

УДК 57.063.7:591.341.2:594.1

НАДВИДОВАЯ СИСТЕМАТИКА ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ УНИОНИД (*Bivalvia*, *Unionidae*) – ОБЗОР И АНАЛИЗ

© 2020 г. А. В. Чернышев*, Е. М. Саенко**, @, В. В. Богатов**

*Национальный научный центр морской биологии ДВО РАН, ул. Пальчевского, 17, Владивосток, 690041 Россия

**Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН,
просп. 100-летия Владивостока, 159, Владивосток, 690022 Россия

@E-mail: sayenko@biosoil.ru

Поступила в редакцию 29.03.2018 г.

После доработки 10.06.2019 г.

Принята к публикации 10.06.2019 г.

На основе собственных и ранее опубликованных материалов, включающих в себя данные по морфологии раковин взрослых моллюсков и личинок (глохидиев), а также результаты молекулярно-филогенетических исследований, проведен критический анализ надвидовой систематики дальневосточных *Unionidae* Rafinesque, 1820, а именно подсемейств *Unioninae* Rafinesque, 1820 и *Anodontinae* Rafinesque, 1820. Отмечено, что выделенное ранее подсемейство *Nodulariinae* Starobogatov et Zatravkin, 1987 может быть сохранено в ранге трибы *Nodulariini*. Обсуждено систематическое положение всех родовых названий унионид Дальнего Востока России. Приведен уточненный список родов, триб и подсемейств *Unionidae* данного региона.

DOI: 10.31857/S000233292001004X

Среди пресноводных двустворчатых моллюсков система семейства *Unionidae* Rafinesque, 1820 вызывает наибольшие споры, причем как на уровне видов, так и на уровне родов и выше. Причина этого кроется в значительной изменчивости формы раковины в сочетании с “бедностью” ее морфологических признаков. У многих унионид замок в той или иной степени редуцирован, что приводит к поразительному конвергентному сходству весьма удаленных форм. К этому следует добавить огромное число таксонов унионид, описанных в XIX в., что стало причиной весьма запутанной синонимии многих видов. Попытки реформировать систему унионид в XX в. предпринимались неоднократно, но единого мнения так и не было достигнуто. Лишь с наступлением эры молекулярно-филогенетических исследований появилась тенденция к формированию более или менее устойчивой системы этой группы. Несмотря на явный прогресс в этом направлении, многие вопросы систематики унионид остаются нерешенными. К их числу относится проблема надвидовой системы подсемейств *Unioninae* Rafinesque, 1820 и *Anodontinae* Rafinesque, 1820, анализ которой проведен ниже. При этом акцент сделан на таксонах, обитающих в пресных водоемах Дальнего Востока России. Проблемы видовой систематики дальневосточных унионид обсуждаться не будут, так как они требуют анализа большо-

го массива опубликованных и неопубликованных данных.

До начала молекулярно-филогенетических исследований система унионид опиралась главным образом на конхологические признаки, к которым относились форма раковины, строение замка и характер скульптуры раковины. Анатомические признаки использовались намного реже, и их активному применению мешало то обстоятельство, что строение мягких тканей было известно для небольшого числа видов (Ortmann, 1911; Dyduch-Falniowska, Koziol, 1989a, b; Nagel, 1999; Саенко, Богатов, 2004; Саенко, 2007; и др.). Обычно исследователи ограничивались особенностями строения жаберного аппарата и мягкого тела. В первом случае использовали прежде всего определение, в каких полужабрах вынашиваются глохидии (наружных, внутренних или обеих), а также наличие и характер расположения септ в полужабрах (Ortmann, 1911; Heard, 1974). Среди признаков мягкого тела учитывали расположение супраанального отверстия, форму ротовых лопастей, признаки вводного и выводного сифонов, например типы папилл вводного сифона, и ряд других (Ortmann, 1911; Nagel, 1999; Богатов, Саенко, 2003; Саенко, 2007; и др.).

Применение анатомических признаков имело существенные ограничения, связанные с тем, что обширный палеонтологический материал по

унионидам мог быть систематизирован только исходя из строения раковины (и такая специфика характерна для большинства групп двустворок). Весьма перспективным оказалось использование строения личиночных раковин (глохидиев), которые иногда устроены сложнее, чем дефинитивные раковины (например, у беззубок). Известен случай, когда для разграничения родов была использована исключительно морфология глохидиев: из рода *Inversidens* Haas, 1911, виды которого имеют полукруглые или полуовальные глохидии без крючка, был выделен новый род *Inversiumio* Kondo, 1998, отличающийся округло-треугольными глохидиями с крючком (Kondo, 1998). Необходимо особо отметить, что хотя автором рода *Inversiumio* считают Хабе (Habe, 1991), в его работе для нового рода не был обозначен типовой вид, поэтому автором рода следует считать Кондо (Kondo, 1998), первым обозначившего типовой вид. В дальнейшем правомочность выделения рода *Inversiumio* была подтверждена молекулярно-генетическими исследованиями (Sano *et al.*, 2017). За последние 30 лет получены данные по строению личинок многих видов унионид (Антонова, Старобогатов, 1988; Антонова и др., 1990; Panha, Eongprakornkeaw, 1995; Hoggarth, 1999; Wu *et al.*, 1999, 2000; Саенко, 2006; Klunzinger *et al.*, 2012; и др.), что позволило пересмотреть взгляды на эволюционные преобразования глохидиев (Pfeiffer, Graf, 2015). В качестве диагностических признаков используются такие характеристики, как размеры и форма зрелых личиночных раковин, наличие, форма и размер прикрепительного аппарата, число и порядок расположения макрошипов на крючке, число пучков чувствительных волосков, наличие бицусной нити, особенности рисунка микроскульптуры наружной поверхности глохидиальных створок.

При относительно небольшом наборе признаков, используемых в систематике унионид, их таксономическая и эволюционная трактовки были различными. Здесь особо следует остановиться на взглядах Я.И. Старобогатова, которые определили развитие отечественной пресноводной малакологии. Большое влияние на Я.И. Старобогатова оказали работы Моделля (Modell, 1942, 1949, 1964), в которых много внимания уделялось эволюции скульптуры унионид. Попытки выяснить эволюционные преобразования макушечной скульптуры предпринимались разными авторами (Simpson, 1900; Ortmann, 1912; Watters, 1994; Zieritz *et al.*, 2015), и их выводы нередко сильно различались. Так, было показано, что W-образная, псевдоконцентрическая и морщинистая скульптуры возникли многократно и их ценность в систематике унионид невысока (Zeiritz *et al.*, 2015). Напротив, Моделль (Modell, 1942), выделивший несколько надродовых таксонов Unionidae, придавал большое значение W-образной скульптуре и производ-

ной от нее двухпетлевой (double-looped). В дальнейшем некоторые взгляды Моделля получили свое развитие (Старобогатов, 1970), и в последующих работах отечественные малакологи использовали даже небольшие различия в строении редуцированной скульптуры для выделения ряда родов перловиц и беззубок: *Middendorffinaia* Moskvicheva *et* Starobogatov, 1973, *Colleopterum* Bourguignat, 1880, *Arsenievinaia* Zatravkin *et* Bogatov, 1987, *Kunashiria* Starobogatov *in* Zatravkin, 1983 и ряда других (Москвичева, Старобогатов, 1973; Затравкин, 1983; Старобогатов, Изатулаев, 1984; Затравкин, Богатов, 1987; Богатов и др., 2005; Богатов, 2012; и др.).

Гипотеза Старобогатова о существовании двух линий беззубок — анодонтонидной и псевданодонтоидной — была развитием идей Моделля, но с учетом дополнительных признаков, включающих в себя морфологию личиночных раковин и новых зоогеографических построений (Старобогатов, 1970; Антонова, Старобогатов, 1988). Новым в родовой систематике унионид, предложенной Старобогатовым и его учениками, было то, что для разных зоогеографических провинций предполагался различный набор родов, среди которых были и эндемики. Именно такой подход в отечественной малакологии стал причиной установления ряда новых и “реанимации” некоторых известных родовых названий. В противовес этому зарубежные специалисты, как правило, сводили используемые отечественными малакологами таксоны родового ранга в синонимы с родами *Unio* Philipsson *in* Retzius, 1788 и *Anodonta* Lamarck, 1799. В частности, среди беззубок можно упомянуть *Anemina* Haas, 1969 и *Sinanodonta* Modell, 1944, которые до начала молекулярно-филогенетических ревизий либо сводили в синонимы с *Anodonta* (Graf, 2007), либо рассматривали в качестве подродов в составе рода *Anodonta* (Higo, Goto, 1993). В итоге родовая систематика унионид, принимаемая малакологами школы Я.И. Старобогатова, с одной стороны, и систематика, используемая зарубежными (европейскими и американскими) исследователями, с другой стороны, к концу XX в. сильно различались (табл. 1). Именно эти различия обусловили появление ряда критических статей (Shikhov, Zatravkin, 1991; Чернышев, 1998, 2004; Ворошилова, 2013; Богатов, 2014; Богатов, Прозорова, 2017; и др.), среди которых особо примечательны статьи Графа. В одной из них, как отмечено выше, *Anemina* и *Sinanodonta* рассматриваются в качестве синонимов *Anodonta* (Graf, 2007), а в другой *Anemina* и *Sinanodonta* уже фигурируют как валидные роды (Graf, Cummings, 2007). Виды рода *Middendorffinaia* Граф отнес частично к *Unio crassus mongolicus* Middendorff, 1851, а частично к *Inversidens pantoensis* (Neumayr, 1899), причем никакие аргументы в пользу такого разделения не

Таблица 1. Систематика семейства Unionidae на уровне подсемейств и триб

Modell (1942)	Старобогатов (1970)	Graf, Cummings (2007)	Bieler <i>et al.</i> (2010)	Lopes-Lima <i>et al.</i> (2017)	Graf, Cummings (2017)
Unioninae	Unioninae	Unioninae	Unioninae	Unioninae	Unioninae
Cafferiinae	Cafferiini	Unionini	Unionini	Unionini	Unionini
Anodontinae	Cuneopsini	Anodontini	Anodontini	Anodontinae	Anodontini
Hyriopsinae	Unionini	Ambleminae	Ambleminae	Anodontini	Lanceolariini
Hyriinae	Anodontinae	Amblemini	Amblemini	Cristariini	Ambleminae
Lamellidentinae	Limnoscaphini	Lampsilini	Lampsilini	Lanceolariini	Amblemini
Lamprotulinae	Anodontini	Pleurobemini	Pleurobemini	Ambleminae	Lampsilini
Nannonaniinae	Pseudanodontinae	Quadrulini	Quadrulini	Amblemini	Pleurobemini
Pareysiinae	Physunionini	Gonideini	Oxynaiini	Lampsilini	Quadrulini
Rectidentinae	Pseudanodontini		Gonideinae	Pleurobemini	Gonideinae
Coelaturinae	Lamellidentinae		Parreysiinae	Quadrulini	Gonideini
Contradentinae	Psilunioninae		Rectidentinae	Gonideinae	Chamberlainiini
Propehyridellinae	Acuticostinae		Modellnaiinae	Gonideini	Lamprotulini
Quadrulinae			Coelaturinae	Chamberlainiini	Pseudodontini
				Lamprotulini	Parreysiinae
				Pseudodontini	Parreysiini
				Parreysiinae	Lamellidentini
				Parreysiini	Oxynaiini
				Lamellidentini	Coelaturini
				Oxynaiini	Rectidentinae
				Coelaturini	Rectidentini
				Rectidentinae	Contradentini
				Rectidentini	Modellnaiinae
				Contradentini	
				Modellnaiinae	

были приведены ни в этой (Graf, 2007), ни в последующих статьях.

С появлением молекулярно-генетических методов надродовая система Unionidae прошла по меньшей мере три основных этапа. Первый (1980–2005 гг.), ранний этап мы не обсуждаем, поскольку речь идет о работах, в которых использовались единичные генные маркеры для очень ограниченного числа видов (Davis, 1984; Graf, 2002; и др.); впрочем, в некоторых работах были сделаны выводы, подтвержденные дальнейшими исследованиями (Huang *et al.*, 2002).

В ходе второго этапа была создана система отряда Unionida Stoliczka, 1871, принятая Байлером с соавт. (Bieler *et al.*, 2010). Она была основана на наиболее полном на тот момент молекулярно-филогенетическом анализе отряда Unionida на основе двух генных маркеров, фрагментов генов COI и 28S рРНК (Graf, Cummings, 2006, 2007), но с рядом существенных изменений: если Граф и Каммингс выделяли только два основных подсемейства, Unioninae и Ambleminae Rafinesque, 1820, а еще 19 подсемейств рассматривались как *incertae sedis*, то Байлер с соавт. сочли обоснованным поднять ранг трибы Gonideini Ortmann, 1916 до подсемейства Gonideinae, а также сохранить в

качестве валидных подсемейства Parreysiinae Henderson, 1935, Modellnaiinae Brandt, 1974 и Rectidentinae Modell, 1942. В подсемействе Unioninae (как у Графа и Каммингса, так и у Байлера с соавт.) выделялись только две трибы — Unionini Rafinesque, 1820 и Anodontini Rafinesque, 1820 (табл. 1).

Главным недостатком филогенетического анализа Графа и Каммингса (Graf, Cummings, 2006) было то, что в нем фигурировало относительно небольшое число представителей унионид. Расширение таксономического состава было основной целью третьего этапа молекулярно-филогенетических исследований семейства Unionidae, что позволило уточнить эволюционные связи внутри отдельных подсемейств. Наиболее представительным по числу таксонов следует считать молекулярно-филогенетический анализ, проделанный большой группой авторов (Lopes-Lima *et al.*, 2017) на основе двух генных маркеров, фрагментов генов COI и 28S. Именно данному исследованию будет уделено основное внимание.

Важное предложение, сделанное Лопес-Лимой с соавт., — разделение унионид на Unioninae и Anodontinae. Последнее подсемейство было разделено на трибы Anodontini, Cristariini Lopes-

Lima, Bogan et Froufe, 2016 и *Lanceolariini* Froufe, Lopes-Lima et Bogan, 2016 (табл. 1). То, что *Lanceolaria* Conrad, 1853 и *Arconaia* Conrad, 1865 попали не к унионинам, а в общую кладу с *Anodontinae*, неожиданно, и мы полагаем, что пока нет оснований для расширения *Anodontinae* за счет включения в это подсемейство форм с явно развитым замком. Глохидии *Lanceolaria* имеют морфологию, характерную для *Unioninae* Дальнего Востока России (табл. 2). Глохидии представителей *Anodontinae* и *Unioninae* анодонтонидного типа (типизация форм личиночных раковин по Антоновой, Старобогатову, 1988; Hoggarth, 1999; Саенко, 2006; Pfeiffer, Graf, 2015) с прикрепительным аппаратом в виде крючка, покрытым микро- и макрошипами, но различаются размерами и выпуклостью раковин — крупные (высота 240–393, длина 205–415 мкм), уплощенные у анодонтинов и средние по размерам (высота 145–230, длина 155–265 мкм), выпуклые у унионин. Глохидии ланцеоларий выпуклые, не превышают 230 мкм в высоту и 265 мкм в длину (Higashi, Hayashi, 1964; Inaba, 1964; Антонова, Старобогатов, 1988; Wu *et al.*, 2000; Саенко, 2008; и др.). *Lanceolaria* включали в состав трибы *Cuneopsini* Mongin, 1963 подсемейства *Unioninae* (Старобогатов, 1970), однако позже данный род перловиц отнесли к трибе *Cafferiini* Modell, 1942 того же подсемейства (Затравкин, Богатов, 1987). Недавний молекулярно-филогенетический анализ (Froufe *et al.*, 2016) подтвердил сделанный ранее на основе анатомических признаков и данных по морфологии глохидиев вывод (Heard, Vail, 1976), что *Cafferia* Simpson, 1900 — это младший синоним рода *Unio*, так что выделение Моделлем (Modell, 1942) подсемейства *Cafferiinae* (равно как и трибы *Cafferiini*) необоснованно.

Филогенетический анализ на основе фрагмента гена 16S рПНК показал, что род *Lanceolaria* близок к *Unioninae* (Sano *et al.*, 2017), а анализ на основе фрагментов генов COI и 28S подтвердил, что роды *Lanceolaria* и *Cuneopsis* Simpson, 1900 относятся к разнымкладам (Lopes-Lima *et al.*, 2017). Если дальнейшие исследования с привлечением большего числа генных маркеров покажут, что ланцеоларии обособлены от *Unioninae*, то это может свидетельствовать в пользу того, чтобы поднять ранг трибы *Lanceolariini*, выделенной Лопес-Лимой с соавт., до уровня подсемейства *Lanceolariinae*, так как в противном случае диагноз *Anodontinae* (в понимании Lopes-Lima *et al.*, 2017) будет перекрываться с диагнозом *Unioninae*. Граф и Каммингс (Graf, Cummings, 2017) рассматривают *Lanceolariini* наряду с трибами *Unionini* и *Anodontini* в составе подсемейства *Unioninae* (табл. 1), и такая трактовка кажется нам более логичной, чем включение *Lanceolaria* в подсемейство *Anodontinae*.

Другой важный вывод, сделанный в работе Лопес-Лимы с соавт. (Lopes-Lima *et al.*, 2017), — полифилия так называемой псевданодонтоидной

ветви *Unionidae* (подсемейство *Pseudanodontinae* Stadnichenko, 1984). Старобогатов (1970) полагал, что в это подсемейство входят *Physunio* Simpson, 1900 и близкие ему азиатские роды, *Pyganodon* Crosse et Fischer, 1894 и близкие ему американские роды, а также географически изолированный европейский род *Pseudanodonta* Bourguignat, 1876. Позже состав подсемейства был расширен за счет включения видов дальневосточного рода *Kunashiria* (Затравкин, 1983). На основе дополнительных признаков, в том числе данных по морфологии глохидиев, виды *Kunashiria* перевели в подсемейство *Anodontinae* (Богатов и др., 2002), при этом *Arsenievinaia* свели в младший синоним с *Kunashiria* (Саенко и др., 2009), либо *Kunashiria* вместе с *Arsenievinaia* рассматривались как младшие синонимы *Beringiana* Starobogatov in Zatravkin, 1983 (Чернышев, 2004; Винарский, Кантор, 2016). Молекулярно-филогенетический анализ (Lopes-Lima *et al.*, 2017) показал, что *Physunio* относится к подсемейству *Rectidentinae* и трибе *Contradentini* Modell, 1942, что подкрепляется данными по строению глохидиев, которые у *Physunio*, как и у остальных азиатских родов трибы — *Contradens* Haas, 1913 и *Trapezoideus* Simpson, 1900 (табл. 2) — являются билатерально-асимметричными, т.е. неравносторонними, и имеют крупный краевой крючковидный выступ на одной из створок, по своему происхождению совершенно отличный от крючка унионин и анодонтинов (Panha, Eongprakornkeaw, 1995; Pfeiffer, Graf, 2015; Sayenko, Ngo, 2016; и др.); род *Pyganodon* в трибе *Anodontini* попадает в кладу с некоторыми американскими беззубками (*Alasmidonta* Say, 1818 и др.), а *Pseudanodonta* в этой же трибе оказывается ближе к видам рода *Anodonta*.

Виды рода *Kunashiria* в анализе Лопес-Лимы с соавт. (Lopes-Lima *et al.*, 2017) отсутствуют. Ранее этот род был помещен в состав особой трибы *Brachyanodontini* Crosse et Fischer, 1893 с типовым родом *Brachyanodon* Crosse et Fischer, 1894, для которого нет ни молекулярно-генетических данных, ни сведений о глохидиях. По всем признакам *Kunashiria* и *Beringiana* — комплекс близких видов. Об этом, в частности, свидетельствует сходство морфологических признаков глохидиев (табл. 2). Различия между глохидиями кунаширий и берингиан укладываются в спектр географической изменчивости, так как касаются только абсолютных мерных характеристик (более крупные личиночные раковины, до 335 мкм в высоту, у берингиан и не более 310 мкм у кунаширий) и небольших различий в общем плане рисунка микроскульптуры наружной поверхности створок; при этом относительные параметры (отношение высоты глохидия к его длине, отношение длины крючка к высоте створки глохидия) у представителей обоих родов находятся в сходных пределах (Hoggarth, 1999; Чернышев, 2004; Саенко,

Таблица 2. Морфология глохидиев ряда представителей дальневосточных и восточно-азиатских Unionidae

Род	Форма раковины	Размеры, мкм	Наличие прикрепительного аппарата	Тип глохидия
<i>Physunio</i>	Неравностворчатые, неравносторонние, $H > L$	$H = 170-220$	Имеется крупный крючковидный выступ у края боковой поверхности одной из створок	Билатерально-асимметричные
<i>Contradens</i>	То же	$H = 210-240$	То же	То же
<i>Trapezoideus</i>	То же	$H = 220-230$	То же	То же
<i>Inversidens</i>	Полукруглые или полуовальные, $H > L$	$H = 200-205$	Без крючка	Лампсидоидный тип
<i>Pronodularia</i>	Полуовальные, $H > L$	$H = 175-230$	Без крючка, многочисленные микрошипика по вентральному краю каждой створки	То же
<i>Hyriopsis</i>	То же	$H = 170-230$	То же	»
<i>Inversiunio</i>	Округло-треугольные, $H < L$	$H = 176-219$ $L = 191-229$	Имеется крючок, прикрепленный к вентральному углу каждой створки	Анодонтонидный тип
<i>Lanceolaria</i>	Округло-треугольные, выпуклые, $H < L$	$H = 160-230$ $L = 165-265$	То же	То же
<i>Nodularia</i>	То же	$H = 145-200$ $L = 200-225$	»	»
<i>Middendorffinaia</i>	»	$H = 175-200$ $L = 155-225$	»	»
<i>Beringiana</i>	Округло-треугольные, средневывуклые, $H \leq L$	$H = 270-335$ $L = 265-322$	»	»
<i>Kunashiria</i>	То же	$H = 265-310$ $L = 265-299$	»	»
<i>Cristaria</i>	Округло-треугольные, выпуклые, $H > L$	$H = 245-330$ $L = 230-310$	»	»
<i>Sinanodonta</i>	То же	$H = 240-330$ $L = 205-325$	»	»
<i>Anemina</i>				
<i>Buldowskia</i>	Округло-треугольные, плоские, $H < L$	$H = 300-393$ $L = 310-415$	»	»
<i>Amuranodonta</i>				

Примечание. H — высота глохидиальной створки, L — длина глохидиальной створки. Источники приведены в тексте статьи.

2006, 2015a). Панее (Chong *et al.*, 2008) была показана близость *Beringiana beringiana* (Middendorff, 1851) с Аляски и *Sinanodonta woodiana* (Lea, 1834) из Азии (авторами оба вида рассматриваются в составе *Anodonta*) по фрагменту гена COI. На основе этих данных в недавней ревизии унионид Северной Америки и Канады вид *Beringiana beringiana* был помещен в состав рода *Sinanodonta* (Williams *et al.*, 2017), хотя, по нашему мнению, для подобных решений пока нет достаточных генетических данных. В недавнем исследовании японских ученых (Sano *et al.*, 2017) на основе анализа фрагмента гена 16S рРНК установлено, что *Sinanodonta japonica* (= *Anodonta japonica* Clessin, 1847 — типовой вид рода *Kunashiria*) оказался близок к видам рода *Sinanodonta*. В таком контексте все беззубки Дальнего Востока России относятся к одной кладе, которая в работе Лопес-Лимы с соавт. фигурирует в ранге особой трибы *Cristariini*. *Sinanodonta*, *Kunashiria*, *Beringiana* и *Arsenievinaia*, по всей видимости, образуют комплекс близкородственных видов, широко распространенных в Восточной Азии и северо-западной части Северной Америки (Lopes-Lima *et al.*, 2017: fig. 3). Следует ли их объединить в составе рода *Sinanodonta* или часть из них образует самостоятельный род — пока неясно.

Отечественные малакологи рассматривали род *Cristaria* Schumacher, 1817 в составе трибы *Limnoscaphini* Lindholm, 1932, сюда же помещали *Hyriopsis* Conrad, 1853 и близкие роды (Старобогатов, 1970). Позже в эту трибу перевели род *Sinanodonta* на основе сходства с *Cristaria* по признакам мягкого тела взрослых моллюсков и личиночных раковин (Богатов, Саенко, 2003). Однако у ископаемого рода *Limnoscapha* Lindholm, 1932 замок близок к таковому у *Hyriopsis* s.l. и состоит из псевдокардинальных и латеральных зубов. Брандт (Brandt, 1974) рассматривал *Limnoscapha* в качестве подрода *Hyriopsis*, относя к нему современный *Hyriopsis* (*Limnoscapha*) *desowitzi* Brandt, 1974. По молекулярно-генетическим данным *Hyriopsis* относится к подсемейству *Rectidentinae* (Lopes-Lima *et al.*, 2017). Глохидии *Hyriopsis* и *Cristaria* сильно различаются (табл. 2): у *Hyriopsis* полуовальные раковины без крючка (ламписилоидный тип глохидиев), размеры раковин составляют 200–230 мкм в высоту и 150–190 мкм в длину (Wu *et al.*, 1999; Kovitvadhi *et al.*, 2001; Chumnanpuen *et al.*, 2011), в то время как у *Cristaria* округло-треугольные раковины с прикрепительным аппаратом в виде крючка на каждой створке (анодонтоидный тип глохидиев), размеры раковин 245–330 мкм в высоту и 230–310 мкм в длину (Антонова, Старобогатов, 1988; Саенко, 2006, 2016). По этим причинам название *Limnoscaphini* (= *Hyriopsinae* Modell, 1942) не может быть использовано для трибы, в которую входит *Cristaria*.

К трибе *Cristariini* отнесли не только роды *Sinanodonta*, *Cristaria*, но также *Pletholophus* Simp-

son, 1900 и *Anemina* (Lopes-Lima *et al.*, 2017). Родственные связи у *Sinanodonta* и *Cristaria* предполагались и ранее (Богатов, Саенко, 2003; Чернышев, 2004). Можно также вспомнить о наличии между этими двумя родами морфологически переходных форм — *Oguranodonta* Kuroda et Habe, 1987 и *Pletholophus*, при этом ряд авторов рассматривает *Oguranodonta* как младший синоним рода *Sinanodonta*, а *Pletholophus* — как младший синоним рода *Cristaria* (Haas, 1969; Sano *et al.*, 2017; и др.). Глохидии *Sinanodonta* и *Cristaria* имеют сходные черты (табл. 2): зрелые личинки анодонтоидного типа, створки вытянуты в вертикальном направлении (высота всегда больше длины и составляет у разных видов 240–330 мкм), поры, пронизывающие створки, самые мелкие среди личинок дальневосточных беззубок (Higashi, Hayashi, 1964; Inaba, 1964; Wu *et al.*, 2000; Sayenko *et al.*, 2005; Саенко, 2006, 2013; Sayenko, 2016; и др.).

Родство видов *Anemina* s.l. с родами *Sinanodonta* и *Cristaria* представляется неожиданным, так как строение глохидиев существенно различается (Прозорова, Саенко, 2001; Саенко, Шедько, 2005; Саенко, 2013; и др.). Разделение анемин на три самостоятельных рода *Anemina*, *Buldowskia* Moskvicheva, 1973 и *Amuranodonta* Moskvicheva, 1973 не поддерживается признаками мягкого тела взрослых моллюсков и морфологией глохидиев. Так, среди дальневосточных анодонтин только у *Anemina*, *Buldowskia* и *Amuranodonta* во вводном сифоне кроме обычных конических папилл обнаружены разветвленные сифональные папиллы (Саенко, Богатов, 2004; Саенко, 2007; Клишко, 2009). Для представителей всех трех таксонов характерны самые крупные среди беззубок Дальнего Востока России глохидии, размеры которых превышают 300 мкм (табл. 2), глохидиальные раковины сильно уплощенные, вытянутые продольно, с оттянутым вентральным углом (Чернышев, 1998; Саенко, Шедько, 2005; Саенко, 2006, 2009, 2016; и др.). Кроме того, у изученных видов *Anemina* и *Amuranodonta* (по *Buldowskia* данных еще нет) отмечена одинаковая микроскульптура наружной поверхности глохидиальных створок (Саенко, 2016). В работе Лопес-Лимы с соавт. (Lopes-Lima *et al.*, 2017) нет видов, которые российские малакологи относят к родам *Buldowskia* и *Amuranodonta*. Однако проведенное нами сравнение имеющихся в GenBank сиквенсов фрагментов гена 16S рРНК для *Anodonta arcaeformis flavotincta* Martens, 1905 (= *Buldowskia flavotincta*) из Кореи (GQ451858.1) и *Anemina arcaeformis* (Heude, 1877) из Японии (LC224014.1) показало их различия с *p*-дистанцией 4.2%. По меньшей мере это означает, что сведение всех видов *Buldowskia* и *Amuranodonta* в синонимы с видом *Anemina arcaeformis* (типовой вид рода *Anemina*), как это сделано в работе Графа (Graf, 2007), не может быть принято безоговорочно.

В подсемействе Unioninae Лопес-Лима с соавт. (Lopes-Lima *et al.*, 2017) выделяют две группы: трибу Unionini с родом *Unio* и морфологически разнородную группу Unioninae *incertae sedis* с родами *Aculamprotula* Wu, Liang, Wang et Ouyang, 1998, *Acuticosta* Simpson, 1900, *Cuneopsis*, *Inversiunio*, *Lepidodesma* Simpson, 1896, *Nodularia* Conrad, 1853, *Rhombuniopsis* Haas, 1920 и *Schistodesmus* Simpson, 1900. Родство родов *Nodularia* и *Inversiunio* недавно было показано в филогенетическом анализе японских авторов на основе фрагмента гена 16S рРНК (Sano *et al.*, 2017), что важно для нас в контексте систематического положения рода *Middendorffinaia*. Является ли последний род монофилетичным или нет — неизвестно, но родство обитающих в южном Приморье видов *Middendorffinaia* и корейских *Inversiunio* представляется вполне вероятным. Синонимия части видов *Middendorffinaia* с китайским *Inversidens pantoensis* (Graf, 2007) не обоснована, поскольку глохидии *Middendorffinaia* анодонтонидного типа, с крючками (Саенко, 2015б), в то время как у *Inversidens* (по крайней мере у японских видов рода) глохидии лампсилоидные, без крючков (Kondo, 1982, 2008) (табл. 2). Возможно, *I. pantoensis* должен быть переведен в род *Inversiunio*, у которого глохидии также анодонтонидные (Kondo, 1998, 2008), однако для этого пока нет оснований. Систематическое положение видов рода *Middendorffinaia* из бассейнов рек Амура и Кухтуй (Прихотье) остается неясным, но отнесение их к роду *Unio* (Graf, 2007) ничем не подкреплено и противоречит распространению рода *Unio*, представители которого не проникают на восток дальше Забайкалья (Klishko *et al.*, 2017). Особенности строения выводных сифонов также свидетельствуют о различии дальневосточных и европейских перловиц: у *Middendorffinaia*, как и у *Nodularia*, по краям выводного сифона имеются хорошо выраженные папиллы, в то время как у европейских перловиц такие папиллы отсутствуют (Богатов, Прозорова, 2017). Предварительное исследование глохидиев *Middendorffinaia* из бассейна р. Артемовка (юг Приморского края) показало их сходство с глохидиями приморских и амурских *Nodularia*, однако микроскульптура наружной поверхности глохидиальных раковин не была изучена (Саенко, 2015б). Валидность *Middendorffinaia* и его близость к роду *Nodularia incertae* были недавно подтверждены с помощью молекулярно-генетического анализа (Klishko *et al.*, 2019).

Молекулярно-филогенетические исследования наглядно демонстрируют, насколько осторожным следует быть при сведении в синонимы родовых и надродовых названий. Мы уже упоминали о том, что синонимия *Sinanodonta* и *Anemina* с родом *Anodonta* не подтвердилась (Богатов, Саенко, 2003; Чернышев, 2004; Саенко и др., 2017). Аналогичная ситуация была и с родом *Pronodularia* Starobogatov, 1970, который Граф (Graf, 2007)

свел в синонимы с родом *Inversidens*, однако недавно самостоятельность обоих родов была подтверждена молекулярно-генетическим анализом (Sano *et al.*, 2017). Упраздненные зарубежными малакологами подсемейства *Cuneopsinae* Mongin, 1963 и *Nodulariinae* Starobogatov et Zatravkin, 1987 могут быть восстановлены в ранге триб, поскольку и *Cuneopsis*, и *Nodularia* обособлены от трибы Unionini и рассматриваются как Unioninae *incertae sedis* (Lopes-Lima *et al.*, 2017).

Следующий этап молекулярно-филогенетического анализа системы Unionidae, несомненно, будет связан не только с расширением анализируемых таксонов, но и с включением большего числа генных маркеров, так как до сих пор филогения семейства реконструировалась на основе 1–2 генных маркеров. Основной “каркас” системы отряда Unionida уже создан, но разделение Unionidae на подсемейства и трибы, а также уточнение статуса некоторых родов, включая дальневосточных представителей, нельзя считать завершенными.

Ниже приведено систематическое положение унионид Дальнего Востока России с учетом некоторых дополнений, сделанных нами.

Семейство **Unionidae** Rafinesque, 1820

Подсемейство **Unioninae** Rafinesque, 1820

Триба Lanceolariini Froufe, Lopes-Lima et Bogan, 2016

Род *Lanceolaria* Conrad, 1853

?Триба Nodulariini Starobogatov et Zatravkin, 1987

Род *Nodularia* Conrad, 1853

Род *Middendorffinaia* Moskvicheva et Starobogatov, 1973

Подсемейство **Anodontinae** Rafinesque, 1820

Триба Cristariini Lopes-Lima, Bogan et Froufe, 2016

Род *Cristaria* Schumacher, 1817

Род *Sinanodonta* Modell, 1944

Род *Anemina* Haas, 1969 s.l.

? Род *Amuranodonta* Moskvicheva, 1973

? Род *Buldowskia* Moskvicheva, 1973

Род *Beringiana* Starobogatov in Zatravkin, 1983 (= ?*Kunashiria*)

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Антонова Л.А., Старобогатов Я.И. Родовые различия глохидиев наяд (*Bivalvia Unionoidea*) фауны СССР и вопросы эволюции глохидиев // Систематика и фауна брюхоногих, двустворчатых и головоногих моллюсков. Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Л.: Наука, 1988. Т. 187. С. 129–154.
- Антонова Л.А., Старобогатов Я.И., Богатов В.В. Использование электронного сканирующего микроскопа для идентификации родовой принадлежности

- сти глохидиев унионид // Зоол. журн. 1990. Т. 69. № 11. С. 134–137.
- Богатов В.В. Перловицы Амура подсемейства *Nodulariinae* (Bivalvia, Unionidae) // Зоол. журн. 2012. Т. 91. № 4. С. 393–404.
- Богатов В.В. Есть ли будущее у компараторного метода при диагностике крупных двустворчатых моллюсков (Bivalvia, Unionida)? // Изв. РАН. Сер. биол. 2014. № 3. С. 309–320.
- Богатов В.В., Прозорова Л.А. Таксономия и разнообразие пресноводных двустворчатых моллюсков (Mollusca: Bivalvia) Китая (на основе анализа каталога He & Zhuang, 2013) // Зоол. журн. 2017. Т. 96. № 2. С. 153–171.
- Богатов В.В., Саенко Е.М. О составе и систематическом положении рода *Sinanodonta* (Bivalvia, Unionidae) // Бюл. ДВМО. 2003. Вып. 7. С. 85–93.
- Богатов В.В., Саенко Е.М., Старобогатов Я.И. О систематическом положении рода *Kunashiria* (Bivalvia, Unioniformes) // Зоол. журн. 2002. Т. 81. № 5. С. 521–528.
- Богатов В.В., Старобогатов Я.И., Прозорова Л.А. Моллюски рода *Colletopterum* (Anodontinae, Bivalvia) России и сопредельных территорий // Зоол. журн. 2005. Т. 84. № 9. С. 1050–1063.
- Винарский М.В., Кантор Ю.И. Аналитический каталог пресноводных и солоноватоводных моллюсков России и сопредельных стран. М.: КМК, 2016. 544 с.
- Ворошилова И.С. Видоспецифичны ли контуры фронтального сечения створок раковин у двустворчатых моллюсков? // Изв. РАН. Сер. биол. 2013. № 3. С. 324–331.
- Затравкин М.Н. Unionoidea фауны СССР и их роль как промежуточных хозяев и элиминаторов трематод // Моллюски. Систематика, экология и закономерности распространения. Л.: Наука, 1983. Сб. 7. С. 40–44.
- Затравкин М.Н., Богатов В.В. Крупные двустворчатые моллюски пресных и солоноватых вод Дальнего Востока СССР. Владивосток: Изд-во ДВО АН СССР, 1987. 153 с.
- Клишко О.К. Беззубки (Bivalvia, Anodontinae) из озера Арейского — водоема-рефугиума Забайкалья // Ruthenica. 2009. Т. 19. № 1. С. 37–52.
- Москвичева И.М., Старобогатов Я.И. О восточноазиатских потомидоподобных унионидах (Bivalvia) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1973. Т. 78. Вып. 2. С. 21–37.
- Прозорова Л.А., Саенко Е.М. К биологии беззубок рода *Cristaria* (Bivalvia, Unionidae) // Ruthenica. 2001. Т. 11. № 1. С. 33–36.
- Саенко Е.М. Морфология глохидиев беззубок (Bivalvia: Unionidae: Anodontinae) фауны России. Владивосток: Дальнаука, 2006. 72 с.
- Саенко Е.М. Новые данные по морфологии мягкого тела анодонтинов (Bivalvia: Anodontinae) фауны России // Бюл. ДВМО. 2007. Вып. 11. С. 100–106.
- Саенко Е.М. Первые данные по морфологии глохидиев дальневосточной перловицы *Lanceolaria chankensis* (Bivalvia: Unionidae: Unioniinae) // Бюл. ДВМО. 2008. Вып. 12. С. 98–105.
- Саенко Е.М. Морфология глохидиев трех видов беззубок рода *Amuranodonta* (Bivalvia: Unionidae) // Зоол. журн. 2009. Т. 88. № 3. С. 280–288.
- Саенко Е.М. Морфология глохидиев пресноводной беззубки *Cristaria plicata* (Bivalvia: Unionidae: Anodontinae) из оз. Дунтинху, КНР // Жизнь пресных вод. Вып. 1. Владивосток: Дальнаука, 2013. С. 103–110.
- Саенко Е.М. Сравнение микроскульптуры глохидиев *Beringiana* и *Kunashiria* (Bivalvia: Unionidae: Anodontinae) // Бюл. ДВМО. 2015а. Вып. 19. С. 17–24.
- Саенко Е.М. Морфология глохидиев дальневосточных перловиц *Nodularia amurensis* и *Middendorffinaia sujfunensis* (Bivalvia: Unionidae: Nodulariinae) // Бюл. ДВМО. 2015б. Вып. 19. С. 37–45.
- Саенко Е.М. Новые данные по морфологии глохидиев беззубок трибы Anodontini Rafinesque, 1820 бассейна р. Амур // Жизнь пресных вод. Вып. 2. Владивосток: Дальнаука, 2016. С. 140–146.
- Саенко Е.М., Богатов В.В. Морфология мягких тканей моллюсков подсемейства Anodontinae российского Дальнего Востока // Бюл. ДВМО. 2004. Вып. 8. С. 17–25.
- Саенко Е.М., Шедько С.В. Анализ морфологической изменчивости глохидиев беззубок *Anemina*, *Buldowskia* и *Amuranodonta* (Anodontinae, Unionidae) // Чтения памяти проф. В.Я. Леванидова. Владивосток: Дальнаука, 2005. Вып. 3. С. 273–288.
- Саенко Е.М., Богатов В.В., Зайкин Д.В. О систематическом положении дальневосточных родов *Kunashiria* и *Arsenievinaia* (Bivalvia, Unionidae) // Зоол. журн. 2009. Т. 88. № 11. С. 1298–1310.
- Саенко Е.М., Сорока М., Холин С.К. Сравнение видов *Sinanodonta amurensis* Moskvicheva, 1973 и *Sinanodonta primorjensis* Bogatov et Zatravkin, 1988 (Bivalvia: Unionidae: Anodontinae) на основе анализа изменчивости *cox1* гена митохондриальной ДНК и конхологических признаков // Изв. РАН. Сер. биол. 2017. № 3. С. 250–261.
- Старобогатов Я.И. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов земного шара. Л.: Наука, 1970. 371 с.
- Старобогатов Я.И., Иззатулаев З.И. Двустворчатые моллюски семейства Unionidae Средней Азии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1984. Т. 89. Вып. 5. С. 74–81.
- Чернышев А.В. О родственных связях беззубок рода *Anemina* Haas, 1969 (Bivalvia, Unionidae) // Бюл. ДВМО. 1998. Вып. 3. С. 75–80.
- Чернышев А.В. Родовая систематика наяд (Bivalvia, Unionida) Дальнего Востока России // Бюл. ДВМО. 2004. Вып. 8. С. 5–16.
- Bieler R., Carter J.G., Coan E.V. Classification of Bivalve families / Eds Bouchet P., Rocroi J.-P. Nomenclator of Bivalve Families // Malacologia. 2010. V. 52. № 2. P. 113–133.
- Brandt R.A.M. The non-marine aquatic Mollusca of Thailand // Arch. Molluskenkd. 1974. Bd 105. S. 1–423.
- Chong J.P., Brim Box J.C., Howard J.K., Wolf D., Myers T.L., Mock K.E. Three deeply divided lineages of the freshwater mussel genus *Anodonta* in western North America // Conserv. Genet. 2008. V. 9. № 5. P. 1303–1309.

- Chumnanpuen P., Kovitvadhi U., Chatchavalvanich K., Thongpan A., Kovitvadhi S. Morphological development of glochidia in artificial media through early juvenile of freshwater pearl mussel, *Hyriopsis (Hyriopsis) bialatus* // Invertebr. Reprod. Dev. 2011. V. 55. № 1. P. 40–52.
- Davis G.M. Genetic relationships among some North American Unionidae (Bivalvia): sibling species, convergence, and cladistic relationships // Malacologia. 1984. V. 25. P. 629–648.
- Dydych-Falniowska A., Koziol R. Anatomical and conchological characters in the systematics of the Unionidae of Poland (Bivalvia, Eulamellibranchiata) // Malakol. Abh. (Dresd.). 1989a. Bd 14. № 1. S. 35–52.
- Dydych-Falniowska A., Koziol R. On the anatomical differences between *Anodonta anatina* (L., 1758) and *Anodonta cygnea* (L., 1758) (Bivalvia, Eulamellibranchiata: Unionidae) // Malakol. Abh. (Dresd.). 1989b. Bd 14. № 1. S. 93–102.
- Froufe E., Gonçalves D.V., Teixeira A., Sousa R., Varandas S., Ghamizi M., Zieritz A., Lopes-Lima M. Who lives where? Molecular and morphometric analyses clarify which *Unio* species (Unionida, Mollusca) inhabit the southwestern Palearctic // Org. Divers. Evol. 2016. V. 16. № 3. P. 597–611.
- Graf D.L. Molecular phylogenetic analysis of two problematic freshwater mussel genera (*Unio* and *Gonidea*) and a re-evaluation of the classification of the Neartic Unionidae (Bivalvia: Palaeoheterodonta: Unionoida) // J. Mollus. Stud. 2002. V. 68. № 1. P. 65–71.
- Graf D.L. Palearctic freshwater mussel (Mollusca: Bivalvia: Unionoida) diversity and the Comparative Method as a species concept // Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia. 2007. V. 156. № 1. P. 71–88.
- Graf D.L., Cummings K.S. Palaeoheterodont diversity (Mollusca: Trigonioidea + Unionoida): what we know and what we wish we knew about freshwater mussel evolution // Zool. J. Linn. Soc. Lond. 2006. V. 148. № 3. P. 343–394.
- Graf D.L., Cummings K.S. Review of the systematics and global diversity of freshwater mussel species (Bivalvia: Unionoida) // J. Mollus. Stud. 2007. V. 73. № 4. P. 291–314.
- Graf D.L., Cummings K.S. The MUSSEL Project web site – The Freshwater Mussels (Unionoida) of the World (and other less consequential bivalves). 2017. URL: <http://mussel-project.uwsp.edu>.
- Haas F. Superfamilia Unionacea // Das Tierreich. Lfg 88. Berlin: Walter de Gruyter, 1969. S. 1–663.
- Habe T. Description of new taxa in the catalogue of the molluscan shells donated by Mr. Yohtaro Nomura // Catalogue of the Molluscan Shells Donated by Mr. Yohtaro Nomura to the Kanagawa Prefectural Museum. Yokohama, Kanagawa Prefect. Mus., 1991. P. 169–173.
- Heard W.H. Anatomical systematics of freshwater mussels // Malacol. Rev. 1974. V. 7. № 1. P. 41–42.
- Heard W.H., Vail V.A. The systematic position of *Unio caffer* (Pelecypoda: Unionoida: Unionidae) // Zool. Afr. 1976. V. 11. № 1. P. 45–58.
- Higashi S., Hayashi K. On the larvae of freshwater bivalves in the Lake Biwa-ko // Bull. Japan. Soc. Sci. Fish. 1964. V. 30. № 3. P. 227–233.
- Higo S., Goto Y. A systematic list of molluscan shells from the Japanese Is. and the adjacent areas. Osaka: Kairu shuppansha, 1993. 148 p.
- Hoggarth M.A. Descriptions of some of the glochidia of the Unionidae (Mollusca: Bivalvia) // Malacologia. 1999. V. 41. № 1. P. 1–118.
- Huang Y., Liu H., Wu X.-P., Ouyang S. Testing the relationships of Chinese freshwater Unionidae (Bivalvia) based on analysis of partial mitochondrial 16S rRNA sequences // J. Mollus. Stud. 2002. V. 68. № 4. P. 359–363.
- Inaba S. Morphological and ecological studies on the glochidia larvae of the Unionidae // Sci. Rep. Fac. Liberal Arts Educ. Gifu Univ. 1964. V. 3. P. 275–307.
- Klishko O.K., Lopes-Lima M., Froufe E., Bogan A.E. Solution of taxonomic status of *Unio mongolicus* Mitten-dorff, 1851 (Bivalvia: Unionidae) from the type locality in Transbaikalia and history of its taxonomy // Ruthe-nica. 2019. V. 29. № 1. P. 55–70.
- Klishko O., Lopes-Lima M., Froufe E., Bogan A., Vasiliev L., Yanovich L. Taxonomic reassessment of the freshwater mussel genus *Unio* (Bivalvia: Unionidae) in Russia and Ukraine based on morphological and molecular data // Zootaxa. 2017. V. 4286. № 1. P. 093–112.
- Klunzinger M.W., Beatty S.J., Morgan D.L., Thomson G.J., Lymbery A.J. Glochidia ecology in wild fish populations and laboratory determination of competent host fishes for an endemic freshwater mussel of south-western Australia // Aust. J. Zool. 2012. V. 60. № 1. P. 26–36.
- Kondo T. Taxonomic revision of *Inversidens* (Bivalvia: Unionidae) // Venus (Jap. J. Malac.). 1982. V. 41. P. 181–198.
- Kondo T. Revision of the genus *Inversio* (Bivalvia: Unionidae) // Venus (Jap. J. Malac.). 1998. V. 57. P. 85–93.
- Kondo T. Monograph of Unionoida in Japan (Mollusca: Bivalvia). Tokyo: Special Publ. Malac. Soc. Japan. 2008. № 3. 69 p.
- Kovitvadhi U., Chatchavalvanich K., Noparatnaraporn N., Machado J. Scanning electron microscopy of glochidia and juveniles of the freshwater mussel, *Hyriopsis myersiana* // Invertebr. Reprod. Dev. 2001. V. 40. № 2–3. P. 143–151.
- Lopes-Lima M., Froufe E., Tu Do V., Ghamizi M., Mock K.E., Kebapçı Ü., Klishko O., Kovitvadhi S., Kovitvadhi U., Paulo O.S., Pfeiffer J.M. III, Raley M., Riccardi N., Şereflisan H., Sousa R., Teixeira A., Varandas S., Wu X., Zanatta D.T., Zieritz A., Bogan A.E. Phylogeny of the most species-rich freshwater bivalve family (Bivalvia: Unionida: Unionidae): Defining modern subfamilies and tribes // Mol. Phylogenet. Evol. 2017. V. 106. P. 174–191.
- Modell H. Das natürliche system der najaden // Arch. Molluskenkd. 1942. Bd 74. S. 161–191.
- Modell H. Das natürliche system der najaden 2 // Arch. Molluskenkd. 1949. Bd 78. S. 29–46.
- Modell H. Das natürliche system der najaden 3 // Arch. Molluskenkd. 1964. Bd 93. S. 71–126.

- Nagel K.-O. Anatomische und morphologische Merkmale europäischer Najaden (Unionoidea: Margaritiferidae und Unionidae) und ihre für die Systematik // *Heldia*. 1999. Bd 2 (Sonderheft 3). S. 33–48.
- Ortmann A.E. A monograph of the najades of Pennsylvania // *Mem. Carnegie Mus.* 1911. V. 4. № 6. P. 279–347.
- Ortmann A.E. Notes upon the families and genera of the najades // *Ann. Carnegie Mus.* 1912. V. 8. № 2. P. 222–365.
- Panha S., Eongprakornkeaw A. Glochidium shell morphology of Thai amblemid mussels // *Venus (Jap. J. Malac.)*. 1995. V. 54. P. 225–236.
- Pfeiffer J.M., Graf D.L. Evolution of bilaterally asymmetrical larvae in freshwater mussels (Bivalvia: Unionoida: Unionidae) // *Zool. J. Linn. Soc.* 2015. V. 175. P. 307–318.
- Sano I., Shirai A., Kondo T., Miyazaki J.-I. Phylogenetic relationships of Japanese Unionoida (Mollusca: Bivalvia) based on mitochondrial 16S rDNA sequences // *JWARP*. 2017. V. 9. № 5. P. 493–509.
- Sayenko E.M. Data on ultra-sculpture of glochidia of *Cristaria tuberculata* (Unionidae: Anodontinae) from the Khanka Lake (Russian Far East) // *Bull. RFEMS*. 2016. V. 20. № 2. P. 81–88.
- Sayenko E.M., Ngo X.Q. Glochidia morphology of *Unian-dra contradens* Lea, 1838 from Vietnam // *Bull. RFEMS*. 2016. V. 20. № 2. P. 47–54.
- Sayenko E.M., Pearce T.A., Shea E.K. Glochidial morphology of selected species of the genera *Cristaria* Schumacher, 1817 and *Sinanodonta* Modell, 1945 (Bivalvia: Unionidae) from Far Eastern Russia // *Amer. Malac. Bull.* 2005. V. 20. P. 11–21.
- Shikhov E.V., Zatravkin M.N. The comparative method of taxonomic study of Bivalvia used by Soviet malacologists // *Malakol. Abh. (Dresd.)*. 1991. Bd 17. № 17. S. 149–159.
- Simpson C.T. Synopsis of the Naiades, or pearly fresh-water mussels // *Proc. United States Natl. Museum*. 1900. V. 22. P. 501–1044.
- Watters G.T. Form and function of unionoidean shell sculpture and shape (Bivalvia) // *Am. Malacol. Bull.* 1994. V. 11. P. 1–20.
- Williams J.D., Bogan A.E., Butler R.S., Cummings K.S., Garner J.T., Harris J.L., Johnson N.A., Watters G.T. A revised list of the freshwater mussels (Mollusca: Bivalvia: Unionida) of the United States and Canada // *FMBC*. 2017. V. 20. № 2. P. 33–58.
- Wu X., Liang Y., Wang H., Oyang Sh. Morphological characters of glochidia of Unionidae and the taxonomic significance // *Acta Hydrobiol. Sin.* 1999. V. 23 (Suppl.). P. 139–147.
- Wu X.-p., Liang Y.-l., Wang H.-zh., Ou Y.-sh. A comparative study on glochidial morphology of Unionidae (Bivalvia). II. *Lanceolaria*, *Lamprotula*, *Hyriopsis* and *Cristaria* // *Acta Hydrobiol. Sin.* 2000. V. 24. № 3. P. 252–258.
- Zieritz A., Sartori A.F., Bogan A.E., Aldridge D.C. Reconstructing the evolution of umbonal sculptures in the Unionida // *J. Zool. Syst. Evol. Res.* 2015. V. 53. № 1. P. 76–86.

Superspecific Taxonomy of the Far Eastern Unionids (Bivalvia, Unionidae) – Review and Analysis

A. V. Chernyshev¹, E. M. Sayenko^{2, #}, and V. V. Bogatov²

¹National Scientific Center of Marine Biology, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences (NSCMB FEB RAS), ul. Palchevskogo 17, Vladivostok, 690041 Russia

²Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences (FSCEATB FEB RAS), prosp. 100-letia Vladivostoka 159, Vladivostok, 690022 Russia

[#]e-mail: sayenko@biosoil.ru

On the basis of our own and literary data, including morphological features of the shells of adult mollusks, larvae (glochidia) and the results of molecular phylogenetics, a critical analysis of the taxonomy of the Far Eastern Unionidae Rafinesque, 1820, namely, the subfamilies Unioninae Rafinesque, 1820 and Anodontinae Rafinesque, 1820, is carried out. The previously described subfamily Nodulariinae Starobogatov et Zatravkin, 1987 can be regarded as the tribe Nodulariini. Systematic position of all genera inhabiting the Russian Far East is discussed, an updated list of the genera, tribes and subfamilies of the family Unionidae from this region is given.