

Первые данные о морфологии глохидиев двустворчатых моллюсков *Beringiana beringiana* (Bivalvia, Unionidae) озера Дальнее, Камчатка

Е.М. САЕНКО*, Н.М. ВЕЦЛЕР

Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты восточной Азии ДВО РАН, Владивосток 690022, РОССИЙСКАЯ ФЕДЕРАЦИЯ. *E-mail: sayenko@biosoil.ru (автор-корреспондент)

РЕЗЮМЕ. С помощью световой и сканирующей электронной микроскопии получены первые данные по морфологии зрелых глохидиев пресноводных двустворчатых моллюсков *Beringiana beringiana* из оз. Дальнее (Камчатка). На основе литературных данных проведено сравнение с глохидиями данного вида из других популяций. Глохидии берингийской беззубки из оз. Дальнее оказались самыми мелкими среди изученных популяций вида на территории российского Дальнего Востока, с размерами раковин до 287 мкм. Прикрепительный аппарат не превышал трети от высоты глохидия. Микроскульптура глохидиев имела плотно-петлевидный рисунок по всей поверхности створок.

[https://doi.org/10.35885/ruthenica.2023.33\(1\).2](https://doi.org/10.35885/ruthenica.2023.33(1).2)

The first data on morphology of glochidia of *Beringiana beringiana* (Bivalvia, Unionidae) from the Dalneye Lake, Kamchatka

E.M. SAYENKO, N.M. VETSLER

Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch of Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690022, RUSSIAN FEDERATION. *E-mail: sayenko@biosoil.ru (corresponding author)

ABSTRACT. Using light and scanning electron microscopy the first data on morphology of mature glochidia of freshwater bivalve *Beringiana beringiana* from Dalneye Lake in Kamchatka were received. Based on literature data a comparison with glochidia from other populations of this species is given. Among the Russian Far East populations of the discussed species, glochidia from the Dalneye Lake were the smallest, with shell sizes up to 287 µm and with a hook that does not exceed 1/3 of the glochidium height. Microsculpture of the outer surface of glochidia was tight-looped all over the whole valves.

Паратунки: озеро протокой соединяется с рекой Быстрой (правый приток Паратунки). До ледникового периода в верхнем плейстоцене (максимум этого оледенения наблюдался 20 тыс. лет назад) [Krogus *et al.*, 1987; Smetanin, 1993; Smetanin, Demidov, 2007] на месте современной долины Паратунки находился залив, а на месте долины озера существовал морской пролив, соединявший залив с Авачинской губой. Ледники, спускавшиеся с верховьев рек Паратунки, Лево́й Топо́ловой и Мало́й Быстро́й, а также поднятие западного берега Авачинской губы явились причинами превращения прежнего пролива в озеро [Styrikovich, 1964; Dmitriev, Ezhov, 1977; Vetsler, 2018a].

Озеро охраняется как памятник природы регионального значения с 9 января 1981 года. Общая площадь особо охраняемой природной территории 520 га, площадь охранной зоны 785 га (500 метров по периметру озера от уреза воды) [Plyushkina, Zavadskaya, 2008]. Озеро является нерестилищем лососевых рыб [Krogus *et al.*, 1969, 1987; Vetsler, Pogodaev, 2011; Bugaev *et al.*, 2015; и др.].

Данные о распространении беззубок *Beringiana beringiana* (Middendorff, 1851) в водоемах Камчатки, их биологии, морфологии личинок (глохидиев), а также рыбах-хозяевах, на которых происходит метаморфоз личинок, недостаточно изучены [Antonova, Starobogatov, 1988; Bogatov, Starobogatov, 2001; Sayenko *et al.*, 2001; Danilin,

Введение

Пресноводное озеро Дальнее расположено на юго-востоке Камчатского края России в Вилючинском городском округе, в 2-х км от Вилючинска и примерно в 20-ти км от г. Петропавловска-Камчатского. Водоем относится к бассейну впадающей в Авачинскую губу реки

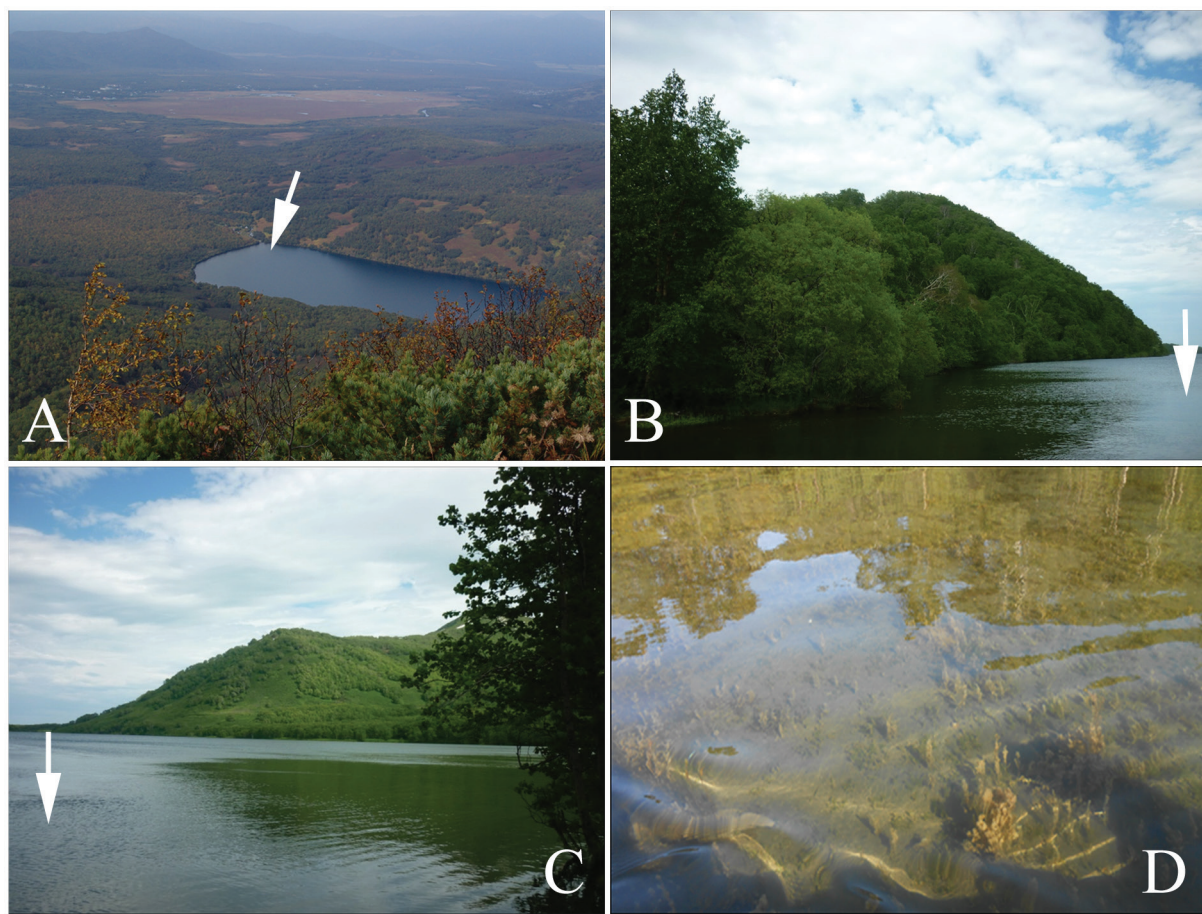


РИС. 1. Озеро Дальнее (А) и место обнаружения *Beringiana beringiana* в озере (В, С), песчаный грунт в месте обитания беззубок (D). Стрелками обозначено место сбора моллюсков.

FIG. 1. Lake Dalneye (A) with the sampling site (B, C), sandy bottom in the habitat of mollusks (D). The arrows indicate the site of material sampling.

2010; Sayenko, 2015, 2021; Lopes-Lima *et al.*, 2020; и др.].

Согласно последней ревизии, проведенной с помощью сравнительных морфологических и генетических данных, вид *Beringiana beringiana* обитает на обширной территории, охватывающей о-в Хоккайдо (Япония), Приморье, Сахалин, Курильские о-ва, Камчатку и материковую часть Дальнего Востока к востоку от бассейна р. Лена (Россия), Алеутские острова и западное побережье Северной Америки (США и Канада) [Lopes-Lima *et al.*, 2020]. Следует, однако, учитывать, что анодонты островных территорий (Сахалина и Курил) на момент опубликования работы были изучены недостаточно, поэтому видовой статус беззубок, обитающих на южных Курильских островах и юге Сахалина и относимых до работы Лопес-Лимы с соавт. [Lopes-Lima *et al.*, 2020] к роду *Kunashiria* Starobogatov in Zatravkin, 1983, пока остается под вопросом.

Берингианы не требовательны к температурному режиму воды, встречаясь как на хорошо прогреваемых песчаных отмелях, так и в местах

выхода холодных грунтовых вод, однако чувствительны к таким характеристикам воды, как активная реакция (pH) и жесткость [Prozorova, Sayenko, 1999; Zotin, Popov, 2019]. Особенности биологии берингийской беззубки до сих пор изучены слабо. В основном в публикациях отражены некоторые аспекты морфологии личинок, а также списки рыб-хозяев, на которых происходит метаморфоз глохидиев.

Первым достоверным описанием глохидия *B. beringiana* следует считать работу Коупа [Cope, 1959], выполненную на материале из бассейна р. Оттер (Аляска). Позже было проведено подробное исследование глохидиев *B. beringiana* с п-ова Кенай (Аляска) с помощью сканирующей электронной микроскопии [Hoggarth, 1988, 1999].

Приводимое японским исследователем Инаба [Inaba, 1941] описание глохидия *B. beringiana* (в статье вид упоминается как *Anodonta beringiana*) нельзя безоговорочно отнести именно к берингийской беззубке, т.к. глохидии были выделены из моллюсков, собранных на о-ве Кунашир (южные Курильские острова). Повторим, что статус рода

Kunashiria, включая сведение его в синонимы к роду *Beringiana*, остаются дискуссионными.

Для российского Дальнего Востока первое описание морфологии глохидиев берингийской беззубки проведено на материале из оз. Элeryгыттын (юг Чукотки) [Antonova, Starobogatov, 1989]. Позже была опубликована краткая характеристика личиночных раковин берингийской беззубки из оз. Пернатое (о-в Парамушир, северные Курильские о-ва) [Sayenko, Bogatov, 1998]. Для территории Камчатки известны подробные описания глохидиальных раковин беззубок из озер Азабачье и Явинское [Sayenko *et al.*, 2001; Sayenko, 2006, 2015, 2021].

Сведения о личинках берингийской беззубки из оз. Дальнее получены нами впервые. Цель работы – изучить морфологию зрелых глохидиев с помощью световой и сканирующей электронной микроскопии, а также сравнить полученные данные с уже имеющимися описаниями глохидиев *Beringiana beringiana* из других популяций.

Материал и методы

Моллюски собраны Н.М. Вецлер в период с 24 по 27 августа 2021 г. Площадь озера Дальнее составляет около 1,36 км², его длина 2,51 км, средняя ширина 54 м, средняя глубина 31,5 м, максимальная – 60 м (Рис. 1). Питание озера смешанное: подземное и от атмосферных осадков. Зимой озеро замерзает и находится подо льдом в течение полугода [Bugaev, Kirichenko, 2008]. Сбор моллюсков осуществлялся в прибрежной зоне озера вручную, без применения специальных средств (см. Рис. 1 D). Температуру воды в месте сбора моллюсков измеряли на поверхности озера, а также на глубине 5 м при помощи опрокидывающегося батометра Нансена с глубоководным термометром.

У экземпляров с личинками в наружных полужабрах с помощью линейки и штангенциркуля были измерены следующие параметры: L – длина раковины, $H_{\max}$ – максимальная высота раковины, B – выпуклость раковины. Для изучения морфологии глохидиальных раковин были выбраны 4 экземпляра берингиан с признаками наличия зрелых личинок (Рис. 2). Очистку личиночных раковин провели с помощью 5% раствора КОН, следуя стандартной методике [Sayenko, Kazarin, 2022]. Для работы на сканирующем электронном микроскопе (EVO40) производили напыление с помощью сплава золото-палладий. Для работы на световом микроскопе (Nikon Alphaphot-2 YS2) делались глицерин-желатиновые препараты [Volkova, Eletsy, 1971; Sayenko, 2006].

Измерение личиночных раковин проводили с помощью обоих микроскопов, Nikon и EVO40. В работе используются следующие мерные

характеристики личиночных раковин: L_g – длина глохидия, H_g – высота глохидия, h – длина крючка, lig – длина лигамента [Sayenko, 2006]. Статистический анализ полученных данных проведен с помощью пакета программ Statistica, ver. 8. Различия по морфологическим признакам глохидиев между популяциями оценивали с помощью дискриминантного анализа.

Фотографии глохидиев получены в Центре коллективного пользования «Биотехнология и генетическая инженерия» ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН.

Результаты и обсуждение

Моллюски обнаружены в западной части водоема на мелководье (глубина 0,3–1,0 м), где беззубки зарываются в песок (см. Рис. 1 D), образуя довольно плотное поселение. Температура воды на поверхности озера и на глубине 5 м составила 18,8°C и 18,4°C, соответственно. Температура воды литоральной зоны, где были обнаружены моллюски, составила 19–20°C.

Глохидии были обнаружены у экземпляров со следующими размерами (min–max): 5,7–7,0 см (L), 3,4–4,2 см ($H_{\max}$), 2,1–2,8 см (B). Зрелые личинки, типичные для унионид [Antonova, Starobogatov, 1988; Hoggarth, 1999; Sayenko, 2006; и др.], имеют округло-треугольные раковины с прикрепительным аппаратом в виде крупного крючка (Рис. 3, 4). Высота глохидиев составила 266–287 мкм, длина глохидиев 252–277 мкм, длина лигамента 190–215 мкм (Табл. 1). Крючок крупный (Рис. 4), его размер составляет не менее 18% от высоты раковины. Количество макрошипов (размером более 1 мкм) на крючке от 11 до 19, многочисленные микрошипики (размером менее 1 мкм) полностью покрывают вентральную часть края створки, продолжаясь на стилете с боков от рядов макрошипов, но не доходя до вершины крючка.

Глохидии берингийской беззубки из оз. Дальнее оказались самыми мелкими как среди популяций вида на Камчатке, так и среди всех изученных *Beringiana* российского Дальнего Востока [Danilin, 2010; Sayenko, 2006, 2015, 2021]. Новые данные подтверждают факт большой изменчивости мерных признаков глохидиев *Beringiana*, разница между размерами глохидиев разных популяций может достигать до 50 мкм. Самые мелкие глохидии берингийской беззубки из озер Азабачье и Дальнее (Камчатка) достоверно различаются от самых крупных глохидиев из оз. Пернатое (о-в Парамушир, северные Курилы) по всем мерным признакам, а именно H_g , L_g , h и lig [Sayenko, 2015; новые данные]. Однако при сравнении индексов (H_g/L_g , h/H_g , lig/L_g) глохидии *Beringiana* между популяциями не различаются

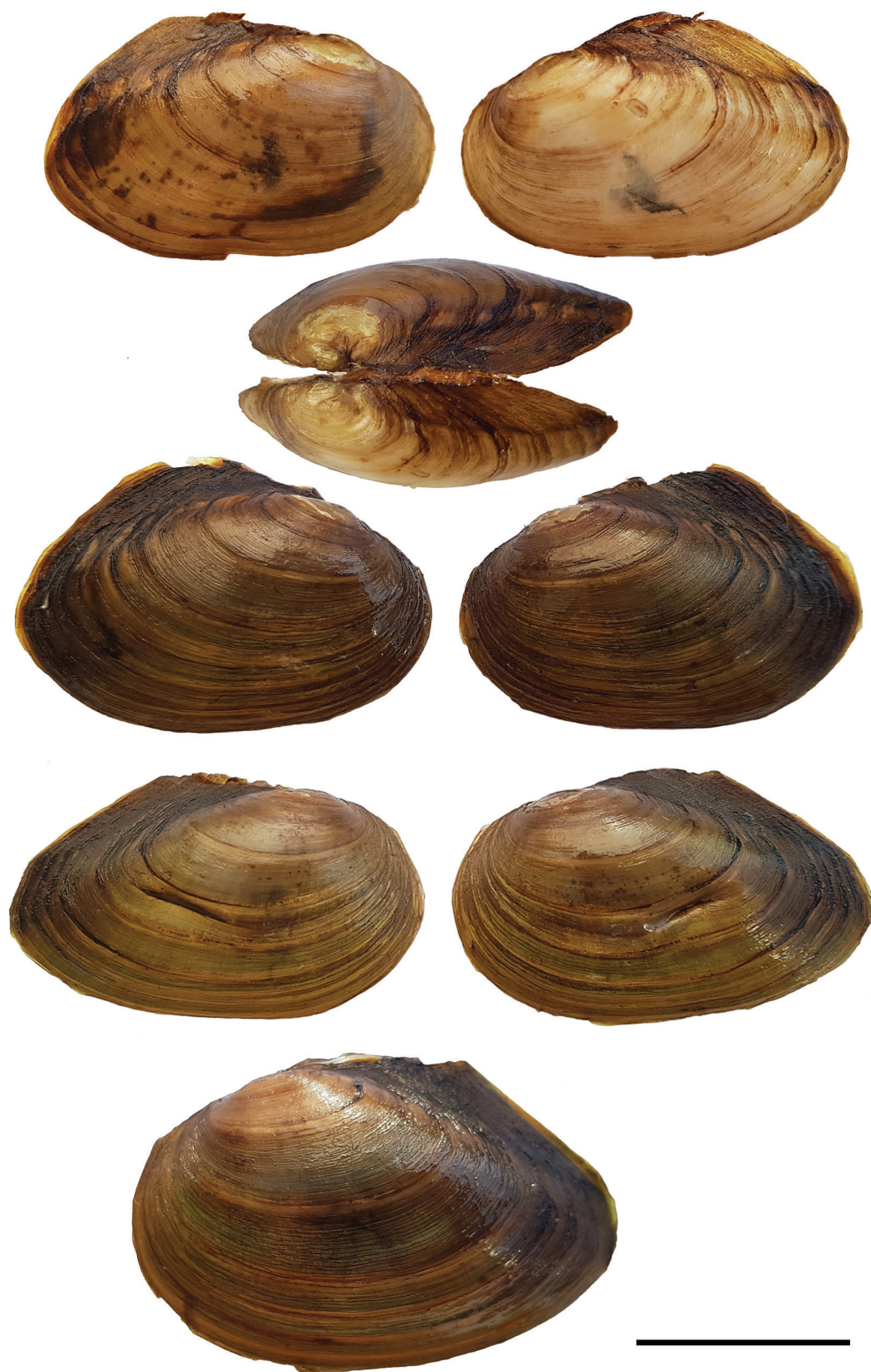


РИС. 2. Раковины 4-х экземпляров *Beringiana beringiana* со зрелыми глохидиями. Масштабная линейка 3 см.
FIG. 2. Shells of four *Beringiana beringiana* specimens found with mature glochidia. Scale bar 3 cm.

Таблица 1. Сравнение морфометрических признаков глохидиев *Beringiana beringiana* (в мкм) из различных водоемов Камчатки.

Обозначения: H_g – высота глохидиальной раковины; L_g – длина глохидиальной раковины; lig – длина лигамента; h – длина крючка. Над чертой даны пределы (min–max) каждого признака; под чертой приводятся средний показатель (жирный шрифт) $\pm$ стандартная ошибка. * – единичные измерения вследствие деформации крючков; ** – нет данных.

Table 1. Comparison of morphometric data for glochidia *Beringiana beringiana* (in μm) from various localities of Kamchatka. Abbreviations: H_g – height of glochidial shell; L_g – length of glochidial shell. lig – length of ligament; h – length of hook. Limits of variation (min–max) of every character are given above the lines; mean arithmetical value (bold) $\pm$ standard deviation are given under the lines. * – single measurements caused by hooks deformation; ** – no data.

Место сбора Locality	H_g	L_g	lig	h	H_g/L_g	Источник Reference
оз. Дальнее	<u>266,3–286,7</u> 273,3 $\pm 8,7$	<u>252,6–276,7</u> 266,69 $\pm 9,45$	<u>190,0–214,7</u> 207,14 $\pm 9,69$	<u>64,4–74,2</u> 69,7 $\pm 5,36$	<u>0,96–1,06</u> 1,02 $\pm 0,05$	Новые данные
оз. Азабачье	<u>274,9–307,0</u> 294,8 $\pm 7,45$	<u>264,2–307,0</u> 289,7 $\pm 9,31$	<u>192,8–221,3</u> 212,3 $\pm 6,56$	<u>85,7–100,0</u> 93,4 $\pm 5,02$	<u>0,95–1,05</u> 1,01 $\pm 0,02$	Sayenko, 2006
оз. Явинское	<u>292,7–314,2</u> 312,8 $\pm 7,53$	<u>292,7–321,3</u> 306,0 $\pm 7,33$	<u>214,2–235,6</u> 222,2 $\pm 5,97$	87,2*	<u>0,98–1,05</u> 1,02 $\pm 0,02$	Sayenko, 2006
оз. Сузцы	<u>285,6–300,0</u> 292,8 $\pm 8,11$	<u>292,7–301,4</u> 297,5 $\pm 5,64$	<u>226,3–235,6</u> 224,7 $\pm 6,03$	100,0*	<u>0,98–1,03</u> 1,01 $\pm 0,03$	Sayenko, unpublished
озера Ю-В части п-ова	<u>270–300</u> **	<u>270–290</u> **	**	<u>90–95</u> **	**	Danilin, 2010

[Sayenko, 2015, 2021]. Глохидии из оз. Дальнее по этим признакам также не отличаются ни от камчатских популяций, ни от остальных *Beringiana*.

Разницу в размерах зрелых глохидиев логично было бы объяснить разницей в размерах взрослых особей, в жабрах которых происходит развитие личинок, т.к. более крупные особи могут обеспечить большее количество энергии для развития личинок, следовательно, либо личинки у более крупных моллюсков могут быть крупнее, либо их количество будет больше, либо и то и другое. С другой стороны, узкая специализация к выбору рыб-хозяев или к определенному месту локализации глохидиев на теле рыбы-хозяина может жестко ограничивать размер и форму глохидиев. Исследования, проведенные на европейских беззубках (род *Anodonta* Lamarck, 1799) и перловицах (род *Unio* Philipsson, 1788), показали отсутствие зависимости между размерами самок моллюсков и размерами личиночных раковин, при этом у беззубок была отмечена достаточно существенная разница в размерах глохидиев между популяциями с разными условиями обитания, в то время как у перловиц размер глохидиев оказался постоянен [Ćmiel *et al.*, 2021]. Беззубки населяют широкий спектр местообитаний, их глохидии более устойчивы к температурным изменениям, чем у перловиц [Zimmerman, Neves, 2002; Benedict, Geist, 2021], кроме того беззубки используют более чем в два раза больше видов рыб-хозяев, чем перловицы [Stoeckl *et al.*, 2015; Huber, Geist, 2019; Ćmiel *et al.*, 2021], т.е. показатели глохидиальной изменчивости могут служить индикатором специфичности хозяина у пресноводных двусторчатых моллюсков.

Крючки глохидиев *B. beringiana* из оз. Дальнее также оказались одними из самых мелких среди берингийан российского Дальнего Востока: у личинок из оз. Дальнее крючки составили 19–28% от высоты глохидиальной раковины, а у всех других изученных популяций из Магаданской обл., Чукотки, Парамушира и Камчатки – 26–36% от высоты глохидиальной раковины [Sayenko *et al.*, 2001; Sayenko, 2006, 2015, 2021].

Микроскульптура наружной поверхности личиночных раковин берингийской беззубки из оз. Дальнее имеет плотно-петлевидный рисунок (Рис. 5 А), т.е. она покрыта хаотичными выпуклыми линиями в виде плотных петель, толщина которых составляет 0,05–0,065 мкм. Необходимо отметить, что микроскульптура наружной поверхности глохидиев имеет одинаковый рисунок в разных точках поверхности личиночной раковины, а именно в центре (район аддуктора), у вентрального угла и у лигамента, эта особенность характерна и для глохидиев других популяций *B. beringiana* [Sayenko *et al.*, 2001; Sayenko, 2015, 2021]. Для разных популяций из водоемов Камчатки была отмечена изменчивость рисунка микроскульптуры от плотно-петлевидной до свободно-петлевидной [Sayenko, 2015, 2021]. Свободно-петлевидный тип наружной микроскульптуры выявлен также у глохидиев *B. beringiana* п-ова Кенай на Аляске [Hoggarth, 1999].

Размеры пор у берингийан относительно невелики, поры на внутренней и наружной поверхностях створок практически не отличаются по диаметру, составляя 0,9–1,9 мкм (Рис. 5). Ранее было показано, что этот признак весьма

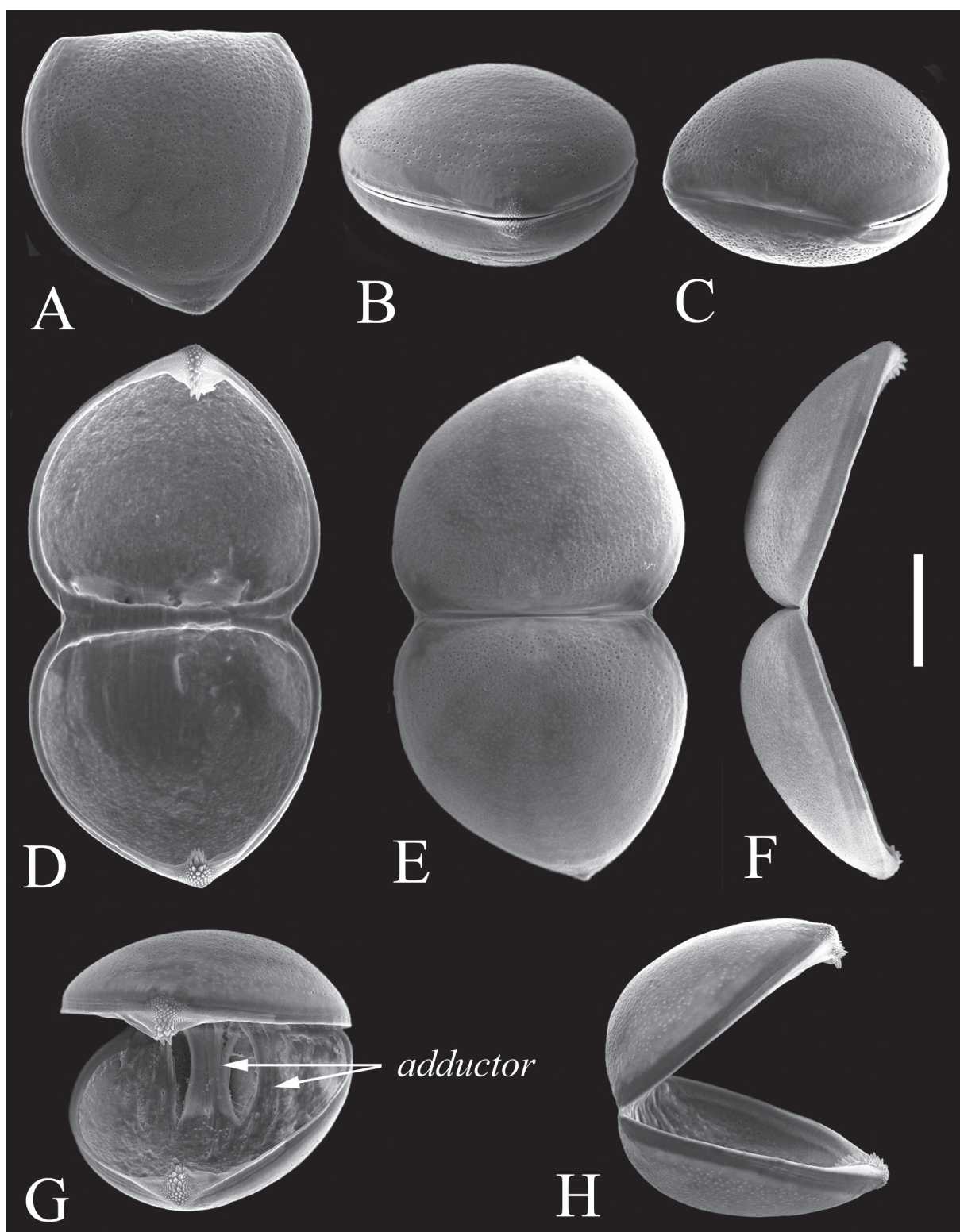


РИС. 3. Раковины зрелых глохидиев *Beringiana beringiana* в разных ракурсах: А–С – закрытые раковины, вид со стороны створки (А), вентрального угла (В) и лигамента (С); D–F – полностью открытые раковины, вид изнутри (D), снаружи (Е) и боковых краев створок (F); G, H – приоткрытые раковины, стрелка указывает на остатки волокон мускула-замыкателя. Масштабная линейка 100 мкм. Сканирующая электронная микроскопия.

FIG. 3. Mature glochidial shells of *Beringiana beringiana* from different angles of view: A–C – closed shells, view from the valve side (A), ventral angle (B), and ligament (C); D–F – open shells, interior view (D), exterior view (E), and from lateral margins of valves (F); G, H – ajar shells, the arrows indicate the remains of the adductor muscle fibers. Scale bar 100 μ m. Scanning electron microscopy.

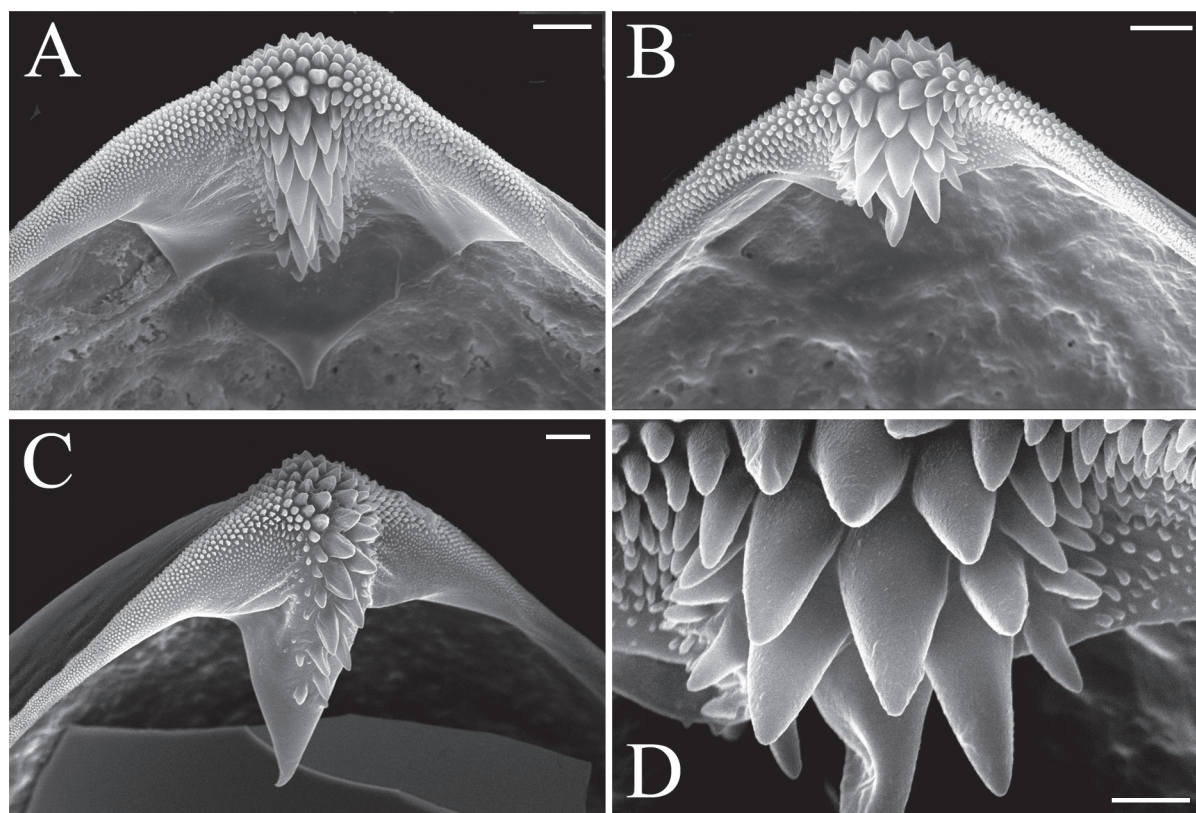


РИС. 4. Прикрепительный аппарат глохидиев *Beringiana beringiana*: А–С – внешний вид крючков; D – макрошпы. Масштабные линейки 10 мкм (А–С) и 5 мкм (D). Сканирующая электронная микроскопия.

FIG. 4. Hooks (A–C) and macrospines (D) of *Beringiana beringiana* glochidia. Scale bars 10 μm (A–C) и 5 μm (D). Scanning electron microscopy.

изменчив. Например, диаметр пор глохидиев из водоемов Чукотки и Парамушира составил 1,1–2,2 мкм, у глохидиев из оз. Азабачье (Камчатка) – 0,9–1,4 мкм [Sayenko *et al.*, 2001].

Известно, что многие виды унионид проявляют специфичность в выборе рыб – хозяев глохидиев. Рыбами-хозяевами глохидиев *B. beringiana* из оз. Азабачье (Камчатка) являются гольцы *Salvelinus malma* Walbaum, 1792, трехиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus* Linnaeus, 1758 [Konovalov, 1971; Butorina, 1980; Pugachev, 1984], девятииглая колюшка *Pungitius pungitius* Linnaeus, 1758, малоротая корюшка *Hypomesus olidus* (Pallas, 1814), а также молодь нерки *Onchorhynchus nerka* (Walbaum, 1792) и кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum, 1792) [Sayenko *et al.*, 2001]. Если у жилой формы трехиглой колюшки (морфа *leurus*) и у туводной формы *S. malma* выявлены наиболее высокие показатели зараженности, то молодь лососей оказалась зараженной единично [Sayenko *et al.*, 2001]. На Аляске в качестве хозяев для глохидий *B. beringiana* также указаны трехиглая колюшка и лососевые, а именно нерка и чавыча *Onchorhynchus tshawytscha* (Walbaum, 1792) [Core, 1959]. Что касается локализации глохидиев на теле рыб, то у трехиглой колюшки личинки беззубки были отмечены на

плавниках, жабрах, коже и во рту рыбы, а у молоди нерки и чавычи – на плавниках, коже и во рту [Core, 1959].

Ихтиоценоз оз. Дальнее составляют проходная и пресноводная резидентная (карликовая) формы нерки, мигрирующий из рек Дальняя и Паратунка кижуч, трехиглая и девятииглая колюшки [Krogus *et al.*, 1987], в озере также обитают озерно-речная мальма и озерный или арктический голец [Esin *et al.*, 2014; Vetsler, 2018b]. Все указанные виды относятся к потенциальным хозяевам глохидиев *B. beringiana*. Именно достаточно широким спектром рыб-хозяев для берингийской беззубки можно объяснить разницу в размерах глохидиев между изученными популяциями. Дальнейшие исследования помогут установить взаимоотношения между рыбами и беззубками в озере.

Благодарности

Часть работы выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема №121031000147-6).

Авторы признательны рецензентам за тщательную работу с рукописью, критические замечания и советы по улучшению текста.

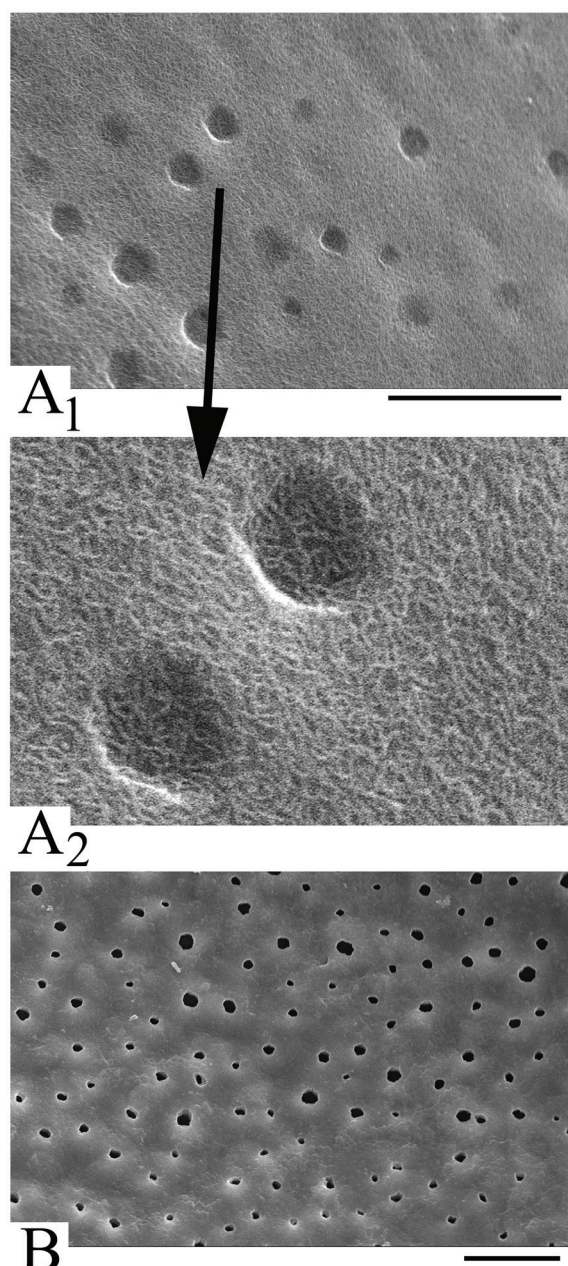


РИС. 5. Поверхности створки гложидия со скульптурой и порами: А – наружная; В – внутренняя. Масштабные линейки 10 мкм. Сканирующая электронная микроскопия.

FIG. 5. Valve surfaces with the sculpture and pores: A – exterior; B – interior. Scale bars 10 μ m. Scanning electron microscopy.

Список литературы

Antonova L.A., Starobogatov Ya.I. 1989. Use of the scanning electron microscope (SEM) for identification of generic belonging of unionidan glochidia. *Zoologicheskij zhurnal*, 68(3): 118–126 [In Russian].

Benedict A., Geist J. 2021. Effects of water temperature on glochidium viability of *Unio crassus* and *Sinanodonta woodiana*: implications for conservation, management and captive breeding. *Journal of Molluscan Studies*, 87(2): eyab011. <https://doi.org/10.1093/mollus/eyab011>

Bogatov V.V., Starobogatov Ya.I. 2001. Anodontinae (Bivalvia) of the genus *Beringiana*. *Zoologicheskij zhurnal*, 80(1): 26–31 [In Russian].

Bugaev V.F., Kirichenko V.E. 2008. *Rearing and spawning lakes for Asian sockeye salmon stocks (including several additional water bodies in range)*. Petropavlovsk-Kamchatsky, Kamchatpress, 280 p. [In Russian].

Bugaev A.V., Bugaev V.F., Pogodaev E.G. 2015. Age and length-weight structure of local stocks of sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* in some feeding-spawning lakes of Kamchatka Region. *Izvestiya TINRO*, 180(1): 3–38 [In Russian]. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2015-180-3-38>

Butorina T.E. 1980. Ecological analysis of the parasite fauna of char (*Salvelinus*) in the River Kamchatka. *Population Biology and Taxonomy of Salmonids*. Vladivostok, Institute of Marine Biology of FESC AS USSR: 65–81 [In Russian].

Ćmiel A.M., Dołęga J., Aldridge D.C., Lipińska A., Tang F., Zając K., Lopes-Lima M., Zając T. 2021. The size and shape of parasitic larvae of naiads (Unionidae) are not dependent on female size. *Scientific Reports*, 11:23755. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-03143-9>

Cope O.B. 1959. New parasite records from stickleback and salmon in an Alaska stream. *Transactions of the American Microscopical Society*, 78: 157–162.

Danilin D.D. 2010. Identification of mollusks of the genus *Beringiana* (Bivalvia, Unionidae) using larvae glochidia conchometric characteristics. *Abstracts of VIII International Conference on the Early Ontogenesis of Fishes and Commercial Invertebrates*. Kaliningrad, AtlantNIRO: 35–36 [In Russian].

Dmitriev V.O., Ezhov V.V. 1977. To the question of the origin of the Avacha Bay. *Voprosy geografii Kamchatki* [Questions of Kamchatka Geography], 7: 45–49 [In Russian].

Esin E.V., Markevich G.N., Bocharova E.S., Saltikova E.A. 2014. Lake charr *Salvelinus* of Kamchatka: endemic taxons or forms of arctic charr complex? *Materials of the XV International Scientific Conference «Conservation of Biodiversity of Kamchatka and Coastal Waters»*. Petropavlovsk-Kamchatsky: 48–52 [In Russian].

Ilyushkina L.M., Zavadskaya A.V. 2008. *Nature monuments of Kamchatka* [Pamyatniki prirody Kamchatki]. Petropavlovsk-Kamchatsky, Kamchatpress, 130 p. [In Russian].

Hoggarth M.A. 1988. The use of glochidia in the systematics of the Unionidae (Mollusca: Bivalvia). *Ph.D. dissertation*. Ohio State University, Columbus, 240 p.

Hoggarth M.A. 1999. Descriptions of some of the glochidia of the Unionidae (Mollusca: Bivalvia). *Malacologia*, 41(1): 1–118.

Huber V., Geist J. 2019. Host fish status of native and invasive species for the freshwater mussel *Anodonta anatina* (Linnaeus, 1758). *Biological Conservation*, 230: 48–57. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.12.007>

Inaba S. 1941. A preliminary note on the glochidia of Japanese freshwater mussels. *Annotationes Zoologicae Japonenses*, 20(1): 14–23.

Kononov S.M. 1971. *Differentiation of local popu-*

- lations of sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka* (Walbaum). Leningrad, Nauka, 229 p. [In Russian].
- Krogus F.V., Krokhin E.M., Menshutkin V.V. 1969. *Lake Dalneye pelagic fish community*. Leningrad, Nauka, 86 p. [In Russian].
- Krogus F.V., Krokhin E.M., Menshutkin V.V. 1987. *Pacific salmon (sockeye salmon) in the ecosystem of Lake Dalneye (Kamchatka)*. Leningrad, Nauka, 200 p. [In Russian].
- 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., Kopoleva 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>
- Prozorova L.A., Sayenko E.M. 1999. Non-marine molluscs. *Expeditions on scientific research vessel «Academic Oparin» № 23*. Press-release. V. 2: Marine Expeditions of the Russian Academy of Sciences, Far Eastern Branch. Vladivostok, Dalnauka: 12–13 [In Russian].
- Pugachev O.N. 1984. *Parasites of freshwater fishes of north-east Asia*. Leningrad, Zoological Institute of the USSR Academy of Sciences, 156 p. [In Russian].
- Sayenko E.M. 2006. *Morphology of glochidia (Bivalvia: Unionidae: Anodontinae, Pseudanodontinae) of Russia*. Vladivostok, Dalnauka, 72 p. [In Russian].
- Sayenko E.M. 2015. A comparison of micro-sculpture of the glochidia of *Beringiana* and *Kunashiria* (Bivalvia: Unionidae: Anodontinae). *Bulletin of the Russian Far East Malacological Society*, 19: 17–24 [In Russian].
- Sayenko E.M. 2021. New data on glochidia of anodontins *Beringiana* and *Kunashiria* (Unionidae, Bivalvia). *Vladimir Ya. Levanidov's Biennial Memorial Meeting*, 9: 151–158 [In Russian].
- Sayenko E.M., Bogatov V.V. 1998. A new species of the genus *Beringiana* (Bivalvia, Unionidae) from Paramushir Island (northern Kuril Islands). *Zoologicheskij zhurnal*, 77(12): 1414–1418 [In Russian].
- Sayenko E.M., Shed'ko M.B., Kholin S.K. 2001. Morphology and feature bionomics of glochidia mollusks of the genus *Beringiana* (Bivalvia, Unionidae) of Kamchatka and Northern Kuriles. *Vestnik zoologii*, 35(4): 59–68 [In Russian].
- Sayenko E.M., Kazarin V.M. 2022. Sample preparation of glochidial shells (Bivalvia, Unionidae) for scanning electron microscopy. *Ruthenica, Russian Malacological Journal*, 32(1): 7–20 [In Russian].
- Smetanin A.N. 1993. *The nature of Kamchatka in its past and present* [Priroda Kamchatki v ee proshlom i nastozschem]. Vladivostok, Far Eastern University Press, 272 p. [In Russian].
- Smetanin A.N., Demidov N.T. 2007. *The origin of Kamchatka and its nature* [Vozniknoveniye Kamchatki i ee priroda]. Rostov-on-Don, publishing house «Donskoy», 408 p. [In Russian].
- Stoeckl K., Taeubert J.-E., Geist J. 2015. Fish species composition and host fish density in streams of the thick-shelled river mussel (*Unio crassus*) – implications for conservation. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 25: 276–287.
- Styrikovich B.B. 1964. Physical-geographical description and geographical characteristics. *Geology of the USSR. Vol. 31. Kamchatka, Kuril and Commander Islands. Part 1. Geological description*. Moscow, Nedra: 25–45 [In Russian].
- Vetsler N.M. 2018a. Lake Dalneye: past and present. *Knowledge is boundless... Proceedings of the XXXV Krashenninnikov Memorial Meetings*. Petropavlovsk-Kamchatsky: 239–242 [In Russian].
- Vetsler N.M. 2018b. Structure of hydrobiocenosis of the pelagial of Lake Dalneye (Kamchatka) and the trends of its long-term changes. *Materials of the II All-Russian Scientific Conference with International Participation «Fishery Reservoirs of Russia: Fundamental and Applied Research»*. St. Petersburg: 116–121 [In Russian].
- Vetsler N.M., Pogodaev E.G. 2011. Effects of trophic conditions on body weight and age structure of sockeye salmon smolts in Dalneye Lake. *Izvestiya TINRO*, 165: 272–282 [In Russian].
- Volkova O.V., Eletsy Yu.K. 1971. *Basics of histology with a histological technique* [Osnovy gistologii s gistologicheskoy tekhnikoy]. Moscow, Medicine, 272 p. [In Russian].
- Zimmerman L., Neves R.J. 2002. Effects of temperature on duration of viability for glochidia of freshwater mussels (Bivalvia: Unionidae). *American Malacological Bulletin*, 17: 31–35.
- Zotin A.A., Popov I.Yu. 2019. Individual growth of *Anodonta beringiana* (Unionidae, Bivalvia) in postlarval ontogenesis. *Russian Journal of Developmental Biology*, 50(4): 247–252 [In Russian]. <https://doi.org/10.1134/S0475145019040086>