

УДК 594.1:591.5(477)

ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОМЕТРИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ РАКОВИН, ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИИ И БИОЛОГИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ МОЛЛЮСКОВ ВИДОВОГО КОМПЛЕКСА *UNIO CRASSUS* (*BIVALVIA*, *UNIONIDAE*) ФАУНЫ УКРАИНЫ

Р. К. Мельниченко ¹, Л. Н. Янович ¹, А. В. Корнюшин ²

¹ Житомирский государственный университет им. Ивана Франка,
ул. Большая Бердичевская, 40, Житомир, 10002 Украина
E-mail: melnicenko@orta.zt.ua

² Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины,
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев-30, ГСП, 01601 Украина

Получено 18 ноября 2003

Изменчивость морфометрических признаков раковин, особенности экологии и биология размножения моллюсков видового комплекса *Unio crassus* (*Bivalvia*, *Unionidae*) фауны Украины. Мельниченко Р. К., Янович Л. Н., Корнюшин А. В. — Представлены результаты обработки собственных материалов по спорным видам комплекса *Unio crassus* Philipsson, 1788 фауны Украины. Приведены данные о морфометрии раковин этой группы, биотопической приуроченности определенных популяций, их отношение к некоторым факторам окружающей среды. Описаны репродуктивные циклы *U. crassus* Центрального Полесья.

Ключевые слова: *Bivalvia*, распространение, морфометрия, фауна, экология, размножение, *Unio crassus*, Украина.

Changeability of the Shells' Morphometrical Characteristics, Peculiarities of Ecology and Reproduction of the Species Complex *U. crassus* (*Bivalvia*, *Unionidae*) in the Fauna of Ukraine. Melnychenko R. K., Janovich L. N., Korniushin A. V. — The results of processing of own material of the disputable species of the complex *Unio crassus* Philipsson, 1788 in the fauna of Ukraine are presented. The data on morphometry of the shells of this group, biotopical preferences of some populations and their relation to some environmental factors are summarized. Reproduction of *U. crassus* in Central Polissya is described.

Key words: *Bivalvia*, distribution, morphometry, fauna, ecology, reproduction, *U. crassus*, Ukraine.

Введение

Важным компонентом бентоса пресных водоемов являются двустворчатые моллюски семейства перловицевых, или наяд (*Unionidae*). Различные аспекты их систематики, биологии, распространения представляют научный интерес и привлекают внимание отечественных и зарубежных малакологов. Особенно важным представляется изучение редких представителей семейства, одним из которых является таксон, традиционно (Жадин, 1938) рассматриваемый в качестве полиморфного вида *Unio crassus* Philipsson, 1788. Несмотря на ряд монографий и обзорных статей, посвященных изучению перловицевых Украины (Старобогатов, 1977; Стадниченко, 1984; Корнюшин, 2002; Korniushin et al., 2002 и др.), его распространение и биология на этой территории детально не изучены, а таксономия остается спорной.

В западноевропейской литературе (Piechocki, Dyduch-Falniowska, 1993; Nesemann, 1993; Nagel et al., 1998 и др.) *Unio crassus* в традиционном понимании по-прежнему считается единым видом, при этом ряд исследователей (Nesemann, 1993; Falkner et al., 2001) выделяют несколько подвидов, различающихся прежде всего морфометрическими признаками раковин и приурочены к определенным речным бассейнам Европы. Другие авторы обращают внимание на значительную морфологическую изменчивость даже в пределах одного бассейна и сомневаются в целесообразности выделения подвидов.

Российскими и украинскими малакологами (Старобогатов, 1977; Стадниченко, 1984) принят более узкий подход к выделению видов у наяд, в соответствии с которым традиционный *Unio crassus* признается комплексом видов и выделяется в отдельный род *Crassiana* Servain, 1882 или *Batavusiana* Bourguignat in Locard, 1898. Согласно сводке А. П. Стадниченко (1984), в водоемах Украины обитает 5 видов батавузиан, принадлежащих к двум под родам — *Crassunio* Modell, 1964 (*B. (C.) crassa* (Philipsson, 1788)) и *Batavusiana* s. str. (*B. nana carnea* (Kӱster, 1878), *B. fuscata fuscata* (Rossmassler, 1836), *B. musiva gontieri* Bourguignat, 1881 и *B. irenjensis* (Kobelt, 1912)). Основанием для подобного разделения послужили особенности контуров фронтального сечения створок и морфометрические признаки. При этом следует отметить, что *B. nana* в понимании А. П. Стадниченко не соответствует *U. crassus nanus* в понимании зарубежных авторов (Nesemann, 1993), последний ограничен в своем распространении бассейнами рек Западной Европы.

Последующие исследования спектров миоценов показали, что *Unio crassus* в традиционном понимании отличается от других европейских *Unio* на родовом уровне, но не выявили среди исследованных популяций каких-либо генетически обособленных группировок, соответствующих морфологическим видам или подвидам (Логвиненко, Кодолова, 1983). Исследования систем изоферментов (Nagel et al., 1998) также демонстрируют таксономическую однородность обсуждаемого здесь таксона, при этом его принадлежность к роду *Unio* не оспаривается. Результаты сравнительно-кариологического изучения наших унионид согласуются с приведенными здесь биохимическими данными (Мельниченко, 2001). Таким образом, предложенное в отечественной литературе разделение традиционного *Unio crassus* на несколько видов до сих пор не получило решающего подтверждения.

В последнем аннотированном списке пресноводных двустворчатых моллюсков Украины (Корнюшин, 2002) данная группа описывается как монотипический род с одним видом *Batavusiana crassa* (Philipsson, 1788). Автор не отрицает наличия нескольких форм данного вида на территории Украины, однако вопрос их таксономического статуса оставляет открытым.

Исходя из вышесказанного, дальнейшее изучение морфометрических признаков моллюсков комплекса *U. crassus* различных регионов Украины с применением современных методов статистической обработки данных представляется весьма актуальным. Кроме того, спорадическое распространение и относительно небольшая численность этих моллюсков заставляет многих зоологов поднимать вопрос об их охранным статусе. *U. crassus* включен в списки видов, находящихся под угрозой исчезновения в Германии (Gӱter, Meier-Brook, 1998), наиболее уязвимых видов в Польше (Piechocki, Dyduch-Falniowska, 1993). Сделаны попытки разработать стратегию его охраны в Украине (Корнюшин, 2002; Korniuszin et al., 2002). В связи с этим представляется актуальным изучение современного распространения видов этого таксона в Украине, различных аспектов их экологии и биологии размножения.

В настоящей работе представлены результаты обработки собственных материалов по спорным видам комплекса *U. crassus* фауны Украины. Приведены данные по морфометрии раковин, биотопической приуроченности некоторых популяций, их отношению к некоторым факторам окружающей среды, описаны репродуктивные циклы полесских популяций.

Материал и методы

Материалом послужили преимущественно собственные сборы авторов за 1996–2001 гг. из бассейнов Припяти, Северского Донца, Среднего Днестра (левые и правые притоки), Верхнего Днестра, Западного Буга. Всего обследовано 78 пунктов сбора на территории Житомирской, Львовской, Ровенской, Киевской, Полтавской, Харьковской, Черновицкой и Львовской областей Украины. Кроме того, привлечены материалы, любезно переданные сотрудниками Института биологии южных морей и материалы из коллекций Национального научно-природоведческого музея НАН Украины (далее ННПМ). Часть собственных сборов также передана на хранение в малакологическую коллекцию этого музея. Для изучения морфометрии раковин использовано 158 экз. моллюсков из шести пунктов сбора в Житомирской обл. (реки бассейн Припяти: Уж, Уборть, Случь, Жерев), 12 экз. из Черновицкой обл. (приток р. Прут), 28 экз. из Полтавской обл. (реки Псел, Ворскла), 6 экз. из Харьковской обл. (р. Уды, бассейн Северского Донца), 18 экз. из Уж-Невицкого водохранилища Закарпатской обл., 29 экз. из Тернопольской обл. (р. Гнизденная, бассейн Днестра), 16 из Николаевской обл. (р. Южный Буг), 35 экз. из Волынской обл. (р. Стырь) и 6 экз. из Крыма (р. Черная) (рис. 1, значки серого цвета). Для изучения биологии размножения исследовано 100 ♀ и 62 ♂ из бассейнов полесских рек: Жерев (с. Лугины), Уборть (с. Кишин), Случь (с. Кикова).

При определении материала использованы конхиологические признаки, приводимые в отечественной и зарубежной литературе (Старобогатов, 1977; Стадниченко, 1984; Gӱter, Meier-Brook, 2002). Ввиду спорности таксономии и номенклатуры изучаемая группа в дальнейшем обозначается как комплекс *U. crassus*, а виды, признаваемые в отечественной литературе, рассматриваются в качестве форм (*forma*) без определенного таксономического статуса.

В местах сбора материала определяли характер донных отложений, температуру воды, скорость течения, глубину нахождения животных, плотность их поселения. Основные гидрохимические показатели воды приведены по данным Житомирской областной СЭС и литературным сведениям (Коненко, 1952; Горев и др., 1989). Градация абиотических факторов среды принята по В. И. Жадину (Жадин, 1938).

Препараты гонад моллюсков изготавливали согласно описанной ранее методике (Янович, Стадниченко, 1996). Стадии зрелости гонад определяли по шкале А. А. Львовой и Г. Е. Макаровой (Львова, Макарова, 1990). Для статистического анализа использован пакет компьютерных программ STATISTICA V5.5A (С) STATSOFT (descriptive statistics, discriminant analysis, ANOVA/MANOVA — LSD-test).

Результаты

Морфометрия. Как показывают наши исследования, моллюски комплекса *U. crassus* спорадически распространены по всей территории Украины, в том числе и в Крыму (рис. 1). Плотность их поселения и биомасса невелики, не превышают 1–2 экз/м² и 12,7–25,1 г/м², и только на севере Полесья (реки Уж, Уборть) эти показатели иногда достигают 10–15 экз/м² и 213,4–234,6 г/м² соответственно. Встречаемость различных форм этой группы (статус которых некоторые авторы определяют как видовой или подвидовой) составляет 3–16 % общего числа наших проб, содержащих унионид.

Первичное определение моллюсков по признакам, предложенным для диагностики унионид А. П. Стадниченко (1984), — степени выпуклости раковин и положению точки, наиболее отдаленной от плоскости смыкания створок, — выявило 4 группы, обозначенные как *f. nana*, *f. fuscula*, *f. musiva* и *f. irenjensis*. Однако статистическая обработка морфометрических данных (ANOVA, LSD-test, дискриминантный анализ) не выявила достоверных отличий между *f. nana* и *f. fuscula*, поэтому далее рассматриваются только три формы. Самыми надежными признаками, позволяющими диагностировать выявленные формы с учетом межпопуляционной изменчивости, оказались: соотношение выпуклости и длины (S/L), соотношение выпуклости и высоты (S/H), в отдельных случаях —

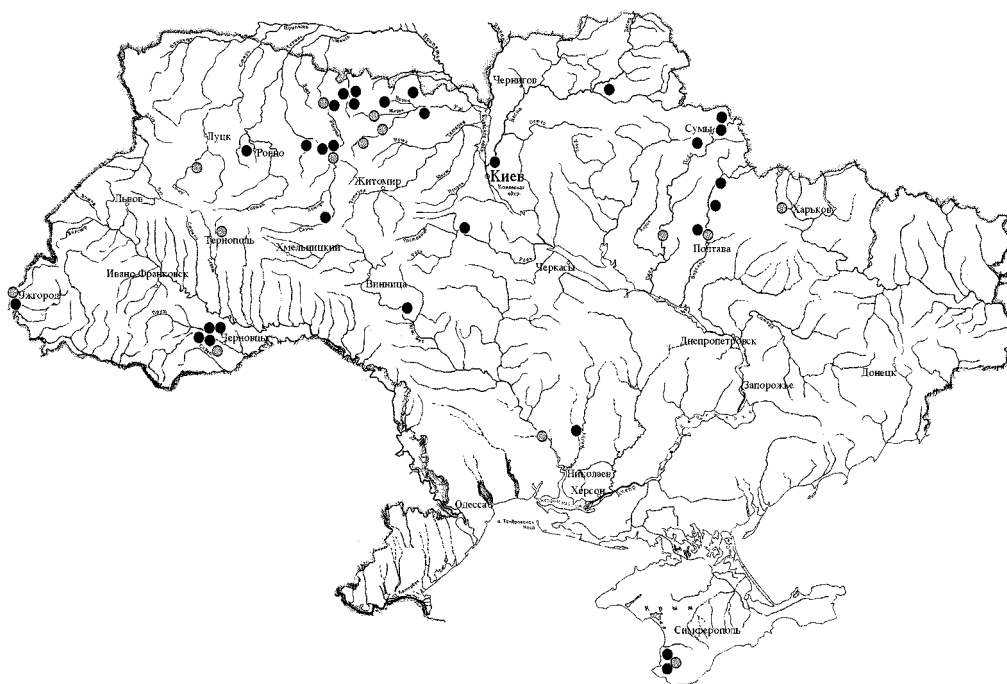


Рис. 1. Распространение моллюсков форм комплекса *U. crassus* в водоемах Украины (данные, обработанные морфометрически, обозначены серым цветом, сборы А. П. Стадниченко (1984) и музейной коллекции ННПМ — черным).

Fig. 1. Distribution of mollusks of the complex *U. crassus* in Ukraine (data used for morphometry in grey, data of A. P. Stadnichenko (1984) and museum collections — in black).

соотношение высоты и длины (H/L) и положение точки, наиболее отдаленной от плоскости смыкания створок раковины (S_{\max}/H) (рис. 2, 3; табл. 1).

Первая форма соответствует *Batavusiana nana* и *B. fuscata* в понимании А. П. Стадниченко (1984) и является наиболее распространенной и многочисленной в Украине. Она обнаружена нами в различных речных бассейнах (Припяти, левых и правых притоках Среднего Днепра, Северского Донца). Эта форма выделяется прежде всего положением точки, наиболее отдаленной от плоскости смыкания створок раковины — эта точка лежит значительно выше половины высоты створки (на уровне ее верхней трети) (рис. 2, в, е, ж; табл. 2). Кроме того, обсуждаемая форма характеризуется твердостенной раковинной средней выпуклостью, чаще всего с притупленным или узкозакругленным задним и широкозакругленным передним краем, верхушки более или менее выступающие. Следует отметить, что положение и степень выраженности верхушки, а также характер перехода верхнего в передний край, длина лигамента, толщина створок и степень их выпуклости весьма изменчивы. Окраска варьирует от желто-зеленой до темно-бурой, часто с характерными ярко-зелеными радиальными лучами.

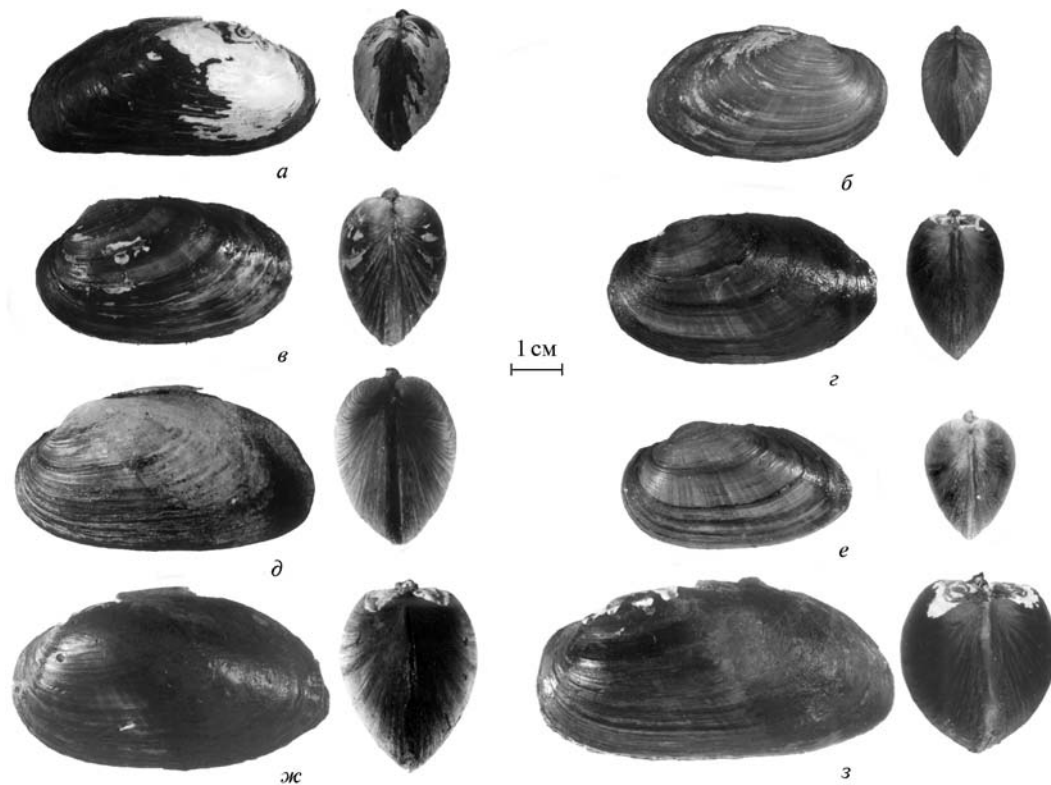


Рис. 2. Раковины моллюсков форм комплекса *U. crassus* из различных водоемов Украины: а — р. Уж, окр. Ужгорода, Закарпатье, f. *musiva*; б — притока р. Прут, с. Жукив Черновицкой обл., f. *musiva*; в — р. Уды, с. Новая Бавария, Харьковской обл., f. *nana*; г — р. Уборть, с. Кишин Житомирской обл., f. *musiva*; д — р. Черная, окр. Севастополя, f. *musiva*; е — р. Случь, г. Новоград-Волынский Житомирской обл., f. *nana*; ж — р. Уж, с. Билка Житомирской обл., f. *nana*; з — р. Уж, с. Билка Житомирской обл., f. *irenjensis*.

Fig. 2. The shells of mollusks of the complex *U. crassus* in different reservoirs of Ukraine: а — river Uzh, near Uzhgorod, Zakarpatje; б — tributary of river Prut, near Zhukiv, Chernivtsi Region, f. *musiva*; в — river Udy, near Nova Bavarija, Kharkiv Region, f. *nana*; г — river Ubort', near Kyshyn, Zhytomyr Region, f. *musiva*; д — river Chorna, near Sevastopol', f. *musiva*; е — river Sluch', near Novograd-Volynsky, Zhytomyr Region, f. *nana*; ж — river Uzh, near Bilka, Zhytomyr Region, f. *nana*; з — river Uzh, near Bilka, Zhytomyr Region, f. *irenjensis*.

Таблица 1. Сравнительный анализ * важнейших индексов раковин комплекса *U. crassus*
 Table 1. Comparative analyses * of the main indices of the shells of the complex *U. crassus*

Признак Форма	H/L			S/L			S/H			S _{max} /H			L _{verx} /L		
	(1)	(2)	(3)	(1)	(2)	(3)	(1)	(2)	(3)	(1)	(2)	(3)	(1)	(2)	(3)
	0,506	0,548	0,539	0,449	0,378	0,411	0,886	0,688	0,758	0,429	0,438	0,365	0,291	0,259	0,305
f. <i>irenjensis</i> (1)	0,004	0,020		0	0,023		0	0			0,308	0		0,169	0,621
f. <i>musiva</i> (2)	0,004		0,119	0		0		0		0,308		0	0,169		0
f. <i>nana</i> (3)	0,020	0,119		0,023	0		0	0		0	0		0,621	0	

Примечание. Достоверные отличия выделены жирным шрифтом.

* ANOVA, LSD test, вероятность для тестов Post Hoc.

Вторая форма соответствует описанию *B. musiva gontieri* в понимании А. П. Стадниченко (1984). Точка, наиболее отдаленная от плоскости смыкания створок раковины, лежит у этой формы приблизительно на уровне половины высоты раковины. Кроме того, раковина этой формы отличается тонкостенностью и небольшой выпуклостью (рис. 2, б, г, д; табл. 2). Верхушки, как правило, узкие, слабо выступающие, передний край раковины закругленный, при переходе в верхний часто образует тупой угол, нижний край прямой или слегка скругленный. Окраска раковины варьирует от желто-коричневой до темно-бурой. Положение и степень выраженности верхушки, а также характер перехода верхнего в передний край изменчивы, так же как и у первой формы.

Признаки f. *musiva* наиболее четко выражены в популяции из бассейна Прута в Черновицкой обл. (рис. 2, б). К ней близки по описанию и морфометрическим признакам наяды из р. Кача в Крыму (Стадниченко, 1984), а также экземпляры из бассейна р. Черная возле Севастополя (рис. 2, д). В полесских же выборках (реки Уборть, Уж, Случь) f. *musiva* не всегда четко отделяется от f. *nana*. Так, по мерным признакам, наиболее пригодным для статистического анализа (H/L, S/L, S/H, S_{max}/H) разные формы из полесских популяций зачастую более близки между собой, чем выборки из разных регионов (Полесье, Прикарпатье, Крым), отнесенные к одной форме (табл. 2).

Третья форма, идентичная *B. irenjensis* (Kobelt, 1912) в понимании А. П. Стадниченко (1984), очень немногочисленна, она найдена нами в р. Уж на Житомирщине и р. Случь на территории Ровенской обл. В литературе (Стадниченко, 1984) дано описание из р. Прут (Коломыя Ивано-Франковской обл.). Характерными признаками этой формы являются крупные размеры, толстостенность и большая выпуклость (рис. 2, з; табл. 2). Как и у f. *musiva*, точка, наиболее отдаленная от плоскости смыкания створок раковины, лежит приблизительно на уровне половины ее высоты. Несколько похожую, но более удлиненную форму имеют раковины из Закарпатского региона (р. Уж, окр. Ужгорода) из коллекций ННПМ НАН Украины (рис. 2, а).

Анализ объединенных выборок трех обсуждаемых форм показывает наличие достоверных различий по относительной выпуклости и положению точки, наиболее удаленной от плоскости смыкания створки (рис. 3). Особого внимания заслуживают пробы, в которых выявлено несколько конхологически различных форм изучаемого комплекса. В таких случаях формы различаются по средним значениям диагностических индексов (для f. *nana* это индекс S_{max}/H, для f. *irenjensis* — относительная выпуклость), однако распределение значений индексов в совокупной выборке во многих случаях остается близким к нормальному (рис. 4, 5). Так, только в одной из выборок, содержащих f. *irenjensis*, распределение значений индексов относительной выпуклости отклоняется от нормального, что свидетельствует о гетерогенности выборки (рис. 5, б). В то же время распре-

Таблица 2. Мерные признаки и важнейшие индексы раковин комплекса *U. crassus*
 Table 2. Measurements and the main indices of the shells of the complex *U. crassus*

Форма, место сбора	L, мм M ± SD (min-max)	H, мм M ± SD (min-max)	S, мм M ± SD (min-max)	H/L M ± SD (min-max)	S/L M ± SD (min-max)	S/H M ± SD (min-max)	S _{max} /H M ± SD (min-max)	I _{rep} /L M ± SD (min-max)
<i>f. nana</i> , р. Уж, с. Билка Житомирской обл. (n = 26)	74,89 ± 9,62 (45,1–87,3)	38,18 ± 4,34 (25,5–44,9)	30,21 ± 5,80 (10,9–35,7)	0,51 ± 0,03 (0,46–0,57)	0,39 ± 0,05 (0,24–0,45)	0,78 ± 0,12 (0,43–0,91)	0,36 ± 0,04 (0,33–0,42)	0,30 ± 0,03 (0,23–0,38)
<i>f. misiva</i> , там же (n = 8)	70,55 ± 4,73 (61,3–74,4)	37,92 ± 3,10 (32,7–42,4)	29,47 ± 1,24 (28,0–31,4)	0,54 ± 0,08 (0,46–0,69)	0,42 ± 0,05 (0,38–0,51)	0,78 ± 0,05 (0,74–0,88)	0,46 ± 0,03 (0,42–0,48)	0,29 ± 0,04 (0,23–0,32)
<i>f. irenjensis</i> , там же (n = 8)	82,20 ± 5,03 (75,1–89,0)	40,55 ± 2,39 (36,7–44,7)	36,51 ± 2,08 (33,0–39,3)	0,49 ± 0,02 (0,47–0,52)	0,44 ± 0,01 (0,43–0,46)	0,90 ± 0,03 (0,86–0,94)	0,42 ± 0,01 (0,40–0,49)	0,32 ± 0,03 (0,25–0,35)
<i>f. nana</i> , р. Уж, с. Ушомир Житомирской обл. (n = 43)	61,21 ± 7,16 (46,2–79,6)	33,47 ± 3,28 (26,2–41,0)	25,41 ± 3,53 (19,7–34,4)	0,55 ± 0,04 (0,47–0,68)	0,42 ± 0,03 (0,35–0,49)	0,76 ± 0,07 (0,53–0,94)	0,36 ± 0,03 (0,32–0,44)	0,27 ± 0,06 (0,18–0,41)
<i>f. misiva</i> , там же (n = 6)	64,40 ± 9,29 (55,4–77,0)	33,85 ± 3,07 (31,1–39,4)	25,20 ± 3,33 (21,3–30,3)	0,53 ± 0,04 (0,46–0,57)	0,39 ± 0,02 (0,36–0,41)	0,74 ± 0,06 (0,68–0,87)	0,43 ± 0,05 (0,35–0,48)	0,24 ± 0,04 (0,21–0,31)
<i>f. irenjensis</i> , там же (n = 8)	66,18 ± 5,40 (59,3–72,4)	35,05 ± 2,05 (33,3–38,3)	30,35 ± 3,70 (27,0–35,6)	0,53 ± 0,03 (0,49–0,56)	0,46 ± 0,02 (0,43–0,49)	0,86 ± 0,06 (0,80–0,93)	0,43 ± 0,02 (0,41–0,46)	0,23 ± 0,02 (0,20–0,26)
<i>f. nana</i> , р. Уборть, с. Кишин Житомирской обл. (n = 10)	53,14 ± 11,84 (39,5–71,7)	25,20 ± 4,33 (19,4–31,7)	19,71 ± 4,06 (13,5–26,3)	0,48 ± 0,05 (0,43–0,60)	0,38 ± 0,06 (0,30–0,49)	0,78 ± 0,06 (0,70–0,87)	0,36 ± 0,03 (0,33–0,42)	0,34 ± 0,06 (0,27–0,42)
<i>f. misiva</i> , там же (n = 10)	61,27 ± 5,94 (53,6–68,2)	30,77 ± 4,46 (25,6–36,5)	22,27 ± 2,59 (18,4–25,6)	0,50 ± 0,02 (0,48–0,54)	0,36 ± 0,02 (0,34–0,39)	0,72 ± 0,05 (0,68–0,81)	0,42 ± 0,04 (0,35–0,48)	0,28 ± 0,04 (0,22–0,33)
<i>f. nana</i> , р. Случь, Новоград-Волынский Житомирской обл. (n = 18)	53,53 ± 4,43 (45,4–61,2)	29,43 ± 2,47 (23,9–35,1)	22,53 ± 4,09 (16,9–39,7)	0,55 ± 0,02 (0,51–0,58)	0,42 ± 0,06 (0,36–0,67)	0,76 ± 0,11 (0,69–1,27)	0,37 ± 0,04 (0,33–0,45)	0,28 ± 0,05 (0,22–0,37)
<i>f. nana</i> , р. Жерев, с. Лугины Житомирской обл. (n = 31)	59,16 ± 11,28 (26,6–75,2)	32,25 ± 4,99 (21,5–40,8)	25,06 ± 2,97 (19,4–31,0)	0,56 ± 0,10 (0,40–0,87)	0,44 ± 0,13 (0,34–0,91)	0,79 ± 0,11 (0,59–1,10)	0,37 ± 0,03 (0,35–0,42)	0,37 ± 0,09 (0,20–0,47)
<i>f. nana</i> , р. Песел, с. Шишаки Полтавской обл. (n = 10)	52,76 ± 5,23 (42,8–58,9)	27,72 ± 4,53 (20,5–37,3)	21,67 ± 3,26 (15,9–28,7)	0,53 ± 0,07 (0,39–0,63)	0,41 ± 0,05 (0,35–0,54)	0,80 ± 0,22 (0,59–1,40)	0,40 ± 0,03 (0,35–0,42)	0,36 ± 0,08 (0,26–0,48)
<i>f. misiva</i> , р. Ворскла, м. Полтава (n = 18)	60,14 ± 9,08 (41,5–73,2)	32,36 ± 3,85 (24,4–37,8)	22,47 ± 3,25 (15,1–27,2)	0,54 ± 0,02 (0,49–0,59)	0,37 ± 0,03 (0,33–0,46)	0,69 ± 0,06 (0,59–0,85)	0,44 ± 0,06 (0,36–0,52)	0,25 ± 0,02 (0,19–0,28)

Продолжение табл. 2

Форма, место сбора	L, мм M ± SD (min-max)	H, мм M ± SD (min-max)	S, мм M ± SD (min-max)	H/L M ± SD (min-max)	S/L M ± SD (min-max)	S/H M ± SD (min-max)	S _{max} /H M ± SD (min-max)	L _{верх} /L M ± SD (min-max)
f. <i>papa</i> , р. Уды, с. Новая Бавария Харьковской обл. (n = 6)	65,85 ± 2,83 (62,8–69,7)	33,8 ± 2,38 (31,5–36,3)	24,48 ± 1,70 (22,7–26,6)	0,51 ± 0,02 (0,49–0,54)	0,37 ± 0,02 (0,34–0,39)	0,72 ± 0,03 (0,67–0,75)	0,36 ± 0,03 (0,33–0,40)	0,31 ± 0,01 (0,29–0,31)
f. <i>missiva</i> , притока р. Прут, с. Черновка Черновицкой обл. (n = 12)	45,06 ± 5,17 (36,7–53,8)	24,61 ± 2,41 (20,7–29,2)	14,33 ± 2,03 (10,8–18,0)	0,55 ± 0,03 (0,51–0,61)	0,32 ± 0,01 (0,29–0,35)	0,58 ± 0,04 (0,52–0,64)	0,44 ± 0,05 (0,35–0,48)	0,27 ± 0,03 (0,23–0,33)
f. <i>papa</i> , р. Уж, Уж-Невицкое водохранилище, Ужгород (n = 18)	55,23 ± 12,16 (32,3–71,3)	28,69 ± 5,45 (17,6–36,8)	20,34 ± 4,44 (11,8–26,0)	0,52 ± 0,03 (0,46–0,56)	0,37 ± 0,02 (0,34–0,43)	0,71 ± 0,04 (0,62–0,77)	0,37 ± 0,04 (0,33–0,42)	0,26 ± 0,04 (0,21–0,32)
f. <i>missiva</i> , р. Гниздечная, с. Смыковцы Тернопольской обл. (n = 29)	55,71 ± 6,91 (40,7–73,2)	30,10 ± 3,09 (25,4–37,8)	21,32 ± 2,76 (16,3–28,1)	0,54 ± 0,03 (0,50–0,63)	0,38 ± 0,02 (0,34–0,42)	0,71 ± 0,05 (0,63–0,80)	0,45 ± 0,06 (0,35–0,54)	0,27 ± 0,03 (0,23–0,29)
f. <i>papa</i> , р. Южный Буг, г. Вознесенск Николаевской обл. (n = 10)	48,34 ± 3,47 (44,4–53,7)	27,43 ± 1,61 (25,6–30,3)	20,05 ± 1,87 (18–24,2)	0,57 ± 0,03 (0,52–0,61)	0,42 ± 0,03 (0,37–0,46)	0,73 ± 0,06 (0,63–0,81)	0,35 ± 0,03 (0,31–0,38)	0,27 ± 0,02 (0,24–0,30)
f. <i>missiva</i> , там же (n = 6)	49,13 ± 13,07 (24,2–59,3)	28,03 ± 6,35 (16,0–33,1)	20,45 ± 4,83 (11,4–25,0)	0,58 ± 0,05 (0,53–0,66)	0,42 ± 0,04 (0,36–0,47)	0,73 ± 0,06 (0,65–0,80)	0,43 ± 0,04 (0,38–0,48)	0,29 ± 0,06 (0,22–0,40)
f. <i>papa</i> , р. Стырь, г. Берестечко Волынской обл. (n = 13)	50,15 ± 4,20 (44,4–57,4)	27,88 ± 2,04 (24,7–31,2)	20,65 ± 2,27 (16,1 ± 23,8)	0,56 ± 0,02 (0,52–0,59)	0,41 ± 0,03 (0,36–0,45)	0,74 ± 0,05 (0,65–0,81)	0,36 ± 0,03 (0,33–0,42)	0,22 ± 0,04 (0,13–0,27)
f. <i>missiva</i> , там же (n = 22)	44,16 ± 4,47 (35,4–53,2)	25,43 ± 2,80 (20,5–32,7)	17,48 ± 2,65 (14,0–24,4)	0,58 ± 0,02 (0,53–0,62)	0,39 ± 0,04 (0,35–0,47)	0,69 ± 0,06 (0,59–0,79)	0,43 ± 0,04 (0,36–0,49)	0,25 ± 0,03 (0,18–0,34)
f. <i>missiva</i> , р. Черная, окр. Севастополя, Крымская АР (n = 6)	56,0 ± 11,36 (40,1–68,3)	30,47 ± 5,72 (22,7–38,1)	20,42 ± 4,29 (13,6–25,3)	0,55 ± 0,02 (0,52–0,57)	0,36 ± 0,03 (0,34–0,42)	0,67 ± 0,06 (0,60–0,75)	0,46 ± 0,04 (0,38–0,50)	0,25 ± 0,02 (0,22–0,28)

Условные обозначения: L — длина; H — высота; S — выпуклость; L_{верх}/L — положение верхушки (отношение проекции перпендикуляра, опущенного с верхушки черепашки к длине раковины); S_{max}/H — положение наиболее выпуклой точки (отношение проекции точки, наиболее удаленной от плоскости смыкания створок к высоте раковины).

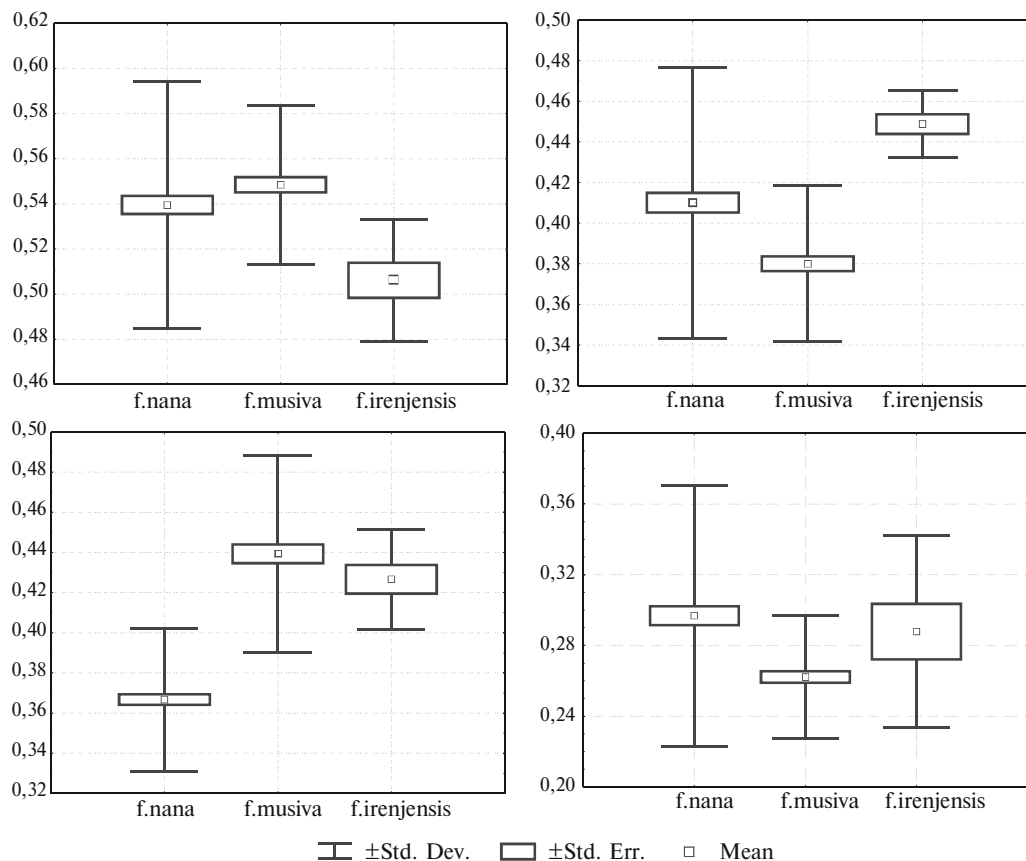


Рис. 3. Статистические показатели морфометрических индексов раковин форм комплекса *U. crassus* (средние значения, стандартные отклонения и стандартные ошибки).

Fig. 3. Statistic exponents of morphometric indices of the shells of the complex *U. crassus* (mean, standard deviation and standard error).

деление значений индекса S_{\max}/H во многих (но не всех) выборках действительно носит бимодальный характер (рис. 5), что свидетельствует о реальной морфологической обособленности этих форм.

Для дискриминантного анализа использовались признаки раковин, имеющие достоверные различия в трех описанных формах: соотношение высоты и длины (H/L), соотношение выпуклости и длины (S/L), соотношение выпуклости и высоты (S/H) и положение точки, наиболее отдаленной от плоскости смыкания створок раковины (S_{\max}/H). Этот анализ позволяет частично разграничить *f. nana* и *f. musiva* (87,3 и 71,17% достоверных определений соответственно), хотя области, занятые этими формами в пространстве канонических переменных широко перекрываются (табл. 3; рис. 6). Третья форма (*irenjensis*) достоверно не выделяется (только 25% определений подтверждаются).

Таким образом, результаты морфометрического исследования подтверждают наличие нескольких форм комплекса *U. crassus*, различающихся прежде всего положением точки, наиболее удаленной от плоскости смыкания створок, однако четкого hiatus между ними не выявлено. Следует отметить, что дискриминантный анализ не позволяет надежно разграничить группировки, объединяющие выборки из одного региона (табл. 4), т. е. какие-либо дискретные географические формы на исследованной территории не выявлены.

Отношение к экологическим факторам. Все изученные формы характеризуются ярко выраженной реофильностью и оксифильностью. Самые

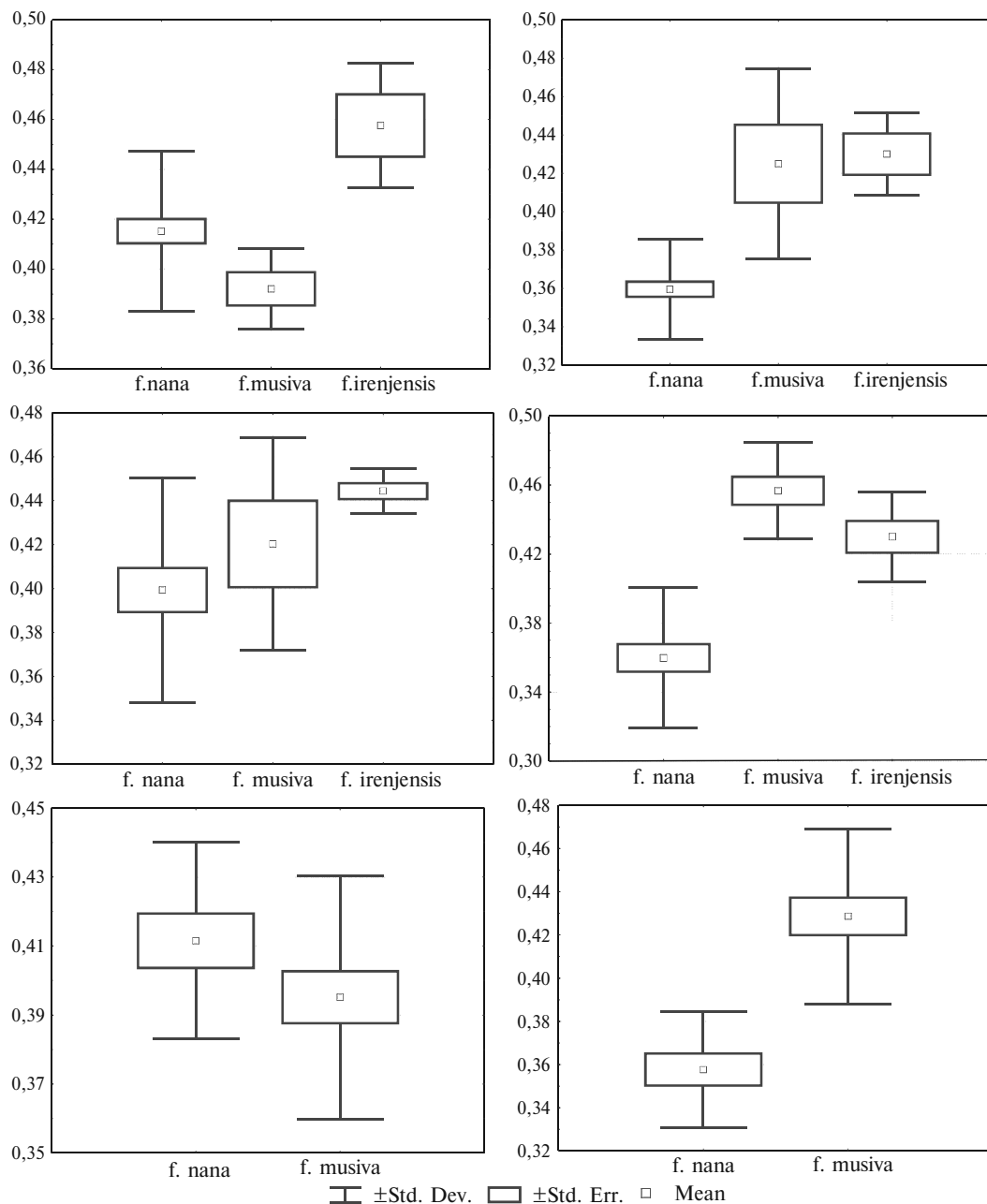


Рис. 4. Статистические показатели морфометрических индексов раковин форм комплекса *U. crassus* в конхиологически разнородных выборках: а — р. Уж, с. Ушомир Житомирской обл., б — р. Уж, с. Билка Житомирской обл, в — р. Стырь, с. Берестечко Ровенской обл.

Fig. 4. Statistic exponents of morphometric indices of the shells of the complex *U. crassus* in heterogeneous conchiological select groups: а — river Uzh, near Ushomyr, Zhytomyr Region; б — river Uzh, near Bilka, Zhytomyr Region; в — river Styr', near Berestechko, Rivne Region.

многочисленные поселения форм комплекса *U. crassus* выявлены нами в рипали притоков Припяти со скоростью течения 0,2–1,0 м/с и содержанием кислорода в воде 10,6–15,1 мг/л. В условиях олиготипа течения обнаружены единичные экземпляры этих моллюсков в бассейне Северского Донца (р. Уда), Среднего Днепра (р. Псел, мелкие притоки Тетерева) и в Северном Крыму (р. Черная).

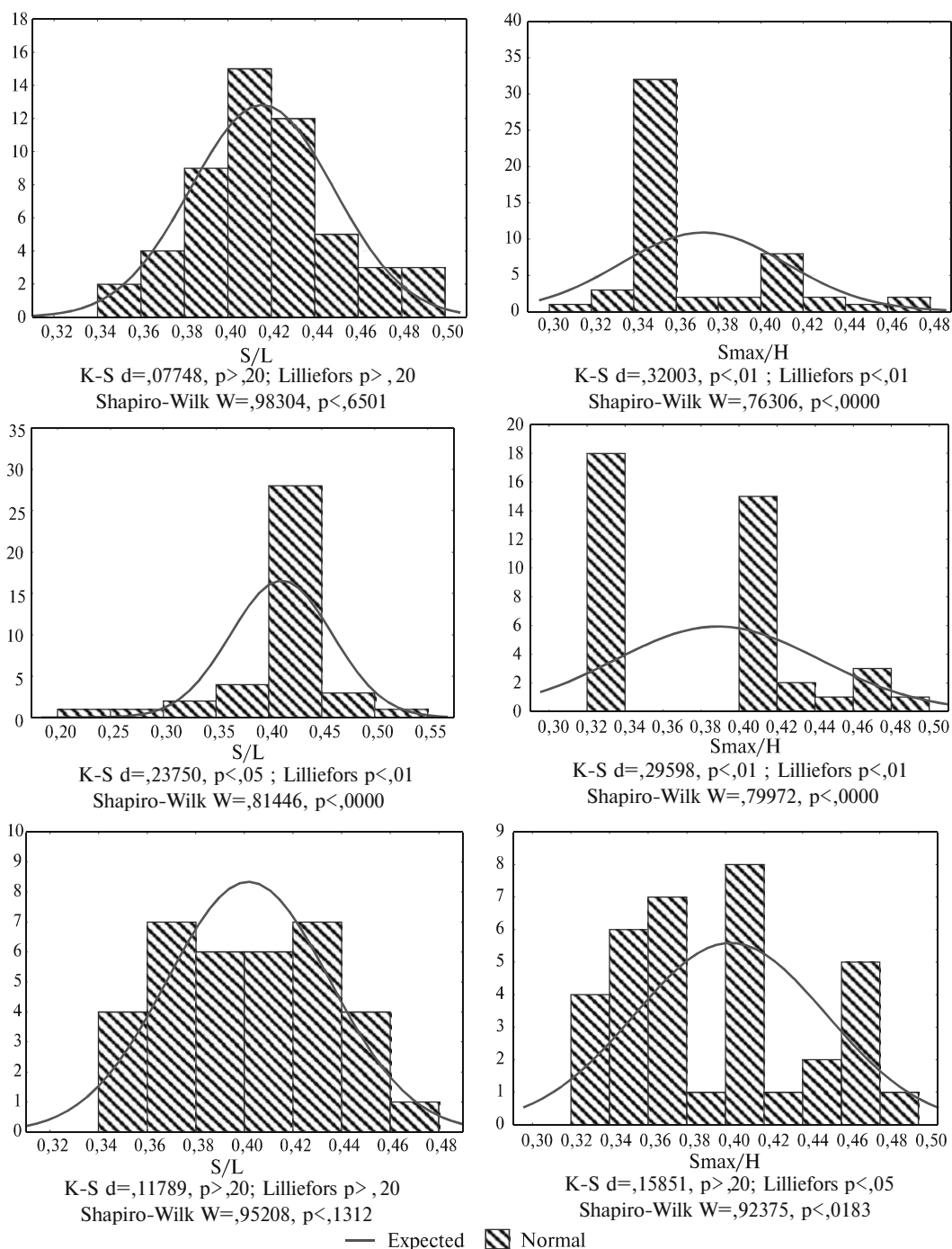


Рис. 5. Распределение морфометрических индексов раковин форм комплекса *U. crassus* в конхиологически разнородных выборках: а-в — как на рис. 4.

Fig. 5. Distribution of morphometric indices of the shells of the complex *U. crassus* in heterogeneous conchological select groups: а-в — as on fig. 4.

Моллюски изученной группы населяют биотопы с чистой проточной водой, песчаными, песчано-илистыми и песчано-каменистыми донными отложениями. Встречаются они в весенне-летний период на глубине 0,3–0,8 м, осенью с понижением температуры мигрируют глубже.

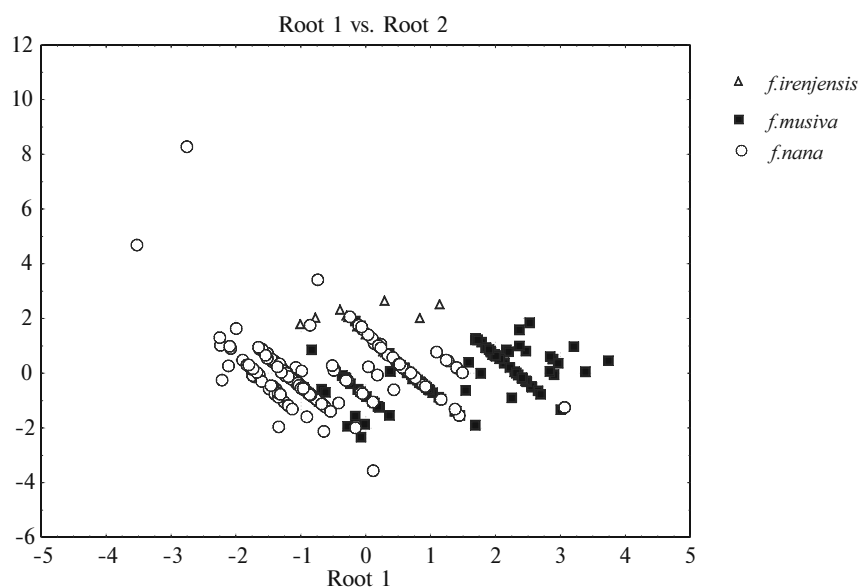


Рис. 6. Результаты дискриминантного анализа изученных форм *U. crassus* по совокупности морфометрических признаков раковин.

Fig. 6. The results of discriminant analysis of the *U. crassus* forms founded on totality morphometrical characteristics of the shells.

Таблица 3. Классификационная матрица форм комплекса *U. crassus* по важнейшим индексам раковин, дискриминантный анализ

Table 3. Classification matrix of the complex *U. crassus* of the main indices of the shells, Discriminant analysis

Форма	Правильность определения, %	f. nana	f. musiva	f. irenjensis
f. nana	87,30	165	21	3
f. musiva	71,17	32	79	0
f. irenjensis	25	6	3	3
Всего	79,16	203	103	6

Примечание. Ряды — классификации, которые наблюдаются; столбцы — предполагаемые классификации.

Таблица 4. Классификационная матрица комплекса *U. crassus* из различных регионов по важнейшим индексам раковин, дискриминантный анализ

Table 4. Classification matrix of the complex *U. crassus* from different regions of the main indices of the shells, Discriminant analysis

Регион	Правильность определения, %	1	2	3	4	5	6
Бассейн Припяти (1)	93,40	184	1	1	0	11	0
Закарпатье (2)	0	18	0	0	0	0	0
Ю. Буг (3)	0	16	0	0	0	0	0
Крым (4)	0	2	0	0	0	4	0
Прикарпатье (5)	58,54	17	0	0	0	24	0
Левобережье (6)	0	27	0	0	0	7	0
Всего	66,67	264	1	1	0	46	0

Примечание. Ряды — классификации, которые наблюдаются; столбцы — предполагаемые классификации.

Исследованные формы отдают предпочтение нейтрально-щелочным водам, хотя встречаются и в слабокислых водах малых рек Северного Полесья с заболоченным водосбором (рН воды 6,5–6,8).

Следует отметить, что перловицевые, в том числе и *U. crassus*, встречаются в очень широком диапазоне минерализации воды. Жесткость воды, ее ионный состав непосредственно влияют на темпы роста, окраску и толщину раковин перловицевых. Так, раковины моллюсков рек Северного Полесья с корродированными верхушками, поверхность их имеет «ржавый» или черный налет вследствие отложения на ней солей железа или марганца. Причем самые мелкие и тонкостенные раковины характерны для обитателей Уборти (рис. 2, з), воды которой характеризуются высоким содержанием гуминовых кислот, слабой минерализацией (89–165 мг/л), низким содержанием солей кальция (9,7–20 мг/л), повышенным — железа (4,5–5,5 мг/л) и уголекислоты (20–26 мг/л) (Коненко, 1952; Горев и др., 1989). У *U. crassus* из Ужа и Случи (которые относятся к рекам средней минерализации гидрокарбонатно-кальциевой группы) размеры раковин больше, они более толстостенные, чем в Уборти (рис. 2, е, ж, з).

В нейтрально-щелочных водах рек Харьковской, Полтавской, Черновицкой, Николаевской и Тернопольской областей раковины моллюсков с хорошо сохраненной верхушечной скульптурой, яркой оливково-зеленой или желтоватой окраской. Причем наиболее толстостенные они у обитателей жестких сульфатных вод бассейна Северского Донца (рис. 2, в) (общая минерализация 700–1500 мг/л, содержание кальция 83–192 мг/л), а тонкие, плоские и небольшие у батавузиан из бассейна Прута (рис. 2, б) (383–465 и 32–50 мг/л соответственно) (Горев и др., 1989).

Репродуктивные циклы. Как известно (Янович, Стадниченко, 1996), начало половозрелости, интенсивность и сроки размножения перловицевых зависят от температурного режима водоемов. В исследованных нами популяциях Центрального Полесья гонады формируются в конце второго — начале третьего года жизни, а приступают к размножению они в 3–4-летнем возрасте, что несколько позже, чем у других *Unio* из тех же регионов. Это объясняется приуроченностью изучаемого комплекса к рекам с быстрым течением и относительно низкой температурой воды. Репродуктивный цикл детально изучен нами на примере одной полесской популяции f. *nana* (р. Уборть, с. Кишин Житомирской обл.).

Начало гаметогенеза (I стадия) у этого моллюска длится со середины января до середины марта. В этот период в ацинусах гонад у самок преобладают овогонии, изредка выявляются мелкие овоциты, а у самцов — сперматогонии, иногда — сперматоциты (рис. 7, а; 8, а). Стенки ацинусов, как правило, утолщены за счет разрастания герментативного эпителия.

Активный гаметогенез (II стадия) длится со середины марта до середины апреля. В яичниках самок регистрируются многочисленные овоциты, прилегающие своим широким основанием к стенкам ацинусов. В семенниках самцов в этот период обнаружены клетки, пребывающие на различных стадиях сперматогенеза, изредка регистрируется незначительное количество зрелой спермы (рис. 7, б; 8, б).

Для III стадии (переднерестовой) характерны очень увеличенные ацинусы, у самок они заполнены максимально крупными овоцитами. Стенки ацинусов истончены, овоциты соединены с ними цитоплазматическими «ножками» (рис. 7, в), через которые осуществляется их питание. В гонадах самцов в этот период преобладают зрелые сперматозоиды (рис. 8, в). Эта стадия длится со середины апреля до середины мая.

В середине мая моллюски начинают нереститься. В этот период у 60% самок отмечается «жаберная беременность». В marsupиях содержатся яйца первых кладок. Уменьшение относительного количества «беременных» самок (до 27%),

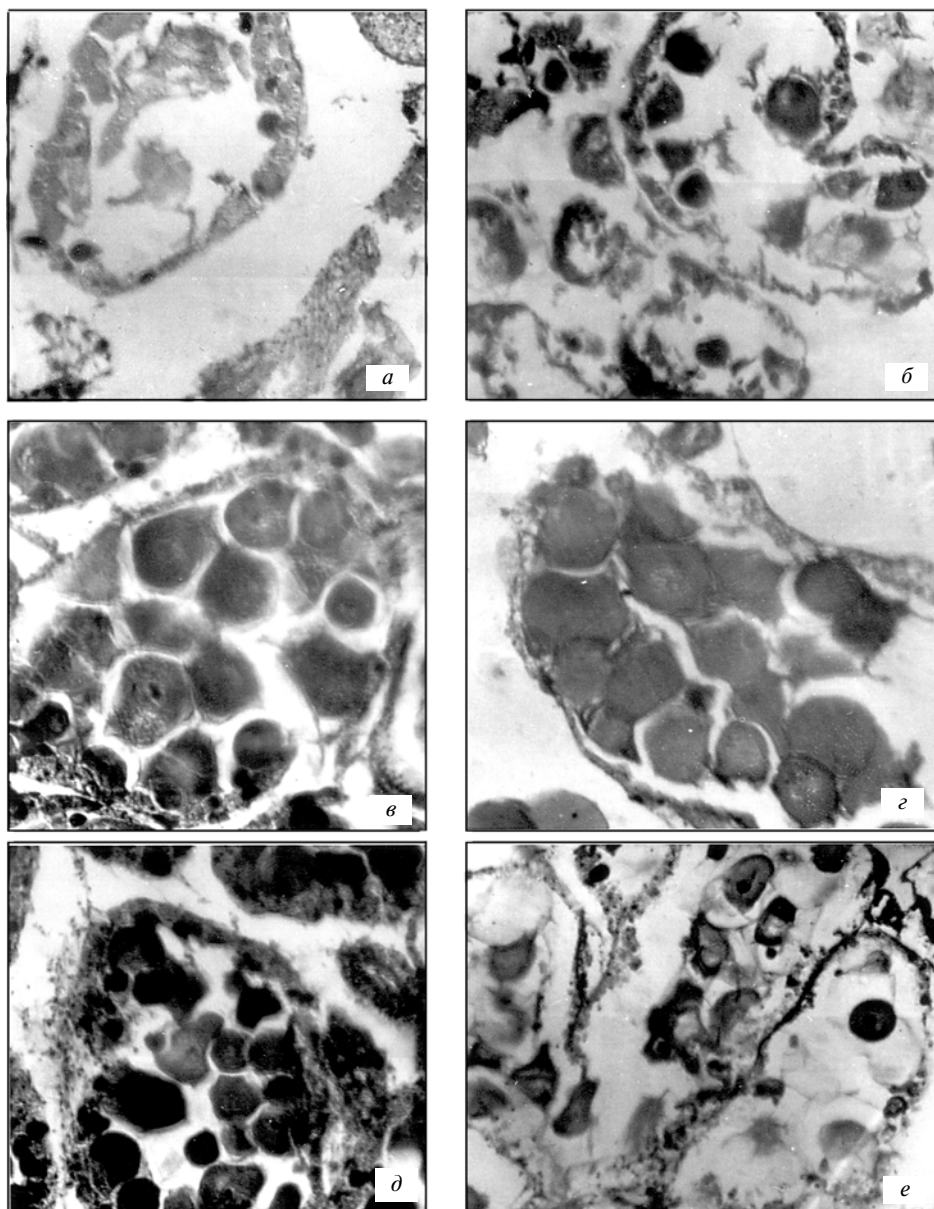


Рис. 7. Стадии зрелости гонад самки *f. nana* (x 100): *a-e* — стадии I–IV; *д-е* — нулевая стадия (посленерестовая).

Fig. 7. Stages of gonad maturity in females of *f. nana* (x 100): *a-e* — stage I to IV; *д-е* — “zero” stage (after spawning).

зарегистрированное нами в конце месяца, свидетельствует о массовом выбое глосидиев. Вскоре количество «беременных» самок опять возрастает, достигая в конце I декады июня 67%. Причем в марсупиях в наличии не только яйца, а и сформированные глосидии. Вероятно, в это время у части моллюсков происходит вторая кладка яиц, а у мигрировавших с глубины ближе к берегу — первая. Ацинусы в этот период почти полностью опустошены.

В конце июня «беременные» самки уже не регистрируются. В их ацинусах отмечено большое количество пустых оболочек резорбированных половых клеток (нулевая или посленерестовая стадия). Вскоре стенки ацинусов постепенно

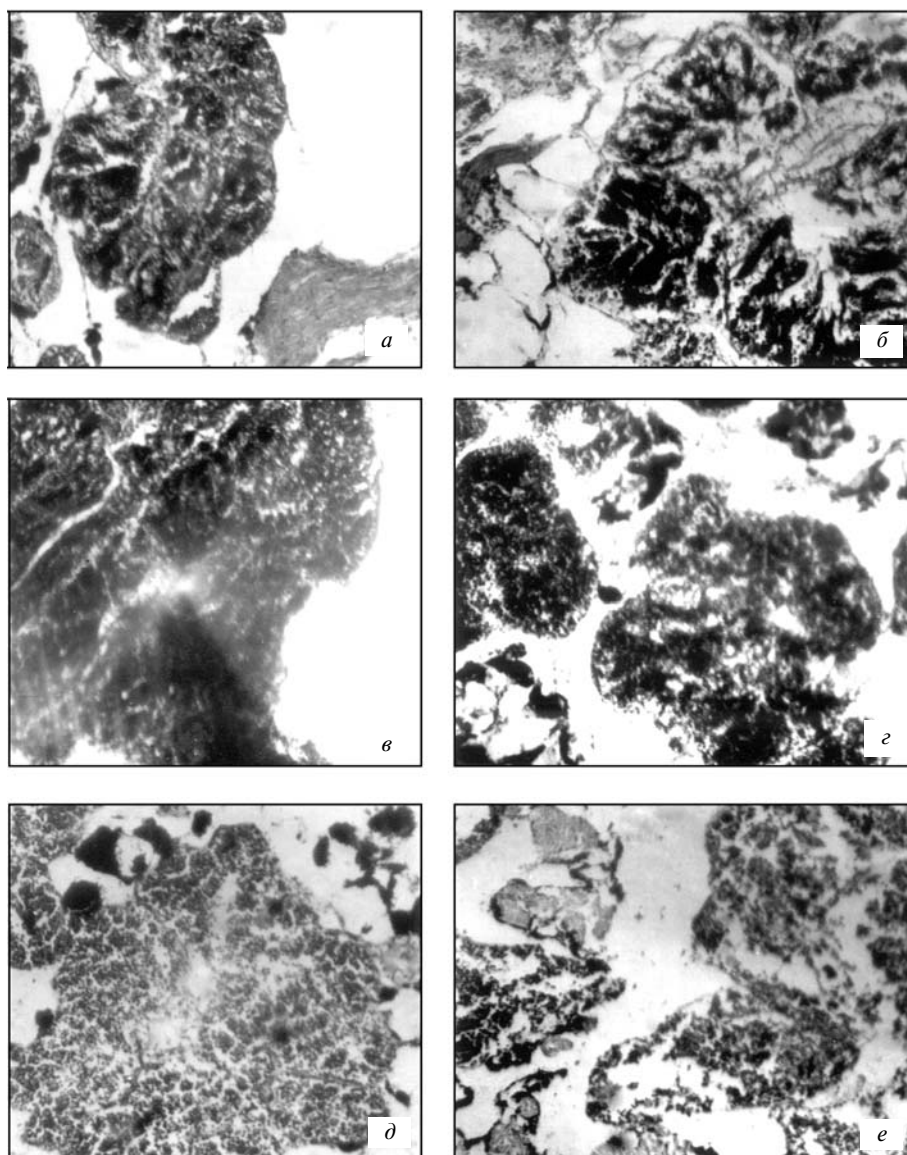


Рис. 8. Стадии зрелости гонад самца *f. nana* (x 100): а-г — стадии I–IV; д-е — нулевая стадия (посленерестовая).

Fig 8. Stages of gonad maturity in males of *f. nana* (x 100): а-г — stage I to IV; д-е — “zero” stage (after spawning).

начинают утолщаться, в них возобновляются процессы гаметогенеза (рис. 7, д), но новой откладки яиц так и не происходит. В середине августа яичники наполнены большими зрелыми яйцеклетками, которые очень медленно, постепенно резорбируются. Ацинусы окружают клетки амебной формы, которые мигрируют в их полости и фагоцитируют половые продукты. Полностью опустошенные ацинусы регистрируются только в начале января. Гаметогенез у самцов происходит синхронно самкам.

Таким образом, репродуктивный цикл форм комплекса *U. crassus* тесно связан с экологическими особенностями этой группы. Реофильные моллюски приурочены к северу Полесья, где реки часто имеют характер горных. Вода в них прогревается медленно, поэтому моллюски приступают к нерестовой стадии

постепенно (количество «беременных» самок в популяциях так и не достигает 100%). Поскольку теплый летний период в этом регионе короток, эти перловицевые успевают отложить яйца только дважды, а половые клетки, оставшиеся осенью в гонадах, не используются, а постепенно резорбируются.

Индивидуальная плодовитость самок возрастает с увеличением их линейных размеров ($r = 0,74-0,94$). Абсолютная плодовитость самок *U. crassus* (количество глосидиев в двух полужабрах) колеблется в пределах 26,1–54,9 тыс. экз., что значительно ниже, чем у моллюсков рода *Unio* (77,7–349,5 тыс. экз.) (Янович, 1997). Такая невысокая абсолютная плодовитость *U. crassus*, небольшое число яйцекладок (одна–две), возможно, является причиной небольшой плотности их поселения (в среднем 1–3 экз/м²) в полесских биотопах.

Обсуждение

Проведенное нами исследование подтверждает наличие в Украине нескольких морфологически обособленных форм комплекса *U. crassus*. Однако четкого хиатуса между этими формами не выявлено. По нашему мнению, в отсутствие каких-либо надежных доказательств генетической обособленности эти формы не могут быть признаны самостоятельными видами. В то же время широкое распространение и симпатрическое обитание не позволяют интерпретировать их и как подвиды. Таким образом, на данном этапе исследования описанные морфотипы следует признать внутривидовыми формами *U. crassus*. Однако изменчивость традиционных видов наяд безусловно заслуживает дальнейшего изучения, в т. ч. и методами молекулярной генетики.

Очевидно, причины возникновения морфологических отличий в каждом случае могли быть различными. Так, к *f. irenjensis* во всех выборках были отнесены лишь крупные особи, поэтому можно предположить, что особенности этой формы носят возрастной характер. Следует отметить, что ни анализ распределения значений ключевых индексов, ни дискриминантный анализ не подтверждают обособленность этой формы, что согласуется с ее интерпретацией как крайнего выражения изменчивости. Что касается двух других форм (*f. nana* и *f. misiva*), то различия в характере линий остановки роста (рис. 2) позволяют интерпретировать их как быстро- и медленнорастущие соответственно. В свою очередь, различия в темпах роста могут быть связаны с разными факторами, например микробиотопическим распределением (особи одной пробы могли быть фактически разобщены в биотопе), конкурентными отношениями или принадлежностью к разным генерациям, развивавшимся при разных погодных условиях. Следует также признать, что измерения, на которых основаны расчеты ключевого индекса для разграничения названных форм (положение точки, наиболее отдаленной от плоскости смыкания створок раковины) весьма неточны, и разброс полученных значений может увеличиваться за счет субъективных факторов.

Следует отметить, что и нижние, и верхние границы размеров раковин у изученных нами моллюсков выходят за пределы, описанные в сводке А. П. Стадниченко (1984) (длина 52–67,5 мм, высота 22,9–32,5, выпуклость 21,0–26,8), а также в описании польских популяций *Unio crassus* (соответственно 44–72, 25–36, 19–27 мм) (Piechocki, Dydach-Falniowska, 1993). Особенно выделяются своими крупными размерами раковины *f. irenjensis* из р. Уж (с. Билка Житомирской обл., длина створок до 89 мм), *U. crassus* подобного размера до сих пор в Украине или соседних странах не отмечалась (Nesemann, 1993; Piechocki, Dydach-Falniowska, 1993).

Раковины упомянутой здесь закарпатской популяции напоминают подвид, приводимый в иностранной литературе (Nesemann, 1993) под названием *Unio*

crassus ondovensis Hazay, 1885. Однако сходство этой популяции с таковыми из других регионов заставляет усомниться в целесообразности выделения данного подвида, либо искать другие морфологические признаки для его обоснования.

Раковины из р. Черной соответствуют диагнозу *Unio stevenianus* Krynicky, 1837, описанной из Крыма. Таким образом, наше исследование демонстрирует идентичность последнего таксона *U. crassus* f. *musiva*.

Наши данные об экологических особенностях перловицевых исследуемой группы согласуются с данными, приводимыми в литературе для *U. crassus* (Жадин, 1938; Piechocki, Dyduch-Falniowska, 1993) или для рода *Batavusiana* (Стадниченко, 1984; Мельниченко, Янович, 2000 и др.). Польские малакологи отмечают приуроченность *U. crassus* к рекам с быстрым течением, чистой водой, песчаными и песчано-каменистыми донными отложениями, указывают на чувствительность данных гидробионтов к химическому загрязнению воды (Piechocki, Dyduch-Falniowska, 1993). В монографии А. П. Стадниченко (1984) приведены данные о несколько более разнообразных местах обитания этих моллюсков по отношению к донным отложениям, скорости течения, минеральному составу воды, что подтверждается нашими наблюдениями.

Результаты наших исследований и анализ литературных данных о репродуктивных циклах перловицевых (Властов, 1962; Иванчик, 1970; Антонова, 1991; Янович, 1997 и др.) свидетельствуют о том, что сроки, интенсивность размножения, характер гаметогенеза у Unionidae определяются температурными условиями их обитания. У *Unio* они прежде всего влияют на количество яйцекладок. Реофильные моллюски изученных форм комплекса *U. crassus* приурочены к северу Полесья, где реки часто имеют характер горных. Вода в них прогревается медленно, поэтому моллюски приступают к нерестовой стадии постепенно (количество «беременных» самок в популяциях так и не достигает 100%). Поскольку теплый летний период в этом регионе короток, эти перловицевые успевают отложить яйца только дважды, а половые клетки, оставшиеся осенью в гонадах, постепенно резорбируются. Такое своеобразие нулевой стадии зрелости гонад характерно и для моллюсков подрода *Unio* в понимании Я. И. Старобогатова и А. П. Стадниченко (Старобогатов, 1977; Стадниченко, 1984) (или *Unio pictorum* Linnaeus, 1758 в традиционном понимании). Эта особенность существенно отличает их от моллюсков подрода *Tumidusiana* (или *Unio tumidus* Philipson, 1788 в традиционном понимании), у которых гонада опустошена уже в августе (Янович, Стадниченко, 1996; Янович, 1997).

Антонова Л. А. Связь репродуктивных циклов унионид дельты Волги с факторами внешней среды // Размножение и кладки яиц моллюсков. — Л., 1991. — С. 12–30.

Властов Б. В. Порционность яйцекладок, фазы размножения и продолжительность эмбриогенеза при разных температурах у видов перловиц (*Unio*) // Вопросы общей зоологии и медицинской паразитологии. — М.: Изд-во АН СССР, 1962. — С. 63–83.

Горев Л. Н., Никоноров А. М., Пелешенко В. И. Региональная гидрохимия. — Киев: Высш. шк., 1989. — 302 с.

Жадин В. И. Моллюски семейства Unionidae. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938. — 167 с.

Иванчик Г. С. Материалы по размножению двустворчатых моллюсков (семейство унионид) в верхнем течении рек Днестр, Прут и Серет // Фауна Молдавии и ее охрана. — Кишинев: Изд-во Кишинев. ун-та, 1970. — С. 57–59.

Коненко А. Д. Гидрохимическая характеристика малых рек УССР. — Киев: Изд-во АН УССР, 1952. — 172 с.

Корнюшин А. В. О видовом составе пресноводных двустворчатых моллюсков Украины и стратегии их охраны // Вестн. зоологии. — 2002. — 36, № 1. — С. 9–23.

Логвиненко Б. М., Кодолова О. П. Об уровне сходства электрофоретических спектров миогенов разных видов и родов моллюсков сем. Unionidae // Зоол. журн. — 1983. — 62, вып. 3. — С. 447–451.

Львова А. А., Макарова Г. Е. Исследования репродуктивного цикла // Методы изучения двустворчатых моллюсков. — Л.: Б. и., 1990. — С. 101–102.

- Мельниченко Р. К., Янович Л. М. Вплив чинників середовища на формування малакоценозів // Вісн. ДААУ. — 2000. — № 1. — С. 234–239.
- Мельниченко Р. К. Порівняльно-каріологічна характеристика родини перлівницевих (Mollusca, Bivalvia, Unionidae) фауни України : Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 2001 — 20 с.
- Стадниченко А. П. Перлівницеві. Кулькові. — К. : Наук. думка, 1984. — 384с. — (Фауна України; Т. 29, вип. 9).
- Старобогатов Я. И. Класс двустворчатые моллюски / Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР. — Л. : Гидрометеоиздат, 1977. — С. 123–152.
- Янович Л. Н. Размножение моллюсков рода *Unio* в условиях Центрального Полесья // Вестн. зоологии. — 1997. — **31**, № 4 — С. 55–61.
- Янович Л. Н., Стадниченко А. П. Репродуктивные циклы перловицевых Центрального Полесья // Вестн. зоологии. — 1996. — **30**, № 4–5. — С. 16–23.
- Glier P., Meir-Brook C. Süßwassermollusken. — Hamgurg : DJN, 1998. — 136 S.
- Falkner G., Bank R. A., Proschwitz T. Check-list of non-marine Molluscan Species-group taxa of States of Northern, Atlantic and Central Europe // Helderia. — 2001. — **4**. — P. 1–76.
- Kornushin A. V., Janovich L. N., Melnichenko R. K. Artenliste der Süßwassermuscheln der Ukraine. Mit Bemerkungen über taxonomischen Status, Verbreitung und Gefährdungskategorien einiger Arten und Formen. — ConchBooks : Friedrich ; Held ; Gesellschaft, 2002. — S. 463–478
- Nagel K. O., Badino G., Celebrano G. Systematics of European naiades (Batavusiana: Margaritiferidae and Unionidae): a review and some new aspects // Malacol. Rev. — 1998. — Suppl. 7. — P. 84–104.
- Nesemann H. Zoogeographie und Taxonomie der Muschel-Gattungen *Unio* Philipsson, 1788, *Pseudanodonta* Bourguignat 1877 und *Pseudunio* Haas 1910 im oberen und mittleren Donausystem (Bivalvia, Unionidae, Margaritiferidae) // Nachrichtenblatt der Erstern Vorarlberger Malakologischen Gesellschaft. — 1993. — **1**. — S. 20–40.
- Piechocki A., Dyduch-Falniowska A. Mięczaki. Małże. — Warszawa : Naukowa PWN, 1993 — 204 s.