

УДК 594.1 : 502.7(477)

## О ВИДОВОМ СОСТАВЕ ПРЕСНОВОДНЫХ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ УКРАИНЫ И СТРАТЕГИИ ИХ ОХРАНЫ

А. В. Корнюшин

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

Получено 12 июня 2001

**О видовом составе пресноводных двустворчатых моллюсков Украины и стратегии их охраны. Корнюшин А. В.** — Обсуждается проблема оценки видового состава двустворчатых моллюсков Украины в свете разных подходов к их таксономии и систематике. Предлагаемый список насчитывает 30 видов, валидность которых подтверждается различными методами. Из них в охране нуждаются 10 видов: *Euglesa lilljeborgi* — вид под угрозой исчезновения, *Pseudanodonta complanata*, *Batavusiana crassa*, *E. pulchella* и *E. pseudosphaerium* — уязвимые виды, *Anodonta cygnea*, *Neopisidium moitessierianum*, *E. personata* и *E. hibernica* — редкие и *Sphaerium solidum* — вид с неопределенным статусом. *Sphaerium nucleus*, *S. ovale* и *E. globularis* нуждаются в дальнейшем изучении. Наиболее важным для охраны пресноводных моллюсков регионом Украины признано Полесье, которое характеризуется наибольшим видовым разнообразием этих животных.

Ключевые слова: пресноводные моллюски, Bivalvia, Украина, охраняемые виды.

**On the Species Diversity of Freshwater Bivalve Mollusks in Ukraine and the Strategy of their Conservation. Korniushin A. V.** — The problem of species diversity of the Ukrainian bivalve mollusks is discussed in the light of different approaches to their systematics and taxonomy. The suggested list includes 30 species, which validity is supported by different methods. The status of protection is suggested for 10 threatened species: *Euglesa lilljeborgi* — as endangered, *Pseudanodonta complanata*, *Batavusiana crassa*, *E. pulchella* and *E. pseudosphaerium* — as vulnerable, *Anodonta cygnea*, *Neopisidium moitessierianum*, *E. personata* and *E. hibernica* — as rare. The status of *Sphaerium solidum* remains undetermined, while *Sphaerium nucleus*, *S. ovale* and *E. globularis* need further investigation. Poliss'ya (Poles'ye) (the marshy woodland area in the North-West of Ukraine) characterized by the highest species diversity of freshwater mollusks is considered the most important region for their conservation.

Key words: Freshwater mollusks, Bivalvia, Ukraine, protected species.

### Введение

Актуальность инвентаризации региональных фаун с целью оценки видового разнообразия и разработки научно обоснованной стратегии его сохранения очевидна. Такие работы активизировались в последнее время и в Украине, что связано как с недавними международными инициативами в области охраны окружающей среды (Конвенция..., 1998 и др.), так и с необходимостью подготовки нового издания Красной книги Украины, которая должна переиздаваться по крайней мере раз в 10 лет. Указанные проблемы особенно остры в отношении пресноводных двустворчатых моллюсков, которые в последнем издании Красной книги (Червона книга..., 1994) не отражены вовсе.

Фауна пресноводных моллюсков Украины в целом изучена достаточно хорошо. Ряд обзорных статей и монографий (Старобогатов, 1977; Стадниченко, 1984; Корнюшин, 1991, 1993) дают представление о видовом составе двустворчатых моллюсков. Однако для решения сформулированных выше задач необходимо также сопоставление современных данных с опубликованными ранее по тем же территориям (Жадин, 1952) или аналогичными данными, полученными в сопредельных странах Европы (Piechocki, Dyduch-Falniowska, 1993; Glöer, Meier-Brook, 1998). Между тем, такое сопоставление чрезвычайно затруднительно из-за совершенно различных таксономических подходов. Дело в том, что в упомянутой сводке В. И. Жадина, как и во всех современных западноевропейских сводках признается относительно небольшое число полиморфных видов, в то время как в отечественных работах последних 30 лет число валидных видов увеличилось до нескольких сотен. Причиной такого радикального пересмотра таксономии пресноводных моллюсков послужило широкое введение в практику исследования так называемого компаративного метода, основанного на непосредственном сличении контуров стандартно ориентированных раковин с помощью рисовального аппарата (Лог-

виненко, Старобогатов, 1971; Старобогатов, Толстикова, 1986; Shikov, Zatravkin, 1991). Тонкие различия контуров, выявляемые при помощи этого метода, интерпретировались в большинстве случаев как видовые, что послужило основанием для восстановления ряда сведенных в синонимы таксонов и описания многочисленных новых видов. Новый подход завоевал признание большинства малакологов бывшего СССР, но был подвергнут резкой критике за его пределами (Kuiper, 1983; Meier-Vrook, 1993 и др.). В ходе дискуссии ни одной из сторон не удалось убедить своих оппонентов. Таким образом, противостояние научных школ в области таксономии пресноводных моллюсков сохраняется и даже усугубляется.

В настоящей работе делается попытка оценки вклада обеих школ в изучение пресноводных двустворчатых моллюсков. На основании данных литературы и многолетнего опыта собственных исследований автор приходит к выводу, что различия по контурам раковины могут быть основанием для установления новых таксонов лишь в случае их подтверждения другими морфологическими (в т. ч. анатомическими) и молекулярно-биологическими признаками. В предлагаемый аннотированный список пресноводных двустворчатых моллюсков Украины включены таксоны, для которых получены такие подтверждения. Для каждого из видов приводится краткая характеристика области распространения в Украине и общего распространения, экологической приуроченности, а также оценка численности. При составлении этих характеристик мы опирались на сводки В. И. Жадина (1952), Я. И. Старобогатова (1977), А. П. Стадниченко (1984), Л. А. Антоновой и Я. И. Старобогатова (1988), А. В. Корнюшина (1996), а также на материалы коллекций Национального научно-природоведческого музея в Киеве (далее ННПМ) и собственные сборы 1985–1998 гг., хранящиеся в Институте зоологии НАН Украины. Для редких видов представлены сведения о присвоении охранного статуса в других европейских странах и предварительная оценка категории охраны в Украине.

### **Оценка компараторного метода и результатов его применения в систематике пресноводных двустворчатых моллюсков**

Как уже отмечено выше, сущность компараторного метода заключается в сравнении контуров раковин с помощью рисовального аппарата. При этом определяемая раковина устанавливается в стандартном положении на столик микроскопа, а на рисовальный столик поочередно кладутся эталонные контуры, зарисованные, в идеальном случае, с типовых экземпляров (голотипов или лектотипов) известных видов. Известно, что рост моллюсков имеет аккреционный характер, т. е. по мере нарастания раковины геометрия (контур) начальных оборотов не меняется. Следовательно, контур молодой раковины должен совпадать с контуром соответствующих оборотов более крупной. Таким образом, компараторный метод позволяет сравнивать раковины разного возраста.

У двустворчатых моллюсков сравниваются фронтальные сечения, т. е. профили створок, установленных таким образом, что линия, соединяющая верхушки латеральных зубов, параллельна оптической оси микроскопа. При этом оценивается характер изменения кривизны фронтального сечения в ходе роста. У брюхоногих моллюсков процедура несколько сложнее и предусматривает оценку четырех параметров роста раковины в соответствии с моделью Раупа (Raup, 1966; Старобогатов, Толстикова, 1986 и др.). Дальнейшее обсуждение касается лишь двустворчатых моллюсков.

На начальном этапе исследований (Логвиненко, Старобогатов, 1971) была показана высокая степень соответствия контуров разновозрастных створок у многих видов двустворчатых моллюсков. Из этого был сделан вывод, что параметры роста раковин в пределах вида стабильны, а расхождение контуров свидетельствует о принадлежности к разным видам (Логвиненко, Старобогатов, 1971). Последующее применение этого метода на массовом материале выявило аналогичные расхождения уже в пределах видов, считавшихся ранее «хорошими», что и послужило основанием для радикального пересмотра системы многих групп моллюсков на видовом уровне (табл. 1). Большинство отечественных малакологов, изучающих пресноводных моллюсков, приняли на вооружение новый подход, однако ряд известных зарубежных специалистов подвергли его критике (Meier-Vrook, 1993). Показательно, что среди последовательных критиков был и один из авторов компараторного метода — Б. М. Логвиненко, который в

Таблица 1. Число видов в фауне Украины и сопредельных стран в соответствии с разными таксономическими подходами

Table 1. Number of species in the fauna of Ukraine and adjacent countries according to different taxonomic approaches

Группа	Традиционная система		Система, основанная на компараторном методе	
	Число видов	Источник	Число видов	Источник
Unionidae	10	Жадин, 1952	22	Стадниченко, 1984
	6	Piechocki, Dyduch-Falniowska, 1993	25	Антонова, Старобогатов, 1988
Pisidioidea	20	Жадин, 1952	74	Стадниченко, 1984;
	21	Piechocki, Dyduch-Falniowska, 1993	93	Корнюшин, 1990, 1993
<i>Dreissena</i>	2	Жадин, 1952	2	Старобогатов, 1977

ряде своих поздних публикаций защищал традиционную систему двустворчатых моллюсков (Кодолова, Логвиненко, 1973, 1974).

Единственная группа пресноводных двустворчатых моллюсков Украины, не подвергнутая ревизии — это род *Dreissena*. Здесь, несмотря на большую изменчивость формы раковины, число видов не увеличилось. Следует отметить, что именно к этой группе компараторный метод не применим в связи с несоответствием профиля створки логарифмической спирали (Логвиненко, Старобогатов, 1971).

При оценке таксономической значимости особенностей контура фронтального сечения створки следует учитывать как методологические ограничения применяемой процедуры сравнения, так и соответствие ее результатов данным, полученным другими методами. Рассмотрим каждый из этих аспектов.

Прежде всего отметим, что, несмотря на стандартизацию положения створок, процедура совмещения их контуров сохраняет элемент субъективности. Дело в том, что результаты этого совмещения очень зависят от точности определения начальной точки контура, т. е. точки начала роста раковины: незначительное смещение контуров относительно друг друга в начальной части может привести к заметному расхождению подобных контуров или, напротив, скрыть различия между ними. В то же время, именно форма верхушки раковины часто искажается в результате вторичной деформации или коррозии. Следует учитывать также, что вследствие неравномерности роста наклон макушки по отношению к продольной оси раковины, а значит и форма контура, анализируемого компараторным методом (проекция макушки на фронтальную плоскость), могут изменяться в ходе онтогенеза. Таким образом, даже при одинаковых параметрах роста контуры молодых и старых раковин могут не совпадать в макушечной части.

Одним из существенных недостатков компараторного метода является, по нашему мнению, неразработанность методики количественной оценки параметров роста и количественного сравнения контуров. Такие методики предлагались неоднократно (Стадниченко, 1984; Старобогатов, Толстикова, 1986; Анистратенко, 1989 и др.), но проверка их результативности на сколько-нибудь значительном материале, по крайней мере в отношении двустворчатых моллюсков, до настоящего времени не проводилась. Заключение о наличии межвидовых хиатусов по параметрам роста раковины по-прежнему основаны главным образом на субъективных оценках соответствия контуров и недоступны для статистической проверки. Эта субъективность может объяснить многие расхождения фаунистических данных, приводимых для одной и той же территории разными авторами. Так, *Euglesa buchtarmensis* Kivoshina, 1978 (Sphaeriidae), являющаяся, по нашим данным (Корнюшин, 1996), обычным видом фауны Украины, не отмечена в предшествующей сводке (Стадниченко, 1984). По-видимому, А. П. Стадниченко также находила этот вид, но подобрала для него другой эталонный контур и приводила поэтому под другим названием.

Для подтверждения результатов, полученных компараторным методом, а также при составлении ключей часто используются качественные признаки формы раковины и замка (Старобогатов, 1977; Стадниченко, 1984 и др.). Однако изучение многочисленного материала показывает высокую изменчивость этих признаков, затрудняющую их использование для диагностики (Старобогатов и др., 1989). Косвенным доказательством видовой самостоятельности форм, выявляемых с помощью компараторного метода, могут быть также результаты сравнения по традиционным индексам раковины (отношению высоты к длине, выпуклости — к высоте или длине). Действительно, у унионид средние значения индексов групп, предварительно разделенных по контурам фронтального сечения, достоверно различаются (Затравкин, Лобанов, 1987). Но даже в этих случаях пределы изменчивости индексов, как правило, перекрываются, т. е. межвидовые хиатусы по анализируемым признакам не выявляются. Анализ объединенных выборок унионид не выявил их гетерогенности по метрическим признакам раковины (Кодолова, Логвиненко, 1973, 1974). Сравнение спектров белков-миогенов, выполненное теми же авторами, также не подтвердило видовой статус спорных форм.

Статистический анализ конхологических признаков у моллюсков надсемейства Pisidioidea показал обособленность ряда байкальских форм — *Sphaerium baicalense* Dybowski, 1902 и *Conventus* (= *Neopisidium*) *raddei* Dybowski, 1902. Для других таксонов, выделяющихся по форме раковины, таких, как *Sphaerium nucleus* (Studer, 1820), *S. ovale* (Férussac, 1807) (= *S. radiatum* Westerlund, 1897) и *Euglesa globularis* (Clessin in Westerlund, 1873), найдены анатомические признаки, подтверждающие их видовой статус (Корнюшин, 1996). В то же время, различия по количественным признакам между видами, выделенными в составе рода *Rivicoliana*, оказались минимальными, а их анатомия вовсе не различается (Старобогатов и др., 1989). Сравнение отдельных индексов раковин и факторный анализ всей совокупности мерных признаков не подтверждают наличие хиатусов также между спорными видами *Sphaerium* (в узком смысле) и *Euglesa* (*Henslowiana*) (Корнюшин, 1996). В то же время, представители разных «хороших» видов или даже надвидовых таксонов, четко различающиеся по качественным признакам раковины или мягкого тела, могут иметь очень сходные контуры. Поэтому определения, основанные исключительно на результатах компараторного метода, часто оказываются ошибочными.

Прямая проверка наличия репродуктивной изоляции спорных форм у двустворчатых моллюсков, чрезвычайно затруднена наличием паразитической личинки у одной группы (наяды) и возможностью самооплодотворения у другой (сферииды). Подобная проверка проводилась пока лишь для легочных брюхоногих моллюсков (Давыдов и др., 1981). Для ряда предполагаемых видов ее результаты оказались положительными. Следует отметить, однако, что эти результаты до сих пор не подтверждены независимой группой исследователей.

Таким образом, доказательства видowego статуса форм, выявляемых с помощью компараторного метода, получены лишь в отдельных случаях. В этих условиях нельзя отвергнуть предположения сторонников традиционного таксономического подхода (Kuiper, 1983) о том, что различия контуров могут отражать и внутривидовую изменчивость. Рассмотрим 2 примера, показывающих возможность такого альтернативного объяснения расхождения контуров створок у близких форм.

Так, несколько видов группы *Henslowiana* образуют ряд, характеризующийся постепенным увеличением кривизны фронтального сечения створки (рис. 1, А). Представляется вероятным, что здесь имеет место непрерывная индивидуальная или клинальная изменчивость — при минимальных различиях между эталонными контурами любую промежуточную форму можно удовлетворительно со-

вместить с одним из них, поэтому такие формы будут оставаться незамеченными или игнорироваться (выше уже говорилось, что процедура сравнения контуров не может быть абсолютно объективной). Подобная картина наблюдается и в группе *Casertiana* того же рода *Euglesa*. Кривая фронтального сечения некоторых видов групп *Hiberneuglesa* и *Tetragonocyclus* имеет характерный излом, очевидно, связанный с резким изменением параметров роста (рис. 1, B). Такое изменение, в свою очередь, может быть объяснено действием какого-либо внешнего фактора, например снижением температуры при наступлении холодного сезона. Если излом происходит на начальных этапах роста раковины (т. е. у молодых животных), то возникает мелкая очень выпуклая форма; при достаточно позднем изменении характера роста раковина остается относительно плоской. При одномоментном действии модифицирующего рост фактора на популяцию, состоящую из нескольких возрастных классов, могут возникнуть дискретно различающиеся формы. Опыт показывает также, что в выборках, представляющих названные группы наряду с формами, которые действительно отличаются очень резко, встречаются и промежуточные, идентификация которых посредством совмещения с каким-либо эталонным контуром весьма затруднена. В целом среди двустворчатых моллюсков соотношение различных составляющих изменчивости параметров роста (индивидуальной, возрастной, географической и др.) изучено недостаточно, что ослабляет, по нашему мнению, позиции систематики, основанной на применении компараторного метода.

Следует отметить также нерешенность некоторых номенклатурных вопросов, связанных с восстановлением валидности старых названий. Во многих случаях заключение о применимости того или иного названия основывалось только на первоописаниях или иллюстрациях старых авторов, которые зачастую схематичны и не позволяют достоверно судить о таксономической принадлежности описанных форм. Последующая ревизия типовых экземпляров позволила исправить ряд ошибок в определении подродовой или родовой принадлежности старых видов, допущенных в современной литературе, например в отношении *Sphaerium nitidum* Clessin in Westerlund, 1876, *Pisidium fossarinum* Clessin in Westerlund, 1873, *P. pallidum* Gassies, 1855 (Корнюшин, 1996). Однако многие типовые серии по-прежнему остаются неизученными.

Подводя итог обзору противоречий в систематике пресноводных двустворчатых моллюсков, отметим, что большинство традиционных «широких» видов принимаются в качестве таксонов того или иного ранга (видов, секций, подро-

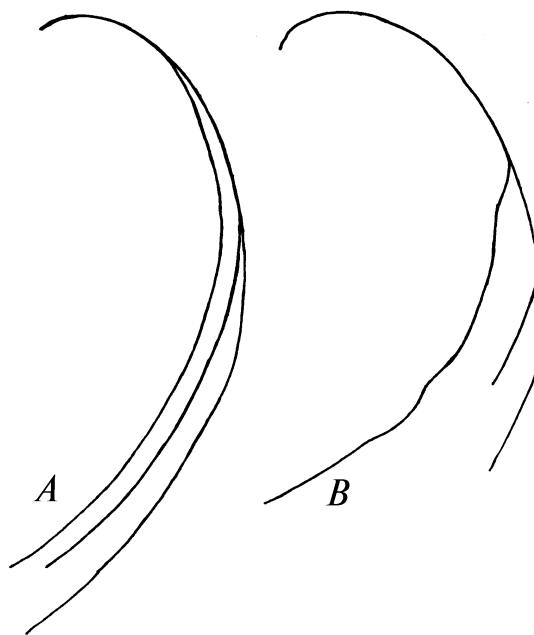


Рис. 1. Результат наложения контуров фронтального сечения некоторых спорных видов семейства Sphaeriidae (слева направо): A — *E. (Henslowiana) suecica*, *E. (H.) dupuiana*, *Euglesa (H.) ostroumovi*; B — *E. (Hiberneuglesa) normalis*, *E. (H.) bodamica*, *E. (H.) parvula*.

Fig. 1. Comparison of the outlines (frontal view) of some disputable species of the family Sphaeriidae (from right to left): A — *E. (Henslowiana) suecica*, *E. (H.) dupuiana*, *Euglesa (H.) ostroumovi*; B — *E. (Hiberneuglesa) normalis*, *E. (H.) bodamica*, *E. (H.) parvula*.

дов или родов) всеми современными систематиками. В то же время, видовой статус форм, выделенных на основании особенностей контура фронтального сечения створки, остается спорным. Вследствие неразработанности ряда аспектов компараторного метода, его широкое применение, особенно неспециалистами, может привести к накоплению ошибок. Поэтому мы считаем, что при гидробиологических исследованиях, экологическом мониторинге, а также при определении природоохранной стратегии в отношении пресноводных двустворчатых моллюсков, следует исходить из их традиционной системы, дополнив ее теми новыми таксонами, которые характеризуются набором четких независимых диагностических признаков, обеспечивающих надежность определения. Результатом реализации такого подхода является приведенный ниже список.

#### Аннотированный список пресноводных двустворчатых моллюсков Украины

Семейство Unionidae. *Unio tumidus* (Philipsson, 1788) распространен по всей территории Украины (Стадниченко, 1984). Общее распространение — Европа. Встречается в реках и пойменных водоемах, реже — в озерах. Многочисленен, один из фоновых видов унионид.

*U. pictorum* (Linnaeus, 1758) распространен по всей территории Украины (Стадниченко, 1984). Общее распространение — Европа. Наиболее обычен в реках, реже встречается в пойменных водоемах и озерах. По сравнению с предыдущим видом характеризуется большей реофильностью. Также один из фоновых видов унионид. В системе, основанной на компараторном методе, ряд вариаций этого вида, так же, как и предыдущего, рассматриваются в качестве валидных видов подродов *Unio* s. str. и *Unio (Tumidusiana)*, соответственно (см. Стадниченко, 1984; Антонова и др., 1988), что противоречит данным биохимических исследований (Кодолова, Логвиненко, 1973). Статус *U. stevenianus* Групи́ські, 1837, признаваемого валидным видом в сводке В. И. Жади́на (1952), в современной литературе специально не обсуждался. Последний отмечен в реках Крыма и Северного Кавказа. Данных о численности нет. По-видимому, близок к *Batavusiana crassa* или является его географической формой (подвидом).

*Batavusiana crassa* (Philipsson, 1788) sporadически распространен по всей территории Украины, включая северный Крым. Приурочен к небольшим чистым рекам с быстрым течением. Численность многих украинских популяций остается значительной, но общее число находок невелико, особенно недавних (насколько можно судить по коллекциям ННПМ). Обособленность данного вида на родовом уровне подтверждается биохимическими исследованиями (Логвиненко, Кодолова, 1983), но западноевропейские авторы (Glöer, Meier-Brook, 1998; Nagel et al., 1998) по-прежнему включают его в род *Unio*, иногда выделяя в качестве подрода, называемого *Crassiana* (Falkner et al., 2001). Ряд других видов, приводимых в последних отечественных сводках в составе рода *Batavusiana*, рассматриваются западноевропейскими авторами в качестве подвидов *Unio crassus* (Glöer, Meier-Brook, 1998). Имеющиеся данные подтверждают наличие нескольких форм данного вида и на территории Украины, но вопрос об их таксономическом статусе требует специального изучения с широким привлечением западноевропейских материалов.

*Anodonta cygnea* (Linnaeus, 1758) распространен по всей территории Украины. Общее распространение — Европа. Приурочен к стоячим и медленно текущим водоемам (прудам и пойменным озерам). Встречается сравнительно редко. Ряд западноевропейских авторов (Glöer, Meier-Brook, 1998) выделяют 2 подвида — *A. c. cygnea* и *A. c. cellensis (=zellensis)* (Schröter, 1779), которые в отечественных работах, начиная с Жади́на (1952) признаются самостоятельными видами. Обе формы встречаются на территории Украины, их таксономический ста-

тус, а также динамика распространения и численности требуют дальнейшего изучения.

*A. piscinalis* (Nilsson, 1822) распространен по всей территории Украины. Общее распространение — Европа и Сибирь (до бассейна Лены включительно). Экологически пластичен — встречается в водоемах разных типов (реки, пойменные водоемы, пруды и озера). Является одним из фоновых видов наяд в фауне Украины. Западноевропейские авторы употребляют для обозначения этого широко распространенного и изменчивого вида название *A. anatina* (Linnaeus, 1758). Жадин (1952) рассматривает *A. anatina* в качестве отдельного вида, близкого к *A. piscinalis*, но отличающегося более мелкими размерами. В более поздних отечественных работах название *anatina* закрепляется за одной из форм *Pseudanodonta complanata* (Rossmassler, 1835), а все формы, группирующиеся вокруг *A. piscinalis*, трактуются как виды подрода или самостоятельного рода *Colletopterum*. Биохимическими исследованиями (Кодолова, Логвиненко, 1974, Логвиненко, Кодолова, 1983) видовая самостоятельность обсуждаемых форм и родовой статус *Colletopterum* не подтверждаются. Ввиду спорности трактовки видового названия *anatina*, мы предлагаем использовать пока комбинацию *A. piscinalis* для обозначения всего охарактеризованного здесь комплекса.

*Sinanodonta woodiana* (Lea, 1834) недавно отмечен в канале Дунай-Сасык (Юришинец, Корнюшин, 2001). Несомненно, является недавним вселенцем. Естественный ареал охватывает Восточную Азию (Дальний Восток России и Китай), интродуцированные популяции выявлены во Франции, Польше, Венгрии, Югославии и Румынии, откуда вид мог попасть в Украину, распространяясь вниз по течению Дуная (Юришинец, Корнюшин, 2001).

*Pseudanodonta complanata* (Rossmassler, 1835) sporadически распространен по всей территории Украины. В последние 15 лет регистрировался на территории Волынской, Винницкой, Житомирской и Харьковской областей (Мельниченко и др., 2001), все популяции немногочисленны. Общее распространение — Европа. В Украине приурочен к небольшим чистым рекам, иногда встречается в озерах. Один из наиболее редких видов двустворчатых моллюсков нашей фауны. В западной Европе различают несколько подвидов этого вида (Nesemann, 1993; Glöer, Meier-Brook, 1998), которые в отечественной литературе (Стадниченко, 1984) признаются самостоятельными видами. Недавние фаунистические исследования (Мельниченко и др. 2001) подтвердили наличие в Украине двух форм, которые можно отождествить с *P. complanata* (Ziegler in Rossmassler, 1835) и *P. kletti* (Rossmassler, 1835) в смысле А. П. Стадниченко (1984). Однако учитывая противоречия в диагностических признаках, приводимых разными авторами (Rossmassler, 1835; Стадниченко, 1984; Nesemann, 1993) и значительную изменчивость формы раковины у популяций с территории Украины, вопрос о статусе *P. kletti* и ее наличии в фауне Украины следует считать по-прежнему открытым. *Anodonta (Pseudanodonta) rosmaessleri* Bourguignat, 1870, приводимая В. И. Жадиным (1952) для рек бассейнов Дуная и Днестра, соответствует оригинальному описанию *P. complanata* и несомненно синонимична последней.

Семейство Sphaeriidae. Здесь мы принимаем традиционную, широкую трактовку семейства, включая в нее шаровок (род *Sphaerium* s. lato) и горошин (род *Pisidium* s. lato). В ряде работ предлагалось разделение этой группы на два (Ellis, 1978) или даже четыре семейства (Корнюшин, 1996), однако такие предложения пока не получили широкой поддержки. Принятое здесь деление на роды соответствует последним систематическим работам по данной группе (Korniusshin, 1999, 2001), в западноевропейских фаунистических сводках (Falkner et al., 2001) сохраняется традиционное деление на 3 рода — *Sphaerium*, *Musculium* и *Pisidium*.

*Amesoda rivicola* (Lamarck, 1818) — распространен по всей территории Украины, кроме Крыма и Карпат. Общее распространение — Европа и Северный Казахстан (р. Тобол) (Корнюшин, 1996). Приурочен к средним или крупным рекам и проточным пойменным водоемам. Обычен, во многих реках массовый вид. В западноевропейской литературе его относят к роду *Sphaerium*. Показано, однако, что он отличается от других видов названного рода рядом важных анатомических признаков, и выделение его в отдельный род представляется обоснованным. Для обозначения этого рода употреблялись также названия *Sphaeriastrum* Bourguignat, 1854, *Cyclas* Brugiere, 1798, *Zhadinicyclas* Starobogatov et Korniuschin, 1986 и *Rivicoliana* Servain, 1888; последнее название может быть использовано в качестве подродового (Korniuschin, 2001). Статус форм традиционного *S. rivicola*, признаваемых в последнее время самостоятельными видами, остается спорным: из приведенных при переописании этих таксонов данных морфометрического и анатомического исследования (Стадниченко, 1984; Старобогатов и др., 1989) следует, что хиатусы между ними отсутствуют.

*Sphaerium solidum* (Normand, 1844), согласно литературным данным (Стадниченко, 1984), распространен спорадически по всей территории Украины, за исключением Крыма. Нами выявлен лишь в нескольких пунктах в реках Днепр, Десна и Псел. Общее распространение — Средняя Европа. Приурочен к крупным рекам, причем встречается как правило на плотных грунтах на значительных глубинах. Редок, однако численность и встречаемость может быть недооценена вследствие труднодоступности местообитаний. В недавних отечественных сводках этот вид был отнесен к роду *Amesoda*, однако недавние исследования анатомии североамериканских представителей названного рода (в том числе и типового вида) показывают, что эта точка зрения необоснованна (Korniuschin, 2001).

*S. corneum* (Linnaeus, 1758) распространен по всей территории Украины. Общее распространение — Палеарктика; популяции, зарегистрированные в Северной Америке, по-видимому, имеют завозное происхождение (Burch, 1975). Встречается в разных типах водоемов, но наиболее массового развития достигает в прудах и пойменных озерах, заросших макрофитами. Один из фоновых видов. Очень изменчив: *S. corneum* var. *tamillanum* Westerlund, 1871 встречается в Украине вместе с типичной формой, другая форма (*S. corneum* var. *scaldianum* Normand, 1844) приурочена к рекам. В последних отечественных работах обе формы признаются самостоятельными видами, а последняя даже переносится в род *Amesoda* (Стадниченко, 1984; Корнюшин, 1996). Заключение об отсутствии переходов между названными формами и типичными *S. corneum* не подтвердилось последующими исследованиями (Korniuschin, 2001), однако для окончательного определения их статуса требуются генетические исследования, особенно в отношении более обособленной речной формы.

*S. nucleus* (Studer, 1820) — вид, вопросы диагностики которого были разработаны лишь в недавнее время (Корнюшин, 1996), поэтому его распространение изучено недостаточно. По-видимому, спорадически распространен по всей Украине, достоверные находки в Волынской, Ровенской, Житомирской, Киевской, Черниговской, Черкасской и Кировоградской областях. Общее распространение — Европа, отмечен также в Центральной Азии (Бишкек), возможно нахождение и в других регионах Палеарктики. В благоприятных условиях может достигать значительной численности, но в целом весьма редок. Обитает в болотных водоемах.

*S. ovale* (Férussac, 1807) так же, как и предыдущий вид, изучен недостаточно. По-видимому, распространен по всей территории Украины (достоверные находки — в Волынской, Ровенской, Хмельницкой, Черниговской, Кировоградской и Днепропетровской областях), общее распространение — Европа и Западная Сибирь. Встречается в пойменных водоемах, реже в реках и озерах, как



правило вместе с *S. corneum* или *S. nucleus*. Принятое нами понимание *S. ovale* предложено Г. Фалкнером (Falkner, 2000), которым установлен лектотип данного вида. Ранее приводился для Украины и сопредельных стран под другими названиями — *S. nitidum* Clessin in Westerlund, 1879 (Стадниченко, 1984) и *S. radiatum* Westerlund, 1897 (Корнюшин, 1996).

*Musculium lacustre* (Müller, 1774) распространен по всей территории Украины. Общее распространение — Голарктика. Экологически чрезвычайно пластичен, что, по-видимому, связано с коротким жизненным циклом (Piechocki, Dydych-Falniowska, 1993; Корнюшин, 1996). Встречается в водоемах разных типов, но наибольшего развития достигает в небольших водоемах с непостоянным режимом (пруды, пойменные озера и остаточные водоемы, мелиоративные каналы, болотные водоемы). Обычен, при благоприятных условиях достигает массовой численности. В отечественной литературе многочисленные формы этого вида признаются самостоятельными видами (Стадниченко, 1984; Корнюшин, 1996). Наш опыт показывает, однако, что наряду с популяциями, четко диагностируемыми по особенностям контура раковины, встречаются и переходные формы. Изменчивы также и анатомические признаки этих моллюсков (Корнюшин, 2001). Создается впечатление, что обсуждаемая группа характеризуется чрезвычайной морфологической пластичностью, причинами которой могут быть изоляция между популяциями и непостоянство условий их обитания.

*Pisidium amnicum* (Müller, 1774) распространен по всей территории Украины. Общее распространение — Палеарктика, завезен в Северную Америку. Приурочен к рекам, встречается также в некоторых крупных озерах (Свитязь). В Украине достаточно обычен, во многих реках достигает высокой численности. *Pisidium inflatum* (Megerle in Rogo, 1838), рассматриваемый А. П. Стадниченко (1984) в качестве самостоятельного вида, отличается лишь особенностями контура створки; его статус нуждается в подтверждении.

*Neopisidium moitessierianum* (Paladilhe, 1866) sporadически распространен по всей территории Украины. Нами обнаружен в Волынской, Киевской, Сумской, Днепропетровской и Херсонской обл. (всего около 20 пунктов). Общее распространение — Европа и юг Западной Сибири (Корнюшин, 1996). Встречается в реках, реже в озерах; в ряде местообитаний, в том числе и в пределах крупных городов (Русановская протока в Киеве, Днепр у Херсона), достигает высокой численности.

В западноевропейской литературе *Neopisidium* рассматривается в качестве подрода рода *Pisidium*. По устному сообщению Г. Фалкнера, типовым видом этого таксона является *Pisidium conventus* Clessin, 1877. Поскольку данный вид отличается от типового рядом существенных анатомических признаков (Корнюшин, 1996), его родовая принадлежность нуждается в уточнении.

*Euglesa personata* (Malm, 1855) также sporadически распространен по всей территории Украины. Встречается в родниках, чаще всего в гелокренах. Наиболее характерен для горных и возвышенных областей (Карпаты, Крым, Подольская возвышенность). В отдельных местообитаниях достигает высокой численности. Три вида, описанные А. П. Стадниченко из Крыма (*Euglesa crimeana* Stadnichenko, 1980, *E. dymy* Stadnichenko, 1980, *E. juliae* Stadnichenko, 1980), синонимизированы с *E. personata* А. В. Корнюшиным (1996). Статус еще одного вида — *E. eichwaldi* Stadnichenko, 1983 — пока остается неясным: показано, что популяции с юга Украины, а также из средиземноморских стран, сходные по контурам створок с типовым экземпляром названного вида, характеризуются очень сильной редукцией наружной полужабры (Корнюшин, 1996). Следует отметить также, что форма с весьма сходными анатомическими признаками была описана в свое время из Болгарии под названием *Pisidium bulgaricum* Odhner, 1929.

В ряде предшествующих публикаций (Корнюшин, 1996) род *Euglesa* был разделен на несколько самостоятельных родов, однако широкая трактовка этого таксона (Стадниченко, 1984) более соответствует принятому здесь таксономическому подходу. В последней западноевропейской сводке (Falkner et al., 2001) *Euglesa* приводится в ранге подрода рода *Pisidium*.

*E. casertana* (Poli, 1795) распространена по всей территории Украины. Общее распространение — Голарктика. Встречается в водоемах различных типов (родниках, реках, пойменных водоемах и озерах), однако наибольшей численности достигает в родниковых ручьях и небольших реках. Характерен для горных водотоков, где зачастую является единственным представителем двустворчатых моллюсков. Подобно *Musculium lacustre*, вид характеризуется экологической пластичностью, с которой связана значительная изменчивость морфологических признаков. Многочисленные формы, признаваемые на основании особенностей контуров створок в качестве самостоятельных видов подрода или секции *Casertiana* (Стадниченко, 1984; Корнюшин, 1996), по-видимому, конспецифичны. Более обособленная форма, описанная под названием *Pisidium ponderosum* Stelfox, 1918, характерна для крупных озер (иногда встречается также в реках); ее статус нуждается в дальнейших исследованиях, возможно, с применением молекулярно-генетических методов.

*E. globularis* (Clessin in Westerlund, 1877) спорадически распространена по всей территории Украины. Приурочен к болотным водоемам (может быть найден на залитых водой осоковых лугах, в черноольховых топях и канавах). Встречается сравнительно редко, но отдельные популяции могут достигать высокой численности и плотности. В современной западноевропейской литературе (Piechocki, Dyduch-Falniowska, 1993) вид рассматривается в качестве формы *Pisidium casertanum*. Его видовая самостоятельность подтверждается, однако, особенностями замка, распределения пор и строения жабр. Этому виду в его широком понимании соответствует подрод *Euglesa* (*Roseana*) в понимании А. П. Стадниченко (1984), однако литературные данные по этой группе нуждаются в проверке в связи с корректировкой диагноза на основании анатомических признаков (Корнюшин, 1996).

*E. obtusalis* (Lamarck, 1818) распространен по всей территории Украины. Приурочен к заболоченным водоемам разных типов, вплоть до сфагновых болот. Обычен, во многих биотопах достигает массовой численности. Некоторые формы рассматриваются в качестве самостоятельных видов подрода *Cyclocalyx* (Стадниченко, 1984).

*E. henslowana* (Sheppard, 1823) распространен по всей территории Украины. Общее распространение — Палеарктика, завезен в Северную Америку. Обычен, встречается в озерах, реках (на участках с замедленным течением и мягкими грунтами) и слабопроточных пойменных водоемах. К этому виду также примыкает ряд форм спорного таксономического статуса, отличающихся по контуру фронтального сечения створки; в сводках А. П. Стадниченко (1984) и А. В. Корнюшина (1996) они трактуются как виды подрода (рода) *Henslowiana*, но четкие хиатусы между ними отсутствуют (см. выше). Следует отметить, что в последней работе показана принадлежность 3 видов, первоначально включенных в *Henslowiana* (*E. pirogovi* Starobogatov in Stadnichenko, 1984, *E. volgensis* Pirogov et Starobogatov in Timm, 1974, *E. tenuisculpta* Pirogov et Starobogatov in Timm, 1974), к другой группе — *Pseudeupera* s. str., соответствующей *E. subtruncata* (Malm, 1855) в принятом здесь понимании.

*E. supina* (Schmidt, 1850) распространен по всей территории Украины. Общее распространение — Палеарктика, завезен в Северную Америку. Приурочен к рекам с быстрым течением, встречается на песчаных грунтах или заиленном песке, встречаемость ниже, чем у предыдущего вида, но может достигать высо-

кой численности. Формы, примыкающие к этому виду, трактуются как виды подрода *Euglesa* (*Cumatocyclas*) (Стадниченко, 1984) или секции *Supiniana* рода *Henslowiana* (Корнюшин, 1996).

*E. lilljeborgi* (Clessin, 1886) найден в нескольких озерах на северо-востоке Украины (озера Свитязь, Песочное и Соменец в Шацкой группе, Большое Згоранское, Доброе). Под названием *E. ruut* Timm, 1974 указан для оз. Турское (Стадниченко, 1984), однако при повторных сборах (1998) не найден. По-видимому, на нашей территории является реликтовым видом (Корнюшин, 1993). Общее распространение — Голарктика (бореально-альпийский ареал). В отдельных водоемах достигает высокой численности. К этому виду следует отнести и указание о наличии *Euglesa waldeni* (Kuiper, 1972) в оз. Згоранском (Стадниченко, 1984), что подтверждается приведенными в упомянутой монографии рисунками и нашими повторными сборами. Нахождение в Украине высокобореальной *E. waldeni* крайне маловероятно.

*E. nitida* (Jenyns, 1832) распространен по всей территории Украины. Общее распространение — Голарктика. Обычен, во многих биотопах достигает высокой численности. Формы, примыкающие к этому виду, относят в качестве самостоятельных видов к подроду или отдельному роду *Cingulipisidium* (Стадниченко, 1984).

*E. pseudosphaerium* (Favre, 1927) широко, но спорадически распространен почти по всей территории Украины, достоверные находки зарегистрированы в Волынской, Хмельницкой, Киевской, Черниговской, Кировоградской и Днепропетровской областях (всего по Украине 10 местонахождений). Приурочен к болотным водоемам, встречается на залитых водой лугах и по берегам заболоченных озер; может достигать высокой численности. В ряде работ (Корнюшин, 1996) относится к роду *Cingulipisidium*.

*E. hibernica* (Westerlund, 1894) встречается в северных областях Украины (достоверные находки в Волынской, Ровенской и Черниговской областях, всего около 20 местонахождений). Наиболее многочисленна в прибрежной зоне некоторых озер (например, Соменец и Перемут в Шацкой группе, Любязь). Встречается также в небольших реках и пойменных водоемах. В группе *Hiberneuglesa*, к которой относится данный вид, выявлены особенно резкие различия по форме контуров створок. Как показано выше, такие различия можно объяснить онтогенетическими изменениями параметров роста при изменении условий обитания. В этой связи придание видového статуса отклоняющимся формам (Стадниченко, 1984; Старобогатов, Корнюшин, 1989) представляется преждевременным.

*E. subtruncata* (Malm, 1855) распространен по всей территории Украины. Общее распространение — Голарктика. Встречается в водоемах разных типов (ручьи, реки, пойменные водоемы, озера), во многих биотопах достигает массовой численности. Как и *E. casertana*, очень изменчив, многочисленные формы трактуются как самостоятельные виды (подрод или род *Pseudeupera*), статус которых до сих пор не имеет достаточного подтверждения.

*E. pulchella* (Jenyns, 1832) по распространению соответствует *E. hibernica*. Относительно редок, нами отмечен в 10 пунктах, причем в большинстве проб представлен единичными экземплярами. Встречается в ручьях и небольших реках, реже в крупных реках (Припять) или пойменных водоемах. Значительной численности достигает лишь в чистых водоемах и водотоках. В ряде работ (Корнюшин, 1996) его относят к роду *Pseudeupera*.

*E. milium* (Held, 1836) распространен по всей территории Украины. Общее распространение — Голарктика. Приурочен к заболоченным водоемам и водотокам. Обычен, но редко достигает высокой численности. Как и *E. hibernica*, характеризуется изменением параметров роста в ходе онтогенеза и высокой пластичностью формы раковины. Эти наблюдения свидетельствуют в пользу того,

что *E. baudoniana* (P. de Cessac, 1855) и *E. tetragona* (Normand, 1854), рассматриваемые рядом авторов в качестве самостоятельных видов, по-видимому, являются формами *E. milium*.

Семейство Dreissenidae. *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) в настоящее время распространен практически по всей территории Украины. Общее распространение — Европа, завезен в Северную Америку. Обитает в реках, каналах и озерах, достигая массовой численности при наличии пригодных для заселения твердых субстратов.

*D. bugensis* Andrusov, 1897 до 1950 г. обитал в Южном Буге, Днепробугском лимане и Днепровском водохранилище (Жадин, 1952), однако за последнее время значительно расширил свой ареал, распространившись вверх по Днепру (до Киева) и Днестру. По экологии напоминает предыдущий вид, с которым часто встречается совместно. В ряде предшествующих сводок (Старобогатов, 1977) приводится в качестве подвида *D. rostriformis* (Deshayes, 1838), характеризующегося Понто-Каспийским распространением.

#### **Виды, наличие которых в фауне Украины требует подтверждения**

*E. crassa* (Stelfox, 1918) — таксон, который многими авторами рассматривается как вариация или подвида *Pisidium nitidum*, описан с Британских островов и встречается в озерах северной и центральной Европы — северной Германии (Glöer, Meier-Brook, 1998), Польши (Piechocki, Dyduch-Falniowska, 1993) и Прибалтики (Корнюшин, 1996). В Украине отмечен А. П. Стадниченко (1984), однако некоторые заметные на рисунках признаки раковины (сильно смещенная назад макушка) и нехарактерная для вида биотопическая приуроченность (реки и пойменные водоемы) заставляют усомниться в правильности определения (по-видимому, автор имела дело с одной из форм *E. pulchella*).

*Neopisidium conventus* (Clessin, 1877) — бореально-альпийский вид, характерный для постгляциальных озер, отмечен А. П. Стадниченко (1984) в оз. Синевир (наряду с *Neopisidium urinator* (Clessin, 1876), который западноевропейскими авторами отождествляется с *Pisidium conventus*). Поскольку оз. Синевир имеет сравнительно недавнее завальное происхождение, нахождение в нем реликтового вида моллюсков представляется маловероятным. Наши повторные поиски дали отрицательный результат. Возможно, описание, приведенное в упомянутой монографии, основано на молодых экземплярах *E. casertana*.

*Odhneripisidium tenuilineatum* (Stelfox, 1918) — центрально-европейский вид, в Украине отмечался неоднократно (Жадин, 1952, Стадниченко, 1984), однако в ходе наших многолетних исследований не выявлен. Следует отметить, что раковины этого вида трудно отличить от молодых экземпляров *Euglesa*, для надежности определения необходимо использование анатомических признаков. Его обнаружение на территории Украины вполне вероятно, но для подтверждения литературных данных необходимы дополнительные исследования.

#### **Редкие виды пресноводных двустворчатых моллюсков и их охранный статус**

Как следует из приведенного списка, все виды пресноводных двустворчатых моллюсков фауны Украины характеризуются широкими (по крайней мере, европейскими) ареалами. Поэтому при определении охранный статус этих животных можно опираться на опыт других европейских стран, учитывая различия в численности и состоянии популяций, а также в системе категорий охраны. Особого внимания заслуживают, по нашему мнению, те виды, распространение которых в Украине ограничено северными (полесскими) областями.

В соответствии с международными природоохранными документами, среди европейских видов наиболее уязвимыми признаны пресноводные жемчужницы

(виды рода *Margaritifera*) (Bouchet et al., 1999). *Margaritifera margaritifera* (L., 1758) включена в Красные книги России и Белоруссии (в последнем случае — в качестве исчезнувшего вида) (Красная книга... 1981, 1984). На территории Украины, насколько нам известно, этот вид в историческое время не обитал. Указание о наличии в Украине *Pseudunio auricularia* (Spengler, 1793) (Конвенция..., 1998) ошибочно.

Из широко распространенных видов унионид международный охранный статус имеет лишь *Unio crassus* (= *Batavusiana crassa*), который упоминается в списках МСОП, а также в Европейском руководстве по охране местообитаний (Bouchet et al., 1999)

Из стран — ближайших соседей Украины национальный «красный список», охватывающий все группы пресноводных моллюсков, разработан для Германии (Glöer, Meier-Brook, 1998). Этот список насчитывает 22 вида двустворчатых, распределенных по 5 категориям: виды под угрозой исчезновения (vom Aussterben bedroht) — *Margaritifera margaritifera*, *Batavusiana crassa*, *Pseudanodonta complanata*, *Sphaerium solidum*, *Euglesa pseudosphaerium*, *E. pulchella*; под сильной угрозой (stark gefährdet) — *Anodonta cygnea*, *Unio tumidus*, *Amesoda rivicola*, *Pisidium amnicum*, *E. lilljeborgi*, *Odhneripisidium tenuilineatum*; под угрозой (gefährdet) — *U. pictorum*, *Neopisidium conventus*, *N. moitessierianum*, *E. hibernica*, *E. supina*; «предупредительный» список (Vornwarnliste) — *A. piscinalis*, *Musculium lacustre*, *E. henslowana*, *E. milium*, *E. obtusalis* (названия видов приведены в соответствии с принятой здесь системой). В Польше опубликован лишь список уязвимых видов без определения категории охраны, который насчитывает 3 вида унионид и 15 видов сфериид (они практически совпадают с видами первых трех категорий немецкого списка) (Dyduch-Falniowska, Piechocki, 1993).

Наиболее уязвимым в Украине, по нашему мнению, является *E. lilljeborgi*, популяции которого найдены лишь в нескольких озерах Волынского Полесья. Учитывая крайне ограниченную площадь местообитаний и значительный пресс антропогенных факторов на полесский регион в целом (загрязнение вод, негативные последствия мелиорации, рекреационная нагрузка), мы предлагаем придать указанному виду охранный статус 1 категории (вид под угрозой исчезновения). Популяции с территории Украины находятся на границе общего ареала вида, что также повышает их уязвимость.

Ряд видов двустворчатых моллюсков, спорадически распространенных по территории Украины, являются весьма редкими и требовательными к условиям местообитания (в частности, к чистоте воды). Угроза их существованию на нашей территории также велика, хотя и меньше, чем в предыдущем случае (вследствие большего числа популяций). В эту группу входят три вида, характерные для небольших рек и ручьев (*P. complanata*, *B. crassa*, и *E. pulchella*) и один болотный вид (*E. pseudosphaerium*), которым мы предлагаем придать статус уязвимых (категория 2). Несколько большей численностью и встречаемостью характеризуются *A. cygnea*, *N. moitessierianum*, *E. personata* и *E. hibernica*, которые, по нашему мнению, заслуживают присвоения статуса редких. Виды последней группы характеризуются различной экологией. *S. solidum* также нуждается в охране, однако данные о его численности и распространении требуют уточнения. Ему может быть предоставлен охранный статус 4 категории (вид с неопределенным статусом). Наконец, в качестве малоизученных в новое издание Красной книги Украины могут быть внесены *S. nucleus*, *S. ovale* и *E. globularis*, диагностика которых разработана сравнительно недавно, а представления об ареалах и экологической приуроченности неполны.

Среди природных регионов Украины наибольшего внимания, с точки зрения охраны редких двустворчатых моллюсков, заслуживает Полесье. Показательно, что 3 из 5 известных нам популяций *E. lilljeborgi* обитают на территории

Шацкого национального парка, здесь же найдены *P. complanata*, *E. hibernica* и *E. pseudosphaerium*. В Полесском заповеднике есть многочисленные популяции *B. crassa* и *E. pulchella*. Для Карпатского региона характерен родниковый вид *E. personata*.

Следует отметить, что состояние многих видов пресноводных двустворчатых моллюсков в нашей стране лучше, чем в Западной Европе. Прежде всего, это относится к видам, характерным для крупных рек, многие из которых у нас пока вне опасности (*U. tumidus*, *U. pictorum*, *A. rivicola*, *P. amnicum*). Ряд европейских видов являются редкими по всему ареалу (*B. crassa*, *P. complanata*, *S. solidum*, *E. pulchella*). Наконец, некоторые виды в Украине являются более уязвимыми, чем в соседних странах, что связано с маргинальным характером их популяций (*E. lilljeborgi*) или относительной редкостью пригодных местообитаний (*E. personata*).

Анализ литературных данных, музейных коллекций и результатов полевых исследований свидетельствует о сокращении ареала *P. complanata* в Украине за последнее время (Мельничук и др., 2001); повторные сборы в 1990 и 1998 гг. показывают снижение частоты встречаемости *P. lilljeborgi* в оз. Свитязь; *P. hibernicum* не была найдена при повторном обследовании оз. Любязь. Очевидно, что эти негативные тенденции могут усилиться, если своевременно не будут приняты меры к охране водоемов и их фауны.

#### Благодарности

В работе использованы материалы, собранные в Волынском Полесье в ходе экспедиции, организованной при содействии фонда Р. Брауна и Королевского географического общества Великобритании.

- Анистратенко В. В. Числовое описание формы раковины неморских двустворчатых моллюсков и его использование в систематике // Палеонтол. журн. — 1989. — № 2. — С. 101–103.
- Антонова Л. А., Старобогатов Я. И. Родовые различия глосидиев наяд (*Bivalvia Unionoidea*) фауны СССР и вопросы эволюции глосидиев // Тр. ЗИН АН СССР. — 1988. — 187. — С. 129–154.
- Давыдов А. Ф., Круглов Н. Д., Старобогатов Я. И. Экспериментальное скрещивание двух форм *Lymnaea stagnalis* и вопросы систематики подрода *Lymnaea* s. str. (*Gastropoda Pulmonata*) // Зоол. журн. — 1981. — 60, № 9. — С. 1325–1338.
- Жадин В. И. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР. — М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1952. — 376 с.
- Затравкин М. Н., Лобанов А. Л. Морфометрические границы видов рода *Unio* (*Bivalvia Unioniformes*) фауны СССР // Бюл. МОИП. Отд. биол. — 1987. — 92, № 6. — С. 42–51.
- Кодолова О. П., Логвиненко Б. М. Сравнение разных популяций двустворчатых моллюсков *Unio pictorum* L. и *U. tumidus* Retz. (*Unionidae*) по системам миогенов и морфологии раковины // Зоол. журн. — 1973. — 52, № 7. — С. 987–988.
- Кодолова О. П., Логвиненко Б. М. Сравнение разных популяций двустворчатых моллюсков рода *Anodonta* (*Unionidae*) по системам миогенов и морфологии раковины // Зоол. журн. — 1974. — 53, № 4. — С. 531–545.
- Конвенція про охорону дикої флори і фауни та природних середовищ їх існування в Європі (Берн, 1979 р.). — К. : Мінекобезпеки України, 1998. — 75 с.
- Корнюшин А. В. Особенности распространения моллюсков надсемейства *Pisidioidea* (*Bivalvia*) в бассейне Днепра и вопросы зоогеографического районирования территории // Вестн. зоологии. — 1991. — № 4. — С. 8–13.
- Корнюшин А. В. Двустворчатые моллюски надсемейства *Pisidioidea* (*Bivalvia*) крупных озер и водохранилищ Украинского Полесья // Вестн. зоологии — 1993. — № 3. — С. 3–10.
- Корнюшин А. В. Двустворчатые моллюски надсемейства *Pisidioidea* Палеарктики: фауна, систематика, филогения. — Киев : Ин-т зоологии НАНУ, 1996. — 176 с.
- Красная книга Белорусской ССР / Под ред. В. А. Козлова, Л. М. Сушени, В. И. Парфенова и др. — Минск : Изд-во БСЭ, 1981. — 288 с.
- Красная книга СССР. Т. 1 / Под. ред. А. М. Бородина, А. Т. Банникова, В. Е. Соколова и др. — М. : Лесн. пром-сть, 1984. — 392 с.
- Логвиненко Б. М., Кодолова О. П. Об уровне сходства электрофоретических спектров миогенов разных видов и родов моллюсков сем. *Unionidae* // Зоол. журн. — 1983. — 62, № 3. — С. 447–451.
- Логвиненко Б. М., Старобогатов Я. И. Кривизна фронтального сечения как систематический признак у двустворчатых моллюсков // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. — 1971. — № 5. — С. 7–10.

- Мельниченко Р. К., Янович Л. Н., Корнюшин А. В. Распространение, морфометрия и экология *Pseudanodonta* (Mollusca, Bivalvia, Unionidae) фауны Украины // Вестн. зоологии. — 2001. — 35, № 3. — С. 61–70.
- Стадниченко А. П. Перлівниці. Кулькові. — К. : Наук. думка, 1984. — 384 с. — (Фауна України; Т. 29, вип. 9).
- Старобогатов Я. И. Класс двустворчатые моллюски // Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР. — Л. : Гидро-метеоздат, 1977. — С. 123–152.
- Старобогатов Я. И., Корнюшин А. В. О составе подрода *Hiberneuglesa* рода *Euglesa* (Bivalvia Pisidioidea Euglesidae) в фауне СССР (с описанием нового вида подрода *Pulchelleuglesa*) // Зоол. журн. — 1989. — 68, вып. 10. — С. 13–19.
- Старобогатов Я. И., Корнюшин А. В., Анистратенко В. В. Видовой состав рода *Shadinicyclas* в фауне СССР // Бюл. МОИП. Отд. биол. — 1989. — 94, № 3. — С. 50–59.
- Старобогатов Я. И., Толстикова Н. В. Моллюски // Общие закономерности возникновения и развития озер. Методы изучения истории озер (Сер.: История озер СССР). — Л. : Наука, 1986. — С. 156–165.
- Червона книга України. Тваринний світ / Під ред. М. М. Щербака (відп. ред.) та ін. — К. : УРЕ, 1994. — 464 с.
- Юришинец В. И., Корнюшин А. В. Новый для фауны Украины вид двустворчатых моллюсков *Sinanodonta woodiana* (Bivalvia, Unionidae), его диагностика и возможные пути интродукции // Вестн. зоологии. — 2001. — 35, № 1. — С. 79–84.
- Bouchet P., Falkner G., Seddon M. B. Lists of protected land and freshwater molluscs in the Bern Convention and European Habitats Directive: are they relevant to conservation? // Biological Conservation. — 1999. — 90. — P. 21–31.
- Glüer P., Meier-Brook C. Süßwassermollusken. — Hamburg : DJN, 1998—136 S.
- Falkner G. Beiträge zur Nomenklatur der europäischen Binnenmollusken. X. Nomenklatur einiger Taxa der Artgruppe aus der französischen Fauna (Gastropoda et Bivalvia) // Heldia. — 2000. — 3. — S. 27–35.
- Falkner, G., Bank, R. A., von Proschwitz, T. CLECOM-project. Check-list of the non-marine Molluscan species-group taxa of the states of Northern, Atlantic and Central Europe (CLECOM I) // Heldia. — 2001. — 4, N 1–2. — P. 1–76.
- Korniuschin, A. V. Anatomical investigation and taxonomic revision of pill clams of the genus *Pisidium* s. l. (Bivalvia: Sphaeriidae) in the Palearctic region // Malacol. Rev. — 1999. — Suppl. 8 (Freshwater Mollusca I). — P. 31–36.
- Korniuschin A. V. Taxonomic revision of the genus *Sphaerium* sensu lato (Bivalvia Sphaeriidae) in the Palearctic Region, with some notes on the North American species // Arch. Mollusk. — 2001. — 129, N 1–2. — P. 77–122.
- Kuiper J. G. J. The Sphaeriidae of Australia // Basteria. — 1983. — 47. — P. 3–52.
- Meier-Brook C. Artauffassungen in Bereich der limnischen Mollusken und ihr Wand im 20. Jahrhundert // Arch. Moll. 1993. — 122. — S. 133–147.
- Nagel K.-O., Badino G., Celebrano G. Systematics of European naiades (Bivalvia: Margaritiferidae and Unionidae): a review and some new aspects // Malacol. Review. — 1998. — Suppl. 7 (Bivalvia I). — P. 83–104.
- 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) (Mit Beschreibung von *Unio pictorum tisianus* n. ssp.) // Nachrichtenblatt der Ersten Vorarlberger Malakologischen Gesellschaft. — 1993. — 1. — S. 20–40.
- Piechocki A., Dyduch-Falniowska A. Mięczaki. Małże. — Warszawa : Wyd. Naukowa PWN, 1993. — 204 s.
- Raup D. M. Geometric analysis of shell coiling: general problems // J. Paleontol. — 1966. — 40, N 5. — P. 1172–1190.
- Rossmässler E. A. Iconographie der Land- und Süßwasser-Mollusken, mit vorzüglicher Berücksichtigung der europäischen noch nicht abgebildeten Arten. I. Heft. — Dresden ; Leipzig : Arnoldische Buchhandlung, 1835. — 131 S.
- Shikov E. V., Zatravkin M. N. The comparative method of taxonomic study of Bivalvia used by Soviet malacologists // Malacol. Abh. Staatl. Mus. Tierk. Dresden. — 1991. — 15, N 17. — P. 7–10.