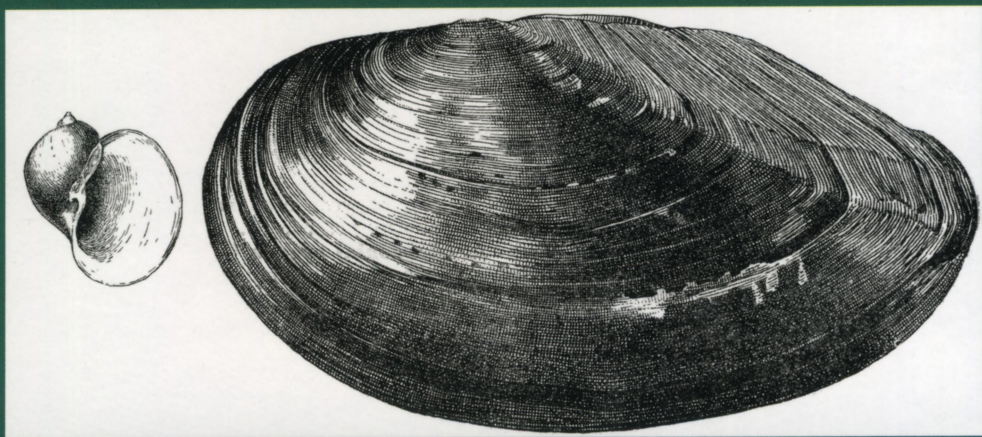


**ОПРЕДЕЛИТЕЛЬ
зоопланктона и зообентоса
пресных вод
Европейской России**

**Том 2
Зообентос**



РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬ зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России

Под редакцией
В.Р. Алексеева, С.Я. Цалолихина

Том 2
Зообентос

Редактор тома
С.Я. Цалолихин

Товарищество научных изданий КМК
Москва – Санкт-Петербург ♦ 2016

УДК 574.583(470)(083.71)
ББК 28.082(235)я28+28.691я28
О-62

Главный редактор
член-корреспондент РАН *О.Н. Пугачев*

Редакционная коллегия
*Н.Б. Ананьева, А.Ф. Алимов, Н.В. Аладин, А.О. Аверьянов, Т.А. Асанович, А.В. Балушкин,
В.Я. Бергер, С.Д. Гребельный, М.В. Крылов, Е.Л. Мархасёва, С.Ю. Синёв, С.Я. Резник,
М.К. Станюкович, А.Н. Тихонов, В.В. Хлебович, С.Я. Цалолихин*

Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 2.
О-62 Зообентос / Под редакцией В.Р. Алексеева и С.Я. Цалолихина. — М.—СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2016. — 457 с., ил., 6 с., 18 цв. вкл.

Определитель предназначен для исследователей водных экосистем, а также для студентов биологических специальностей высших учебных заведений. В Определителе, в разной степени подробности, представлены все основные группы донных беспозвоночных животных, встречающихся в пресных водоёмах и водотоках Европейской России с акцентом на фауну северо-западных регионов.

Редактор тома
С.Я. Цалолихин

Рецензенты тома
С.М. Голубков, А.В. Шошин

*Издание осуществлено при финансовой поддержке
Программы фундаментальных исследований Отделения общей биологии РАН
"Биологические ресурсы России"
и, частично, при поддержке РФФИ (грант № 14-04-00932)*



ISBN 978-5-9907572-4-0

© Зоологический институт РАН, 2016
© Коллектив авторов, текст, иллюстрации,
подбор иллюстраций, 2016
© Товарищество научных изданий КМК, издание, 2016

УДК 574.583(470)(083.71)
ББК 28.082(235)я28+28.691я28
О-62

Главный редактор
член-корреспондент РАН *О.Н. Пугачев*

Редакционная коллегия
*Н.Б. Ананьева, А.Ф. Алимов, Н.В. Аладин, А.О. Аверьянов, Т.А. Асанович, А.В. Балушкин,
В.Я. Бергер, С.Д. Гребельный, М.В. Крылов, Е.Л. Мархасёва, С.Ю. Синёв, С.Я. Резник,
М.К. Станюкович, А.Н. Тихонов, В.В. Хлебович, С.Я. Цалолихин*

Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 2.
О-62 Зообентос / Под редакцией В.Р. Алексеева и С.Я. Цалолихина. — М.–СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2016. — 457 с., ил., 6 с., 18 цв. вкл.

Определитель предназначен для исследователей водных экосистем, а также для студентов биологических специальностей высших учебных заведений. В Определителе, в разной степени подробности, представлены все основные группы донных беспозвоночных животных, встречающихся в пресных водоёмах и водотоках Европейской России с акцентом на фауну северо-западных регионов.

Редактор тома
С.Я. Цалолихин

Рецензенты тома
С.М. Голубков, А.В. Шошин

*Издание осуществлено при финансовой поддержке
Программы фундаментальных исследований Отделения общей биологии РАН
"Биологические ресурсы России"
и, частично, при поддержке РФФИ (грант № 14-04-00932)*



ISBN 978-5-9907572-4-0

© Зоологический институт РАН, 2016
© Коллектив авторов, текст, иллюстрации,
подбор иллюстраций, 2016
© Товарищество научных изданий КМК, издание, 2016

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие (С.Я. Цалолыхин)	3
Донные беспозвоночные пресных вод (А.А. Пржиборо).....	5
Моллюски (П.В. Кияшко)	8
Кольчатые черви (И.Г. Циплѐнкина)	30
Многочетинковые черви	30
Малочетинковые черви	32
Бранхиобделлиды	94
Щетинконосные пиявки	96
Пиявки	98
Амфиподы (Н.А. Березина)	122
Изоподы (Н.А. Березина).....	146
Губки (Л.В. Иванова)	149
Мшанки (В.И. Гонтарь)	153
Клещи (Д.В. Туманов)	164
Остракоды (Е.А. Курашев).....	201
Тихоходки (Д.В. Туманов).....	242
Книдарии (С.Д. Степаньянц)	251
Нематоды (С.Я. Цалолыхин)	260
Приложение. Пресноводные моллюски Севера и Северо-Запада	
Европейской России	279
Предисловие (П.В. Кияшко).....	279
Общая характеристика типа Моллюски (П.В. Кияшко).....	283
Класс Двустворчатые моллюски (В.В. Богатов, П.В. Кияшко)	285
Класс Брюхоногие моллюски (П.В. Кияшко, Е.В. Солдатенко, М.В.Винарский)	335
Указатель латинских названий.....	439

ПРЕДИСЛОВИЕ

Предлагаемый 2-й том «Определителя зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России» включает основные группы гидробионтов, населяющих дно водоёмов от крупных озёр до небольших прудов. Главной целью при составлении этого тома было научить начинающих исследователей, в первую очередь студентов-биологов, пользоваться определительными ключами и дать возможность ознакомиться с типичной пресноводной фауной России. Такая задача стояла и при составлении ранее опубликованного 6-ти томного «Определителя пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий» (1994–2004), в котором бентосным животным было посвящено более 70% общего объёма издания. Однако надежда себя не оправдала в том смысле, что «Определитель» оказался сложен для первокурсников, и от руководителей соответствующих кафедр поступило предложение выпустить упрощённое издание, ограниченное одним томом, который можно было бы использовать на летней практике студентов. К сожалению, включить в одну книгу весь объём шеститомника, где только одни двукрылые насекомые занимают 1000 страниц, конечно невозможно.

При составлении тома «Бентос» в основу был положен принцип: «лучше достоверно определить род, чем сомнительно вид», тем более, что система многих групп водных беспозвоночных продолжает совершенствоваться на видовом уровне, многие названия переходят в категорию синонимов, отдельные виды разделяются на ряд новых, уточняются биогеографические границы видов.

Внутренняя структура тома «Бентос» отличается от традиционной «филогенетической». Последовательность разделов в этом томе следует от наиболее часто встречающихся и легко попадающих на глаза обитателей дна водоёмов к встречающимся не часто и требующих специальных способов «охоты».

Во всех тех случаях, когда возникает интерес или необходимость в более точном определении материала исследователю следует обращаться к специальным определителям, в том числе и к приложению «Пресноводные моллюски севера и северо-запада Европейской России» (ред. П.В. Кияшко), данному в этой книге и к нашему «Определителю пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий». Особенно можно рекомендовать 3, 4 и 5 тома, где приводятся подробные многоступенчатые ключи для определения имаго и личинок насекомых.

«Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий» (под редакцией С.Я. Цалолихина)

Том 1. 1994. Низшие беспозвоночные (ред. С.Я. Цалолихин): Губки, Книдарии, Турбеллярии, Коловратки, Гастротрихи, Нематоды, Волосатики, Олигохеты, Пиявки, Мшанки, Тихоходки. 396 с.

Том 2. 1995. Ракообразные (ред. В.Р. Алексеев): Листоногие, Ветвистоусые, Веслоногие, Остракоды, Кумовые, Мизиды, Изоподы, Декаподы, Амфиподы. 628 с.

Том 3. 1997. Паукообразные и низшие насекомые (ред. Э.П. Нарчук, Д.В. Туманов, С.Я. Цалолихин): Акариды, Орибатида, Галакариды, Гидрахниды, Пауки, Ногохвостки, Подёнки, Веснянки, Стрекозы, Клещи. 448 с.

Том 4. 1999. Высшие насекомые (ред. Э.П. Нарчук): Двукрылые насекомые. 1000 с.

Том 5. 2001. Высшие насекомые (ред. Э.П. Нарчук): Ручейники, Бабочки, Жуки, Сетчатокрылые. 836 с.

Том 6. 2004. Моллюски, Полихеты, Немертины (ред. В.В. Богатов, С.Я. Цалолихин): Двустворчатые, Брюхоногие, Полихеты, Немертины. 527 с.

Издание предлагаемого Определителя осуществлено благодаря поддержке и помощи председателя Научного совета по изучению, охране и рациональному использованию животного мира, президента Гидробиологического общества, академика А.Ф. Алимova и куратора программы фундаментальных исследований Отделения общей биологии РАН «Биологические ресурсы России», члена-корреспондента РАН Б.Р. Стригановой, за что выражаю им глубокую благодарность. Кроме этого, при подготовке к печати данного тома частично были использованы средства гранта РФФИ 14-04-00932.

С.Я. Цалолихин

ПРИЛОЖЕНИЕ

ПРЕСНОВОДНЫЕ МОЛЛЮСКИ СЕВЕРА И СЕВЕРО-ЗАПАДА ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

Отдельные части раздела подготовлены следующими авторами:

П.В. Кияшко (ЗИН РАН): Общая характеристика типа Mollusca; Ключ для определения семейств брюхоногих моллюсков; Семейство Neritidae; Семейство Viviparidae Gray, 1847; Семейство Bithyniidae Gray, 1857; Семейство Hydrobiidae Troschel 1857; Семейство Amnicolidae Tryon, 1863; Семейство Lithoglyphidae Troschel, 1857; Семейство Valvatidae Gray, 1840; Семейство Dreissenidae Gray, 1840; совместно с **М.В. Винарским** — Класс брюхоногие моллюски Gastropoda Cuvier, 1797 (общая характеристика); совместно с **В.В. Богатовым** — Класс двустворчатые моллюски Bivalvia Linnaeus, 1758 (общая характеристика); Ключ для определения семейств пресноводных двустворчатых моллюсков.

М.В. Винарский (Омский гос. пед. университет): Методы сбора и камеральной обработки пресноводных брюхоногих моллюсков; Семейство Acroloxidae Thiele, 1931; Семейство Physidae Fitzinger, 1833; Семейство Lymnaeidae Rafinesque, 1815; совместно с **П.В. Кияшко** — Класс брюхоногие моллюски Gastropoda Cuvier, 1797 (общая характеристика).

Е.В. Солдатенко (Смоленский гос. пед. университет): Семейство Ancylidae Rafinesque, 1815; Семейство Helisomatidae F.C. Baker, 1945; Семейство Planorbidae Rafinesque 1815; Семейство Segmentinidae F.C. Baker, 1945.

В.В. Богатов (Биолого-почвенный институт ДВО РАН): Методы сбора и камеральной обработки пресноводных двустворчатых моллюсков; Семейство Margaritiferidae Naas, 1940; Семейство Unionidae Fleming, 1828; совместно с **П.В. Кияшко** — Класс двустворчатые моллюски Bivalvia Linnaeus, 1758 (общая характеристика); Ключ для определения семейств пресноводных двустворчатых моллюсков.

Общая редакция приложения — **П.В. Кияшко (ЗИН РАН)**

ПРЕДИСЛОВИЕ

Из всего многообразия пресноводных животных, моллюски: брюхоногие (Gastropoda) и двустворчатые (Bivalvia), являются одной из наиболее крупных, широко распространённых и сложных для изучения групп гидробионтов. Они играют важную роль на разных уровнях функционирования пресноводных экосистем: от средообразующего действия крупных скоплений двустворчатых моллюсков до

элементарного значения особей гастропод и бивальвий в трофических сетях, трансформации веществ и потоках энергии, а также в качестве промежуточных хозяев паразитических червей. Трудности в изучении пресноводных моллюсков отчасти обусловлены небольшими размерами многих видов, затрудняющими их поиск в водоёмах, последующее анатомирование и исследование морфологических структур. Кроме того относительная простота строения раковин и важных для диагностики органов мягкого тела, как правило, лишённых у пресноводных моллюсков ярких видовых особенностей, в сочетании со значительным размахом изменчивости большинства признаков создают существенные проблемы для идентификации видов. Это вынуждает специалистов-малакологов привлекать к диагностике таксонов новые методики, анализировать новые признаки или новые комбинации признаков. Получаемые в результате данные обуславливают быстрые изменения в системе пресноводных моллюсков, набирающие темп с конца XX века.

В России такие изменения были произведены Я.И. Старобогатовым и его учениками. Не вдаваясь в обсуждение использованных методик и привлечённых признаков, следует отметить, что созданная этими специалистами система пресноводных моллюсков, характеризуется значительно возросшим количеством родов и видов, представленных на территории России — около 140 родов и более 1000 видов (Старобогатов и др., 2004). Большое количество установленных видов, отличающихся только небольшими изменениями пропорций раковины и/или фрагментов половой системы, а также «бурлящий котёл» из, вовлекаемых в систематику группы всё новых признаков, и быстро сменяющих друг друга изменений в таксономии и номенклатуре, обуславливают закономерное усложнение процедуры определения таксонов и, как следствие, замедляют получение новых фаунистических данных. Нередко всё это просто отпугивает специалистов из прикладных областей биологии и студентов биологического профиля от детального изучения пресноводных моллюсков при проведении фаунистических, гидробиологических, паразитологических, экологических и биомониторинговых исследований.

При подготовке данного определителя авторами предпринята попытка хотя бы частично изменить сложившуюся ситуацию. При этом основной задачей явилось создание подробного пособия для идентификации пресноводных моллюсков, позволяющего биологам различного профиля и квалификации определять по признакам раковины все рода и хорошо очерченные виды. Такой подход, по замыслу авторов, с одной стороны будет способствовать возрождению интереса к группе, с другой позволит исследователям при обработке массового материала быстро отделить легко определяемые виды (включённые в настоящий определитель) от сложных и спорных таксонов, требующих углублённого изучения (с привлечением разных диагностических методик и специальной литературы) или обращения за консультацией к малакологам — специалистам по конкретной группе.

Определитель включает: краткую характеристику типа Mollusca и две части, посвящённые двум классам пресноводных моллюсков — Bivalvia и Gastropoda. Каждая часть содержит краткую морфологическую характеристику класса, опи-

сание методов сбора и обработки животных и собственно определительные ключи. Для семейств и родов указаны номенклатурные типы, в виде отдельных аннотаций даны краткая морфологическая характеристика и распространение представителей. Для видов в тексте ключей указаны: ссылка на первоописание, синонимы, некоторые морфологические характеристики, не вошедшие в ключи (но необходимые для точного определения), размерные диапазоны и особенности распространения. Там где необходимо основной текст дополнен краткими комментариями. Для некоторых видов двустворчатых моллюсков указаны экземпляры, хранящиеся в коллекции ЗИН РАН. При этом после указания места хранения приведены номера, под которыми моллюски хранятся в систематической коллекции. Если экземпляры в коллекции ЗИН РАН указаны под другими названиями, то эти названия приведены перед номером хранения.

При подготовке определителя нам не удалось найти специалиста по двустворчатым моллюскам семейства Sphaeriidae, который бы согласился принять участие в написании книги. Поэтому, чтобы не оставлять группу без внимания, в определителе приводятся переработанные с учётом результатов более поздних таксономических исследований ключи для определения подсемейств, родов и подродов шаровок из работы А.В. Корнюшина¹ «Двустворчатые моллюски надсемейства Pisidioidea Палеарктики (фауна, систематика, филогения)», изданной в Киеве в 1996 году тиражом в 300 экземпляров. Эта работа, ставшая на сегодняшний день библиографической редкостью, является последней наиболее всесторонней обобщающей сводкой по морфологии, анатомии, систематике и распространению мелких пресноводных двустворчатых моллюсков.

При пользовании определителем необходимо помнить, что приведённые в ключах для определения моллюсков семейств Margaritiferidae и Unionidae морфометрические индексы не универсальны и применимы лишь к раковинам со стандартными формами без видимых дефектов. В ключах не учтены промеры раковин неполовозрелых и старых особей (если их параметры специально не оговариваются), раковин с нарушениями роста в результате внешних воздействий, раковин гибридов, а также уродливых, деформированных и сильно корродированных раковин. В то же время, для представителей этих семейств в иллюстрированные таблицы определителя помещены фотографии раковин с наиболее часто встречающимися отклонениями от типовых (стандартных) форм.

¹ А.В. Корнюшин (1996) относил палеарктических шаровок к трём семействам: Sphaeriidae, Euglesidae и Pisidiidae надсемейства Pisidioidea. По современным представлениям эти моллюски относятся к надсемейству Sphaerioidea Deshayes, 1855 (1820), включающему наряду с ископаемыми одно рецентное семейство Sphaeriidae с четырьмя подсемействами: Sphaerinae, Euglesinae, Euperinae и Pisidiinae (Bouchet, Rocroi, 2010). Внесённые в репринт ключей дополнения и изменения взяты из более поздних работ «Taxonomic revision of the genus *Sphaerium* sensu lato in the Palearctic Region, with some notes on the North American species» (Korniushev, 2001) и из главы «Моллюски» в «Определителе пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий» (Старобогатов и др., 2004).

Каждый вид моллюсков проиллюстрирован в определителе фотографиями раковин, выполненными П.В. Кияшко, Е.В. Солдатенко, М.В. Винарским, В.В. Богатовым с экземпляров, хранящихся в малакологической коллекции Зоологического института РАН (ЗИН РАН, Санкт-Петербург), Биолого-почвенного института ДВО РАН (БПИ ДВО РАН, Владивосток), Омского государственного педагогического университета (ОмГПУ, Омск). Ряд фотографий любезно предоставлены коллегами: Т.Я. Ситниковой из Лимнологического института СО РАН (ЛИН СО РАН, Иркутск), И.О. Нехаевым из Мурманского морского биологического института КНЦ РАН (ММБИ КНЦ РАН, Мурманск) и Р. Glöer (Hetlingen, Германия).

Авторы выражают признательность Л.Л. Ярохнович (ЗИН РАН) за помощь в работе с коллекциями моллюсков Зоологического института РАН, И.О. Нехаеву (Мурманский морской биологический институт) за предоставленные фотографии *Lymnaea fulva*, *L. mucronata*, *L. subangulata*, Р. Glöer за предоставленные фотографии *Acroloxus lacustris*, *Physa taslei*, Т.Я. Ситниковой (ЛИН СО РАН) за предоставленные фотографии раковин ряда видов родов *Valvata* и *Cincinna*, а также И.Е. Аракчееву (дер. Конищево, Тверская обл.) за помощь в организации экспедиции в бассейн р. Медведица.

П.В. Кияшко

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ТИПА МОЛЛЮСКИ — MOLLUSCA

П.В. Кияшко

Беспозвоночные с мягким несегментированным телом, у представителей большинства классов подразделяющимся на три отдела: голову (отсутствует у двустворчатых), туловище и ногу (отсутствует у каudofoveат). На голове расположены рот, щупальца и глаза. Нога находится на брюшной стороне тела и в некоторых случаях способна претерпевать значительные изменения соответственно образу жизни и характеру движений животного. Чаше всего нога представлена плоской ползательной подошвой (брюхоногие моллюски). У двустворчатых моллюсков нога образует плоский мускулистый вырост, иногда редуцирована. Туловище моллюсков билатерально (двусторонне) симметрично или спирально закручено. На большем или меньшем его протяжении имеется свешивающаяся книзу складка — мантия, наружная поверхность которой образует раковину. У двустворчатых моллюсков края лепестков мантии могут срастаться, образуя три отверстия: одно, расположенное примерно посередине брюшного края, служит для высовывания ноги и два (вводное и выводное) в задней части животного — для обеспечения тока воды в мантийной полости. Иногда участки мантии, окружающие вводное и выводное отверстия, разрастаются, образуя сифоны. Между внутренней поверхностью мантии и телом животного находится мантийная полость, сообщающаяся с внешней средой. Мантийная полость содержит жабры, анальное отверстие, отверстия выделительных органов и иногда половых протоков. У некоторых брюхоногих моллюсков жабры редуцируются, а участок стенки мантии преобразуется в «лёгкое» (*Pulmonata sensu lato*).

У большинства моллюсков имеется раковина, образованная монолитной спирально завитой трубкой, рядом пластинок или двумя створками. Стенка раковины состоит из органического конхиолинового наружного слоя (периостракум) и одного-двух слоёв углекислого кальция (остракум и гипостракум).

Пищеварительная система представлена передней, средней и задней кишками. Передняя кишка образует расширение («глотку») внутри которого помещается особый орган захвата и измельчения пищи — радула (отсутствует у двустворчатых моллюсков). В глотку или переднюю кишку впадают протоки слюнных желёз. Средняя кишка может формировать сложно структурированное вздутие — желудок, кроме того в неё впадают протоки пищеварительной железы («печени»). Задняя кишка имеет форму простой трубки или снабжена слепым карманом или отростком («слепой кишкой»). В разных группах моллюсков кишечник проходит либо почти прямо через тело, либо петлеобразно скручен перед терминально расположенным анальным отверстием, либо, перекручиваясь, образует крутой изгиб с перемещением ануса ближе к головному отделу. Органами выделения служат

видоизменённые метанефридии. Кровеносная система хорошо развитая, незамкнутая, однако с выраженной тенденцией к образованию обособленных кровеносных сосудов. Имеется заключённое в перикард (околосердечную сумку) сердце, состоящее из желудочка и одного, двух или четырёх предсердий, количество которых исходно связано с числом жабр. От желудочка отходят две аорты — к голове и к висцеральному мешку. Отходящие от аорт артерии переходят в лакуны. Нервная система — или с выраженными нервными стволами, или разбросанно-узлового типа — представлена нервными узлами (ганглиями), соединёнными нервными волокнами. Большинство моллюсков раздельнополые, остальные — гермафродиты. Представленные одной парой гонады обладают собственными половыми протоками и могут становиться непарной структурой путём слияния или редукции. Оплодотворение наружное или внутреннее. В последнем случае формируется сложный копулятивный аппарат. Развитие прямое или с метаморфозом, при котором имеются планктонные личиночные стадии.

В современной фауне насчитывается около 150 000 видов моллюсков, принадлежащих восьми классам (Кантор, Шилейко, 1994). Моллюски представляют важный (часто доминирующий) компонент бентосной фауны морских и континентальных водоёмов, а их личинки играют заметную роль в планктонных сообществах. Многие группы этих животных являются ценными кормовыми объектами для ряда беспозвоночных, рыб (включая многих промысловых), птиц и млекопитающих. Отдельные виды употребляются человеком в пищу; используются в качестве удобрений и в составе комбикормов в сельском хозяйстве и при разведении рыб. Велика роль моллюсков в качестве промежуточных хозяев паразитических червей — трематод. В пресноводных водоёмах обитают моллюски, относящиеся к двум классам: *Bivalvia* Linnaeus, 1758 и *Gastropoda* Cuvier, 1797.

КЛАСС ДВУСТВОРЧАТЫЕ МОЛЛЮСКИ — BIVALVIA LINNAEUS, 1758

В.В. Богатов, П.В. Кияшко

Двустворчатые моллюски (класс Bivalvia) — одна из самых древних групп донных беспозвоночных (наиболее ранние находки известны из верхнекембрийских слоёв). Современные представители класса насчитывают около 20000 видов, обитающих в Мировом океане, краевых морях, а также в солоноватых и пресных водоёмах.

Тело пресноводных двустворчатых моллюсков одето раковиной, состоящей из двух, как правило, симметричных створок (рис. 1). Плоскость их смыкания называется комиссуральной плоскостью. На каждой створке выделяют спинной, брюшной, передний и задний края, плавно переходящие друг в друга или образующие на границе смежных краёв закруглённый уголок. Створки на спинной стороне связаны эластичной перемычкой — лигаментом. Основная, наиболее заметная часть лигамента всегда лежит позади макушек, что определяет положение переднего и заднего концов створки (рис. 1). Часто лигамент расположен на известковых пластинках (нимфах), которые начинаются под макушкой и резко

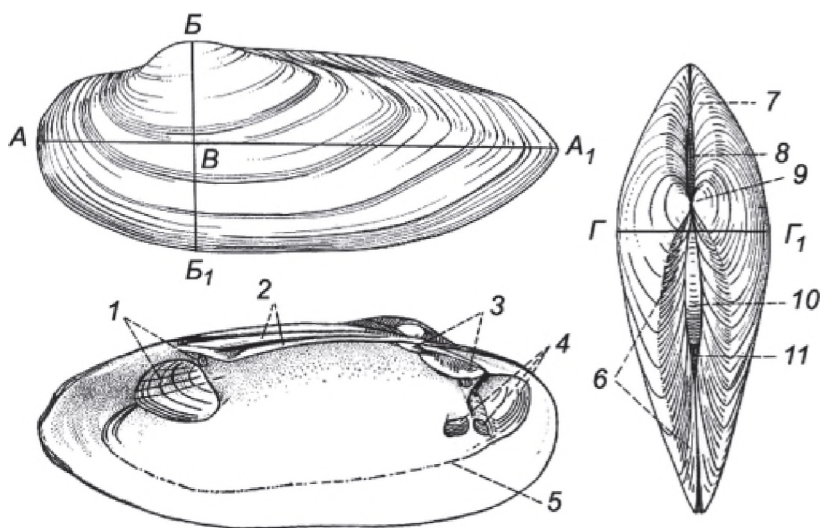


Рис. 1. Раковина перловицы *Unio pictorum* L. По: Жадин, 1938.

1 — задние мускульные отпечатки; 2 — латеральные зубы; 3 — кардинальные зубы; 4 — передние мускульные отпечатки; 5 — мантйная линия; 6 — щит; 7 — щиток; 8 — синус; 9 — макушка (верхушка); 10 — лигамент; 11 — синус. Схема промеров: AA_1 — длина раковины; BB_1 — высота раковины; $ГГ_1$ — выпуклость (толщина, ширина) раковины; AB — передняя часть раковины; BA_1 — задняя часть раковины.

обрываются на заднем крае, образуя уголок у основания нимфы. Над спинным краем в той или иной степени возвышается макушка — начальная часть каждой створки. Она может располагаться посредине спинного края или может быть в той или иной степени сдвинутой вперёд или назад. Форма поверхности раковины около макушек (степень её приподнятости над краем створки) имеет таксономическое значение.

У некоторых групп моллюсков спинной край за макушками может разрастаться, закрывая лигамент и образуя наклонённое к переднему краю крыло. Впереди макушек у ряда видов имеется уплощённый участок ланцетовидной формы — щиток (рис. 1). Аналогичный, но более вытянутый участок, называемый щитом, формируется и позади макушек. Позади лигамента расположено углубление, закрытое плёнкой, которое носит название лигаментного синуса. Впереди лигамента и макушек между створками находится ланцетовидное отверстие, прикрытое плёнкой — синулус. На наружной поверхности створки видны линии нарастания (роста), а реже — концентрические валики — морщины. Наиболее выделяющиеся своей глубиной и чёткостью линии роста обычно рассматриваются как годовые кольца. Для представителей Unionidae характерна макушечная скульптура в виде валиков или бугорков разной толщины и конфигурации. Макушечная скульптура важна при определении родовой принадлежности этих моллюсков. У некоторых раковин макушечная скульптура может быть не развита или не видна из-за коррозии. Часто за макушками имеется линия в виде резкого перегиба, проходящего от макушки до нижней части заднего края створки — задний килевой перегиб.

У многих Bivalvia внутри раковины имеется замок, состоящий из расширенного спинного края — замочной площадки и, расположенных на ней, нескольких выступов различной формы — зубов. Замок предназначен для точного совмещения створок при их смыкании, поскольку каждому зубу одной створки соответствует углубление в другой. Замки бывают различных типов и имеют большое значение при выделении таксонов высокого ранга. У представителей Unionidae и Margaritiferidae замок схизодонтный, относящийся к группе прегетеродонтных, у Sphaeriidae — гетеродонтный.

На внутренней поверхности раковины в её передних и задних частях имеются по две пары мускульных отпечатков — мест прикрепления мускулов-замыкателей (аддукторов) и мышц, втягивающих ногу (ретракторов), к створкам. Поверхность отпечатков у Unionidae обычно гладкая, с заметными линиями роста. У представителей Margaritiferidae передние отпечатки, хотя бы частично, имеют морщинистый рельеф. Задний аддуктор прикрепляется близ спинного края створки. Рядом с отпечатками аддукторов (или сливаясь с ними) помещаются отпечатки ретракторов ноги. В некоторых случаях аддукторы крепятся к особым внутренним примакушечным выростам — септам (например, у представителей рода *Dreissena*). Вдоль краёв створок тянется след от прикрепления мышц мантии — мантийная линия. В тех случаях, когда имеются развитые сифоны, мантийная линия в задней половине створки образует более или менее глубокий изгиб —

мантийный синус. Участок между мантийной линией и брюшным краем створки имеет вид слабовыпуклого валика, называемого прикраевым валиком. У представителей *Margaritiferidae* мантийные мускулы прикрепляются кроме мантийной линии почти по всей внутренней поверхности створки.

Стенка раковины образована тремя слоями (рис. 2). Внешний слой — периостракум, представленный органическим веществом — конхиолином, может достигать значительной толщины. Он обладает определённой устойчивостью к химическим воздействиям и служит для защиты подлежащих слоёв углекислой извести. В некоторых случаях конхиолин настолько тонок, что может стираться (главным образом в области макушек). Остракум образует основную стенку раковины и представлен призматическими кристаллами углекислой извести. Гипостракум (внутренний слой) — это пластинчатые кристаллы углекислой извести, расположенные параллельно поверхности створки и способные иррадиировать, образуя характерный перламутровый блеск. У некоторых моллюсков перламутр отсутствует, а гипостракум представляет собой матовый фарфоровидный слой с перекрёстно-пластинчатой структурой известковых кристаллов.

Листки мантии, покрывающие мягкое тело моллюска, срастаются в нескольких местах, оставляя, как правило, три отверстия: большее для ноги и два меньших сифональных отверстия — нижнее (жаберный сифон) для входа воды и верхнее (анальный сифон) для её выброса (рис. 3). Край и внутренняя поверхность нижнего сифонального отверстия, а иногда и край верхнего (например, у некоторых *Nodulariinae*) снабжены папиллами. Их количество, форма и порядок расположения могут иметь таксономическое значение. Иногда дорсально от сифональных отверстий расположено супрасифональное отверстие. В мантийной полости имеются полужабры (жабры) по две пары с каждой стороны. Часто внутренние листки полужабр срастаются, образуя горизонтальную перегородку, разделяющую мантийную полость на верхнюю (супрабранхиальную) и нижнюю части. Нижняя часть является дыхательной полостью, а через верхнюю происходит удаление отработанной воды. Нога в большинстве случаев топоровидная или клиновидная, хорошо развита и направлена концом вперёд. На верхней поверхности заднего края ноги иногда формируется плоский листок, расположенный между жабрами — педальный киль. У моллюсков рода *Dreissena* нога сильно укорочена в связи с прикреплённым образом жизни. У её основания имеется железа, формирующая нити биссуса, которыми моллюск прикрепляется к твёрдому субстрату.

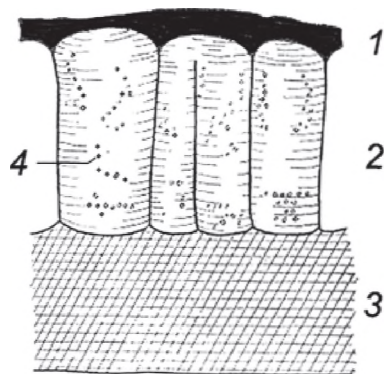


Рис. 2. Поперечный шлиф раковины беззубки *Anodonta*. По: Жадин, 1933.

1 — периостракум; 2 — остракум (призмы); 3 — гипостракум (перламутр); 4 — зёрнышки конхиолина.

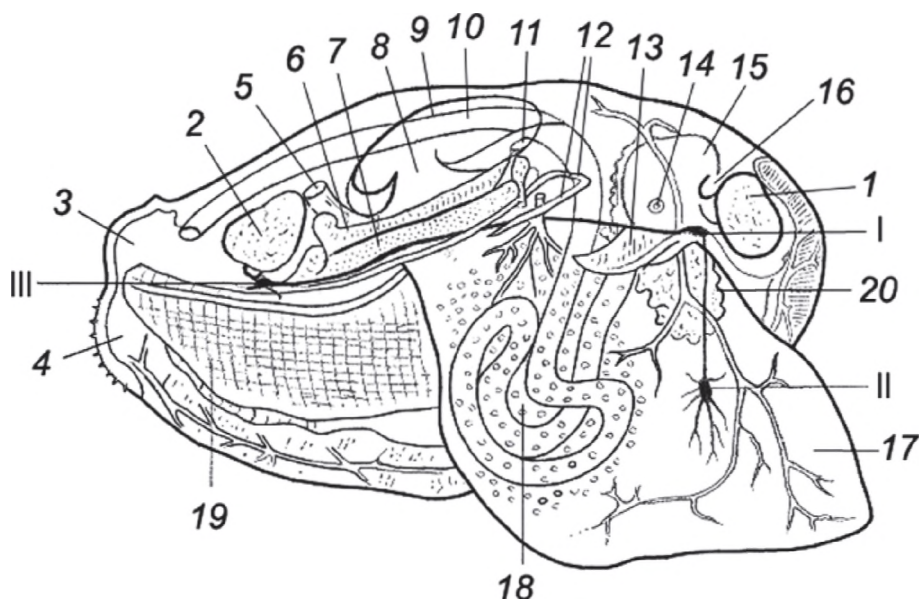


Рис. 3. Внутреннее строение беззубки *Anodonta* (мантия и жабры правой стороны удалены). По: Жадин, 1933.

I — головной, II — ножной, III — висцеральный нервные узлы; 1 — передний мускул-замыкатель раковины; 2 — задний мускул-замыкатель раковины; 3 — анальный сифон; 4 — жаберный сифон; 5 — задний мускул-ретрактор; 6 — верхний отдел боянусова органа; 7 — нижний отдел боянусова органа; 8 — предсердие; 9 — желудочек сердца; 10 — кишка; 11 — сообщение почки с околосердечной сумкой; 12 — прикрепление двух пластинок правого внутреннего жаберного листа; 13 — ротовые щупальца; 14 — отверстие протока печени; 15 — желудок; 16 — передний мускул-ретрактор; 17 — нога; 18 — половая железа; 19 — внутренняя жабра; 20 — печень.

С двух сторон от ротового отверстия расположены своеобразные мускулистые ресничные лопасти — ротовые щупальца. Пищеварительная система состоит из короткого пищевода, сложно устроенного мешкообразного желудка, средней и задней кишок. В желудок открываются пищеварительные дивертикулы (протоки «печени») и отверстие мешка, содержащего «кристаллический стебелёк» (студенистую массу, состоящую из белкового вещества типа глобулина). Слюнные железы отсутствуют. Кровеносная система незамкнутая, сердце расположено на спинной стороне, оно состоит из охватывающего заднюю кишку желудочка и двух боковых предсердий, заключённых в околосердечную сумку — перикардий. От желудочка отходят передняя и задняя аорты. Выделительная система представлена парными почечными мешками или боянусовыми органами, сообщающимися посредством реноперикардиальных каналов с околосердечной сумкой и посредством нефропоров с мантийной полостью. Кроме того имеются экс-

креторные перикардимальные железы. Нервная система в виде трёх пар ганглиев (головных, ножных и висцеральных), соединённых между собой длинными коннективами. Половая система образована парными гонадами, открывающимися в супрабранхиальное пространство мантийной полости, или впадающими в протоки выделительной системы. Пресноводные двустворчатые моллюски — раздельнополые, за исключением мелких двустворок из семейства Sphaeriidae, которые являются гермафродитами. Иногда и у крупных двустворчатых (беззубок и перловиц) в условиях стоячих замкнутых водоёмов могут появляться гермафродитные особи. Кроме этого у крупных двустворчатых моллюсков часто наблюдаются случаи межвидового скрещивания. Гбридам обычно свойственны признаки обоих родителей, что затрудняет определение моллюсков.

Индивидуальное развитие у представителей семейств Unionidae и Margaritiferidae протекает с образованием своеобразной личинки (глохидия) определённое время паразитирующей на рыбе. Формирующиеся из оплодотворённых яиц глохидии, сначала сохраняются в особом образе изменённых участках жабр — марсупиях. У Margaritiferidae марсупии образуются как в наружных, так и внутренних полужабрах, у Unionidae — только в наружных полужабрах. Выброс зрелых глохидиев происходит через выводной сифон моллюска. У представителей рода *Dreissena* из яйцевых оболочек выходит личинка, которая через очень короткое время преобразуется в планктонную двустворчатую стадию — ротигер (велигер). В толще воды такая личинка перемещается с помощью особого двигательного аппарата — велюма (паруса). По мере роста личинка приобретает макушки, но сохраняет велюм. Такая личинка называется великонхом. Достигнув определённого возраста, личинка опускается на дно, велюм редуцируется, и молодой моллюск переходит к образу жизни, характерному для взрослых особей.

Двустворчатые моллюски ведут малоподвижный образ жизни, а особи рода *Dreissena* прикрепляются к твёрдому субстрату нитями биссуса, при этом они способны образовывать обширные многоярусные скопления — друзы (рис. 4). Малоподвижный образ жизни, отсутствие головы и специализированных органов обнаружения пищи определяют способ питания двустворчатых за счёт взвешенных в воде пищевых частиц, подгоняемых к ротовому отверстию мерцательным движением ресничек ротовых лопастей или жабр. Основными объектами питания являются взмученный детрит и микропланктон. Ток воды, обусловленный фильтрационной активностью двустворчатых моллюсков, улучшает кислородный режим и санитарное состояние водоёмов.

Двустворчатые моллюски разных возрастных стадий активно поедаются рыбами и птицами (утиные, гусеобразные). Агглютинированные фекалии двустворчатых моллюсков являются ценным кормом для многих детритофагов. Некоторые виды *Bivalvia* используются человеком в гастрономических и промышленных целях. Мясо потребляемых моллюсков обладает высокой калорийностью, содержит многие витамины и микроэлементы (такие как йод, медь, железо, цинк). Толчёные раковины и тела входят в состав удобрений, а также кормовых смесей, ис-

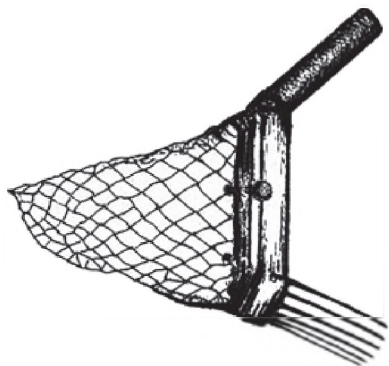


Рис. 4. Друза из дрейссен *Dreissena polymorpha* (Pallas) различного возраста на раковине двустворчатого моллюска. Оз. Дуглас (Douglas Lake), Мичиган, США. Фото В. Богатова.

пользуемых при разведении рыб и домашней птицы. В настоящее время больше половины добываемых в мире двустворчатых моллюсков получают в результате промышленного разведения.

Методы сбора и камеральной обработки пресноводных двустворчатых моллюсков

Методы изучения пресноводных двустворчатых моллюсков описаны в ряде специальных руководств и монографий (Жадин, 1938; Алимов, Богатов, 1975; Старобогатов, 1977; Шкорбатов, Старобогатов, 1990; Богатов и др., 2005).



Крупные двустворчатые моллюски собираются вручную или также как и мелкие — с использованием специальных орудий лова, среди которых наиболее эффективен зубчатый сачок (рис. 5). Кроме того, для сбора моллюсков применяют драги различных конструкций, черпа-

Рис. 5. Зубчатый сачок для ловли Unionidae. По: Жадин, 1938.



Рис. 6. Сбор двустворчатых моллюсков с помощью граблей. Фото И. Аракчеева.

ки, небольшие бредни с привязанной к нижней подборе цепью, невода. Для разовых сборов можно использовать широкие грабли с решёткой на тыльной стороне, выполненной из металлических стержней и проволоки (рис. 6). Мелкие моллюски имеют довольно большую плотность поселения и поэтому обильны в дночерпательных пробах.

Первую фиксацию двустворчатых моллюсков следует проводить 96% этиловым спиртом, который через сутки следует заменить на 70% спирт. Пустые раковины лучше всего сохранять в сухом виде. Чтобы раковины не растрескивались при высыхании, их смазывают глицерином.

Для изучения строения мягкого тела моллюсков их раковины вскрывают. У крупных экземпляров скальпелем или тонким ножом как можно аккуратнее перерезают аддукторы на участке между мантией и створкой, после чего раковина раскрывается. Мелких моллюсков при таком способе легко повредить, поэтому их перед вскрытием выдерживают в течение 1–2 суток в 40–50% растворе этилового спирта. При такой процедуре створки раскрываются за счёт слабой мацерации в зоне прикрепления аддукторов. После этого материал фиксируют в 70% спирте.

Обычно раковина двустворчатых моллюсков измеряется по трём стандартным промерам: длина — расстояние по продольной оси раковины между наиболее удалёнными точками переднего и заднего краёв; высота — расстояние по перпендикуляру к продольной оси раковины между макушкой (высота у макушек), либо лигаментом (высота у лигамента), либо вершиной крыла (высота у крыла) и наиболее удалённой точкой брюшного края; выпуклость — расстояние по перпен-

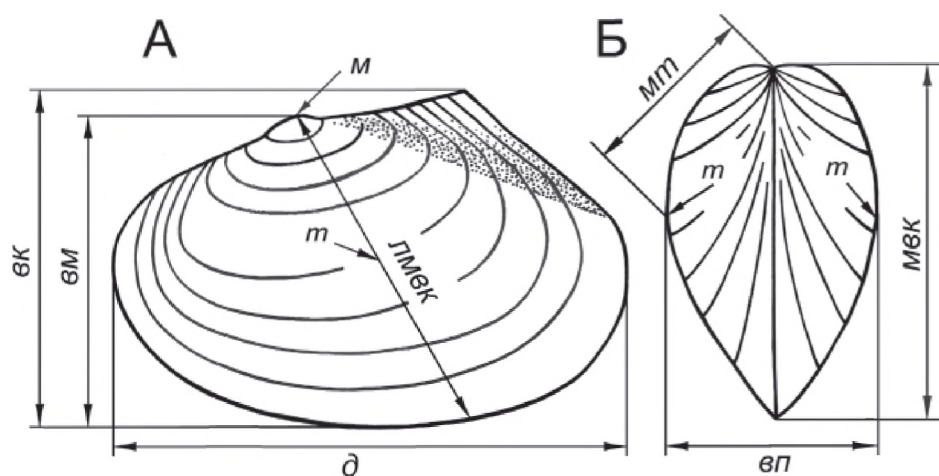


Рис. 7. Основные промеры раковин крупных двустворчатых моллюсков (А — вид сбоку, Б — вид спереди в позиции максимально выпуклого сечения): *м* — макушка, *т* — наиболее выступающая точка боковой поверхности раковины, *vk* — высота раковины у крыла, *vm* — высота у макушки, *д* — длина раковины, *vp* — выпуклость двух створок, *mt* — расстояние между макушкой и наиболее выступающей точкой боковой поверхности раковины, *лмвк* — линия максимально выпуклого контура на боковой поверхности створки, *мвк* — высота максимально выпуклого контура. По: Старобогатов и др., 2004 (частью).

дикуляру к комиссуральной плоскости между наиболее удалёнными от неё точками створок (рис. 1; рис. 7). Высота у лигамента обычно измеряется в случаях сильной изъеденности (коррозии) макушек, сломанном крыле или когда макушка значительно смещена к переднему краю и расположена заметно ниже лигамента. При измерении высоты раковины необходимо указывать, в каком месте было проведено измерение (у макушки, лигамента или крыла). Степень выпуклости раковины (индекс выпуклости) обычно оценивается соотношением выпуклости раковины (В) к её высоте (Н). Если значение индекса В/Н меньше 0,3–0,4 — раковина считается плоской или слабовыпуклой; при значении индекса от 0,3–0,4 до 0,5–0,6 — умеренно выпуклой; от 0,5–0,6 до 0,7 — выпуклой и свыше 0,7 — сильно-выпуклой. Через соотношение высоты раковины (Н) к её длине (L) определяется общая форма раковины. Например, если у моллюсков с неразвитым крылом соотношение Н/L не превышает 0,45, то раковина считается удлинённо-овальной; от 0,5 до 0,6 — овальной, и около 0,7–0,8 — яйцевидной. Наличие островершинного крыла в совокупности с узким передним и задним краями придаёт раковине треугольную форму, а у моллюсков без крыла, но с заметными резкими переходами или уголками между, как минимум, тремя краями раковины (например: передним и спинным, спинным и задним, задним и нижним) раковина оценивается как трапециевидная или овально-четырёхугольная. Суженная за макушками задняя часть

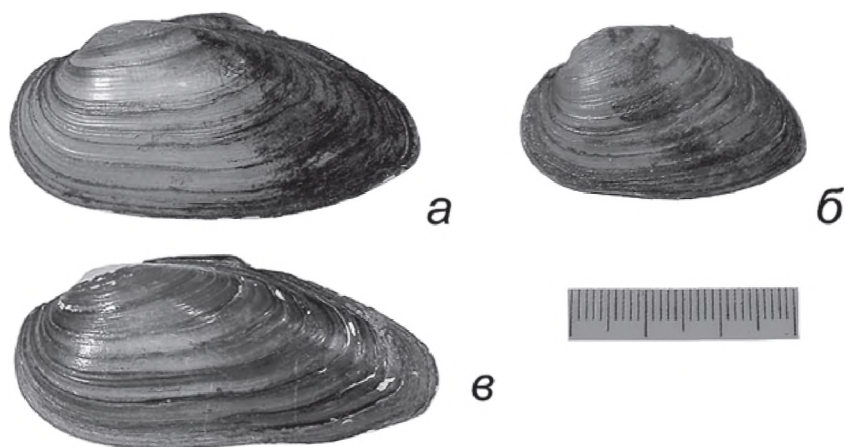


Рис. 8. Раковины перловицы (левые створки) *Unio protractus* Lindholm.

a — раковина, близкая к стандартной форме (задний край створки частично недоразвит), *б* — раковина с неразвитой задней частью (р. Ивица, Тверская обл.; коллекция БПИ ДВО РАН), *в* — раковина с неразвитой задней частью спинного края (Дельта Волги, Белинский канал; коллекция ЗИН РАН). Масштаб 3 см.

раковины придаёт ей коническую форму, а суженная передняя часть раковины — каплевидную или клювовидную.

Важно помнить, что у видов, обладающих аллометрическим типом роста, с увеличением размеров моллюсков соотношения основных промеров раковины могут значительно изменяться. В таких случаях в определительных ключах указываются значения индексов, рассчитанные только для средневозрастных моллюсков, при этом результаты промеров молодых и старых раковин не учитываются, либо их значения оговариваются специально. Кроме того, в процессе развития двусторчатых моллюсков может наблюдаться резкое замедление роста (рис. 8а, б) или, наоборот, разрастание (рис. 9а, б) задней части спинного и/или заднего краёв раковины, т.е. тех её частей, которые не погружены в грунт. В результате общая форма створок может заметно искажаться. При определении таких моллюсков, необходимо обращать внимание на то, что поверхность раковины на участках с угнетённым ростом становится морщинисто-шероховатой, а её призматический и перламутровый слой — тонкими. У экземпляров с разросшимся задним краем линии роста наиболее раннего времени образования, как правило, очерчивают контуры близкие к стандартной форме раковины (рис. 9в). Подобные искажения формы моллюсков не имеют систематического значения и, по-видимому, связаны с воздействием на край мантии, выделяющей раковину, метаболитов сообщества перифитона, развивающегося на омываемых водой участках створок, и состоящего, в основном, из бактерий, водорослей, грибов, мелких беспозвоночных и др. организмов.

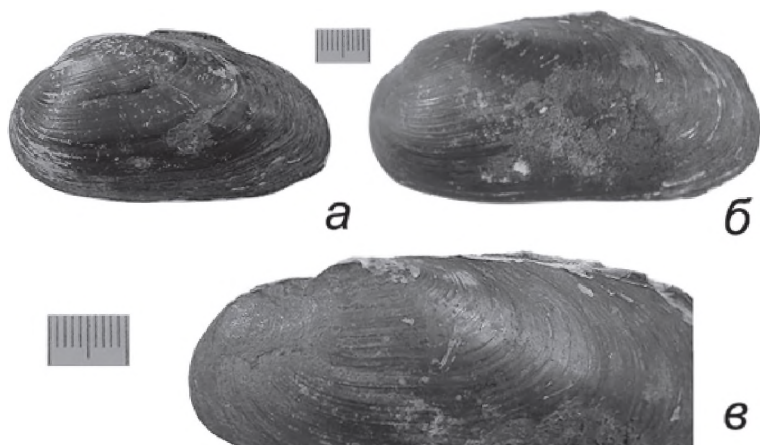


Рис. 9. Раковины перловицы (левые створки) *Crassiana crassa* (Philipsson in Retzius). *a* — стандартная форма (р. Ока у г. Калуга, коллекция ЗИН РАН); *б* — раковина с разросшимся задним краем створки (из коллекции Вестерлунда, коллекция ЗИН РАН); *в* — часть той же раковины: вид створки близ макушки с линиями роста раннего времени образования. Масштаб 1 см.

При видовой идентификации двустворчатых моллюсков иногда применяют компараторный метод, позволяющий сравнивать рисунки внешних контуров поперечных максимально выпуклых сечений створок (МВС). Это сечения, которые проходят через макушку и точки, максимально удалённые в разные моменты образования раковины от комиссуральных плоскостей (обычно МВС проходит под углом к продольной оси раковины) (рис. 7)¹. Существует точка зрения, что

¹ Применявшиеся в 1970–1990 годах прошлого столетия для таксономических целей контуры фронтальных сечений створок (Старобогатов, 1977; Шкорбатов, Старобогатов, 1990), т.е. сечений, проведённых через макушку, перпендикулярно продольной оси раковины, или перпендикулярно линиям, соединяющим нижние края передних и задних зубов (у перловиц), или перпендикулярно середине отпечатков мускулов замыкателей (у беззубок) — не подходят для видовой идентификации двустворчатых моллюсков. У большинства видов *Bivalvia* необходимое для сравнения фронтальное сечение не совпадает с внешним фронтальным контуром створки. При установке раковины передним краем вверх в микроскоп видны контуры максимально выпуклого сечения, но не перпендикулярного продольной оси раковины, а наклонённого до 40 градусов. У моллюсков с развитым крылом при такой позиции видно закилевое поле (закилевую поверхность). Следует также иметь в виду, что у большинства крупных *Bivalvia* в процессе роста задняя часть раковины с большей скоростью отодвигается от комиссуральной плоскости по сравнению с передней частью. Если в этом случае рассматривать контуры фронтальных сечений у разных по размеру раковин, то чем крупнее моллюск, тем видимый в микроскоп внешний контур створки будет дальше смещаться к заднему краю. Фактически в данной ситуации мы будем сопоставлять разные участки створок, т.е. иметь дело с разными кривыми (изменение формы тела в процессе роста наблюдается и по другим характеристикам, например, по изменению траектории нарастания створок и др.). Ситуация становится ещё более сложной, если

у многих таксономических групп моллюсков форма (степень кривизны) контуров МВС видоспецифична. Здесь следует иметь в виду, что раковины двусторчатых моллюсков растут от макушки, и каждая из траекторий нарастания имеет собственную форму кривой/спирали. Направления траекторий нарастания можно проследить, например, на некоторых створках по расходящимся от макушки тёмным полосам (рис. 10). Контуры МВС

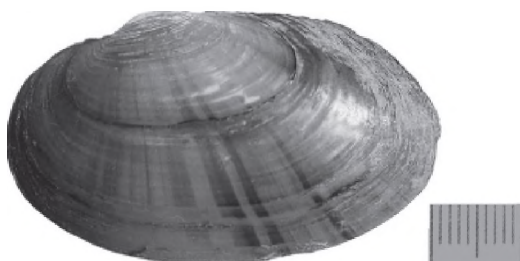


Рис. 10. Левая створка перловицы *Crassiana nana* (Lamarck) с расходящимися от макушки полосами (р. Жаксыкар в окр. г. Актюбинска, коллекция ЗИН РАН). Масштаб 1 см.

представляют собой максимально выпуклую траекторию, по которой происходит нарастание раковин. Контуры таких траекторий наиболее удобны при сопоставлении разных по размеру моллюсков.

Для прорисовки контуров МВС применяют микроскоп (увеличение $6 \times 0,6$) и рисовальный аппарат. Створку под микроскопом устанавливают передним концом вверх в положение, при котором полярные оптические оси микроскопа лежали бы в комиссуральных плоскостях разного времени образования, в том числе и наиболее раннего (подобные плоскости очерчены линиями роста). За начальную точку развёртывания кривой МВС (полярный центр) берут точку схождения у макушки хорошо видимых в микроскоп линий роста (если макушка изъедена, то линии роста прорисовывают до точки их схождения). Считается, что в некоторых случаях полученные контуры могут быть близки к логарифмической или равноугольной спирали. Отличительное свойство логарифмической спирали заключается в том, что угол (его обозначают греческой буквой α) между касательной к любой точке спирали и полярным радиусом (линией, проведённой из полярного центра к точке касания) остаётся для данной спирали постоянным (рис. 11а). Характер кривизны контуров логарифмических спиралей определяется величиной угла α , а также отношением ширины спирали к её высоте (рис. 11б). Если контур максимально выпуклого сечения отличается от логарифмической спирали, то угол α в процессе роста может увеличиваться (тогда с возрастом раковина становится более выпуклой) или уменьшаться (тогда с возрастом раковина становится более плоской). В некоторых случаях траектории нарастания створок представлены иными кривыми или ломаными линиями, не имеющими отношение к спиралям.

раковину устанавливают по линии, проходящей через нижние края зубов, либо через середины мускульных отпечатков. В результате можно получить разные контуры даже у близких по размеру моллюсков одной и той же генерации, т.к. зубы/отпечатки по отношению к продольной оси раковины могут находиться под разными углами (разные контуры у одноразмерных особей могут получаться при фронтальном положении моллюска и при условии, если максимально выпуклые сечения створок находятся под разными углами к продольной оси раковины).

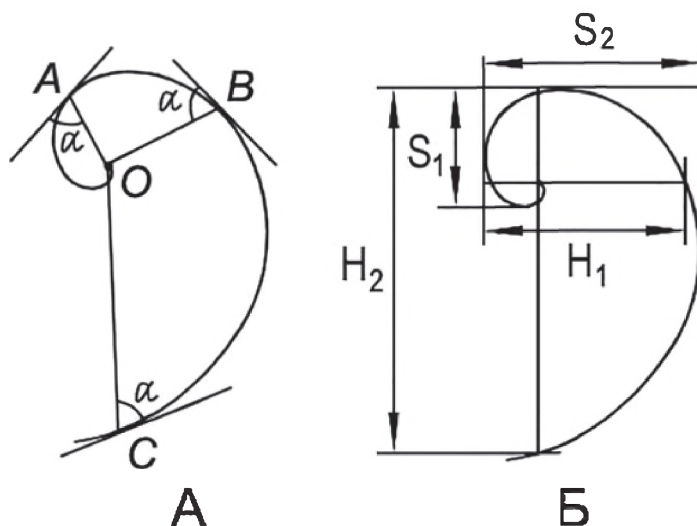


Рис. 11. Логарифмические спирали.

А — постоянный угол логарифмической спирали, α . (O — полярный центр; OA , OB и OC — полярные радиусы); Б — соотношение между выпуклостью логарифмической спирали S к её высоте H в двух произвольно взятых позициях — S_1 , S_2 и H_1 , H_2 , соответственно.

В определительных ключах для приблизительной характеристики степени кривизны максимально выпуклых контуров, близких к логарифмическим спиралям, используют индекс выпуклости МВС, представляющий собой соотношение выпуклости раковины к высоте/длине МВС, т.е. линии между макушкой и брюшным краем раковины, проведённой через точку максимально удалённую от комиссуральной плоскости (рис. 7, *лмвк*). Иногда используют отношение выпуклости раковины к расстоянию между макушкой и точкой максимально удалённой от комиссуральной плоскости. Чем ближе кривая соответствует логарифмической спирали, тем более точно проводится определение моллюсков с помощью индексов выпуклости МВС. Если максимально выпуклое сечение у разных по размеру моллюсков наклонено к продольной оси раковины примерно под одинаковым углом — в определительных ключах используют обычный индекс выпуклости (отношение выпуклости раковины к её высоте). Такой подход особенно актуален для моллюсков с удлинённо-овальной или эллиптической формой раковины, для которых точное определение высоты/длины МВС проблематично. Важно помнить, что при заметном отклонении кривой контура МВС от логарифмической спирали, обычный индекс выпуклости и индекс выпуклости МВС оцениваются для средневозрастных моллюсков, а при значительном изменении угла α индексы выпуклости оцениваются для разных произвольно выбранных размерных групп, либо приводятся уравнения зависимости индексов выпуклости от каких-либо линейных параметров раковины.

Список литературы

- Алимов А.Ф., Богатов В.В. 1975. Рост беззубки *Anodonta piscinalis* в водохранилищах Калининской области // Зоол. ж. Т. 54. Вып. 1. С. 27–31.
- Андрусов Н.И. 1897. Ископаемые и живущие *Dreissensidae* Евразии // Тр. СПб. общ-ва естествоисп. Отд. геол. и мин. Т. 25. С. i–iv, 1–683. (Докт. дис. Н.И. Андрусова.)
- Богатов В.В., Старобогатов Я.И., Прозорова Л.А. 2005. Моллюски рода *Colletopterum* (Anodontinae, Bivalvia) России и сопредельных территорий // Зоол. ж. Т. 84. № 9. С. 1050–1063.
- Богущая Н.Г., Кияшко П.В., Насека А.М., Орлова М.И. 2013. Определитель рыб и беспозвоночных Каспийского моря. Т. 1. Рыбы и моллюски. СПб.; М.: Т-во науч. изданий КМК. 543 с.
- Жадин В.И. 1933. Пресноводные моллюски СССР. Л.: Ленсбтехиздат. 232 с.
- Жадин В.И. 1938. Семейство Unionidae. Фауна СССР. Моллюски. Т. 4. Вып. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 170 с.
- Жадин В.И. 1952. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР. Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим институтом академии наук СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 346 с.
- Зевина Г.Б. 1958. Моллюски *Mytilaster lineatus* (Gmelin) и *Dreissena polymorpha* Pall. в обрастающих на Каспийском море // Изв. АН Туркм. ССР. № 4. С. 57–62.
- Кантор Ю.И., Шилейко. А.А. 1994. О разнообразии моллюсков // В.Е. Соколов, Ю.С. Решетников (ред.). Биоразнообразие. Степень таксономической изученности. М.: Наука. С. 86–97.
- Корнюшин А.В. 1996. Двустворчатые моллюски надсемейства Pisidioidea Палеарктики (фауна, систематика, филогения). Киев. 175 с.
- Линдгольм В.А. 1932. Пресноводные моллюски из плиоценовых отложений по р. Иртышу // Тр. Всесоюз. геол.-развед. объединения НКТП СССР. Вып. 239. С. 3–27 + 7 табл.
- Ляхнович В.П., Каратаев А.Ю., Ляхов С.М., Андреев Н.И., Андреева С.И., Афанасьев С.А., Дыга А.К., Закутский В.П., Золотарева В.И., Львова А.А., Некрасова М.Я., Осадчих В.Ф., Плигин Ю.В., Протасов А.А., Тищиков Г.М. 1994. Условия обитания // Я.И. Старобогатов (ред.). Дрейссена, *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia, Dreissenidae). Систематика, экология и практическое значение. М.: Наука. С. 109–119.
- Старобогатов Я.И. 1970. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование водоёмов земного шара. Л.: Наука. 372 с.
- Старобогатов Я.И. 1977. Класс двустворчатые моллюски *Bivalvia* // Определитель пресноводных беспозвоночных европейской части СССР (планктон и бентос). Л.: Гидрометеиздат. С. 123–151.
- Старобогатов Я.И. 1994. Систематика и палеонтология // Я.И. Старобогатов (ред.). Виды фауны России и сопредельных стран. Дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia, Dreissenidae). М.: Наука. С. 18–46.
- Старобогатов Я.И., Андреева С.И. 1994. Ареал // Я.И. Старобогатов (ред.). Виды фауны России и сопредельных стран. Дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia, Dreissenidae). М.: Наука. С. 47–53.
- Старобогатов Я.И., Корнюшин А.В. 1986. Особенности яйцеживорождения и систематика сфериид (Bivalvia Pisidioidea Sphaeriidae) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 152. С. 30–41.
- Старобогатов Я.И., Прозорова Л.А., Богатов В.В., Саенко Е.М. 2004. Моллюски // С.Я. Цаллолихин (ред.). Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 6. Моллюски, полихеты, немертины. СПб.: Наука. С. 9–491.

- Шевченко Т.К. 1949. О движении дрейссены // Природа. № 9. С. 82–83.
- Шкорбатов Г.Л., Старобогатов Я.И. (ред.). 1990. Методы изучения двусторчатых моллюсков // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 219. Л. 208 с.
- Bogatov V.V., Prozorova L.A., Starobogatov Y.I. 2003. The family Margaritiferidae (Mollusca: Bivalvia) in Russia // *Ruthenica*. V. 13. No 1. P. 41–52.
- Bouchet P., Rocroi J.-P., Frýda J., Hausdorf B., Ponder W., Valdés Á., Warén A. 2005. Classification and nomenclator of gastropod families // *Malacologia: International Journal of Malacology*. 47 (1–2). Hackenheim. Germany: ConchBooks. 397 p.
- Gmelin J.F. 1791. *Caroli a Linne Systema Naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species; cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. Editio decimo tertia, reformata. Tomus 1, pars 6. Lipsia (Leipzig): G.E. Beer. P. 3021–3910.
- Holandre J. 1836. Faune de département de la Moselle. Mollusques ou coquilles terrestres et fluviales des environs de Metz. Metz, Thiel, 58 p.
- Kantor Yu.I., Vinarski M.V., Schileyko A.A. 2010. Catalogue of the continental mollusks of Russia and Adjacent territories. Version 2.3. Электронная публикация: http://www.ruthenica.com/documents/Continental_Russian_molluscs_ver 2-3-1.pdf
- Korniushin A.V. 2001. Taxonomic revision of the genus *Sphaerium* sensu lato in the Palaearctic Region, with some notes on the North American species (Bivalvia: Sphaeriidae) // *Archiv für Molluskenkunde*. Band, 129 (1/2). P. 77–122.
- Küster H.C. 1838. Die Gattung *Anodonta* nebst den übrigen Najaden mit unvollkommenem Schloss Systematisches Conchylien-Cabinet von Martini und Chemnitz. Bd. 9. Abth. 1. P. 41–64.
- Lamarck J.P.B.A. de Monet de. 1819. Histoire naturelle des animaux sans vertebres, presentant les caracteres generaux et particuliers de ces animaux, leur distribution, leurs classes, leurs familles, leurs genres, et la citation des principales especes qui s'y rapportent; precede d'une introduction offrant la determination des caracteres essentiels de l'animal, sa distinction du vegetal et des autres corps naturels, enfin, l'exposition des principes fondamentaux de la zoologie. Tome sixieme. Premiere partie. Paris: Verdiere. P. i–vi + 1–343.
- Linnaeus C. 1758. *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. Tomus 1. Editio decima, reformata. Holmia (Stockholm): Laurentii Salvii. iv + 824 p.
- Nilsson S. 1822. *Historia Molluscorum Sveciae terrestrium et fluviatilim breviter delineata*. Lund, 124 p.
- Pallas P.S. 1771. Reise durch verschiedene Provinzen des Russischen Reichs. Erster Theil. Physicalische Reise durch verschiedene Provinzen des Russischen Reichs im 1768 und 1769sten Jahre. St. Petersburg: Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften. [12] + 504 p. Tabs. 1–11 + Tabs. A–L.
- Pfeiffer C. 1825. *Naturgeschichte Deutcher Land- und Susswasser-Mollusken*, 2. Weimar, Verlage des Grossherzogt. Sachs, 40 p.
- Retzius A. J. 1788. *Dissertatio historico-naturalis sistens nova Testaceorum genera*. Quam venia ampliss. facult. philosophicae preside D. M. Andr. J. Retzio ... defert L. M. Philipsson ... in-4°, Lundae, 23 p.
- Rossmässler E.A. 1835. *Iconographie der Land- und Süsswasser-Mollusken Europa's, mit vorzüglicher Berücksichtigung der Europäischen noch nicht abgebildeten Arten*. Dresden, Leipzig, 1(1). P. 1–132.
- Rossmässler E.A. 1836a. *Iconographie der Land- und Süsswasser-Mollusken Europa's, mit vorzüglicher Berücksichtigung der Europäischen noch nicht abgebildeten Arten*. Dresden, Leipzig, 1(3). P. 1–33.

- Rossmässler E.A. 1836b. Iconographie der Land- und Süßwasser-Mollusken Europa's, mit vorzüglicher Berücksichtigung der Europäischen noch nicht abgebildeten Arten. Dresden, Leipzig, 1(4). P. 1–27.
- Spengler L. 1793. Beskrivelse over et nyt Slaegt af de toskallede Konkylier, forhen af mig kaldet Chaena, saa og over det Linnéiske Slaegt Mya, hvilket nøiere bestemmes, og inddeles I tvende Slaegter. Skrifter af Naturhistorie-Selskabet, Kiøbenhavn, 3(1). P. 16–69.
- Westerlund C.A. 1871. Exposé critique des mollusques de terre et d'eau douce de la Suède et de la Norvège. Nova Acta Societatis Regiae Scientiarum Upsaliensis, ser. 3, 8(1). P. 1–200.

Ключ для определения семейств пресноводных двустворчатых моллюсков

- 1(4). Внутренняя поверхность створки перламутровая. У европейских пресноводных представителей макушки сдвинуты вперёд, но не на самый передний конец раковины.
- 2(3). Передние зубы хорошо развиты на обеих створках, а задние полностью отсутствуют или представлены едва заметными валиками. Отпечаток переднего аддуктора, хотя бы частично, неправильно морщинистый. Вынашивание гложидий осуществляется как в наружных, так и во внутренних полужабрах.....**Margaritiferidae** Haas, 1940 (с. 299).
В европейской части России семейство представлено одним родом *Margaritifera* Schumacher, 1816.
- 3(2). Хорошо развиты и передние и задние зубы, или зубы замка полностью отсутствуют. Отпечаток переднего аддуктора гладкий или с тонкими линиями. Вынашивание гложидий осуществляется в наружных полужабрах .
.....**Unionidae** Fleming, 1828 (с. 301).
- 4(1). Внутренняя поверхность створки не перламутровая, матовая. Форма раковины другая.
- 5(6). Макушки сдвинуты на самый передний конец раковины, что придаёт ей треугольную, каплевидную или клювовидную форму. Угол, образованный макушкой — острый; часто имеется более или менее выраженный килевой перегиб**Dreissenidae** Gray, 1840 (с. 313).
- 6(5). Раковина округлая, округло-овальная или округло-треугольная. Макушки округлые, располагаются посередине спинного края створок или могут быть слегка смещены вперёд или назад. Килевой перегиб отсутствует
.....**Sphaeriidae** Deshayes, 1855 (1820) (с. 315).

Семейство MARGARITIFERIDAE Haas, 1940

Типовой род: *Margaritifera* Schumacher, 1815.

Замок состоит только из кардинальных зубов (один кардинальный зуб в правой створке и два — в левой), или из кардинальных и слабо выраженных латеральных зубов. Задние края мантии раздельные, супраанальное отверстие не выражено. Жабры в задней части не сращены с мантией. Вынашивание гложидий осуществляется как в наружных, так и во внутренних полужабрах.

В европейской части России только один род *Margaritifera* Schumacher, 1816, представители которого обитают в речках, характеризующихся быстрым течением и чистотой воды, протекающих среди кристаллических пород.

Род *Margaritifera* Schumacher, 1816

Типовой вид: *Mya margaritifera* Linnaeus, 1758.

Раковина прочная, овальная, овально-вытянутая или почковидная. В последнем случае брюшной край вогнутый. В зависимости от внешних условий задний край раковины может быть укороченным или вытянутым. Длина жемчужниц в южной части ареала достигает 15 см и более. Макушечная скульптура представлена слабыми концентрическими морщинками или отсутствует. Замок состоит только из кардинальных зубов (один кардинальный зуб в правой створке и два — в левой створке). На замочном крае под лигаментом имеются следы редуцированных латеральных зубов в виде узких валиков. Внутри мантии может образовываться жемчуг. Моллюски малоподвижны. Обитая на быстром течении среди камней, у жемчужниц в процессе роста часто формируется искривлённая раковина. В редких случаях может замедляться рост заднего края раковины, в результате чего моллюски приобретают яйцевидную форму.

Комментарии. В пределах Севера европейской части России обнаружено 3 вида жемчужниц — *Margaritifera margaritifera* (Linnaeus, 1758), *M. elongata* (Lamarck, 1819) и *M. borealis* (Westerlund, 1871), хорошо различимых по выпуклости максимально-выпуклого сечения (МВС) створки. В определительном ключе для этих видов приводятся соотношения выпуклости раковины (В) к её максимальной высоте (Н). Поскольку показатели В/Н жемчужниц увеличиваются с увеличением линейных размеров раковин, приведённые в тексте значения В/Н относятся только к среднеразмерным моллюскам с длиной створок 7–11 см.

В настоящее время у части специалистов, занимающихся биологией европейских жемчужниц, нет уверенности в самостоятельности *M. elongata* и *M. borealis*. Действительно, компараторный метод не даёт ответа на вопрос, являются ли выделенные с его помощью формы МВС доказательством самостоятельности видов или это пример внутривидовой изменчивости. По-видимому, таксономические проблемы, связанные с составом рода *Margaritifera*, будут решаться в рамках будущих исследований с применением иных современных методов (например, молекулярно-генетического).

Ключ для определения видов рода *Margaritifera*

- 1(2). Раковина выпуклая. Отношение выпуклости раковины к её максимальной высоте не меньше 0,65.....
.....*Margaritifera borealis* (Westerlund, 1871) (вкл. табл. I, рис. 1 а–з).
— *borealis* Westerlund, 1871: 168 (*Margaritana margaritifera* f.).
Редкий вид, обитающий на севере Европы. Моллюски встречаются в реках на быстром течении.
- 2(1). Раковина уплощённая или умеренно выпуклая. Отношение выпуклости раковины к её максимальной высоте меньше 0,62.

- 3(4). Раковина уплощённая: отношение выпуклости раковины к её максимальной высоте не превышает 0,56
 *Margaritifera margaritifera* (Linnaeus, 1758) (вкл. табл. I, рис. 2а–д).
 — *margaritifera* Linnaeus, 1758: 651 (*Mya*).
 Массовый вид, распространённый на севере Европы. Моллюски обитают в реках на участках с быстрым течением.
- 4(3). Раковина умеренно выпуклая. Отношение выпуклости раковины к её максимальной высоте 0,58–0,62
 *Margaritifera elongata* (Lamarck, 1819) (вкл. табл. I, рис. 3а–в).
 — *elongata* Lamarck, 1819: 70 (*Unio*).
 Массовый вид, распространённый на севере Европы. Моллюски обитают в реках на участках с быстрым течением.

Семейство UNIONIDAE Fleming, 1828

Типовой род: *Unio* Philipsson in Retzius, 1788.

Замок выражен или отсутствует. Вводной и выводной сифоны разделены диафрагмой. Наружный жаберный листок сращён с мантией. Вынашивание глосидий осуществляется в наружных полужабрах.

Ключ для определения подсемейств семейства Unionidae

- 1(4). Передние и задние зубы имеются.
- 2(3). Раковина удлинённо овальная, овальная или овально-коническая. Макушечная скульптура представлена двумя расходящимися рядами бугорков, либо бугорками и заметными валиками в виде букв V или W, либо валиками в виде буквы W. Передние зубы пластинчатые. Яйца окрашены в ярко-жёлтые или бледно-жёлтые цвета **Unioninae** s. str. (с. 302). В европейской части России подсемейство представлено одним родом *Unio* Philipsson in Retzius, 1788.
- 3(2). Раковина коротко-овальная, овальная или трапециевидная. Спинной край часто выгнут в виде широкого горба. Макушечная скульптура представлена вложенными друг в друга тонкими валиками в виде греческой буквы омега, либо двумя рядами спрямлённых валиков, сдвинутых по отношению друг к другу. Передние зубы треугольные или трапециевидные. Яйца окрашены в красный цвет **Psilunioninae** Starobogatov, 1970 (с. 304). В европейской части России подсемейство представлено родом *Crassiana* Servain, 1882.
- 4(1). Передние и задние зубы отсутствуют.
- 5(6). Раковина разной степени выпуклости. Высота отпечатков задних мускулов-замыкателей обычно меньше трети высоты раковины за лигаментом. Мантийная линия у заднего края узкая, слабо заметная. Макушечная скульптура в виде тонких спрямлённых валиков, либо тонких концентрических расходящихся валиков. Передний край раковины широкий, если

- узкий, то макушечная скульптура в виде тонких спрямлённых валиков
 **Anodontinae** Rafinesque, 1820 (с. 306).
 В европейской части России подсемейство представлено двумя родами: *Anodonta* Lamarck, 1799 и *Colletopterum* Bourguignat, 1876.
- 6(5). Раковина плоская или умеренно выпуклая. Высота отпечатков задних мускулов замыкателей около или больше трети высоты раковины за лигаментом. Мантийная линия у заднего края раковины широкая, обычно хорошо заметная. Макушечная скульптура в виде крупных коротких валиков или отсутствует. Передний край раковины узкий.....
 **Pseudanodontinae** Stadnichenko, 1984 (с. 311).
 В европейской части России подсемейство представлено родом *Pseudanodonta* Bourguignat, 1876

Подсемейство **Unioninae** s. str.

Типовой род: *Unio* Philipsson in Retzius, 1788.

Раковина удлинённо овальная, овальная или овально-коническая, средних размеров. Длина раковины 5–8 см, отдельные раковины могут достигать 10–12 см. Задний край на конце образует суженный клюв или конус. Окраска periostracума от жёлтой и жёлто-зелёной, до коричневой и почти чёрной. Макушечная скульптура представлена двумя расходящимися рядами бугорков, либо бугорками и заметными валиками в виде букв V или W, либо валиками в виде буквы W, причём вершины этих валиков выступающие (вкл. табл. I, рис. 4, 5, 11). Кардинальные и латеральные зубы пластинчатые, расположены на одной слабо выгнутой линии, или под малозаметным углом друг к другу. Папиллы вводного сифона тонкие, упругие, сформированы в 4–5 рядов (вкл. табл. I, рис. 6, 10). Яйца окрашены в ярко жёлтые или бледно жёлтые цвета.

Комментарии. В разделе, посвящённом двустворчатым моллюскам, определителя пресноводных беспозвоночных России (Старобогатов и др., 2004) род *Unio* был представлен четырьмя видами: *Unio limosus* Nilsson, 1822, *U. rostratus* Lamarck, 1799, *U. protractus* Lindholm, 1922 и *U. pictorum* (Linnaeus, 1758). Кроме того, там же был выделен род *Tumidiana* Servain, 1882, в состав которого были включены три вида, ранее относимые к роду *Unio*: *Tumidiana conus* (Spengler, 1793), *T. tumida* (Philipsson in Retzius, 1788) и *T. mulleri* (Rossmassler, 1838). В результате таксономической ревизии было установлено, что между представителями родов *Unio* и *Tumidiana* (sensu Старобогатов и др., 2004) нет различий достаточных для отнесения их к разным родам. Целесообразнее в пределах рода *Unio* выделить два подрода: *Unio* s. str. и *Tumidiana*, представители которых отличаются формой раковины и взаиморасположением передних и задних зубов.

Также установлено, что название *Unio rostratus* является синонимом *U. pictorum*, а название *Tumidiana mulleri* — синонимом названия *U. protractus* (часть особей, хранящихся в коллекции ЗИН РАН и определённых ранее как *U. mulleri*, по кривизне контура МВС оказались неотличимы от *U. tumida*). Кроме того, подтверждена самостоятельность вида *U. longirostris* в составе подрода *Tumidiana*. Ранее название *U. longirostris* считалось синонимом названия *U. pictorum*.

Род *Unio* Philipsson in Retzius, 1788Типовой вид: *Mya pictorum* Linnaeus, 1758Ключ для определения подродов рода *Unio*

- 1(2). Раковина удлинённо-овальная. Отношение высоты раковины к её длине обычно меньше 0,47 (чаще всего находится в пределах 0,42–0,45). Передние и задние зубы расположены на одной слабо выгнутой линии. Макушечная скульптура представлена двумя расходящимися рядами бугорков, либо комбинацией бугорков и валиков в виде букв V или W, либо почти незаметна. Периостракум обычно окрашен в жёлтый цвет *Unio* s. str. (с. 304).
- 2(1). Раковина овальная или овально-коническая. Отношение высоты раковины к её длине обычно выше 0,5 (чаще всего находится в пределах 0,52–0,55). Передние зубы заметно опущены. Макушечная скульптура представлена валиками в виде буквы W, либо комбинацией бугорков и валиков в виде букв V или W, либо почти незаметна. В окраске периостракума преобладают зелёные или коричневые тона *Tumidiana* Servain, 1882.

Подрод *Tumidiana* Servain, 1882Типовой вид: *Unio tumidus* Philipsson in Retzius, 1788.Ключ для определения видов подрода *Tumidiana*

- 1(2). Раковина овально-коническая, умеренно выпуклая. Отношение В/Н не превышает 0,65
 *Unio tumidus* (Philipsson in Retzius, 1788) (вкл. табл. I, рис. 12 а–в).
 — *tumidus* Philipsson in Retzius, 1788: 17.
 [= *Unio ovalis* (Montagu, 1803) partim, *Unio mulleri* Rossmässler, 1836 partim].
 Вид распространён в Европе (кроме севера и северо-востока) и на юге Восточной Сибири (река Иртыш, бассейн Оби).
- 2(1). Раковина овальная или овально-коническая, выпуклая или сильновыпуклая. Отношение В/Н превышает 0,65.
- 3(4). Раковина овальная, выпуклая. Лигамент крупный, заметно возвышается над спинным краем. Отношение В/Н составляет 0,65–0,71
 *Unio longirostris* Rossmässler, 1836 (вкл. табл. I, рис. 13 а–д).
 — *longirostris* Rossmässler, 1836a: 26.
 Вид распространён в Европе (кроме севера и северо-востока) и на юге Восточной Сибири.
 Форма контура максимально-выпуклого сечения сходна с таковой у *U. pictorum*.
- 4(3). Раковина овально-коническая, сильновыпуклая. Лигамент обычно не возвышается над спинным краем, а если возвышается, то только своей передней частью. Отношение В/Н превышает 0,68
 *Unio conus* (Spengler, 1793) (вкл. табл. I, рис. 14 а–д).
 — *conus* Spengler, 1793: 60–61.

[= *Unio ovalis* (Montagu, 1803) partim].

Вид распространён в Европе (кроме севера и северо-востока).

Подрод *Unio* s. str.

Типовой вид: *Mya pictorum* Linnaeus, 1758.

Ключ для определения видов подрода *Unio*

- 1(4). Раковина выпуклая или умеренно выпуклая. В левой створке выемка между внутренним и внешним передними зубами хорошо выражена. Отношение В/Н меньше 0,70.
- 2(3). Раковина умеренно выпуклая. Отношение В/Н 0,58–0,64
Unio protractus Lindholm, 1932 (вкл. табл. I, рис. 7 а–в).
 — *protractus* Lindholm, 1932: 15–16, pl. 5, fig. 1, 2, 4–7.
 [= *Unio mulleri* Rossmässler, 1836 partim].
 Вид распространён в Европе (кроме севера и северо-востока) и на юге Восточной Сибири (возможно до Алтая).
Комментарии. В разделе, посвящённом крупным двустворчатым моллюскам, определителя пресноводных беспозвоночных России (Старобогатов и др., 2004) на таблице 18, рис. 5–6 под названием *Tumidiana muelleri* приведён рисунок взрослого экземпляра *U. protractus*.
- 3(2). Раковина выпуклая. Отношение В/Н 0,65–0,70
Unio pictorum (Linnaeus, 1758) (вкл. табл. I, рис. 8 а–в).
 — *pictorum* Linnaeus, 1758: 671 (*Mya*) [= *Unio rostratus* Lamarck, 1799].
 Ареал вида охватывает Европу (кроме севера и северо-востока), Западное Закавказье и юго-восточную часть Сибири. Интродуцирован в окрестностях города Чита.
Комментарии. Форма контура максимально выпуклого сечения (МВС) сходна с таковой у *U. longirostris*.
- 4(1). Раковина сильновыпуклая, почти цилиндрическая. В левой створке выемка между внутренним и внешним передними зубами малозаметна. Отношение В/Н больше 0,74 (чаще всего 0,74–0,82)
Unio limosus Nilsson, 1822 (вкл. табл. I, рис. 9 а–в).
 — *limosus* Nilsson, 1822: 110–111.
 Вид распространён в Европе (кроме севера и северо-востока), интродуцирован в окрестностях города Чита.

Подсемейство *Psilunioninae* Starobogatov, 1970

Типовой род: *Psilunio* Stefanescu, 1896.

Род *Crassiana* Servain, 1882

Типовой вид: *Unio crassus* Philipsson in Retzius, 1788.

Раковина коротко-овальная, овальная, овально-четырёхугольная или эллиптическая, прочная, средних размеров (5–8 см, некоторые раковины достигают

10–12 см). Спинной край часто заметно выгнут, задний край опущен к низу. Макушечная скульптура представлена вложенными друг в друга тонкими округлыми или слегка изогнутыми валиками в виде греческой буквы омега, либо двумя рядами спрямлённых валиков, сдвинутых по отношению друг к другу (вкл. табл. II, рис. 15 а, б). Кардинальные и латеральные зубы расположены под заметным углом друг к другу. Кардинальный зуб правой створки массивный, округло-треугольный, конический или трапециевидный, зазубренный. Латеральный зуб несколько изогнутый, зазубренный по гребню. Кардинальные зубы левой створки массивные, зазубренные, лежащие один за другим. Латеральные зубы прямые, по периферии с насечками. Папиллы вводного сифона тонкие, упругие (вкл. табл. II, рис. 16). Яйца окрашены в красный цвет.

Комментарии. В разделе по моллюскам определителя пресноводных беспозвоночных России (Старобогатов и др., 2004) род *Crassiana* был представлен шестью видами, отнесёнными к двум под родам: *Crassiana* s. str. и *Bataviana* Servan, 1882. Последующие исследования, проведённые на основе коллекции ЗИН РАН, а также новые многочисленные сборы из бассейна реки Медведица (Тверская обл.) и р. Великой (окр. Пскова), хранящиеся в коллекции БПИ ДВО РАН, показали несостоятельность подразделения рода *Crassiana* на два под рода.

Также установлено, что названия *Crassiana fuscula* (Rossmässler, 1836), *C. cyprinorum* (Bourguignat in Locard, 1882) и *C. irgizlaica* (Lindholm, 1904) являются синонимами названия *C. musiva* (Spengler, 1793). Выявлено, что представители рода *Crassiana* могут образовывать гибриды с особями рода *Unio* под рода *Tumidiana*. При этом форма раковины оказывается почти неотличимой от представителей под рода *Tumidiana*, однако кардинальные зубы гибридных раковин обычно сохраняют пирамидальную форму, характерную для рода *Crassiana*.

Ключ для определения видов рода *Crassiana*

- 1(2). Раковина яйцевидная или овальная, умеренно выпуклая. Примакушечная область плоская, почти не выступает над контуром створки. Отношение В/Н меньше 0,6.....
..... *Crassiana nana* (Lamarck, 1819) (вкл. табл. II, рис. 17 а–г).
..... — *nana* Lamarck, 1819: 76 (*Unio*).
Вид распространён в Европе (кроме северных районов). Моллюски обитают в реках на участках, характеризующихся выраженным течением. Иногда обитают в речных затонах.
- 2(1). Раковина овальная, удлинённо-овальная или четырёхугольная, выпуклая или сильновыпуклая. Примакушечная область раковины выгнута, заметно выступает над контуром створки. Отношение В/Н превышает 0,6.
- 3 (4) Раковина овальная или удлинённо-овальная, у крупных особей массивная, выпуклая. Отношение В/Н 0,60–0,66.....
..... *Crassiana musiva* (Spengler, 1793) (вкл. табл. II, рис. 18 а–ж).
..... — *musivus* Spengler, 1793: 57 (*Unio*).
[= *Crassiana fuscula* (Rossmässler, 1836), *C. cyprinorum* (Bourguignat in Locard, 1882), *C. irgizlaica* (Lindholm, 1904)].

Вид распространён в Европе (кроме северных районов). Моллюски обитают в реках на участках, характеризующихся выраженным течением.

Комментарии. Полиморфный массовый вид. Для *C. musiva* характерна высокая изменчивость соотношения высоты и длины раковины в пределах одного и того же водоёма/биотопа (вкл. табл. II, рис. 18 а–г). Известны гибриды *Crassiana musiva* и *Unio longirostris*, сходные по общей форме раковины с *U. longirostris*, а по строению кардинальных зубов — с *C. musiva*.

- 4(3). Раковина овальная или овально-четырёхугольная, у крупных особей массивная, сильновыпуклая. Отношение В/Н у молодых особей более 0,67, а у взрослых особей — более 0,70.....
 *Crassiana crassa* (Philipsson in Retzius, 1788) (вкл. табл. II, рис. 19 а–д).
 — *crassus* Philipsson in Retzius, 1788: 17 (*Unio*).
 [= *Unio pseudolittoralis* Clessin, 1875 partim].

Редкий вид, распространённый в Европе (кроме северных районов). Моллюски обитают в реках на участках, характеризующихся выраженным течением.

Комментарии. Некоторые специалисты считают, что сильная выпуклость раковины, не является видоспецифичным признаком *C. crassa*, однако, в отличие от остальных видов рода сильная выпуклость створок не только у взрослых (вкл. табл. II, рис. 19 в–д), но и у молодых особей *C. crassa* (вкл. табл. II, рис. 19 а, б) может служить подтверждением самостоятельности данного вида.

Подсемейство *Anodontinae* Rafinesque, 1820

Типовой род: *Anodonta* Lamarck, 1799.

Зубы отсутствуют. Макушка смещена к переднему краю и расположена на одном уровне с лигаментом или ниже. Спинной край у молодых особей спрямлённый. Некоторые представители подсемейства имеют развитое крыло. Самая задняя точка раковины расположена близ середины высоты раковины, или немного ниже. Макушечная скульптура в виде концентрических расходящихся тонких валиков или широкого ряда спрямлённых тонких валиков. Высота отпечатков задних мускулов-замыкателей обычно меньше трети высоты раковины. Мантийная линия у заднего края узкая, слабозаметная.

В пределах европейской части России подсемейство представлено 2 родами: *Anodonta* Lamarck, 1799 и *Colletopterum* Bourguignat, 1876.

Ключ для определения родов подсемейства *Anodontinae*

- 1(2). Раковины очень крупные, длиной до 20 см и более. Наружная поверхность створок чаще всего морщинистая. Макушечная скульптура в виде концентрических расходящихся тонких валиков.....
 *Anodonta* Lamarck, 1799 (с. 307).
 2(1). Раковины средних размеров, длиной до 10–14 см. Боковая поверхность чаще всего гладкая. Макушечная скульптура в виде ряда спрямлённых тонких валиков..... *Colletopterum* Bourguignat, 1876 (с. 308).

Род *Anodonta* Lamarck, 1799

Типовой вид: *Mytilus cygneus* Linnaeus, 1758.

Раковины очень крупные, разной степени выпуклости, длиной до 20 см и более. Боковая поверхность чаще всего морщинистая. Высота отпечатков задних мускулов-замыкателей обычно меньше трети высоты раковины за лигаментом. Мантийная линия у заднего края узкая, слабозаметная. Макушечная скульптура в виде тонких концентрических расходящихся валиков (вкл. табл. II, рис. 20 а, б). Передний край раковины широкий. Вводной сифон эллиптический. Папиллы вводного сифона канатообразные, упругие, при заборе воды не вывернуты наружу.

В малакофауне России установлены три вида данного рода.

Ключ для определения видов рода *Anodonta*

- 1(2). Спинной край у молодых и взрослых раковин чаще всего параллелен брюшному краю. Если смотреть на створку сверху под углом около 20 градусов к вертикальной оси, то примакшечная поверхность значительно приподнята. Раковина сильновыпуклая. Отношение В/Н превышает 0,7....
.....*Anodonta zellensis* (Gmelin, 1791) (вкл. табл. II, рис. 21 а–в).
..... — *zellensis* Gmelin, 1791: 3362 (*Mytilus*).
Вид распространён в Европе (кроме крайнего севера и северо-востока). Моллюски обитают в реках, озёрах и прудах на илисто-песчаном или илистом грунте.
- 2(1). Спинной край у молодых раковин чаще всего наклонен вперёд, у взрослых раковин он обычно выгнутый или параллелен спинному краю. Отношение В/Н меньше 0,6, а если больше, то примакшечная область плоская.
- 3(4). Если смотреть на створку сверху под углом около 20 градусов к вертикальной оси, то примакшечная поверхность очень плоская. У раковин длиной до 4–5 см, отношение В/Н не превышает 0,3. С возрастом выпуклость створок заметно увеличивается, в результате чего особи длиной больше 10 см становятся очень выпуклыми. Отношение В/Н при длине раковины 10–11 см составляет около 0,5, а при длине 17–20 см превышает 0,7*A. stagnalis* (Gmelin, 1791) (вкл. табл. II, рис. 22 а–д).
..... — *stagnalis* Gmelin, 1791: 3362 (*Mytilus*).
Вид распространён в Европе (кроме крайнего севера и северо-востока). Моллюски обитают в озёрах и прудах на заиленном грунте.
- 4(3). Спинной край у молодых раковин чаще всего наклонен вперёд, у взрослых раковин спинной край обычно выгнутый. Если смотреть на створку сверху под углом до 20 градусов к вертикальной оси, то примакшечная поверхность умеренно приподнята. Раковина выпуклая. Отношение В/Н 0,5–0,6*Anodonta cygnea* (Linnaeus, 1758) (вкл. табл. II, рис. 23 а–в).
..... — *cygnea* Linnaeus, 1758: 706 (*Mytilus*).
Вид распространён в Европе (кроме крайнего севера и северо-востока). Моллюски обитают в реках, озёрах и прудах на илисто-песчаном или илистом грунте.

Род *Colletopterum*

Типовой вид: *Anodonta letourneuxi* Bourguignat, 1880.

Раковина овально-треугольная, овальная или удлинённо-овальная, средних размеров, длиной до 10–14 см. Крыло хорошо выражено или отсутствует. Боковая поверхность обычно гладкая. Макушечная скульптура в виде ряда спрямлённых тонких валиков (вкл. табл. II, рис. 24 а, б). Вводной сифон эллиптический. Папиллы вводного сифона тонкокониические, упругие, при заборе воды не вывернуты наружу (вкл. табл. II, рис. 25).

В составе рода насчитывается 11 видов, сгруппированных в два подрода: *Colletopterum* s. str. и *Piscinaliana* Bourguignat 1881. На севере и северо-западе европейской части России обитают виды подрода *Piscinaliana*, распространённого также в Сибири и Средней Азии.

Комментарии. В разделе, посвящённом двустворчатым моллюскам, определителя пресноводных беспозвоночных России (Старобогатов и др., 2004) указано, что на территории европейской части России было зафиксировано семь видов рода *Colletopterum*: *C. subcirculare* (Clessin, 1873), *C. apollonicum* (Bourguignat, 1880), *C. nilssoni* (Küster, 1842), *C. ponderosum* (C. Pfeiffer, 1825), *C. anatinum* (Linnaeus, 1758), *C. piscinale* (Nilsson, 1822) и *C. rostratum* (Rossmässler, 1836). Вскоре в южных областях европейской части России было обнаружено еще 4 вида рода: *C. baeri* Bogatov, Starobogotov et Prozorova, 2005, *C. ostiarium* (Drouet 1881), *C. milashevichi* Bogatov, Starobogotov et Prozorova, 2005 и *C. convexum* (Drouet 1888) (Богатов, Старобогатов, Прозорова, 2005). Все вновь обнаруженные виды имели высокое или хорошо выраженное крыло и по этому признаку были объединены в подрод *Colletopterum* s. str., куда были также отнесены *C. subcirculare* и *C. apollonicum*. Остальные пять видов рода — *C. nilssoni*, *C. ponderosum*, *C. anatinum*, *C. piscinale* и *C. rostratum* — вошли в состав подрода *Piscinaliana* Bourguignat 1881 [типовой вид *C. piscinale* (Nilsson, 1822)].

Подрод *Colletopterum* s. str.

Типовой вид: *Anodonta letourneuxi* Bourguignat, 1880.

Раковина овально-треугольная с высоким крылом. У взрослых или сильно выпуклых раковин крыло может быть низкое, однако всегда хорошо выраженное.

Ключ для определения видов подрода *Colletopterum*

- 1(6). Раковина умеренно выпуклая или выпуклая, так что отношение выпуклости раковины к высоте максимально выпуклого сечения створок (индекс выпуклости МВС) не менее 0,47. Если смотреть на створку сверху под углом около 20 градусов к вертикальной оси, то примакушечная поверхность раковин заметно приподнята. Наиболее выступающая точка боковой поверхности раковины лежит выше середины её высоты.
- 2(3). Раковина умеренно выпуклая, так что индекс выпуклости МВС у средне-размерных особей не превышает 0,50. У взрослых особей в срединной части контура МВС имеется заметный спрямленный участок.....

-*Colletopterum milashevichi* Bogatov, Starobogatov et Prozorova, 2005 (вкл. табл. II, рис. 26 а–е).
 — *milashevichi* Богатов, Старобогатов, Прозорова, 2005: 1056, рис. 3 н–р, рис. 4в. Вид известен в Европе из Нижней Волги.
- 3(2). Раковина в большей степени выпуклая, так что индекс выпуклости МВС у среднеразмерных особей не менее 0,51. В срединной части контура МВС спрямленный участок отсутствует.
- 4(5). Индекс выпуклости МВС не превышает 0,55.....
*Colletopterum convexum* (Drouet, 1888) (вкл. табл. II, рис. 27 а–г).
 — *convexa* Drouet, 1888: 110 (*Anodonta*).
 Вид распространен в южных районах Европы.
- 5(4). Индекс выпуклости МВС не менее 0,60
 .. *Colletopterum apollonicum* (Bourguignat, 1880) (вкл. табл. II, рис. 28 а–г).
 — *apollonica* Bourguignat, 1880: 91, Taf. 15, Fig. 1–3 (*Anodonta*).
 [= *Anodonta piscinalis* var. *volgensis* Жадин, 1938 (partim); *Anodonta ponderosa volgensis* Старобогатов, Пирогов, 1970 (partim)].
 Вид распространен в южной Европе и Малой Азии. Обитает в реках и озёрах.
- 6(1). Раковина в различной степени уплощённая, так что индекс выпуклости МВС не превышает 0,46. Если смотреть на створку сверху под углом около 20 градусов к вертикальной оси, то примакушечная поверхность раковины плоская и даже у крупных раковин (длиной больше 7 см) не выступает над контуром створки. Наиболее выступающая точка боковой поверхности раковины лежит против середины её высоты.
- 7(8). Раковина плоская или очень плоская, так что индекс выпуклости МВС не превышает 0,38.....
*Colletopterum subcirculare* (Clessin, 1873) (вкл. табл. III, рис. 29 а–в).
 — *subcircularis* Clessin, 1873: 8, Taf. 22, Fig. 3–4 (*Anodonta*).
 [= *Anodonta piscinalis* var. *volgensis* Жадин, 1938 (partim); *Anodonta subcircularis astrachanica* Старобогатов, Пирогов, 1970; *Anodonta ponderosa volgensis* Старобогатов, Пирогов, 1970 (partim)].
 Южная часть центральной и восточной Европы, Причерноморье, нижнее течение Волги и Дона. Вид обитает в озерах и реках на медленном течении.
- 8(7). Раковина слабо выпуклая, так что индекс выпуклости МВС не менее 0,40.
- 9(10). Крыло очень высокое.....*Colletopterum baeri* Bogatov, Starobogatov et Prozorova, 2005 (вкл. табл. III, рис. 29 а–в).
 — *baeri* Богатов, Старобогатов, Прозорова, 2005: 1055, рис. 3 л, м, рис. 4 д. Вид распространен в низовьях Волги. Редок.
- 10(9). Крыло относительно низкое, но хорошо выраженное.....
*Colletopterum ostiarium* (Drouet, 1881) (вкл. табл. III, рис. 31 а–в).
 — *ostiaria* Drouet, 1881: 26 (*Anodonta*).
 [= *Anodonta piscinalis* var. *ostiaria* Жадин, 1938; *Anodonta piscinalis* var. *volgensis* Жадин, 1938 (partim); *Anodonta piscinalis shadini* Старобогатов, Пирогов, 1970].
 Вид распространен в Причерноморье, нижних и центральных частях бассейна Волги.

Подрод *Piscinaliana* Bourguignat 1881

Типовой вид: *Colletopterum piscinale* (Nilsson, 1822).

Раковина разной формы. Крыло даже у молодых особей низкое или почти не выражено.

Ключ для определения видов подрода *Piscinaliana*

- 1(8). Раковина яйцевидная, овальная, овально-четырёхугольная или клювовидная, разной степени выпуклости. У молодых особей спинной край прямой, наклонён вперёд. Если смотреть на створку сверху под углом около 20 градусов к вертикальной оси, то примакушечная поверхность в виде высокого или низкого поднятия, занимающего только часть спинного края створки. Наиболее выступающая точка боковой поверхности створки расположена примерно на уровне середины высоты раковины или выше.
- 2(3). Раковина яйцевидная, уплощённая, так что индекс выпуклости МВС не превышает 0,46
 *Colletopterum nilssoni* (Küster, 1838) (вкл. табл. III, рис. 32 а–в).
 — *nilssoni* Küster, 1842: 61 (*Anodonta*).
 Редкий вид, распространённый в Европе и Сибири. Моллюски обитают в озёрах и реках на участках с медленным течением.
- 3(2). Раковина обычно овальная, овально-четырёхугольная (у особей, обитающих в местах с выраженным течением, может быть удлинённо-овальная) или клювовидная, более выпуклая по сравнению с предыдущим видом. Индекс выпуклости (МВС) более 0,50.
- 4(5). Раковина овально-четырёхугольная, массивная. Индекс выпуклости (МВС) не менее 0,62. Макушки у взрослых раковин заметно выступают над контуром створки. В окраске periostracума преобладают тёмные тона
 *Colletopterum ponderosum* (C. Pfeiffer 1825) (вкл. табл. III, рис. 33 а–г).
 — *ponderosa* C. Pfeiffer, 1825: 31–32, pl. 4, figs. 1–6 (*Anodonta*).
 Редкий вид, распространённый в Европе и Сибири. Моллюски обитают в озёрах и реках на участках с медленным течением.
- 5(4). Раковина клювовидная или овальная, не массивная, умеренно выпуклая, так что индекс выпуклости (МВС) не превышает 0,60. Макушки у взрослых раковин слабо выступают над контуром створки. В окраске раковины, особенно её задней части, преобладают зелёные тона.
- 6(7). Раковина средних размеров (обычно не превышает 8–9 см в длину), клювовидная, так как передний край узкий, а задняя часть раковины (сразу за лигаментом) при переходе в задний край заметно выгнута
 *Colletopterum anatinum* (Linnaeus 1758) (вкл. табл. III, рис. 34 а–д).
 — *anatinus* Linnaeus, 1758: 706 (*Mytilus*).

Вид распространён в реках и озёрах Европы и Сибири.

Комментарии. За *C. anatinum* часто принимают тугорослые небольшие экземпляры *C. ponderosum* и *C. piscinale*. Не исключено также, что за *C. anatinum* могут

быть приняты гибриды от видов из подрода *Piscinaliana* и рода *Pseudanodonta* (подсемейство Pseudanodontinae). Молодые раковины *C. anatinum* из-за их клювовидной формы можно спутать с представителями рода *Pseudanodonta*. В малакологическом разделе определителя пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР (Старобогатов, 1977) *C. anatinum* был ошибочно отнесён к роду *Pseudanodonta*, от видов которого он отличается заметно более выпуклой раковиной (особенно у взрослых особей) и макушечной скульптурой, характерной для рода *Colletopterum*.

- 7(6). Раковина может достигать больших размеров (до 15 см), овальная, так как её передний край обычно широкий. На течении или в прибойной зоне больших озёр форма раковины может быть удлинённо-овальной. У молодых раковин имеется небольшое крыло. Участок при переходе спинного края в задний вогнут, за исключением форм с неразвитым задним краем..
..... *Colletopterum piscinale* (Nilsson, 1822) (вкл. табл. III, рис. 35 а-г).
— *piscinalis* Nilsson, 1822: 116–117 (*Anodonta*).

Вид широко распространён в озёрах и реках Европы, Сибири и Средней Азии.

Комментарии. В стоячих водоёмах центральной России могут отмечаться формы *C. piscinale* с неразвитым задним краем. Установлено, что на глубине число таких форм увеличивается и достигает максимума в зоне, куда свет практически не проникает (Алимов, Богатов, 1975).

- 8(1). Раковина удлинённая и сильновыпуклая, поэтому индекс выпуклости (МВС) не менее 0,65. Спинной край, как у молодых, так и у взрослых особей, почти параллелен брюшному краю. Если смотреть на створку сверху под углом около 20 градусов к вертикальной оси, то примакушечная поверхность в виде невысокого очень широкого поднятия, проходящего по всему спинному краю створки. Наиболее выступающая точка боковой поверхности раковины расположена в районе середины её высоты
.... *Colletopterum rostratum* (Rossmässler, 1836) (вкл. табл. III, рис. 36 а-ж).
— *rostrata* Rossmässler, 1836: 25, pl. 20, fig. 284 (*Anodonta*).

Редкий вид, распространённый в реках и озёрах Европы и Сибири.

Подсемейство **Pseudanodontinae** Stadnichenko, 1984

Типовой род: *Pseudanodonta* Bourguignat, 1877.

Зубы отсутствуют. Макушка значительно смещена к переднему краю и расположена заметно ниже лигамента. Спинной край выгнутый. Самая задняя точка раковины расположена близ середины высоты заднего края или ниже. Высота отпечатков задних мускулов-замыкателей около или больше трети высоты раковины. Мантийная линия у заднего края раковины широкая, обычно хорошо заметная.

В пределах европейской части России подсемейство представлено родом *Pseudanodonta* Bourguignat, 1876.

Род *Pseudanodonta* Bourguignat, 1876

Типовой вид: *Anodonta complanata* Ziegler in Rossmässler, 1835.

Раковина клювовидная, часто с заострённым передним краем, реже эллиптическая, средних размеров (длина 5–7 см, высота 3–4 см, наиболее старые раковины достигают в длину 9 см и в высоту 5 см). Моллюски, обитающие на участках с выраженным течением или в приборной зоне, могут иметь удлинённо-овальную или эллиптическую раковину. Периостракум молодых и среднеразмерных раковин обычно блестящий, в его окраске преобладают зелёные тона, крупные раковины могут быть окрашены в тёмно-коричневые тона. Под воздействием внешних факторов задний край раковины часто не развивается, в результате чего раковина становится треугольной. В более редких случаях задний край сильно разрастается, придавая раковине удлинённо-овальную форму. Макушечная скульптура в виде крупных коротких валиков или отсутствует (вкл. табл. III, рис. 37 а–г). Вводной сифон овальный, папиллы вводного сифона уплощённые, широкие у основания, не упругие, при открытом сифоне вывернуты наружу (вкл. табл. III, рис. 38).

Комментарии. В разделе по моллюскам определителя пресноводных беспозвоночных России (Старобогатов и др., 2004) род *Pseudanodonta* был представлен четырьмя видами: *Pseudanodonta elongata* (Hollandre, 1836), *P. complanata* (Rossmässler, 1835), *P. nordenskioldi* Bourguignat, 1881 и *P. kletti* (Rossmässler, 1835). Напи последующие исследования показали, что название *P. kletti* является синонимом *P. complanata*. Кроме того, уточнён диагноз вида *P. elongata*, поскольку в работе Старобогатова и др. (2004) на таблице 21 (рис. 1–2) под названием *P. elongata* ошибочно приведён рисунок молодого экземпляра *Colletopterum rostratum* (Rossmässler, 1836). Пока остаётся под вопросом нахождение на территории России *P. nordenskioldi* Bourguignat, 1881, имеющего более вздутую, по сравнению с *P. elongata*, околумакушечную поверхность раковины.

Иногда к подсемейству Pseudanodontinae ошибочно относят некоторые изменённые формы видов *Colletopterum anatinum* и *C. rostratum*. Особенно в тех случаях, когда задняя часть их спинного края и/или верхняя часть заднего края отстают в росте, в результате чего самая задняя точка раковины опускается. В таких случаях для точного определения моллюсков необходимо внимательно осматривать линии нарастания на проблемных участках раковины (на участках замедления роста, на внешней стороне раковины обычно формируются шероховатые борозды и складки, а на внутренней стороне истощаются призматический и перламутровый слои), рисунок макушечной скульптуры, а также отпечатки задних мускулов-замыкателей и мантийной линии.

Ключ для определения видов рода *Pseudanodonta*

- 1(2). Примакушечная область раковины, как и сама раковина плоские. Отношение В/Н составляет 0,35–0,45

Pseudanodonta complanata (Rossmässler, 1835) (вкл. табл. IV, рис. 39 а–е).

— *complanata* Ziegler in Rossmässler, 1835a: 112, pl. 3, fig. 68 (*Anodonta*).
[= *Pseudanodonta kletti* (Rossmässler, 1835)].

Моллюски широко распространены в Европе. В России встречаются в бассейнах Волги, Чёрного и Балтийского морей, Северной Двины. Обитают в реках на участках с выраженным течением и в затонах на песчано-илистом или заиленном грунте, проникают в пресные и солоноватые воды внутренних морей.

- 2(1). Примакушечная область в виде заметного широкого поднятия. Раковина умеренно выпуклая. Отношение В/Н более 0,50.....
..... *Pseudanodonta elongata* (Hollandre, 1836) (вкл. табл. IV, рис. 40 а–к).
— *elongata* Holandre, 1836: 54 (*Anodonta*).

Как и предыдущий вид, эти моллюски широко распространены в Европе. В России они обитают в бассейнах Волги, Северной Двины, Чёрного и Балтийского морей. Населяют песчано-илистые или заиленные грунты на участках с выраженным течением и в затонах. Проникают в пресные и солоноватые воды внутренних морей.

Семейство DREISSENIDAE Gray, 1840

Типовой род: *Dreissena* Van Beneden, 1835.

Раковина равно- или неравностворчатая, ромбическая, каплевидная (иногда клювовидная) или округло-треугольная, лишённая перламутрового слоя. Килевой перегиб выражен в разной степени, расположен ближе к брюшному или к спинному краю. Макушки очень сильно сдвинуты на переднюю сторону. Замочный край без зубов; внутри в передней части раковины имеется перегородка (септа), к которой прикрепляется передний мускул-замыкатель. Иногда имеется связанный с септой пластинчатый вырост внутренней поверхности спинного края — апофиза (у видов родов *Congeria* Partsch, 1836 и *Mytilopsis* Conrad, 1858). К апофизе крепится передний педальный ретрактор. Два мускульных отпечатка. Лигament наружный. Мантийная линия цельная или с синусом. Мантийный край срастается, образуя на брюшной стороне отверстие для ноги, и сзади два коротких сифона, из которых нижний (вводной) более длинный, изнутри по краю с тонкими папиллами. Нога маленькая, служит преимущественно для прикрепления; биссус имеется. Развитие с пелагической личинкой.

Ранние представители семейства известны с эоцена из тропических широт по обеим сторонам Атлантического океана. Наиболее разнообразно они были представлены в Паратетисе в миоцен-плиоценовый период (Старобогатов, 1994). Современные виды широко распространились, нередко за счёт интродукций, в континентальных водах Европы и Передней Азии, в водоёмах, относящихся к бассейну Атлантического океана в Северной и, частично, Южной Америке, на островах Карибского архипелага и в Западной Африке (Старобогатов, 1970; Старобогатов, Андреева, 1994). Семейство включает пресноводные и солоноватоводные виды. Наличие биссуса определяет прикрепленный образ жизни дрейссенид. В настоящее время известно около 30 рецетных видов семейства Dreissenidae, сгруппированных в 3 рода. В европейской части России обитают представители одного рода — *Dreissena* Van Beneden, 1835

Род *Dreissena* Van Beneden, 1835

Типовой вид: *Mytilus polymorphus* Pallas, 1771.

Раковина от клювовидной и каплевидной до округло-треугольной, реже овальная, зеленовато-жёлтая, беловатая или коричневато-роговая, часто с радиальными или зигзагообразными тёмными полосами. Макушки настолько сильно смещены вперёд, что передний край створок полностью отсутствует. На левой створке под макушкой имеется выраженный в различной степени зубовидный вырост, входящий в соответствующую выемку на правой створке. Зияния между створок нет, септа хорошо развита, мантийная линия без синуса.

Моллюски рода *Dreissena* — представители эпибиоса, прикрепляются нитями биссуса к твёрдому субстрату (раковинам, скалам и камням, растениям, гидротехническим конструкциям и т.п., или к уплотнённым илистым, илисто-каменистым, ракушечным, илисто-ракушечным, плотным илисто-песчаным и песчаным грунтам) в диапазоне глубин от 0 до нескольких сотен метров. Молодые и, реже, взрослые особи способны к небольшим перемещениям (до 7 см в сутки). При этом они отбрасывают биссус и движутся при помощи ноги (главным образом в ночное время) (Шевченко, 1949; Зевина, 1958). Дрейссены характеризуются эвригалинностью, их солевой диапазон колеблется в пределах от 0 до 14‰ (Ляхнович и др., 1994). По способу питания — фильтраторы, сестонофаги; основные пищевые объекты — фитопланктон и взвешенный в воде детрит. Особи раздельнополые, размножаются в тёплое время года. Количество яиц, продуцируемых одной самкой, исчисляется сотнями тысяч. Развитие с пелагической личинкой.

Область распространения рода: Европа, черноморско-каспийский бассейн, Передняя Азия; отдельные непреднамеренно интродуцированные инвазионные популяции известны в Северной Америке (Великие озёра) (Богущая и др., 2013). На севере и северо-западе в европейской части России распространены два вида.

Ключ для определения видов рода *Dreissena*

- 1(2). Раковина более или менее равносторонняя, угловато-каплевидной или клювовидной формы; с отчётливым килем, смещённым ближе к уплощённой (иногда вогнутой) брюшной поверхности
 *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) (вкл. табл. IV, рис. 41 а, б).
 — *polymorphus* Pallas, 1771: 368, 435 (*Mytilus*).
 [= *Mytilus volgae* Chemnitz, 1795; *Mytilus volgensis* Gray, 1825; *Mytilus hagenii* Baer, 1825; *Mytilus arca* Kickx, 1834; *Dythalmia danubii* Jay, 1835 (nomen nudum); *Tichogonia chemnitzi* Rossmässler, 1835; *Dreissena fluviatilis* Bourignat, 1856; *Dreissensia anatolica* Locard, 1893; *Dreissensia arnouldi* Locard, 1893; *Dreissensia bedoti* Locard, 1893; *Dreissensia belgrandi* Locard, 1893; *Dreissensia bourguignati* Locard, 1883; *Dreissensia chantrei* Locard, 1883; *Dreissensia complanata* Locard, 1893; *Dreissensia curta* Locard, 1893; *Dreissensia elongata* Locard, 1893; *Dreissensia eximia* Locard, 1893; *Dreissensia gallandi* Locard, 1893; *Dreissensia hellenica* Locard, 1893; *Dreissensia hermosa* Locard, 1893; *Dreissensia lacunosa* Locard, 1893; *Dreissensia letourneuxi* Locard, 1893; *Dreissensia locardi* Locard, 1893; *Dreissensia lutetiana* Locard, 1893; *Dreissensia magnifica* Locard, 1893; *Dreissensia occidentalis* Locard, 1893; *Dreissensia paradoxa* Locard, 1893; *Dreissensia recta* Locard, 1893; *Dreissensia*

servaini Locard, 1893; *Dreissensia siouffi* Locard, 1893; *Dreissensia sulcata* Locard, 1893; *Dreissensia thiesae* Locard, 1893 (как *thiesa*); *Dreissensia tumida* Locard, 1893; *Dreissensia ventrosa* Locard, 1893; *Dreissensia westerlundi* Locard, 1893; *Dreissena polymorpha* var. *angustiformis* Колесников, 1950; *Dreissena cornuliformis* Али-Заде, 1961; *Dreissena gubkini* Али-Заде, 1961; *Dreissena kambai* Али-Заде, 1961; *Dreissena kopetdagica* Али-Заде, 1961; *Dreissena lunata* Али-Заде, 1961; *Dreissena nalivkini* Али-Заде, 1961].

Раковина зеленовато- или желтовато-бурая с тёмными зигзагообразными полосами. Линии нарастания резкие. Спинной край сильно выпнутый, часто угловатый. Форма, выпуклость и скульптура раковин подвержены изменчивости. Встречаются как сильно вытянутые, узкие, так и короткие, широкие раковины. Биссусная выемка всегда хорошо выражена.

Размеры: ДР до 50 мм.

Вид обитает в пресноводных водоёмах Европы (кроме крайних северных районов) и севера Малой Азии, в Балтийском, Чёрном, Каспийском, Аральском морях и их бассейнах. Во второй половине XX века интродуцирован в Северную Америку (Великие озёра). Моллюски прикрепляются биссусом к твёрдому субстрату и является важным компонентом обрастаний.

- 2(1). Раковина не равностворчатая, округло-треугольная. Киль отсутствует или выражен в виде плавного перегиба только в области макушек. Брюшной край выпнутый.....

..... *Dreissena bugensis* (Andrusov, 1897) (вкл. табл. IV, рис. 42 а, б).

— *bugensis* Андрусов, 1897: 285–286, табл. 15, рис. 31–37 (*Dreissensia*).

Раковина не равностворчатая, окраска коричневатая-бурая, иногда с рисунком из тёмных слабоизогнутых концентрических линий. Створки неравномерно выпуклые; от центра к брюшному краю скошены более или менее отвесно, к спинному — полого. Спинной край выпнутый, образует плавно закруглённую, реже угловатую, дугу. Линии нарастания тонкие. Макушки сложенные, невыступающие, тесно сближенные. Биссусная выемка имеется или отсутствует.

Размеры: ДР до 50 мм.

Исходный ареал вида охватывает опреснённые участки Днепровско-Бугского лимана Чёрного моря, Южный Буг и нижнее течение Днепра. За последние несколько десятилетий вид широко расселился в крупные реки черноморско-каспийского бассейна (дельта Дуная, Днестр, Днепр с верхними притоками, Дон, Волга), проник в Таганрогский залив Азовского моря, Северный Каспий авандельта Волги) и в Финский залив Балтийского моря. Изолированные популяции, связанные с антропохорным заносом особей, известны в северной части Западной Европы (бассейн Рейна) и в Северной Америке (Великие озёра). В озёрах, реже в реках, на медленном течении. Прикрепляется биссусом к твёрдому субстрату, но менее прочно, чем предыдущий вид.

Семейство SPHAERIIDAE Deshayes, 1855 (1820)

Типовой род: *Sphaerium* Scopoli, 1777.

Длина раковины наиболее крупных видов не превышает 25 мм, большинство шаровок имеют размеры не более 10 мм, а длина самых мелких раковин состав-

ляет около 2–5 мм. Раковина характеризуется срединным (иногда наклонённым вперёд) или задним положением макушки, пронизана порами. Замок гетеродонтный, кардинальные и латеральные зубы хорошо развиты; в правой створке имеется один кардинальный и по два латеральных зуба, в левой, соответственно, два кардинальных и по одному латеральному зубу.

Мантийные листки в задней части тела срастаются, образуя в типичном случае два сифона: анальный (верхний) и бранхиальный (нижний). Первый снабжён одной парой ретракторов, второй — одной или двумя. Нижний сифон обнаруживает склонность к редукции. Наружная полужабра всегда значительно меньше внутренней, иногда полностью редуцирована. Выделительные органы (нефридии) хорошо развиты, имеют трубчатое строение и характеризуются сложной конфигурацией. Развитие прямое (без планктонной личинки), протекает во внутренних полужабрах материнской особи, в особых органах — выводковых сумках.

Ареал семейства охватывает все континенты кроме Антарктиды. В Палеарктике представлено тремя подсемействами: *Sphaeriinae* s. str., *Euglesinae* Pirogov et Starobogotov, 1974 и *Pisidiinae* Gray, 1857.

Комментарии. В это семейство входят маленькие двустворчатые моллюски, палеарктических представителей которых А.В. Корнюшин (1996) относил к трём семействам: *Sphaeriidae*, *Euglesidae* и *Pisidiidae* надсемейства *Pisidioidea*

Ключ для определения подсемейств семейства *Sphaeriidae*

- 1(2). Длина раковины взрослых особей не менее 7–8 мм. Макушка занимает срединное положение, иногда наклонена вперёд. Оба сифона трубчатой формы. Наружная полужабра составляет не менее $\frac{1}{3}$ высоты внутренней. Во внутренней полужабре несколько выводковых сумок ***Sphaeriinae* s. str.** (с. 317).
- 2(1). Макушка отчётливо смещена к заднему краю, если это смещение не выражено, то раковина маленькая (длина раковины меньше 5 мм). Анальный сифон имеет вид короткой трубки или воронки, бранхиальный редуцирован до простого отверстия мантии, иногда отсутствует. Наружная полужабра составляет менее $\frac{1}{3}$ высоты внутренней или отсутствует. Во внутренней полужабре одна выводковая сумка.
- 3(4). Выводковая сумка смещена вентрально. Если раковина больше 5,5 мм в длину и лигамент виден со спинной стороны закрытой раковины, то внешняя поверхность створок гладкая, с тонкими линиями нарастания, тонко исчерченная или с тонкими рёбрами ***Euglesinae* Pirogov et Starobogotov, 1974** (с. 321).
- 4(3). Выводковая сумка расположена во внутренней полужабре дорсально. Если раковина больше 5,5 мм в длину и лигамент виден со спинной стороны закрытой раковины, то внешняя поверхность створок с концентрическими резкими рёбрами или грубо концентрически исчерчена ***Pisidiinae* Gray, 1857** (с. 332).

Подсемейство *Sphaeriinae* s. str.

Типовой род: *Sphaerium* Scopoli, 1777.

Раковина относительно крупная: длина створки от 7–8 до 20–25 мм. Макушки занимают срединное положение, иногда наклонены вперёд. Сифонов два, оба трубчатой формы, верхний сифон снабжён одной парой ретракторов, нижний двумя парами. Наружная полужабра относительно хорошо развита (составляет не менее $\frac{1}{3}$ высоты внутренней) и имеет две нормально развитые ламеллы. Во внутренней полужабре одновременно формируется несколько выводковых сумок.

Подсемейство характеризуется всесветным распространением. В Палеарктике представлено семью родами, шесть из которых представлены в европейской части России.

Ключ для определения родов подсемейства *Sphaeriinae*

- 1(2). Раковина тонкостенная, хрупкая. Макушки очень узкие, выступающие («сосцевидной» формы). Эмбриональная раковина очень маленькая, в виде «шапочки»; иногда она обособлена от остальной части створки заметной бороздой. Замочная площадка резко сужена под макушкой.....
..... *Musculium* Link, 1807.
- 2(1). Раковина толстостенная, относительно прочная. Макушки широкие. Эмбриональная раковина крупнее, не имеет вид шапочки резко обособленной бороздой. Как правило, она отграничена от остальной части створки линией нарастания или цветом. Замочная площадка под макушкой не сужена
..... *Sphaerium* Scopoli, 1777 (с. 318).

Род *Musculium* Link, 1807

Типовой вид: *Tellina lacustris* O.F. Müller, 1774.

Раковина, как правило, небольшая, лишь у немногих видов длина створок достигает 10 мм. Лигамент никогда не выступает над спинным краем створки. Кардинальные зубы небольшие, почти прямые, иногда редуцированы. Отпечаток верхнего сифонального мускула имеет вид выступа на передне-спинном секторе отпечатка заднего аддуктора. Наружная полужабра составляет не более $\frac{1}{3}$ высоты внутренней.

Ареал рода охватывает Европу, Северную, Центральную и Восточную Азию, Северную Америку и Юго-Восточную Азию. Моллюски населяют различные типы водоёмов — от небольших луж и каналов до крупных рек и озёр.

В составе рода насчитывается до 19 видов. На севере и северо-западе европейской части России обитают 5 видов: *Musculium creplini* (Dunker, 1845), *M. lacustre* (O.F. Müller, 1774), *M. ryckolti* (Normand, 1844), *M. terverianum* (Dupui, 1834) и *M. mucronulatum* (Moquin-Tandon, 1855).

Род *Sphaerium* Scopoli, 1777

Типовой вид: *Tellina cornea* Linnaeus, 1758.

Раковина по сравнению с моллюсками предшествующего рода более толсто-стенная, с более выраженной скульптурой. Эмбриональная часть створки относительно велика (что связано с крупными размерами молоди, длительное время развивающейся под защитой материнского организма). Настоящей «шапочки», как у *Musculium*, не образуется, поскольку рост раковины молодого животного начинается сразу после отрождения. Однако замедление или остановка роста на поздних стадиях онтогенеза, вызванная неблагоприятными условиями, может привести к появлению в верхней части створки резкого перегиба или глубокой борозды. Замок хорошо развит. Наружная полужабра достигает $\frac{1}{2}$ высоты внутренней.

Ареал рода — Голарктика. В составе рода различают от 4 до 6 подродов (Korniushin, 2001).

Ключ для определения подродов рода *Sphaerium*

- 1(2). Раковина относительно крупная (длина створки достигает 20 мм и более). Лигament заметно выступает над спинным краем раковины. Верхние ретракторы нижнего сифона очень длинные, их отпечатки далеко отстоят от отпечатков задних аддукторов *Rivicoliana* Servain, 1888 (с. 320).
- 2(1). Раковина меньших размеров. Лигament не выступает над спинным краем створки, хотя может быть хорошо виден со спинной стороны. Сифональные ретракторы более короткие, их отпечатки соединяются с отпечатками аддукторов, если обособлены, то не удалены от последних.
- 3(8). Верхние ретракторы нижнего сифона длинные, их отпечатки удалены от отпечатков аддукторов.
- 4(7). Раковина удлинённо-овальная. Наружная поверхность створок покрыта концентрическими рёбрами или с исчерченностью. Пory раковины небольшие, редко расположенные, малозаметные.
- 5(6). Макушки выступающие. Наружная поверхность створок равномерно покрыта крупными отчётливыми рёбрами *Cyrenastrum* Bourguignat, 1854 (с. 319).
- 6(5). Макушки мало выступающие. Наружная поверхность створок исчерчена *Amesoda* Rafinesque, 1820 (с. 319).
- 7(4). Раковина округлая или коротко-овальная. Наружная поверхность створок тонко исчерченная или гладкая, со специфическим шелковистым блеском. Створки пронизаны многочисленными крупными порами *Nucleocyclus* Alimov et Starobogatov, 1968¹ (с. 319).

¹ А.В. Корнюшин (Korniushin, 2001) рассматривает *Nucleocyclus* Alimov et Starobogatov, 1968 и *Parasphaerium* Alimov et Starobogatov, 1968 в качестве видовых групп неопределённого ранга. За неимением лучшего решения, в определителе эти таксоны пока оставлены в качестве подродов рода *Sphaerium*.

- 8(3). Верхние ретракторы нижних сифонов короткие, их отпечатки слиты с отпечатками аддукторов.
- 9(10). Раковина небольшая (длина не более 7–8 мм). Эмбриональная часть створки несёт правильную концентрическую исчерченность *Parasphaerium* Alimov et Starobogotov, 1968 (с. 320).
- 10(9). Раковина относительно крупная (длина более 10 мм). Эмбриональная часть створки гладкая *Sphaerium* Scopoli, 1777 (с. 321).

Подрод *Amesoda* Rafinesque, 1820

Типовой вид: *Cyclas similis* Say, 1816.

Раковина средних размеров или более или менее крупная (длина створок наиболее крупных экземпляров, как правило, от 8 мм до 13 мм), более или менее толстостенная, прочная. Форма раковины удлинённо-овальная или неправильно четырёхугольная. Макушки мало выступающие. Скульптура в виде исчерченности, иногда довольно резкой. Зубы замка хорошо развиты. Кардинальный зуб правой створки изогнут под тупым углом, его задняя ветвь утолщена или расщеплена. Внутренний кардинальный зуб левой створки угловатый, Наружный плавно выгнут. Его передняя часть может далеко заходить вперёд, полностью перекрывая внутренний зуб.

Ареал подрода охватывает восточную Палеарктику. На севере европейской части России встречается один вид *Sphaerium asiaticum* Martens, 1884.

Подрод *Cyrenastrum* Bourguignat, 1854

Типовой вид: *Cyclas solida* Normand, 1854.

Раковина средних размеров (длина створок, как правило, не превышает 10 мм), овальная, толстостенная прочная. Поверхность створок покрыта хорошо выраженными концентрическими рёбрами. Макушки выступающие. Кардинальные зубы хорошо развиты, угловатые. Кардинальный зуб правой створки на заднем конце расщеплён. Наружный кардинальный зуб левой створки может быть заметно короче заднего.

Монотипический подрод. Типовой вид распространён в западной Палеарктике вплоть до Урала. *Sphaerium solida* является типичным реофилом, характерна для крупных рек с сильным течением, встречается в водохранилищах. Предпочитает песчаные грунты.

Подрод *Nucleocyclas* Alimov et Starobogotov, 1968

Типовой вид: *Cyclas nucleus* Studer, 1820.

Раковина крупная (длина створки до 12 мм), округлая или широкоовальная, иногда удлинённая, относительно толстостенная, гладкая, со специфическим шелковистым блеском. Макушки более или менее широкие, мало выступающие.

Раковина пронизана многочисленными равномерно расположенными порами, расстояние между ними составляет 30–45 мкм. Внутренний кардинальный зуб левой створки резко изогнут, наружный зуб располагается косо, его передний конец не заходит за точку перегиба внутреннего зуба. Кардинальный зуб правой створки тоже изогнут, его задний конец расщеплён. Лигament длинный.

Ареал подрода скорее всего голарктический (Старобогатов, Корнюшин, 1986). В Палеарктике обитают три вида, два из которых: *Sphaerium nucleus* (Studer, 1820) и *S. radiatum* (Clessin in Westerlund, 1877) встречаются в европейской части России. Моллюски приурочены к заболоченным водоёмам (небольшие озера, мелиоративные каналы, залитые водой луга), а также к медленно текущим рекам, старицам и крупным озёрам (*S. radiatum*).

Подрод *Parasphaerium* Alimov et Starobogotov, 1968

Типовой вид: *Sphaerium rectidens* Starobogotov et Streletzkaja, 1967.

Раковина широкоовальная или сферическая, небольшая (длина створки, как правило, не превышает 7,5 мм). Характерен прямой спинной край створки с выраженными передними и задними углами. Поверхность гладкая, с чёткими линиями нарастания. Эмбриональная часть створки несёт ярко выраженную концентрическую скульптуру. Макушки относительно узкие, выступающие. Кардинальные зубы обеих створок тонкие, почти прямые. Кардинальный зуб правой створки не расщеплён, наружный кардинальный зуб левой створки смещён назад по отношению к внутреннему. Лигament короткий, не выходит за контур макушки.

В составе подрода различают два вида, по крайней мере в Палеарктике (Корнюшин, 1996; Корнюшин, 2001). Информация об обитании этих моллюсков в Северной Америке нуждается в подтверждении. В европейской части России встречается один вид *Sphaerium nitidum* (Clessin in Westerlund, 1876), ареал которого охватывает арктические и субарктические широты от Скандинавии до Чукотки. Моллюски обитают в небольших тундровых озёрах.

Подрод *Rivicoliana* Servain, 1888

Типовой вид: *Cyclas rivicola* Leach in Lamarck, 1818.

Наиболее крупные представители надсемейства (длина створок до 23 мм, высота до 18 мм, выпуклость до 14 мм). Раковина толстостенная, поверхность створок резко, но неравномерно исчерчена. Макушки широкие и уплощённые, мало выступающие, отчётливо наклонены вперёд. Кардинальные зубы резко изогнуты, задняя часть кардинального зуба правой створки расщеплена.

Монотипический подрод. Единственный представитель *Sphaerium rivicola* (Leach in Lamarck, 1818) распространён в Европе: к северу до Балтики и к югу до Альп, на Южном Урале и на юге Западной Сибири. Реофильные моллюски, обитают в реках и недавно отделившихся от русла пойменных водоёмах. Встречаются как на песчаных, так и на илистых грунтах, на глубинах до 2,5–3,0 м.

Подрод *Sphaerium* s. str.

Типовой вид: *Tellina cornea* Linnaeus, 1758.

Раковина крупная (длина створки до 12 мм), от широкоовальной до почти сферической, вздутая, тонкостенная, гладкая или неравномерно исчерченная, обычно с чёткими линиями нарастания. Макушки широкие, выступающие. Поры сконцентрированы в макушечной части, по направлению к наружному краю плотность пор быстро убывает. Кардинальные зубы левой створки почти одинаковой длины, располагаются параллельно друг другу и краю замочной площадки, плавно выгнуты. В правой створке кардинальный зуб тонкий, плавно изогнут, на заднем конце слегка расщеплён.

Представители подрода распространены в Голарктике. В Палеарктике выделяют 2 вида, один из которых *Sphaerium baicalense* известен исключительно из Байкала (Korniiushin, 2001). Второй — *S. corneum* — широко распространён в Европе, Сибири и на Алтае. Типичными местообитаниями для них являются медленно текущие реки, пойменные водоёмы и крупные озёра.

Подсемейство **Euglesinae** Pirogov et Starobogatov, 1974

Типовой вид: *Euglesa* Jenyns, 1832.

Раковина небольшая или средних размеров. Макушки смещены к заднему краю створок. Сифоны редуцированы: верхний (анальный) образует короткую широкую трубку или воронку, нижний (бронхиальный), если имеется, представляет собой простое отверстие; каждый сифон снабжён парой ретракторов. Иногда бронхиальное отверстие отсутствует, в этом случае его ретракторы тоже редуцируются. Наружная полужабра в различной степени редуцирована, как правило, состоит из одной ламеллы (наружной или восходящей), у некоторых представителей сохраняется рудиментарная нисходящая ламелла, иногда наружная полужабра отсутствует. Выводковая сумка одна, развивается из утолщений филламентов в нижней трети внутренней полужабры.

Подсемейство распространено по всем континентам.

Ключ для определения родов подсемейства *Euglesinae*

- 1(2). Раковина относительно крупная (длина створок не менее 7,0 мм). Лигамент хорошо виден, если смотреть на закрытую раковину сверху. Наружная полужабра имеет небольшую нисходящую ламеллу, которая налегает на внутреннюю полужабру *Lacustrina* Sterki, 1916 (с. 330).
- 2(1). Раковина небольшая (длина створок не более 5,5 мм). Лигамент закрыт тонкой известковой стенкой и снаружи не виден (или замечен, просвечивая через стенку). Наружная полужабра (если имеется) состоит из одной ламеллы и не налегает на внутреннюю полужабру.
- 3(14). Раковина маленькая (длина створок 2,5–5,0 мм). Сифональных отверстий два, наружная полужабра имеется.

- 4(11). Пресифональная спайка (участок сросшихся листков мантии между нижним сифоном и не сросшимися листками мантии в передней части тела, образующими педальное отверстие для высовывания ноги) не удлинена и составляет не более 0,40 длины свободного края каждого из мантийных листков.
- 5(6). Лигаментная ямка узкая и длинная. Макушки узкие, отчётливо смещены к заднему краю створок, благодаря чему раковина приобретает округло-треугольную форму. На макушках, как правило, формируются косо расположенные складки. Если складки отсутствуют, то макушки располагаются ближе к центру спинной стороны створок и не передают раковине округло-треугольную форму. В средней части внутренней полужабры утолщённые филаменты, образующие сумку, чередуются с неизменёнными.....
..... *Henslowiana* Fagot, 1892 (с. 327).
- 6(5). Лигаментная ямка короткая и широкая. Макушки широкие или узкие, но шире, чем у предыдущего рода, всегда без складок, сильно или слабо сдвинутые к заднему краю створок (в последнем случае спинной край створок выгнутый). Раковина округло-овальная или неправильно-четырёхугольная, если округло-треугольная, то макушки широкие. Утолщённые филаменты, образующие сумку, расположены поперёк.
- 7(10). Раковина округло-овальная с выраженной концентрической исчерченностью или ребристостью. Если гладкая, то неправильно-четырёхугольной, округло-треугольной или трапециевидной формы. Отпечатки внутренних радиальных мантийных мускулов не отделены от мантийной линии.
- 8(9). Раковина округло-овальная с узкими макушками и выраженной концентрической исчерченностью наружной поверхности створок (особенно в области макушки). Внутренние радиальные мантийные мускулы развиты слабо и малозаметны
..... *Hiberneuglesa* Starobogotov in Dolgin, 1983 (с. 329).
- 9(8). Раковина с широкими макушками. Если округло-овальная, то с концентрической ребристостью наружной поверхности створок, если гладкая, то неправильно-четырёхугольной формы. Внутренние радиальные мантийные мускулы хорошо развиты
..... *Cingulipisidium* Pirogov et Starobogotov, 1974 (с. 323).
- 10(7). Раковина гладкая, округло-овальной, реже трапециевидной или округло-треугольной формы. Отпечатки внутренних радиальных мантийных мускулов (все или частично) отделены от мантийной линии
..... *Euglesa* Leach in Jenyns, 1832 (с. 325).
- 11(4). Пресифональная спайка заметно удлинена и составляет около половины (или больше) длины свободного края каждого из мантийных листков.
- 12(13). Раковина удлинённо-четырёхугольная (трапециевидная), с ясно выраженными углами и спрямлённым брюшным краем. Макушки приближены к середине спинного края. Наружная поверхность створок гладкая, блестя-

- щая. Передний аддуктор очень большой, бобовидной формы. Внутренние радиальные мантийные мускулы каждой стороны собраны в один мощный пучок. Почти все их отпечатки (кроме двух в срединной части) слиты с мантийной линией... *Tetragonocyclus* Pirogov et Starobogotov, 1974 (с. 331).
- 13(12). Раковина округло-треугольная, клиновидная, гладкая, тонко ребристая или исчерчена. Брюшной край выгнутый. Макушки сильно смещены к заднему краю створок и наклонены назад. Передний аддуктор не увеличен, овальной формы. Внутренние радиальные мантийные мускулы каждой стороны собраны в несколько пучков (не менее трёх). Их отпечатки отделены на значительное расстояние от мантийной линии.....
.....*Pseudeupera* German, 1913 (с. 330).
- 14(3). Раковина очень маленькая (длина створок не более 2,0 мм). Сифональное отверстие одно, наружная полужабра отсутствует.....
.....*Conventus* Pirogov et Starobogotov, 1974 (с. 324).

Род *Cingulipisidium* Pirogov et Starobogotov, 1974

Типовой вид: *Pisidium nitidum* Jenyns, 1832.

Раковина 2,5–4,5 мм длиной, овальная или неправильно-четырёхугольная. Макушка, как правило, узкая, немного смещена назад. Поверхность ребристая или грубо исчерченная. Поры редкие. Замочная площадка развита в разной степени, кардинальные зубы прямые или слабо изогнуты. Отпечатки мантийных мускулов заметно выступают над мантийной линией. Бранхиальное отверстие жабры имеется.

Ареал рода охватывает Европу, Северную Азию и Северную Америку.

В составе рода выделяют три подрода, два из которых распространены в европейской части России.

Ключ для определения подродов рода *Cingulipisidium*

- 1(2). Раковина овальная, брюшной край выгнут. Замочная площадка нормально развита, иногда расширена. Скульптура представлена несколькими рёбрышками, окаймляющими макушку или равномерно расположенными концентрическими рёбрами*Cingulipisidium* s. str.
- 2(1). Раковина неправильно-четырёхугольная, гладкая, брюшной край спрямлённый. Замочная площадка очень узкая.....
.....*Pseudosphaerium* Korniushev, 1990 (с. 324).

Подрод *Cingulipisidium* s. str.

Типовой вид: *Pisidium nitidum* Jenyns, 1832.

Раковина небольшая (длина створки, как правило, не превышает 3,5 мм, но иногда достигает 4,3 мм), овальная. Наружная поверхность створок вся покрыта концентрическими рёбрышками, либо могут быть развиты только 2–3 рёбрышка,

окаймляющих макушку. Макушки умеренно выступающие. Поры редкие или отсутствуют. Замочная площадка относительно широкая. Кардинальные зубы прямые или дугообразно изогнутые.

Ареал подрода в целом соответствует ареалу рода. Моллюски населяют небольшие медленно текущие реки, пойменные водоёмы и прибрежные зоны озёр. Встречаются на заиленных и песчаных грунтах.

В Палеарктике подрод представлен 11 видами, 7 из которых могут быть встречены в европейской части России: *Cingulipisidium cingulatum* (Anistratenko et Starobogotov, 1990 [1991]), *C. crassum* (Stelfox, 1918), *C. depressinitidum* (Anistratenko et Starobogotov, 1990[1991]), *C. feroense* Korniushev, 1991, *C. nitidum* (Jenyns, 1832), *C. splendens* (Baudon, 1857), *C. tanuga* Timm, 1975.

Подрод *Pseudosphaerium* Korniushev, 1990

Типовой вид: *Pisidium pseudosphaerium* Favre, 1927.

Раковина небольшая (длина створки составляет до 3 мм), неправильно-четырёхугольной формы, гладкая. Макушки мало выступающие, слегка смещены к заднему краю створок. Замочная площадка очень узкая, зубы замка несколько недоразвиты, кардинальные зубы в виде тонких пластинок.

Подрод характеризуется европейским ареалом и включает два вида: *Pseudosphaerium favrei* (Kuiper, 1947) и *P. pseudosphaerium* (Favre, 1927). Оба вида приурочены к болотным водоёмам и водотокам: небольшим озёрам и медленно текущим рекам с заболоченными берегами, черноольховым топям, мелиоративным канавам. Встречаются в зарослях среди корней растений, в залитом водой растительном опаде или в сплаvine.

Род *Conventus* Pirogov et Starobogotov, 1974

Типовой вид: *Pisidium conventus* Clessin, 1877.

Раковина небольшая (длина створки до 2 мм), округло-овальная или неправильно-четырёхугольная, гладкая. Макушки широкие, уплощённые, мало выступающие, незначительно смещены к заднему краю створок. Поры редкие. Ширина замочной площадки варьирует, кардинальные зубы прямые или слабоизогнутые. Латеральные зубы тонкие. Имеется только верхнее сифональное отверстие. Нижнее сифональное отверстие и его мускулатура редуцированы. Наружная полужабра отсутствует.

Ареал рода охватывает Северную и Центральную Европу, север Азии и Северную Америку. Моллюски приурочены к озёрам и являются характерными представителями европейской глубоководной фауны. В озёрах Центральной Европы отмечены на глубине 350 м. В Карелии (Умб озеро) — до 100 м.

В Палеарктике род представлен по меньшей мере 6 видами, три из которых являются эндемиками Байкала. На севере европейской части России обитают: *Conventus conventus* (Clessin, 1877) и *C. urinator* (Clessin, 1877).

Род *Euglesa* Leach in Jenyns, 1832

Типовой вид: *Tellina henslowiana* Leach in Sheppard, 1823.

Длина створок раковины варьирует от 2,5–3,5 мм до 5,0–6,0 мм. Форма раковины округло-овальная, реже округло-треугольная или трапецевидная. Гладкая. Макушки широкие, заметно смещены к заднему краю створок. Ширина замочной площадки, конфигурация и взаимное расположение зубов варьируют в широких пределах. Отпечатки внутренних мантийных мускулов, как правило, отделены от мантийной линии. Бранхиальное (нижнее) сифональное отверстие мантии имеется. Размеры и положение наружной жабры крайне изменчивы даже в пределах одного вида.

Род распространён по всем континентам. В Палеарктике представлен тремя подродами.

Ключ для определения подродов рода *Euglesa*

- 1(2). Раковина небольшая (длина створки не превышает 3,5 мм). Макушки выступающие, замочная площадка в подмакушечной части резко сужена. Латеральные зубы укорочены. Передние пучки внутренних радиальных мышц мантии, прилегающие к аддуктору, ослаблены и трудно различимы *Cyclocalix* Dall, 1903 (с. 326).
- 2(1). Раковина 3,0–6,0 мм длиной. Макушки мало выступающие. Замочная площадка не сужена или сужена равномерно. Латеральные зубы относительно длинные, если укорочены, то раковина более 4,0 мм длиной. Передние пучки внутренних радиальных мышц мантии хорошо выражены.
- 3(6). Раковина толстостенная, прочная. Замочная площадка не сужена. Кардинальные зубы резко изогнуты. Внутренние радиальные мантийные мускулы мощные, число их пучков больше 7.
- 4(5). Латеральные зубы укорочены. Поры раковины многочисленные. Наружная полужабра крупная, у взрослых экземпляров её наружный край находится на уровне пятого или шестого филamentos внутренней *Roseana* Fagot, 1892 (с. 327).
- 5(4). Латеральные зубы не укорочены. Поры раковины малочисленные, редкие. Наружная полужабра небольших размеров, её передний край расположен не ближе, чем уровень десятого филамента внутренней полужабры *Euglesa* s. str. partim (? секция *Casertiana* Fagot, 1892) (с. 326).
- 6(3). Раковина тонкостенная, хрупкая. Замочная площадка узкая, кардинальные зубы слабо изогнуты или почти прямые. Внутренняя радиальная мантийная мускулатура несколько редуцирована (особенно в задней области) за счёт исчезновения и/или ослабления отдельных пучков. Число мышечных пучков, как правило, меньше 7 (обычно 5–6). Если больше 7, то мозолевидный наплыв правой створке отсутствует.

- 7(8). В правой створке имеется зубообразный мозолевидный наплыв — каллюс. Внутренние радиальные мышцы мантии образуют 5–6 мощных пучков
..... *Euglesa* s. str. partim (? секция *Euglesa* s. str.).
- 8(7). Каллюс отсутствует. Пучков внутренних радиальных мантийных мышц 7, но они ослаблены. Задние пучки, прилегающие к пресифональной спайке, трудноразличимы..... *Euglesa* s. str. partim
(? секция *Potamopisidium* Korniushev, 1991) (с. 000).

Подрод *Cyclocalix* Dall, 1903

Типовой вид: *Pisidium scholtzi* Clessin, 1871.

Раковина небольшая (2–3 мм длиной), широкоовальная или округлая, выпуклая, иногда вздутая. Макушки заметно выступающие. Замок очень короткий, особенно укорочены латеральные зубы. Мантийная мускулатура несколько ослаблена, особенно пучки, прилегающие к пресифональной спайке и переднему аддуктору. Число пучков 5–6. Средние пучки наиболее длинные и обнаруживают тенденцию к слиянию.

Подрод распространён в Европе, Северной, Центральной и Восточной Азии, Северной Америке. Моллюски характеризуются значительной экологической пластичностью. Наиболее характерны для заболоченных водоёмов, часто встречаются на заливных лугах и в родниковых топях, особенно под пологом леса. Нередки и в крупных озёрах, где приурочены к участкам берега, характеризующимся некоторой заболоченностью, или к зарослям. Встречаются в медленно текущих ручьях и канавах.

В европейской части России обитают 7 видов: *Euglesa dubrueilii* (Baudon, 1872), *E. fragilis* (Clessin in Westerlund, 1873), *E. hinzi* (Kuiper, 1975), *E. lapponicus* (Clessin in Westerlund, 1873), *E. magnificus* (Clessin in Westerlund, 1873), *E. obtusalis* (Lamarck, 1818), *E. scholtzi* (Clessin, 1871).

Подрод *Euglesa* s. str.

Типовой вид: *Tellina henslowiana* Leach in Sheppard, 1823.

Раковина 3,0–5,5 мм, овальная, реже округлая, треугольная или трапециевидная, относительно плоская, с широкими мало выступающими макушками. Замок развит в разной степени, но всегда замочная площадка относительно длинная. Пучки внутренних радиальных мышц мантии развиты в разной степени, несколько усиливаются в направлении сзади наперёд. Их число варьирует от 5–6 до 8–10.

Подрод распространён по всем континентам. Точное количество видов подрода установить затруднительно из-за запутанности систематики группы и неясного статуса многих описанных форм. Более или менее обоснованно можно говорить об обитании на севере и северо-западе европейской части России около 14 видов. Большинство из них приурочены к небольшим речкам и ручьям, реже к озёрам. Это: *Euglesa buchtarmensis* Krivosheina, 1978, *E. curta* (Clessin, 1874), *E. hoyeri*

(Clessin in Esmark et Hoyer, 1886), *E. intermedia* (Gassies, 1855), *E. jaudouiniana* (Gassies, 1855), *E. obliquata* (Clessin in Martens, 1874), *E. ponderosa* (Stelfox, 1918), *E. rivularis* (Clessin, 1874), *E. steenbuchi* (Möller, 1842), *E. subponderosa* Krivosheina, 1976. Некоторые виды: *Euglesa eichwaldi* Stadnichenko, 1983 и *E. personata* (Malm, 1855) — обитают главным образом в родниках и родниковых топях. Иногда встречаются в колодцах. *Euglesa likharevi* (Korniushin, 1991) приурочен к профундали крупных озёр.

Подрод *Roseana* Fagot, 1892

Типовой вид: *Pisidium roseum* Scholtz, 1843.

Раковина до 5 мм длиной, округлая или широкоовальная, умеренно или сильновыпуклая, относительно тонкостенная. Макушки широкие, выступающие, расположенные недалеко от середины спинного края створок. Раковина пронизана многочисленными относительно крупными порами, которые расположены особенно тесно в подмакушечной части (здесь расстояние между ними не превышает 40 мкм). Замочная площадка сужена, особенно под макушками. Кардинальные зубы отчётливо изогнутые, латеральные — сильно укороченные. Вдоль края мантии насчитывается не менее семи пучков внутренних радиальных мышечных волокон.

Ареал подрода охватывает Евразию, кроме, вероятно, самых южных районов. Моллюски приурочены к болотным водоёмам. Встречаются в небольших прудах и заболоченных лесных озёрцах, на заливных лугах, в мелиоративных канавах и ручьях с медленным течением. В европейской части России обитают не менее трёх видов: *Roseana globularis* (Clessin in Westerlund, 1873), *R. rosea* (Scholtz, 1843) и *R. silesiaca* (Starobogatov et Korniushin in Korniushin, 1991).

Род *Henslowiana* Fagot, 1892

Типовой вид: *Pisidium henslowianum* Fagot, 1892.

Раковина небольшая, длина створки как правило не превышает 5 мм. Форма раковины овальная, округло-треугольная иногда неправильно-четырёхугольная. Скульптура выражена в разной степени. Макушки узкие, отчётливо смещены назад, выступающие. Ширина замочной площадки варьирует, характерны отчётливый изгиб кардинального зуба правой створки (кроме популяций, характеризующихся общей редукцией замка), а также относительно узкая и длинная лигаментная ямка. Пресифональная спайка мантии короткая. Пучки внутренних радиальных мантийных мускулов всегда несколько ослаблены, но передние 3–4 могут быть хорошо выражены.

Виды рода известны из Европы, Северной и Восточной Азии, а также в Северной Америке. Палеарктические представители рода группируются в четыре подрода, три из которых представлены в европейской части России.

Ключ для определения подродов рода *Henslowiana*

- 1(2). Раковина четырёхугольная, коротко- или округло-овальная. Макушечные складки отсутствуют. Пучки внутренних радиальных мантийных мускулов хорошо выражены
.....*Arcteuglesa* Pirogov et Starobogatov, 1974.
- 2(1). Раковина округло-треугольная. Макушечные складки имеются, в случае их отсутствия раковина имеет отчётливо удлинённую форму. Пучки внутренних радиальных мантийных мускулов ослаблены, малозаметны и могут распадаться на отдельные волокна.
- 3(4). Раковина удлинённо-овальная. Замочная площадка не расширена. Передние пучки внутренних радиальных мантийных мускулов не распадаются на отдельные волокна. Мантийная линия расположена близко к краю створок
.....*Henslowiana* s. str.
- 4(3). Раковина округло-треугольная. Замочная площадка отчётливо расширена. Все пучки внутренних радиальных мантийных мускулов распадаются на отдельные волокна. Мантийная линия далеко отстоит от краёв створок.....
.....*Supiniana* Korniushev, 1996 (с. 329).

Подрод *Arcteuglesa* Pirogov et Starobogatov, 1974

Типовой вид: *Pisidium lilljeborgi* Clessin, 1886.

Раковина четырёхугольная, коротко- или округло-овальная, относительно тонкостенная, гладкая или исчерченная, иногда очень тонко ребристая. Макушки без складок. Поры раковины многочисленные, обычно хорошо заметны. Замочная площадка от умеренно широкой до очень узкой. В последнем случае кардинальные и наружные латеральные зубы обнаруживают склонность к редукции. Отпечатки внутренних радиальных мантийных мускулов выступают над мантийной линией, передние могут быть обособлены.

Ареал подрода бореально-альпийский. Моллюски приурочены к озёрам. Встречаются как на литорали, так и в профундали, на песчаных и заиленных грунтах. На севере и северо-западе европейской части России обитают три вида: *Henslowiana lilljeborgii* (Clessin in Esmark et Hoyer, 1886), *H. ruut* (Timm, 1975), *H. waldeni* (Kuiper, 1975).

Подрод *Henslowiana* s. str.

Типовой вид: *Pisidium henslowianum* Fagot, 1892.

Раковина удлинённо-овальная, умеренно выпуклая, относительно тонкостенная, гладкая или слабо исчерченная. Макушки обычно несут косо расположенные складки. Поры раковины редкие. Замочная площадка не расширена. Отпечатки передних внутренних радиальных мантийных мускулов выступают над мантийной линией, но не обособляются от неё.

Ареал подрода соответствует ареалу рода. Моллюски являются лимнофилами. Населяют пойменные водоёмы средних и крупных рек, встречаются также в небольших реках и озёрах. В европейской части России представлены пять видов: *Henslowiana dupuyana* (Normand, 1854), *H. henslowana* (Leach in Sheppard, 1823), *H. ostroumowi* (Pirogov et Starobogatov, 1974), *H. polonica* (Anistratenko et Starobogatov, 1990 [1991]), *H. suecica* (Clessin in Westerlund, 1873).

Подрод *Supiniana* Korniushev, 1996

Типовой вид: *Pisidium supinum* A. Schmidt, 1850.

Раковина округло-треугольная, умеренно выпуклая, толстостенная, отчётливо регулярно исчерченная или ребристая. Макушки со складками, поры раковины имеются, но обычно они малозаметны. Отпечатки внутренних радиальных мантийных мускулов не выступают над мантийной линией, мантийная линия ровная или слегка волнистая. Замочная площадка расширена. Латеральные зубы очень мощные.

Подрод известен только в Палеарктике. Его ареал охватывает Европу и прилегающие части Западной Сибири (бассейн реки Иртыш). Моллюски относятся к реофилам. Обитают в русловой части крупных рек, реже встречаются в озёрах. Предпочитают песчаные или слабо заиленные грунты. На севере и северо-западе европейской части России обитают три вида: *Henslowiana baudonii* (Clessin, 1873), *H. conica* (Baudon, 1857) и *H. supina* (A. Schmidt, 1850).

Род *Hiberneuglesa* Starobogatov in Dolgin, 1983

Типовой вид: *Pisidium hibernicum* Westerlund, 1894.

Раковина небольшая (длина створки до 3 мм), округло-овальной формы. При переходе спинного края в передний и задний края, как правило, имеются уголки («плечики»), что иногда придаёт контурам створок неправильно-четырёхугольный облик. Макушки узкие, заметно выступающие, приближены к середине спинного края. Довольно хорошо выражена концентрическая исчерченность, особенно вблизи макушки. Замочная площадка узкая. Кардинальные зубы прямые или дугообразно изогнутые, латеральные зубы короткие, с чётко обособленными выступающими верхушками. Лигаментная ямка короткая. Отпечатки внутренних радиальных мантийных мускулов выступают над мантийной линией. Бранхиальное сифональное отверстие имеется, пресифональная спайка мантии не удлинена. Число пучков внутренних радиальных мантийных мускулов достигает 7–8, при этом пучки, прилегающие к передним аддукторам, выделяются крупными размерами и хорошо различимы на окрашенных препаратах. Остальные пучки слабые, трудно различимые.

Ареал рода охватывает Северную и Среднюю Европу, а также Западную Сибирь. Находки представителей рода в Восточной Сибири и Северной Америке нуждаются в подтверждении. Моллюски являются лимнофилами, встречаются в крупных ручьях, небольших реках и пойменных водоёмах более крупных

рек. Обычны также в небольших озёрах. В крупных водоёмах они приурочены к участкам берега, защищённым от действия прибоя и заросшим растительностью. В европейской части России, исключая южные районы, обитают пять видов: *Hiberneuglesa bodamica* (Starobogatov et Korniushev, 1989), *H. normalis* (Stelfox, 1929), *H. parvula* (Clessin in Westerlund, 1873), *H. portentosa* (Stelfox in Ellis, 1940), *H. subhibernica* (Starobogatov et Korniushev, 1989).

Род *Lacustrina* Sterki, 1916

Типовой вид: *Pisidium idahoense* Roper, 1890.

Раковина овально-треугольная, гладкая, с широкими мало выступающими макушками, заметно сдвинутыми назад. Замочная площадка широкая, кардинальные зубы изогнуты. Бранхиальное сифональное отверстие имеется. Пресифональная спайка мантии короткая. Пучки внутренних радиальных мантийных мускулов мощные, равномерно расположенные вдоль края педального отверстия мантии. Отпечатки этих пучков обособлены от мантийной линии.

Род в целом имеет голарктическое распространение. На большей части Палеарктики (исключая Чукотский, Камчатский полуострова и острова Курильской гряды) представлен одним видом — *Lacustrina dilatata* (Westerlund, 1897). Этот вид приурочен к холодноводным озёрам.

Род *Pseudeupera* German, 1913

Типовой вид: *Pisidium landeroini* Germain, 1909.

Раковина 3–4 мм длиной, овальная или округло-треугольная, гладкая или ребристая. Макушка более или менее сужена, значительно смещена к заднему краю створок. Поры раковины редкие. Ширина замочной площадки варьирует. Кардинальные зубы замка спрямлены. Лигаментная ямка сравнительно короткая. Отпечатки внутренних радиальных мантийных мускулов обособлены от мантийной линии, передние удалены в большей степени, чем задние. Бранхиальное сифональное отверстие имеется. Внутренние радиальные мантийные мускулы хорошо развиты, сконцентрированы в области педального отверстия мантии. Мощность пучков увеличивается сзади наперёд, передние пучки проявляют тенденцию к слиянию. Хорошо развита концентрическая мускулатура мантии.

Род имеет голарктический ареал и представлен двумя под родами.

Ключ для определения под родов рода *Pseudeupera*

- 1(2). Раковина гладкая или тонко исчерченная. Пресифональная спайка составляет более половины длины педального отверстия мантии. Пучки внутренних радиальных мантийных мускулов сконцентрированы в передней части мантийного края..... *Pseudeupera* s. str. (с. 331).
- 2(1). Раковина ребристая. Пресифональная спайка составляет менее половины длины педального отверстия мантии. Пучки внутренних радиальных

мантийных мускулов располагаются вдоль краёв мантии оконтуривающих
педальное отверстие и равномерно усиливаются сзади наперёд
..... *Pulchelleuglesa* Starobogotov in Dolgin, 1983.

Подрод *Pseudeupera* s. str.

Типовой вид: *Pisidium landeroini* Germain, 1909.

Раковина округло-треугольная, гладкая или тонко исчерченная. Макушки узкие, смещены к заднему краю створки и наклонены назад. Число отпечатков внутренних радиальных мантийных мускулов невелико, все они, особенно передние, далеко отставлены от мантийной линии. Внутренние радиальные мантийные мускулы объединены в 4–5 мощных пучка, иногда позади них можно наблюдать ещё 1–2 слабых пучка.

Ареал подрода палеарктический. В конце XX века отечественные специалисты различали в составе подрода 13 видов. По мнению западноевропейских авторов подрод представлен в Палеарктике одним видом — *Pseudeupera subtruncata* (Malm, 1855). Моллюски характеризуются значительной экологической пластичностью, обитают в ручьях, малых и средних реках, пойменных водоёмах, мелиоративных каналах, в озёрах разной величины.

Учитывая сложность в определении видов (как данного подрода, так и вообще шаровок в целом), а также отсутствие в русскоязычной литературе ключей для определения видов семейства Euglesidae, при работе с определителем относительно количества видов подрода рекомендуется предварительно принимать точку зрения западноевропейских авторов.

Подрод *Pulchelleuglesa* Starobogotov in Dolgin, 1983

Типовой вид: *Pisidium pulchellum* Jenyns, 1832.

Раковина овальная. Макушки относительно широкие, маловыступающие, заметно смещены к заднему краю створок. Поверхность раковины, за исключением макушечной части, равномерно покрыта резкими концентрическими рёбрами. Отпечатки внутренних радиальных мантийных мускулов обособлены, но не удалены от мантийной линии. Вдоль краёв мантии, оконтуривающих педальное отверстие расположено 6–7 мощных мускульных пучков, постепенно увеличивающихся сзади наперёд.

Два вида подрода распространены в Европе и Сибири. Это: *Pulchelleuglesa acuticostata* (Starobogotov et Korniushev, 1989) и *P. pulchella* (Jenyns, 1832). Моллюски являются реофилами, обитают в ручьях, небольших реках и пойменных водоёмах, реже в озёрах. Чувствительны к загрязнению воды и могут быть использованы для биоиндикации чистоты водоёмов.

Род *Tetragonocyclus* Pirogov et Starobogotov, 1974

Типовой вид: *Pisidium milium* Held, 1836.

Раковина небольшая (длина створок 2,5–3,5 мм), удлинённо-четырёхугольная (трапецевидная), с ясно выраженными углами и спрямлённым брюшным краем. Макушки приближены к середине спинного края створок, узкие, мало выступающие. Наружная поверхность створок гладкая, обычно блестящая. Замочная площадка узкая. Кардинальные зубы почти прямые, параллельны друг другу. Латеральные зубы вытянуты. Лигаментная ямка короткая. Сифональных отверстий два. Пресифональная спайка мантии практически равна по длине педальному отверстию. Внутренние радиальные мантийные мускулы каждой стороны образуют 1–3 мощных сближенных пучка. Кроме того, имеются более слабо развитые пучки (1–2) и отдельные мышечные волокна в области пресифональной спайки. Очень характерны крупные размеры и бобовидная форма переднего аддуктора.

Виды подрода, по-видимому, широко распространены в Палеарктике, однако находки из бассейна реки Амур и из Северной Африки нуждаются в подтверждении. В европейской части России представлен один вид — *Tetragonocyclus baudoniana* (de Cessac, 1855). Моллюски обитают в озёрах, небольших реках, ручьях и пойменных водоёмах, где могут служить индикаторами некоторой заболоченности. Также населяют и настоящие болота, отмечены в сплавинах.

Подсемейство *Pisidiinae* Gray, 1857

Типовой род: *Pisidium* C. Pfeiffer, 1821.

Размеры раковины варьируют в широких пределах (длина створки от 1,5–2,0 мм до 7,0–11,0 мм). Макушки смещены к заднему краю створки. Сифоны устроены так же, как в подсемействе *Euglesidae*: верхний сифон в виде короткой и широкой трубки, снабжён парой ретракторов; нижний представляет собой простое отверстие и также имеет пару ретракторов. У представителей многих таксонов нижнее сифональное отверстие мантии сливается с педальным вследствие редукции пресифональной спайки. Сифональные ретракторы при этом сохраняются. Наружная полужабра если имеется, то относительно небольшая, сильно смещена назад и имеет только одну (восходящую) ламеллу. Исчезновение пресифональной спайки сопровождается полной редукцией наружной полужабры. Выводковая сумка одна; развивается в задней части внутренней полужабры и включает большое число филаментов. Образованию сумки предшествует разрастание филаментов по всей длине, либо развитие утолщений в их верхней трети.

Виды подсемейства распространены на всех континентах и сгруппированы в три рода.

Ключ для определения родов подсемейства *Pisidiinae*

- 1(2). Раковина средних размеров (длина створки достигает 11 мм). Сифональных отверстий два. Наружная полужабра имеется*Pisidium* C. Pfeiffer, 1821 (с. 334).

- 2(1). Раковина небольшая (длина створки, как правило, не превышает 5 мм). Сифональное отверстие одно. Наружная полужабра отсутствует.
- 3(4). Раковина очень маленькая (длина створки 1,5–2,3 мм). Лигament находится в верхней части замочной площадки (закрытый тип лигаменты). Лигamentная ямка удлинена, ланцетовидной формы.....
.....*Neopisidium* Odhner, 1921.
- 4(3). Раковина более крупная. Лигament глубоко погружён в толщу раковины и достигает нижнего края замочной площадки (инвертированный тип лигаменты). Лигamentная ямка треугольной формы.....
.....*Odhneripisidium* Kuiper, 1962 (с. 333).

Род *Neopisidium* Odhner, 1921

Типовой вид: *Pisidium torquatum* Stelfox, 1918.

Раковина очень маленькая, длина створок не превышает 2,3 мм, треугольной или трапезиевидной формы, исчерченная, иногда неравномерно ребристая. Макушки широкие, мало выступающие, заметно смещены назад, как правило, окаймлённые резкими полулунными складками. Замочная площадка относительно широкая, дугообразно выгнута. Кардинальные зубы слабоизогнутые или почти прямые. Кардинальный зуб правой створки расщеплён на заднем конце. Лигament закрытого типа. Внутренние радиальные мантийные мускулы образуют 6–7 слабых трудноразличимых пучков. Их отпечатки не выступают над мантийной линией.

Виды рода распространены в Европе и Западной Сибири. По разным данным в составе рода насчитывается три или четыре вида (Корнюшин, 1996; Kantor et al., 2010). Реофильные моллюски, населяют реки, где держатся в русловой части, а также озёра, как в прибрежных биотопах, так и на значительных глубинах. Обитают на песчаных или слегка заиленных грунтах.

На севере и северо-западе европейской части России представлены три вида: *Neopisidium moitessierianum* (Paladilhe, 1866), *N. torquatum* (Stelfox, 1918), *N. trigonum* (Bourguignat in Locard, 1893).

Род *Odhneripisidium* Kuiper, 1962

Типовой вид: *Pisidium stewarti* Preston, 1909.

Раковина небольшая или средних размеров, овальная или округло-треугольная. Макушки умеренно широкие, не выступающие. Поверхность гладкая или слабо исчерченная, иногда тонко ребристая. Признаки замка варьируют. Лигament погружён под замочную площадку, лигаментная ямка треугольной формы. Пучки внутренних радиальных мантийных мускулов развиты в разной степени.

Род насчитывает 4 подрода и объединяет виды распространённые большей частью в Азии и Южной Европе (Средиземноморье). На севере Западной Европы обитают 3 вида, объединяемые Корнюшиным (1996) в подрод *Europisidium* Staro-

bogatov in Stadnichenko, 1984. Учитывая теоретическую возможность обнаружения этих видов на севере и северо-западе европейской части России, в определителе приводится описание подрода *Europisidium*.

Подрод *Europisidium* Starobogatov in Stadnichenko, 1984

Типовой вид: *Pisidium tenuilineatum* Stelfox, 1918.

Раковина небольшая (длина створки до 2,5 мм), округло-треугольная или клиновидная, с ясно выраженными уголками («плечиками») при переходе спинного края створок в передний и задний края. Скульптура представлена отчётливыми тонкими концентрическими рёбрышками. Замок хорошо развит, замочная площадка относительно широкая, кардинальные зубы отчётливо изогнутые, латеральные — крупные, мощные. Встречаются, однако, экземпляры с ослабленным замком. Обычно выражен инвертированный тип лигамента, лигаментная ямка треугольная. Отпечатки внутренних радиальных мантийных мускулов, как правило, нечёткие, но у некоторых экземпляров удаётся различить несколько отпечатков, заметно выступающих над мантийной линией. Внутренние радиальные мантийные мускулы образуют 6–7 слабых, но оформленных пучков.

В подрод сгруппированы виды достоверно известные из Западной Европы (Британские острова, Скандинавия, Альпы, территории Германии и Польши). Это три вида: *Europisidium alpinum* (Odhner, 1938), *E. stelfoxi* (Pirogov et Starobogatov in Timm, 1976), *E. tenuilineatum* (Stelfox, 1918). Моллюски известны из родников и озёр, прежде всего горных. Встречаются также в небольших реках, протекающих по более или менее возвышенным территориям.

Род *Pisidium* C. Pfeiffer, 1821

Типовой вид: *Cyclas obliqua* Lamarck, 1818.

Раковина от удлинённо-овальной до округло-треугольной. Макушки узкие, мало выступающие, отчётливо смещены к заднему краю створок. Поверхностная скульптура хорошо выражена: от резкой неравномерной исчерченности до правильной ребристости. Поры раковины хорошо заметны, но сравнительно немногочисленны. Замочная площадка широкая. Кардинальный зуб правой створки и внутренний кардинальный зуб левой очень резко дуговидно изогнуты (у молодых особей с отчётливым изломом). Пресифональная спайка мантии короткая. Пучки внутренних радиальных мантийных мускулов (8–10) хорошо развиты и расположены равномерно вдоль края педального отверстия. Их отпечатки удалены от мантийной линии.

Ареал рода в общем охватывает Голарктику, но находки в Северной Африке нуждаются в проверке. В Европе обитает один вид — *Pisidium amnicum* (O.F. Müller, 1774). Эти реофильные моллюски в основном приурочены к рекам и прирусловым пойменным водоёмам. В озёрах встречаются на песчаных грунтах открытых участков, часто в зоне прибоя.

Таблица I

Рис. 1 а–з. *Margaritifera borealis* (Westerlund, 1871): а, б — из-под г. Архангельск (ЗИН, №1); в — искривленный экз. без указания места сбора (ЗИН, № 5); г, д, е — экз. с неразвитым задним краем, р. Лямукея, Архангельская обл. (ЗИН, № 4); ж, з — р. Муна, Мурманская обл. (ЗИН, № 6). а, г, д — вид сбоку и изнутри; з — вид сбоку; б, в, е, ж — вид спереди. Масштабная линейка 3 см.

Рис. 2 а–д. *Margaritifera margaritifera* (Linnaeus, 1758): а, б — экз. с неразвитым задним краем, р. Варзуга, Кольский п-ов (ЗИН, № 12); в, г, д — экз. из коллекции Михалкова без указания места сбора (ЗИН, № 48): в, г — вид сбоку и изнутри; б — вид сбоку; а, д — вид спереди. Масштабная линейка 3 см.

Рис. 3 а–в. *Margaritifera elongata* (Lamarck, 1819): озерцо у р. Плюссы, дер. Сербино (ЗИН, №1): а, б — вид сбоку и изнутри; в — вид спереди. Масштабная линейка 3 см.

Рис. 4. Макушечная скульптура *Unio pictorum* (Linnaeus, 1758).

Рис. 5. Макушечная скульптура *Unio limosus* Nilsson, 1822.

Рис. 6. Сифоны *Unio pictorum* (Linnaeus, 1758): оз. Сапшо, Смоленская обл.

Рис. 7 а–в. *Unio protractus* Lindholm, 1922: старица р. Ока, Московской обл. (ЗИН, = *U. muelleri*, № 3). а — вид спереди; б, в — вид сбоку и изнутри. Масштабная линейка 3 см.

Рис. 8 а–в. *Unio pictorum* (Linnaeus, 1758): Швеция (ЗИН, = *U. rostratus*, №1). а, б — вид сбоку и изнутри; в — вид спереди. Масштабная линейка 3 см.

Рис. 9 а–в. *Unio limosus* Nilsson, 1822: Низовья Волги у г. Астрахань, пос. Кировский (ЗИН, = *U. limosus benningi*, № 1): а, б — вид сбоку и изнутри; в — вид спереди. Масштабная линейка 3 см.

Рис. 10. Макушечная скульптура *Unio longirostris* Rossmassler, 1836.

Рис. 11. Сифоны *Unio longirostris* Rossmassler, 1836: оз. Сапшо, Смоленская обл.

Рис. 12 а–в. *Unio tumidus* (Philipsson in Retzius, 1788): р. Ока, Прилуки (ЗИН, № 78): а, б — вид сбоку и изнутри; в — вид спереди. Масштабная линейка 3 см.

Рис. 13 а–д. *Unio longirostris* Rossmassler, 1836: а — оз. Сапшо, Смоленская обл. (БПИ); б, в — басс. р. Медведица, Саратовская обл. (ЗИН, № 13); г, д — р. Ивица, Тверская обл. (БПИ): а — вид сбоку; б, г — вид сбоку и изнутри; в, д — вид спереди. Масштабная линейка 3 см.

Рис. 14 а–д. *Unio conus* (Spengler, 1793): а, б, в — р. Днепр (ЗИН, хранилась под названием *U. tumidus*, № 21); г, д — оз. Селигер, Тверская обл. (ЗИН, = *U. ovalis*, № 3): а, б, г — вид сбоку и изнутри; в, д — вид спереди. Масштабная линейка 3 см.

Таблица II

Рис. 15 а, б. Примеры макушечной скульптуры видов рода *Crassiana*.

Рис. 16 Сифоны *Crassiana musiva* (Spengler, 1793): р. Ивица, Тверская обл.

Рис. 17 а–г. *Crassiana nana* (Lamarck, 1819): р. Жаксыкар, окр. г. Актюбинск (ЗИН).

Рис. 18 а–ж. *Crassiana musiva* (Spengler, 1793): а, б, в, г — экземпляры разной степени вытянутости, собранные в одном биотопе р. Ивица, Тверская обл. (БПИ); д, е, ж — р. Ока у г. Калуга (ЗИН).

Рис. 19 а–д. *Crassiana crassa* (Philipsson in Retzius, 1788): а, б — р. Великая у г. Пскова (БПИ); в, г, д — р. Ока у г. Калуга (ЗИН).

Рис. 20 а, б. Примеры макушечной скульптуры видов рода *Anodonta*.

Рис. 21 а–в. *Anodonta zellensis* (Gmelin, 1791): оз. Тайное, Брестская обл. (ЗИН, № 51).

Рис. 22 а–д. *Anodonta stagnalis* (Gmelin, 1791): а, б, в — оз. Башкирское у г. Стерлитамак (ЗИН); г, д — оз. Жушэр, Республика Мэрий Эл (ЗИН).

Рис. 23 а–в. *Anodonta cygnea* (Linnaeus, 1758): дельта Волги (ЗИН).

Рис. 24 а, б. Примеры макушечной скульптуры видов рода *Colletopterum*.

Рис. 25. Сифоны *Colletopterum* sp.

Рис. 26 а–е. *Colletopterum milashevichi* Bogatov, Starobogatov et Prozorova, 2005: а, б — молодой экз., паратип, дельта Волги у д. Оли (ЗИН); г, д, е — голотип, дельта Волги, Кабаний Ильмень (ЗИН, № 1).

Рис. 27 а–г. *Colletopterum convexum* (Drouet 1888): р. Дон (ЗИН).

Рис. 28 а–г. *Colletopterum apollonicum* (Bourguignat 1880): оз. Апполония, Малая Азия (ЗИН, № 1).

Рис. 21в, 22в, 23в, 26в, 27в, 28в — вид на створку сверху под углом около 20° к вертикальной оси. Ориентация остальных раковин такая же, как на таблице I. Масштабная линейка 3 см.

Таблица III

Рис. 29 а–в. *Colletopterum subcirculare* (Clessin, 1873): р. Дон у г. Павловск (ЗИН, № 10).

Рис. 30 а–в. *Colletopterum baeri* Bogatov, Starobogatov et Prozorova, 2005: голотип, р. Волга у Астрахани (ЗИН, № 1).

Рис. 31 а–в. *Colletopterum ostiarium* (Drouet 1881): р. Днепр, ниже г. Кременчук (ЗИН, № 7).

Рис. 32 а–в. *C. nilssoni* (Küster 1842): р. М. Истра у г. Истра, Московская обл. (ЗИН, № 1).

Рис. 33 а–г. *Colletopterum ponderosum* (C. Pfeiffer 1825): оз. Узьминское, Псковская обл. (ЗИН, № 36).

Рис. 34 а–д. *Colletopterum anatinum* (Linnaeus 1758): р. Ивица, Тверская обл. (БПИ).

Рис. 35 а–г. *Colletopterum piscinale* (Nilsson, 1822): а — сифоны (р. Ивица, Тверская обл., фото В. Богатова); б, в, г — дельта Волги у п. Барановка (ЗИН).

Рис. 36 а–ж. *Colletopterum rostratum* (Rossmässler, 1836): а, б, в, г — Германия (ЗИН, № 1); д, е, ж — р. Ивица, Тверская обл. (ЗИН).

Рис. 37 а–г. Примеры макушечной скульптуры видов рода *Pseudanodonta*.

Рис. 38 Сифоны *Pseudanodonta elongata* (Hollandre, 1836): р. Ивица, Тверская обл.

Рис. 33г, 34г, 36г — вид на створку сверху под углом около 20° к вертикальной оси. Ориентация остальных раковин такая же, как на таблице I. Масштабная линейка 3 см.

Таблица IV

Рис. 39 а–е. *Pseudanodonta complanata* (Rossmassler, 1835): а, б, в, г, д — Калининградская обл., Куршская коса (ЗИН); е — экз. с неразвитым задним краем, устье Днестра (ЗИН, № 35).

Рис. 40 а–к. *Pseudanodonta elongata* (Hollandre, 1836): а, б, в, г, д — Калининградская обл., Куршская коса (ЗИН, № 4); е, ж, з — р. Ивица, Тверская обл. (БПИ); и — р. Сев. Двина (ЗИН, № 2); к — экз. с неразвитым задним краем, басс. р. Медведица, Саратовская обл. (ЗИН, № 22); л — экз. с разросшимся задним краем, р. Днепр, низовья (ЗИН).

Рис. 41 а, б. *Dreissena bugensis* (Andrusov, 1897): Днепровское водохр., у г. Днепропетровск (ЗИН, № 2).

Рис. 42 а, б *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771): без указания места сбора (ЗИН).

Рис. 43. *Theodoxus fluviatilis* (Linnaeus, 1758) (по: Кантор, Сысоев, 2006). Масштабная линейка — 5 мм.

Рис. 44. *Contectiana contecta* (Millet, 1813).

Рис. 45. *Contectiana ladogensis* Chernogorenko et Starobogatov, 1987.

Рис. 46. *Viviparus ater* (Christophori et Jan, 1832).

Рис. 47. *Viviparus sphaeridius* (Bourguignat, 1880).

Рис. 48. *Viviparus viviparus* (Linnaeus, 1758).

Рис. 49. *Bithynia tentaculata* (Linnaeus, 1758).

Рис. 50. *Codiella leachii* (Sheppard, 1823).

Рис. 51. *Opisthorchophorus troschelii* (Paasch, 1842).

Рис. 52. *Potamopyrgus antipodarum* (Gray, 1843).

Рис. 53. *Ventrosia stagnorum* (Gmelin, 1791).

Рис. 39д, 40д — вид на створку сверху под углом около 20° к вертикальной оси. Ориентация остальных раковин такая же, как на вклейке I. Масштабная линейка 3 см. Рис. 41, 42: а — вид сбоку и изнутри; б — вид спереди. Масштабная линейка 1 см. Рис. 44–48 — масштабная линейка 10 мм; рис. 49 — масштабная линейка 3 мм; рис. 50–53 — масштабная линейка 2 мм.

Таблица V

Рис. 54. *Marstoniopsis scholtzi* (A. Schmidt, 1856).

Рис. 55 а, б. *Lithoglyphus naticoides* (C. Pfeiffer, 1828).

Рис. 56. *Valvata cristata* O.F. Müller, 1774.

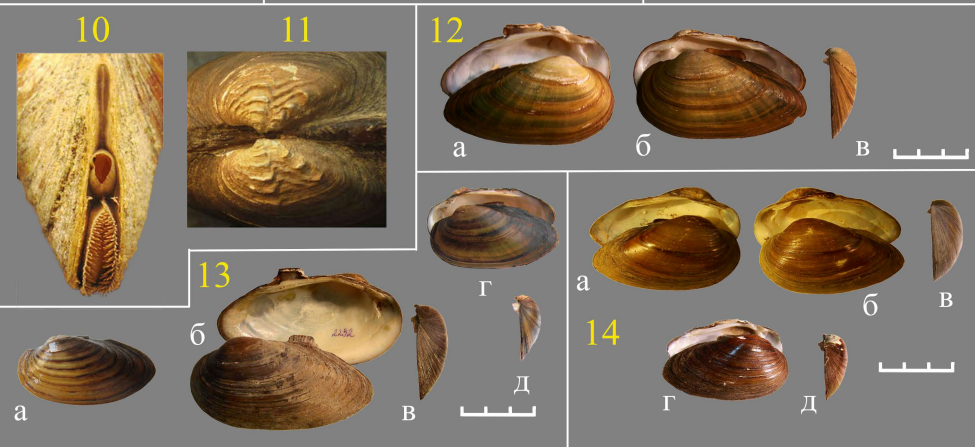
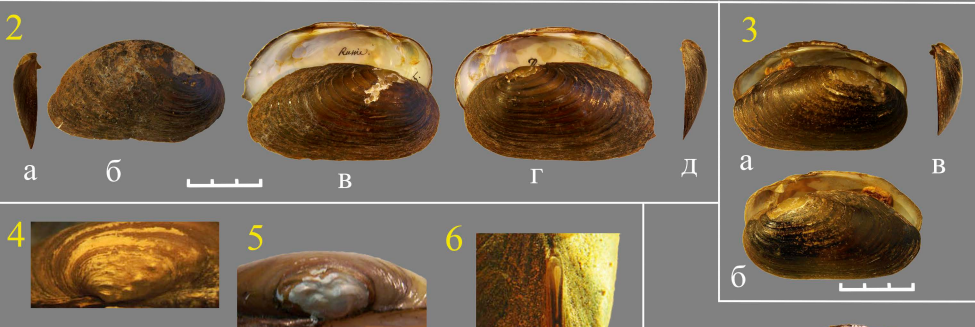
Рис. 57. *Valvata planorbulina* Paladilhe, 1867.

Рис. 58. *Valvata elatior* Menzel, 1904.

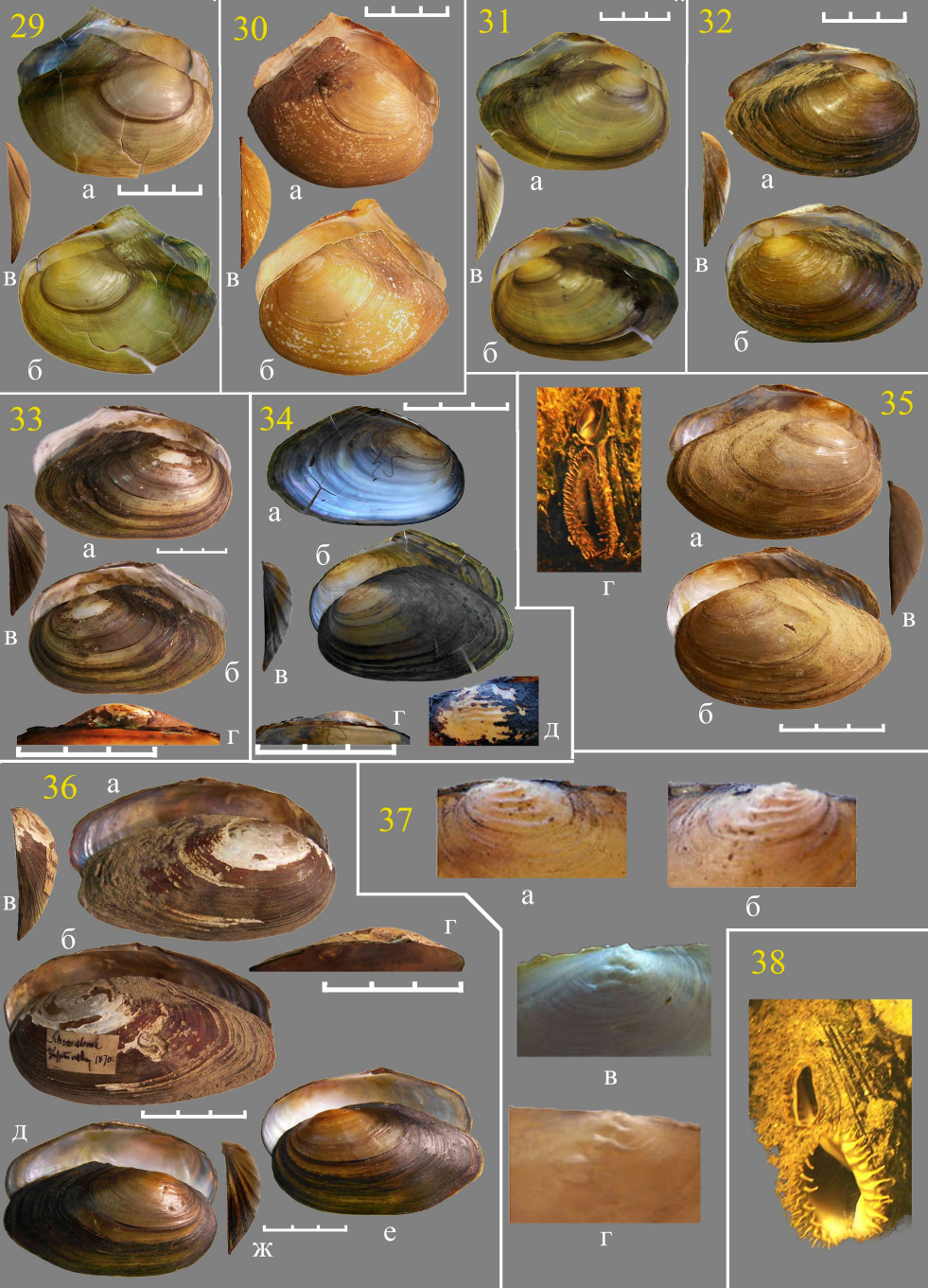
Рис. 59. *Valvata geyeri* Menzel, 1904.

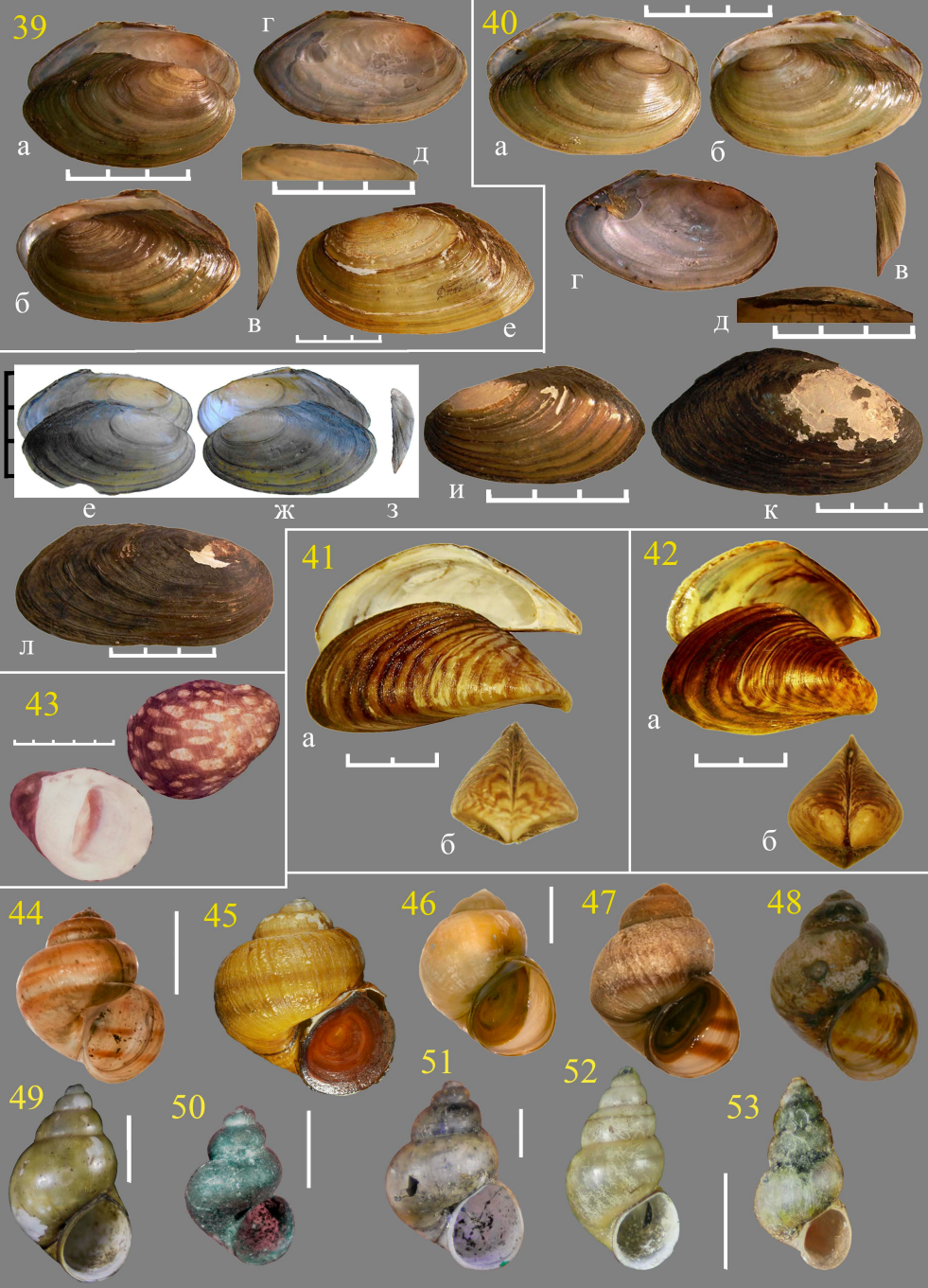
Рис. 60. *Valvata pusilla* (O.F. Müller, 1774).

Рис. 61. *Valvata andreaei* Menzel, 1904.









Научное издание

**ОПРЕДЕЛИТЕЛЬ
зоопланктона и зообентоса пресных вод
Европейской России**

Под редакцией
В.Р. Алексеева, С.Я. Цалолихина

Том 2
Зообентос

Редактор тома *С.Я. Цалолихин*

СПб. – М.: Товарищество научных изданий КМК. 2016.
457 с., 6 с., 18 цв. вкл.
при участии ИП Михайлова К.Г.

Редактор издательства *К.Г. Михайлов*
Оригинал-макет: *Т.А. Горлина*

Для заявок:
123100, Москва, а/я 16, Издательство КМК
электронный адрес mikhailov2000@gmail.com
<http://avtor-kmk.ru>

Подписано в печать 21.12.2015. Заказ № 2088
Формат 70×100/16. Объём 28,5 + 1,5 п.л. Усл. печ.л. 39.
Бумага офсетн. и мелов. Тираж 800 экз.
Отпечатано в ППП «Типография «Наука»,
121099, Москва, Шубинский пер., 6

Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 2. Зообентос / Под ред. В.Р. Алексеева, С.Я. Цалолихина. — М.: Товарищество научных изданий КМК, 2016. — 457 с., ил., 6 с., 18 цв. вкл.

Иллюстрированный определитель организмов зоопланктона и зообентоса внутренних вод Европейской России предназначен для исследователей водных экосистем. Он также может быть использован для обучения и самообучения студентов биологических специальностей вузов. В соответствии с делением биологических специальностей в гидробиологии он состоит из двух томов, посвященных анализу видового состава зоопланктона и зообентоса. Во втором томе представлены, в разной степени подробности, все основные группы донных беспозвоночных животных, с акцентом на фауну северо-запада региона.

Книга предназначена для зоологов, лимнологов, экологов, водных токсикологов, биологов.

