levanidov's Biennial Memorial Meeting*, 7: 199–206 [In Russian].
- Seddon M., Appleton C., Van Damme D., Graf D. 2011. Freshwater molluses of Africa: diversity, distribution, and conservation. In: Darwall W., Smith K., Allen D., et al. (Eds), *The diversity of life in African freshwaters: under water, under threat. An analysis of the status and distribution of freshwater species throughout mainland Africa.* Gland, Switzerland, IUCN: 92–119.
- Van Damme D. 1984. The freshwater Mollusca of northern Africa: distribution, biogeography and paleogeoecology. In: Martens K. (Series Ed.), *Developments in Hydrobiology*. Springer, 25: 1–162.
- Van Damme D. 2010. Unio abyssinicus. The IUCN Red List of Threatened Species 2010: e.T184519A8285366. https://dx.doi.org/10.2305/ IUCN.UK.2010-3.RLTS.T184519A8285366.en [Downloaded on 05 February 2020]
- Van Damme D., Van Bocxlaer B. 2009. Freshwater molluscs of the Nile Basin, past and present. In: Dumont H.J. (Ed.), *The Nile: origin, environments, limnology and human use. (Monographiae Biologicae)*. Springer Science + Business Media B.V.: 585–629. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-9726-3 29
- Zając K., Zając T., Ćmiel A. 2018. What can we infer from the shell dimensions of the thick-shelled river mussel *Unio crassus? Hydrobiologia*, 810: 415–431. https://doi.org/10.1007/s10750-017-3098-2
- Zieritz A., Aldridge D.C. 2009. Identification of ecophenotypic trends within three European freshwater mussel species (Bivalvia: Unionoida) using traditional and modern morphometric techniques. *Biological Journal of the Linnean Society*, 98: 814–825. https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2009.01329.x
- Zieritz A., Sartori A.F., Bogan A.E., Aldridge D.C. 2014. Reconstructing the evolution of umbonal sculptures in the Unionida. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 53(1): 76–86. https://doi.org/10.1111/jzs.12077