

БЮЛЛЕТЕНЬ  
МОСКОВСКОГО ОБЩЕСТВА  
ИСПЫТАТЕЛЕЙ  
ПРИРОДЫ

ОТДЕЛ  
БИОЛОГИЧЕСКИЙ

2

Отдельный оттиск

1 9 7 3

УДК 694 592/599

## О ВОСТОЧНОАЗИАТСКИХ ПОТОМИДОПОДОБНЫХ УНИОНИДАХ (BIVALVIA)

И. М. Москвичева, Я. И. Старобогатов

В водоемах востока Азии помимо широко распространенных унионидоморфных и анодонтоподобных унионид встречаются несколько видов, во многом сходных по раковине с европейскими и переднеазиатскими *Rhomboidea* и *Potomida*. Поскольку никакой преемственной связи между этими группами на палеонтологическом материале проследить не удается, естественно предполагать, что сходство это вызвано параллелизмами в морфологии раковины. Важно, однако, знать однородны ли в систематическом отношении восточноазиатские виды или они представляют собой несколько параллельно развившихся групп. Для решения этих вопросов мы предприняли ревизию восточноазиатских потомидоподобных унионид, базируясь на обширном материале, хранящемся в коллекции Зоологического института АН СССР.

Материалы по наядам Японии и Китая обрабатывались Я. И. Старобогатовым, по наядам водоемов территории СССР обоими авторами.

На своеобразие этой группы унионид обратил внимание еще Хаас (Haas, 1910), обособивший в пределах рода *Nodularia* «группу *N. japanensis*», куда вошли японские виды *N. japanensis* с подвидом *jokohamensis*, *N. hakonensis*, *N. hirasei*, *N. reiniana*, а также описанный из Китая *N. continentalis*. Позже он выделил еще два вида потомидоподобных унионид, сближаемых дотоле с *Cuneopsis*, в самостоятельный род *Rhombuniopsis* (Haas, 1920), подчеркнув называнием сходство с *Rhomboidea*, т. е. *Potomida*. Позже ряд авторов (например, Hirase, 1934; Haas, 1969) стали включать виды «группы *N. japanensis*» в род *Inversidens*, базируясь на конхологическом сходстве. Вместе с тем в литературе в последние годы появились данные о близости видов этой группы к *Nodularia* и обособленности их от *Inversidens* (Kosuge, 1963). Я. И. Старобогатов (1970), отнеся роды *Nodularia* и *Inversidens* к разным семействам, выделил «группу *N. japanensis*» Хааса в особый род *Pronodularia*.

Для того чтобы разобраться в родовой систематике обсуждаемых видов, обратим прежде всего внимание на строение их раковины и особенности макушечной скульптуры. Все виды этой группы характеризуются массивной, как правило, мало вытянутой, раковиной и довольно толстыми (во взрослом состоянии) передними зубами. Некоторое, правда довольно слабое, основание для подразделения этой группы дает ха-

рактер макушек. У одних (группа видов, обычно объединяемых под названием *Nodularia continentalis*) макушки заметно выступают над лигаментом. В значительной мере в связи с этим спинной край у них и параллельные ему задние зубы<sup>1</sup> не параллельны брюшному краю. Примерно такие же соотношения наблюдаются и у *Rhombuniopsis*. Напротив, у японских видов и у «*Unio*» *mongolicus* макушки не выступают над лигаментом, и спинной край параллелен брюшному.

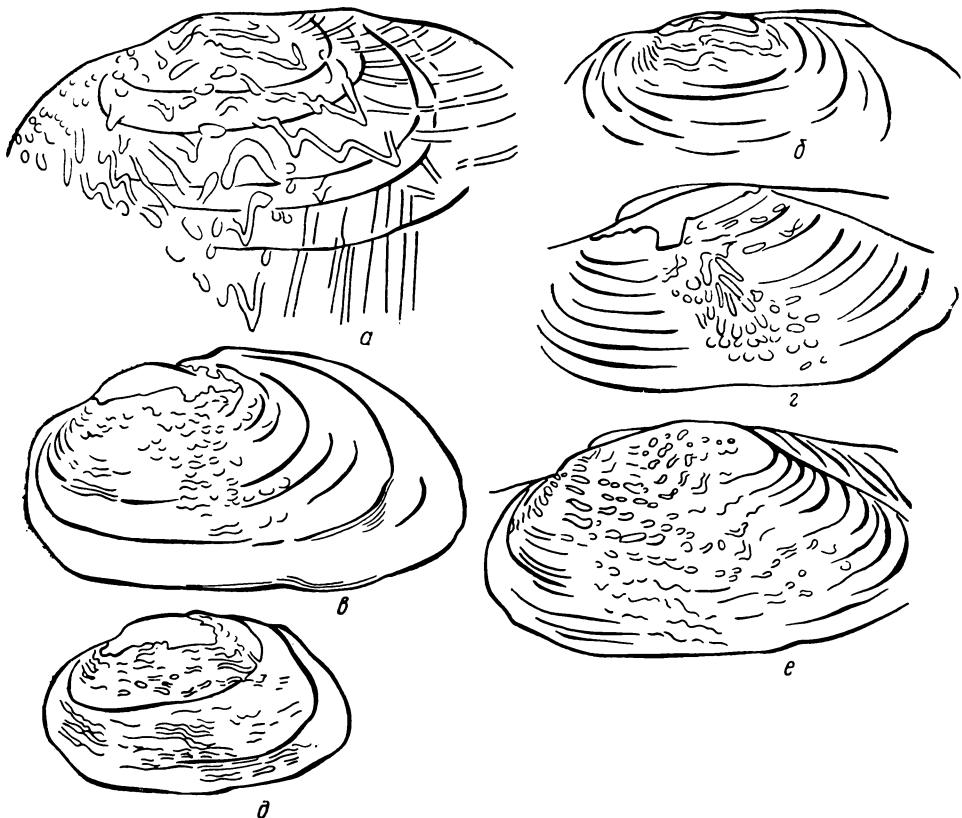


Рис. 1. Макушечная скульптура:

*a* — *Pronodularia jakohamensis*; *б* — *Rhombuniopsis superstes*; *в* — *Middendorffinaia arsenjevi*; *д* — *M. suifunensis*; *е* — *M. shadini*

Более надежные основания дает макушечная скульптура (рис. 1). Общая для всех унионид W-образная схема расположения примакушечных скульптурных образований находит здесь в разных группах видов весьма различное выражение. У японских видов, сближаемых с *U. japonensis*, система ребрышек и бугорков образует отчетливую прерывистую W-образную фигуру, иногда осложненную дополнительными зубчиками; в передней части она распадается на ряды бугорков, идущих почти параллельно линиям роста, а на закилем поле дает часто систем-

<sup>1</sup> Задние зубы обычно неправильно называют латеральными, передние — кардинальными, хотя каждый из них — это неразделенное сочетание кардинального и латерального зуба.

му веерообразно расходящихся валиков. У *Rhombuniopsis* передняя из вершин W-образной фигуры сильно сглажена, в средней части виден отчетливый прогиб вверх, а задняя вершина четко выражена, но эта часть фигуры сильно скосена ввиду общего изменения очертаний раковины. Кроме того, у *Rhombuniopsis* в отличие от *U. japanensis* валики скульптуры почти не разорваны, а на закилемом поле валики вообще не видны. Наконец, у видов, объединяемых под названием *Unio continentalis*, все валики разорваны на мелкие круглые или вытянутые бугорки, W-образный характер их расположения проследить удается далеко не всегда да и то видна лишь задняя из вершин, располагающаяся на килемом перегибе. В передней части скульптура образует валики, параллельные линиям роста, удлиняющиеся и сглаживающиеся по мере удаления от макушек. На закилемом поле скульптуры не видно. У описываемой ниже *Middendorffinaia arsenjevi* (близкой к *U. mongolicus*) скульптура в общем та же, что и у видов «*Unio continentalis*», но еще более ослаблена. Анатомические особенности, как и в отношении других групп подсемейства *Unioninae*, здесь почти ничего не дают для разделения родов. Незначительные различия связаны почти исключительно с различиями в форме раковины.

Отмеченные выше конхологические особенности заставляют говорить о четкой обособленности трех групп видов. Первая — род *Pronodularia* — включает только японские виды, группирующиеся вокруг вида *P. japanensis* (Lea). Вторая — род *Rhombuniopsis*. Третья включает как виды с укороченной трапециевидной раковиной (типа *Unio continentalis*) так и длиннораковинные формы (*Unio mongolicus*). Различия между этими тремя группами нисколько не меньше, чем между другими хорошо обособленными родами подсемейства (*Unio*, *Crassiana*, *Cuneopsis*, *Nodularia*, *Lanceolaria*), и это заставило нас придать этим группам ранг самостоятельных родов.

Род *Pronodularia* Starobogatov, 1970. Типовой вид *Unio japanensis* Lea, 1859. Раковина овальная или овально-четырехугольная с макушками, заметно сдвинутыми вперед, так что даже если макушки не корроридированы, высота их заметно меньше высоты у лигамента. Передние зубы у взрослых особей, как правило, массивные, у молодых пластинчатые, но расположенные под углом к прилежащей части спинного края. Макушечная скульптура описана выше (рис. 1, а).

Сюда мы включаем виды *P. japanensis* (Lea, 1859), *P. jokohamensis* (Ihering, 1893), *P. haconensis* (Ihering, 1893), *P. reiniana* (Kobelt, 1879) и *P. hirasei* (Haas, 1911)<sup>2</sup>. Обычно в литературе *P. jokohamensis* рассматривается как подвид *P. japanensis*, однако отличия в характере выпуклости (если смотреть сверху у *P. japanensis* наиболее выступающая точка контура будет лежать против границы передней трети лигамента, а у *P. jokohamensis* — против средины его), в развитии скульптуры, а также в форме и степени удлиненности раковины, несомненно, свидетельствуют в пользу видовой самостоятельности обсуждаемых форм. Примерно то же следует сказать и о паре *P. reiniana* — *P. hirasei*. У первой из них столь удлинена задняя часть раковины, что нимфа едва доходит до средины длины створки; резко различны эти формы и по характеру выпуклости.

Различия между включаемыми в этот род видами можно выразить определительной таблицей:

<sup>2</sup> Детальное описание и изображение всех 5 видов приведены в сводке Хааса (1910, 1911).

- 1(2). Раковина сильно вытянута за счет задней ее части; задний конец нимфы не заходит далее середины длины раковины. *P. reiniana* (Kobelt, 1879)
- 2(1). Раковина умеренно или слабо вытянута; задний конец нимфы отстоит от переднего конца раковины не ближе чем на 0,55 ее длины.
- 3(4). Задние зубы наклонены назад и не параллельны брюшному краю. *P. hirasei* (Haas, 1911)
- 4(3). Задние зубы параллельны брюшному краю.
- 5(6). Задняя часть спинного края за нимфой плавно загибается вниз. Высота раковины составляет не менее 0,65 длины. Наиболее выступающая точка боковой поверхности створки лежит примерно против границы передней трети лигамента *P. japanensis* (Lea, 1859)
- 6(5). Задняя часть спинного края за нимфой на некотором расстоянии продолжается прямо, а далее резко наклоняется назад, образуя угол. Высота раковины не превышает 0,64 длины. Наиболее выступающая точка боковой поверхности створки лежит против средины лигамента.
- 7(8). Скульптура очень сильно развита и занимает не менее 10—15 мм по высоте. Нимфа заканчивается на 0,60—0,62 длины раковины от переднего конца. Скульптура в передней части створки представлена бугорками, размещающимися в рядах, параллельные линиям роста. *P. jokohamensis* (Ihering, 1898)
- 8(7). Скульптура относительно слабо развита и занимает не более 10—12 мм по высоте. Нимфа заканчивается на 0,55—0,58 длины раковины от переднего конца. Скульптура в передней части створки представлена валиками, параллельными линиям роста. *P. haconensis* (Ihering, 1893)

Род *Rhombuniopsis* Haas, 1920. Типовой вид *Unio tauriformis* Fulton, 1906. Раковина трапециевидная, с макушками, расположенными примерно над границей передней трети длины и несколько приподнятыми над лигаментом. Передние зубы у взрослых особей массивные, задние в той или иной степени изогнутые и наклоненные назад. Макушечная скульптура описана выше (рис. 1, б). Сюда мы включаем *R. tauriformis* (Fulton, 1906), *R. superstes* (Neumayr, 1899), *R. heres* (Neumayr, 1899), *R. fultoni* Starobogatov sp. nov.<sup>3</sup>.

*R. superstes* и *R. heres* большинство авторов (Haas, 1920; 1969; Prashad, 1924) рассматривает как синонимы. Имея в руках экземпляры из оз. Эрхай (КНР, Юньнань), соответствующие диагнозам обоих видов (рис. 2, а—е), мы могли убедиться в том, что это мнение несправедливо. Раковина *R. heres* (именно этот вид изображен под названием *R. superstes* в работе Prashad, 1924, pl. 16, f. 8, 8а) более удлиненная, чем у *R. superstes* ( $H/L$  составляет 0,64—0,67 у первого и 0,69 у второго вида), макушки выступают слабее, так что высота у лигамента превышает высоту у макушек (у *R. superstes* соотношение высот обратное) и при равной высоте раковина *R. heres* более уплощена, чем у *R. superstes*. Кроме того, у *R. heres* спинной край плавно загнут вниз и переходит в задний без уголка, а у *R. superstes* он почти прямой и у заднего конца заднего зуба переходит в задний край створки, образуя закругленный угол. Что касается различий в замке, отмеченных Неймайром, то на рассмотренных нами экземплярах их обнаружить не удалось.

*R. fultoni* Starobogatov sp. nov. (рис. 2, ж—и). Раковина короткая, неправильно четырехугольная, умеренно выпуклая. Спинной край образует вместе с задним плавную дугу. Брюшной край в передней части плавно изогнут, в задней спрямлен, самая задняя точка раковины находится примерно на уровне брюшного края. Макушки, умеренно выступающие, сдвинутые вперед и расположенные на 0,23 длины от переднего конца створки. У всех просмотренных нами экземпляров макушки сильно корродированы. Задний килевой перегиб хорошо замет-

<sup>3</sup> Описание *R. tauriformis* см. Fulton (1906), Simpson (1914); рисунок — Fulton (1906). Описание *R. superstes* и *R. heres* см. Neumayr (1899); Simpson (1914); рисунки Neumayr (1899), Prashad (1924).

тый, довольно резкий и сглажен лишь близ края створки. Макушечная скульптура из-за коррозии макушек не видна. Периостракум (судя по сохранившимся участкам) бурый. Передние зубы массивные (особенно внутренний на левой створке и единственный на правой — внешний передний зуб правой створки — у наших экземпляров практически не-

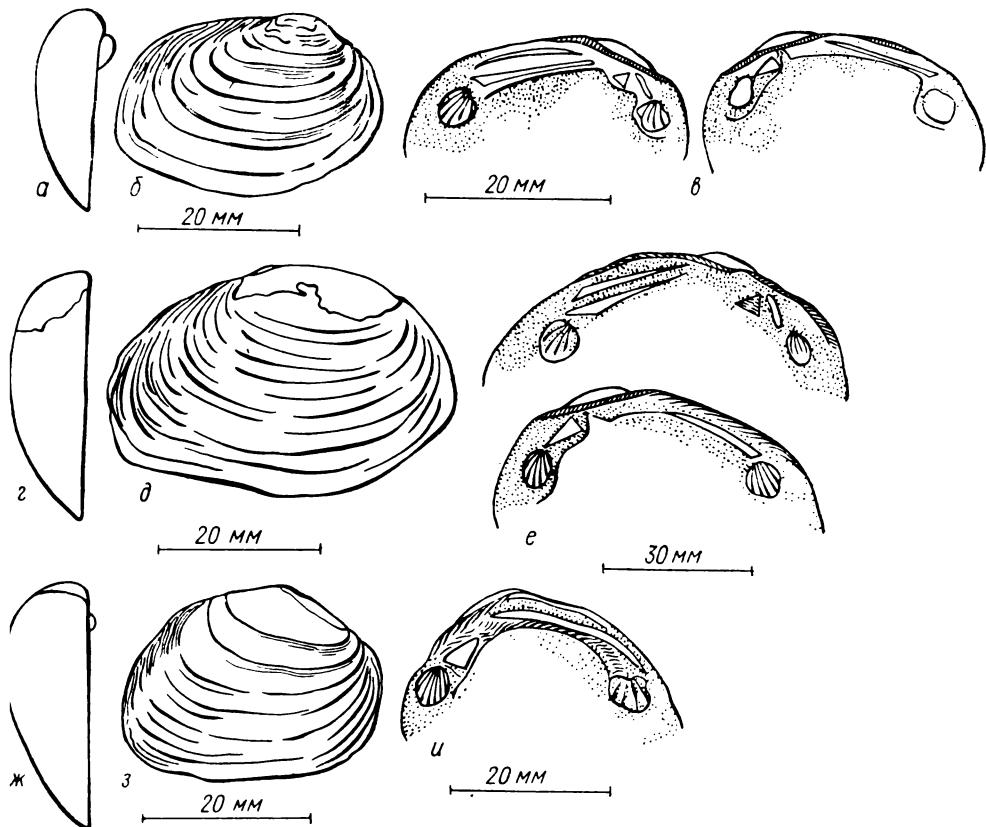


Рис. 2. Раковины *Rhombuniopsis*:  
а—в — *R. superstes* (ориг.); г—е — *R. heres*; ж—и — *R. fultoni* — голотип

заметен). Нимфа и задние зубы изогнуты соответственно изгибу спинного края. Передние мускульные отпечатки очень глубокие, задние — мелкие. Перламутр белый.

Голотип — правая створка (№ 1 по систематическому каталогу) собран А. С. Мончадским 27/II 1957 г. на берегу оз. Куньмин (КНР, Юньнань), там же собраны 2 паратипа (правая и левая створка). Размеры типового материала<sup>4</sup> (в мм):

		Длина	Высота у макушек	Выпуклость (одна створка)
Голотип	.	оз. Куньмин	32	26
				9,5
Паратипы .	.		33 28	26,5 23,5
				9,2 8,0

<sup>4</sup> Типовой материал по этому и по всем описываемым ниже видам хранится в Зоологическом институте АН СССР.

От обитающего в том же озере *R. tauriformis* описываемый вид отличается менее вытянутой раковиной ( $H/L$  у *R. fultoni* составляет 0,80—0,83, а у *R. tauriformis* — 0,65) и меньшей выпуклостью при той же высоте (у особи *R. fultoni* высотой 20 мм длина и выпуклость двух створок составляли бы соответственно 25 и 13,4 мм, а у *R. tauriformis* — 31 и 16,5). Кроме того, у *R. fultoni* спинной и задний края образуют гораздо более сильно изогнутую дугу.

Различия между видами *Rhombouniopsis* можно выразить следующей определительной таблицей:

- 1(2). Высота раковины составляет не меньше 0,75 длины  
*R. fultoni* Starobogatov sp. nov.
- 2(1). Высота раковины составляет не больше 0,70—0,72 длины.  
3(4). Раковина клиновидная  
*R. tauriformis* (Fulton, 1906).
- 4(3). Раковина овальная или овально-четырехугольная в задней частиуженная лишь незначительно.  
5(6). Макушки почти не выступающие; высота у лигамента не меньше высоты у макушек.  
*R. heres* (Neumayr, 1899)
- 6(5). Макушки заметно выступающие; высота у лигамента меньше высоты у макушек.  
*R. superstes* (Neumayr, 1899)

Род *Middendorffinaia* Moskvicheva et Starobogatov gen. nov. Типовой вид *Unio mongolicus* Middendorff, 1851. Раковина трапециевидная или удлиненно-четырехугольная со сдвинутыми вперед макушками, выступающими или не выступающими над лигаментом. Передние зубы утолщены (особенно внутренний у взрослых особей), задние расположены параллельно или под некоторым углом к брюшному краю. Промежуток между зубами у взрослых особей, как правило, значительный. Макушечная скульптура описана выше (рис. 1, в, д, е).

По форме раковины и характеру макушечной скульптуры довольно отчетливо распадается на три подрода.

Подрод *Middendorffinaia* s. str. Раковина удлиненно-овально-четырехугольная с почти параллельными спинным и брюшным краями, с макушками, очень сильно сдвинутыми вперед, так что высота у макушек всегда меньше высоты у лигамента. Передние зубы, как правило, мало утолщены (хотя иногда у взрослых особей могут быть и довольно массивными), причем внутренний передний зуб в левой створке короткий. Расположены зубы под углом к прилежащей части спинного края. Однако этот угол всегда меньше, чем у представителей подрода *Pseudoprotomida* subg. nov. Задние зубы обычно у взрослых особей отделены от передних значительным промежутком. Макушечная скульптура описана выше (рис. 1, в).

Сюда мы включаем виды *M. mongolica* (Middendorff, 1851), *M. ussuricensis* sp. nov. и *M. arsenievi* sp. nov.

*Middendorffinaia mongolica* (Middendorff, 1851) (рис. 3, а—з). Описанный Миддендорфом из горного ручья близ с. Горбицы (ныне во-сток Читинской обл.) *Unio mongolicus* долгое время представлял загадку для систематиков. Единственный экземпляр, по которому описан вид, утрачен, а по описанию и рисунку Миддендорфа не удавалось его отождествить ни с одним из известных из бассейна Амура видов. В. И. Жадин (1938) считал *U. mongolicus* каким-то очень редким видом *Margaritana* (= *Margaritifera*), тогда как Хаас (1969) считал его подвидом *Unio crassus*. Потеря единственного экземпляра была, по-видимому, связана с тем, что Миддендорф по непонятной причине хранил оригиналы для рисунков, помещенных в своей известной книге, без каких бы то ни было этикеток. Просматривая безэтикеточный материал в коллекции Зоологического института, один из авторов этой статьи

(Я. И. Старобогатов) обнаружил оригиналы для целого ряда рисунков Миддендорфа, что удалось установить по изображенным на рисунках дефектам раковин. Дополнительным подтверждением явились две пометки, сделанные почерком, весьма сходным с почерком Миддендорфа.

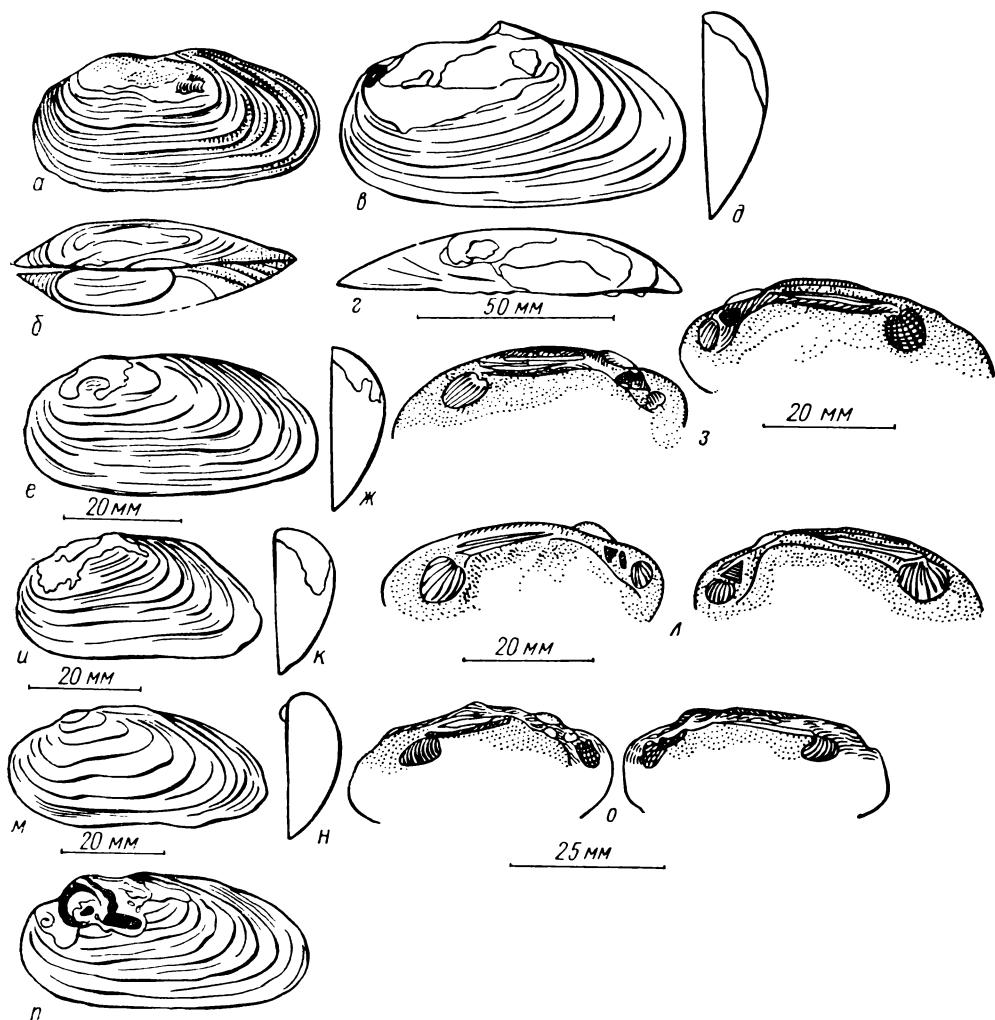


Рис. 3. Раковины *Middendorffinaia* s. str.:  
а—з — *M. mongolica* (а—б — копия рисунка Миддендорфа, в—д — экземпляр из р. Хор — ориг., е—з — экземпляр из р. Даубихе — ориг.); и—л — *M. ussuricensis* — голотип (ориг.); м—п — *M. arsenievi* (м—о — голотип, п — паратип из р. Даубихе — ориг.)

фа; в едкой из них указывался номер рисунка, на котором изображена данная раковина в книге. Однако и среди такого материала голотип *M. mongolicus* не найден, что не удивительно, если учесть что он почти столетие не сопровождался никакими этикетками.

В материалах, собранных И. М. Леванидовой на юге Хабаровского края в нижнем течении р. Хор (Протока Полевая 25/VIII 1949 г.) и любезно переданных Я. И. Старобогатову, обнаружилась одна створка (рис. 3, в—д), удивительно точно соответствующая первоописанию

и изображению *U. mongolicus* (рис. 3, а, б), что дает нам основание считать экземпляр с Хора принадлежащим к этому виду. Сопоставляя данный экземпляр с другими «длинными» миддендорфиниями Амурского бассейна, мы обнаружили еще 2 экз., принадлежащих к этому виду: один собран И. И. Соколовым в р. Даубихе близ Яковлевки 25/V-1927 г. (рис. 2, е—з), а другой — экспедицией Дальневосточного филиала АН СССР в р. Сунгач в июле 1933 г. Более крупный из этих двух экземпляров отличается от голотипа и от экземпляра с Хора более угловатыми контурами и большей вытянутостью створки, что, возможно, является свидетельством географической изменчивости вида. Размеры раковин *P. mongolica* (в мм):

	Длина	Высота у лигамента	Высота у макушек	Выпуклость (две створки)
С. Горбиза (по Миддендорфу)	76,0	35,0	32,0	24,0
Р. Хор .	70,0	38,0	33,0	26,0
Р. Даубихе .	62,0	30,0	27,0	21,0
Р. Сунгач .	33,0	17,0	15,0	10,5

*Middendorffinaia ussuriensis* Moskvicheva et Starobogatov sp. nov. (рис. 3, и—м). Раковина удлиненная овально-четырехугольная, вздутая.

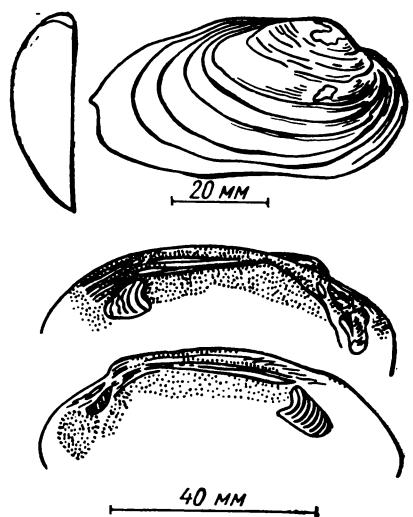


Рис. 4. *Middendorffinaia (Sufununio) suffunensis* — голотип

остракум бурый или зеленовато-бурый. Внутренний передний зуб в левой створке короткий, рано проявляющий тенденцию к разрастанию в толщину и выступающий сильнее, чем внешний. Это хорошо видно со стороны спинного края; часто также внешний зуб своей передней и задней частями выдается почти одинаково. В правой створке внешний зубrudimentарный, почти незаметный. Концы нимф помещаются над срединой задних зубов или примерно на 0,6 длины раковины от переднего конца. Задние зубы сравнительно короткие, прямые, отделенные от передних широким промежутком. Передние мускульные отпечатки очень глубокие, задние мелкие. Перламутр голубовато-белый.

Голотип (№ 1 по систематическому каталогу) собран П. Д. Резым 24/VI 1927 г. в р. Даубихе близ с. Яковлевки; там же собраны еще паратипы: 2 в тот же день и один 22/VI 1927 г. Другие паратипы собраны 17/IX 1971 г. И. М. Москвичевой в р. Пашино близ с. Дормидонтовка Хабаровского края (4 экз.). Размеры типового материала (в мм):

		Длина	Высота у лигамента	Высота у макушек	Выпуклость (обе створки)
Голотип	.	р. Даубихе	52	27,0	24,5
Паратипы	.	»	49	25,5	23,5
		»	45	23,0	21,0
		р. Пашино	48,2	23,5	22,0
					19,5
					17,0
					19,5

Этот вид отличается от *P. mongolica* более выпуклой раковиной (при той же высоте), более массивными передними зубами, хорошо заметным задним килем перегибом и вогнутым (иногда слабо) брюшным краем.

*Middendorffinaia arsenievi* Moskvicheva et Starobogatov sp. nov. (рис. 3, м—о). Раковина удлиненная, четырехугольная, умеренно вздутая. Спинной край почти прямой. Брюшной край в средней части слабо вогнутый, передний равномерно закруглен, а задний в верхней части слегка усечен, так что самая задняя точка находится на уровне границы нижней четверти высоты. Макушки очень слабо выступающие, сдвинутые вперед и расположенные на 0,20—0,25 длины от переднего конца створки. У взрослых особей, как правило, макушки корродированы. Задний килем перегиб закругленный, более резкий лишь близ макушки. Макушечная скульптура выражена так же, как у предыдущего вида. Линии нарастания глубокие. Периостракум бурый или зеленовато-бурый. Внутренний передний зуб в левой створке короткий, однако менее толстый, чем у одновозрастных раковин предыдущего вида. Он выступает так же, как и задний конец внешнего зуба, тогда как передний конец внешнего зуба выдается заметно слабее. Концы нимф помещаются над срединой задних зубов или примерно 0,6 длины раковины от переднего конца. Задние зубы сравнительно короткие прямые, отделенные от передних широким промежутком. Передние мускульные отпечатки очень глубокие, задние мелкие. Перламутр голубовато-белый.

Голотип (№ 1 по систематическому каталогу) собран И. М. Москвичевой 17/IX 1971 г. в р. Пашино близ с. Дормидонтовка Хабаровского края; там же собраны 4 паратипа: 3 в тот же день и 1 19/IX 1971 г. Другие паратипы собраны: 24/VI 1927 г. П. Д. Резым в р. Даубихе близ с. Яковлевки (1 экз.), 5/VII 1927 г. в р. Славянка в 5 км от Спасска-Дальнего (3 экз.), в р. Уссури в 38 км ниже устья р. Бикин (1 экз.). Размеры типового материала (в мм):

		Длина	Высота у лигамента	Высота у макушек	Выпуклость (обе створки)
Голотип	.	р. Пашино	48	23,6	23,4
Паратипы	.	»	41,6	20,5	19
		»	34	18	17
		р. Даубихе	62	28,5	26,5
					13,6
					12
					23

Этот вид крайне похож на *P. ussuriensis*, с которым нередко встречается вместе, но отличается от него несколько менее выпуклой раковиной, более сильно округленным килем перегибом (так что закильное поле на уровне заднего конца лигамента не вогнутое, а плоское) и более тонкими (при сравнении одновозрастных особей) передними зубами. От *P. mongolica* описываемый вид отличается тем же, что *P. ussuriensis*.

Подрод *Suffununio* Moskvicheva et Starobogatov subgen. nov. Типовой вид *Middendorffinaia suffunensis* sp. nov. Раковина удлиненная, овальная, со слегка непараллельными спинным и брюшным краями и с умеренно сдвинутыми вперед макушками. Передние зубы умеренно утолщены и расположены под небольшим углом к прилегающей части спинного края. Задние зубы прямые, как и спинной край, слегка наклоненные назад. Макушечная скульптура (см. рис. 1, г) типичная для рода и может занимать значительную часть поверхности створки или сохраняться лишь близ макушек. Сюда мы включаем *M. suffunensis* Moskvicheva et Starobogatov sp. nov. и *M. denserugata* (Haas, 1910). Последний вид мы относим сюда условно. Он обладает характерной для *Middendorffinaia* макушечной скульптурой (и потому должен быть исключен из рода *Nodularia*, куда его обычно относят), но степень его родства с *M. suffunensis* подлежит уточнению (что мы не могли сделать за отсутствием материала). Не исключена возможность, что к этому же подроду относятся еще несколько китайских форм, рассматриваемых обычно как синонимы *Unio douglasiae*.

*Middendorffinaia suffunensis* Moskvicheva et Starobogatov sp. nov. (рис. 4). Раковина удлиненно-овальная, довольно плоская, спинной край за макушками прямой, слегка наклоненный назад, у концов задних зубов он плавно без уголка переходит в задний край. Брюшной край почти прямой, слегка вогнутый в средней части, передний край равномерно закруглен, задний в верхней половине несколько усечен, так что самая задняя точка раковины лежит примерно против границы нижней четверти высоты. Макушки мало выступающие, сдвинутые вперед и расположенные на 0,22—0,24 длины от переднего конца створки; у взрослых особей макушки слегка корродированы. Задний килем перегиб сильно сглаженный и заметен лишь в примакушечной части. Макушечная скульптура (см. рис. 1, г) сильно редуцирована и сохраняется лишь в виде рядов неясных бугорков в средней части створки; в передней части близ макушки заметны валики, параллельные линиям роста, а на закильном поле — крайне неясные веерообразно расходящиеся складочки. Периостракум бурый. Передние зубы умеренно утолщенные, насеченные. Внешний передний зуб в правой створкеrudиментарный, в виде тонкой невысокой пластинки. Концы нимф помещаются над срединой задних зубов или примерно на 0,56 длины раковины от ее переднего конца. Задние зубы довольно длинные прямые, отделенные от передних довольно широким промежутком. Передний мускульный отпечаток довольно глубокий, задний мелкий. Перламутр белый с буроватыми пятнами.

Голотип (№ 1 по систематическому каталогу) собран Я. И. Старобогатовым 15/IV 1971 г. в р. Суйфун, в 1,5 км к югу от ст. Раздольное Приморского края. Паратипы собраны 15/IV 1971 г. Я. И. Старобогатовым в береговых выбросах затона р. Суйфуна, близ той же станции (1 створка); 27/IX 1972 г. И. М. Москвичевой и Я. И. Старобогатовым в береговых выбросах р. Батальянза (1 экз.+1 створка) и 2/X 1972 г. теми же лицами в береговых выбросах р. Майхе (1 створка). Размеры типового материала (в мм):

		Длина	Высота у лигамента	Высота у макушек	Выпуклость (одна створка)
Голотип	.   ст. Раздольное	66,5	35,5	36,0	12,8
Паратип	.   »	67,2	34,6	35,0	12,3

Этот вид характеризуется не свойственной остальным видам рода удлиненно-овальной раковиной (как у европейского *Unio batavus*) и в связи с этим занимает явно обособленное положение. От *M. denserugata* он отличается очень ослабленной макушечной скульптурой.

Подрод *Pseudopotomida* Moskvicheva et Starobogatov subgen. nov. Типовой вид *Middendorffinaia shadini* Moskvicheva et Starobogatov nom. nov. Раковина трапециевидная, реже удлиненно-четырехугольная, как правило, толстостенная, с заметно выступающими макушками. Высота раковины, измеренная у макушек, или незначительно меньше высоты у лигамента, или чаще превышает ее. Передние зубы довольно толстые (особенно у крупных особей) и образуют значительный угол с прилежащей частью спинного края. Задние зубы в отличие от большинства представителей двух других подродов не параллельны брюшному краю. Макушечная скульптура обычно хорошо выражена, а иногда занимает большую часть поверхности раковины. Скульптура образована четкими тонковолнистыми ребрышками; часто на заднем килем перегибе ребрышки образуют вложенные друг в друга фигуры в виде буквы V. В целом скульптура очень напоминает таковую переднеазиатских *Potomida*.

Сюда мы включаем виды<sup>5</sup>: *M. pantoensis* (Neumayr, 1899), *M. continentalis* (Haas, 1910), *M. schoedi* (Haas, 1930), *M. shadini* Moskvicheva et Starobogatov nom. nov., *M. weliczkowskii* Moskvicheva et Starobogatov sp. nov., *M. dulkeitiana* Moskvicheva et Starobogatov sp. nov., *M. hassanica* Moskvicheva et Starobogatov sp. nov., *M. martensi* Moskvicheva et Starobogatov sp. nov. Первые два вида Хаас (1924, 1969) рассматривает как синонимы, однако, на наш взгляд, они существенно различаются характером выпуклости (если смотреть сверху, у *M. continentalis* наиболее выступающая точка контура будет лежать против границы передней трети лигамента, а у *M. pantoensis* — против средины) и крайней редукцией макушечной скульптуры у *P. pantoensis*.

*Middendorffinaia shadini* Moskvicheva et Starobogatov nom. nov. (рис. 5, а—в).

(Син.: *Unio continentalis* Жадин, 1938, стр. 100; 1952, стр. 299, ном. Haas, 1910.)

Лектотип (№ 1 по систематическому каталогу) изображен в сводке В. И. Жадина (1938 фиг. 31, 1952 рис. 263), собран Г. Д. Дулькейт 22/VI 1924 г. в р. Раковке (приток Суйфуна). Из того же сбора происходит один паралектотип. Другие паралектотипы собраны 2/V 1924 г. Г. Д. Дулькейт в р. Оленевке (2 экз.). Местонахождение материалов, не входящих в типовую серию: р. Суйфун, сбор Г. Д. Дулькейт 7/V 1924 г. (1 экз.); р. Оленевка, сбор В. А. Величковского VI 1924 г. (2 экз.); приток р. Супутинки, сбор В. А. Величковского VI 1924 (2 экз.); сбор В. А. Величковского весной 1925 г. (2 экз.); оз. за Суйфуном к Красному яру, сбор Г. Д. Дулькейт 24/VI 1924 (1 экз.); бассейн

<sup>5</sup> Хорошие изображения *M. schoedi* (под названием *Nodularia undulata*), *M. continentalis* и *M. pantoensis* приведены Хаасом (1910, 1924); описания см. Haas, 1910; Neumayr, 1899.

р. Суйфун без более точных указаний, сбор 1924 или 1925 г. (1 экз.). Кроме перечисленных выше экземпляров в типовую серию *M. shadini* формально входят экземпляры, относящиеся к другим видам, а именно: паратипы *M. martensi* (2 экз.) из бассейна р. Суйфун, сбор Г. Д. Дулькейт 1924 г. и паратипы *M. arsenjevi* (3 экз.) из р. Славянка.

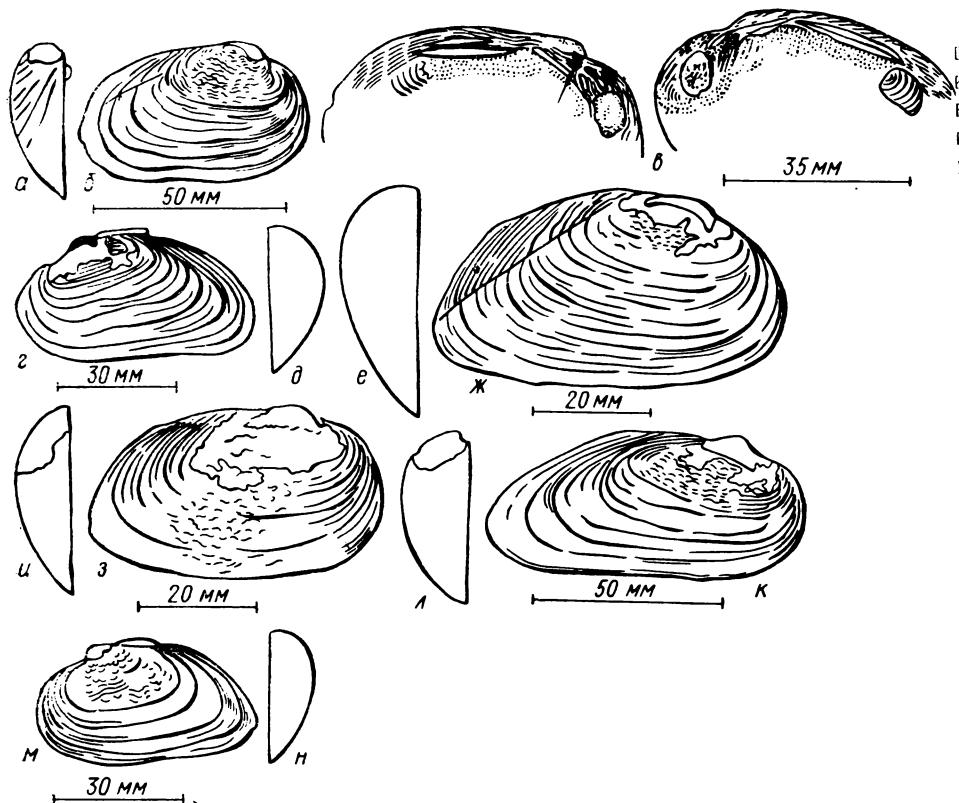


Рис. 5. Раковины *Middendorffinaia* (*Pseudopotomida*):  
 а—в — *M. shadini* — голотип (ориг.); г, д — *M. dulkeitiana* — голотип (ориг.); е, ж — *M. weliczkowskii* — голотип (ориг.); з, и — *M. hassanica* — голотип (ориг.); к—н — *M. martensi* (к, л — голотип — ориг., м, н — паратип, молодой экземпляр — ориг.)

в 5 км от Спасска-Дальнего, сбор П. Д. Резвого 5/VII 1927 г. Размеры типового материала (в мм):

		Длина	Высота у лигамента	Высота у макушек	Выпуклость (две створки)
Лектотип	.	р. Раковка	61,2	35,0	36,0
Паралектотипы	.	»	42,6	27,5	28,0
		р. Оленевка	71,0	38,5	39,5
		р. Суйфун	19,0	11,5	11,8
					18,0
					31,5
					7,7

Этот вид вместе с следующими обычно определяется как *Unio continentalis*, однако настоящая *M. continentalis* плосче (при той же высоте) и макушки у нее не возвышаются над лигаментом. Это позволяет считать описанную В. И. Жадиным форму самостоятельным видом.

*Middendorffinaia dulkeitiana* Moskvicheva et Starobogatov sp. nov. (рис. 5, г, д). Раковина удлиненно-трапециевидная, довольно сильно вздутая. Спинной край за макушками почти прямой, слегка наклоненный назад, у конца задних зубов он плавно переходит в задний край. Брюшной край, слегка вогнутый в средине, переходит в передний край плавно, а задний с заметным, хотя и закругленным углом. Вершина этого угла — самая задняя точка раковины — лежит лишь немного выше брюшного края. В верхней части задний край усеченный. Макушки широкие, судя по профилю, умеренно выступающие и заметно возывающиеся над лигаментом. У наших особей они сильно корродированы. Расположены они на 0,25—0,33 длины раковины от переднего конца створки. Задний килевой перегиб отчетливый и сглаживается лишь вблизи края створки. Макушечная скульптура на наших экземплярах практически незаметна, но, судя по незначительным ее остаткам близ корродированного участка, она такая же, как у предыдущего вида, но только слабее выражена и занимает не более 10 мм по высоте. Перистракум черно-коричневый. Передние зубы толстые, грубо насеченные. Внешний передний зуб правой створки тонкий пластинчатый. Концы нимф помещаются незначительно кзади от средины длины раковины почти над срединой задних зубов. Последние довольно длинные, прямые, отделенные от передних широким промежутком. Передний мускульный отпечаток глубокий, задний мелкий. Перламутр голубовато-или желтовато-белый.

Голотип (№ 1 по систематическому каталогу) собран в притоке р. Супутинки В. А. Величковским в июне 1924 г. Парагип собран в бассейне р. Суйфун (вместе с одним из экземпляров предыдущего вида) и не снабжен более точными указаниями места, сбор 1924 или 1925 г. Размеры типового материала в мм:

		Длина	Высота у лигамента	Высота у макушек	Выпуклость (две створки)
Голотип	. приток Супутинки	60,0	32,0	34 (? изъедены)	27,0
Парагип	. бассейн Суйфуна	59,5	29,0	31,0	27,0

Этот вид очень похож на *M. shadini*, но легко отличается от него большей выпуклостью (при той же высоте), менее развитой макушечной скульптурой и более удлиненной раковиной.

*Middendorffinaia weliczkowskii* Moskvicheva et Starobogatov sp. nov. (рис. 5, е, ж). Раковина трапециевидная, уплощенная. Спинной край за макушками почти прямой, параллельный брюшному, у конца нимфы он переходит в задний край, образуя закругленный угол. Брюшной край прямой, едва заметно вогнутый в средине; в передний край он переходит плавно, в задний, — образуя отчетливый угол. Вершина этого угла — самая задняя точка раковины — лежит примерно на уровне брюшного края. Задний край образует плавную наклоненную назад дугу, макушки очень широкие почти не выступающие и не возывающиеся над лигаментом, расположены на 0,24 длины раковины от переднего конца створки. Макушки заметно корродированы. Задний килевой перегиб отчетливый, хотя и закругленный, макушечная скульптура такая же, как у *M. shadini*, и занимает до 9 мм (по высоте). Складочки на заднем килевом поле заметны. Перистракум оливково-бурый. Передние зубы толстые, несколько насеченные. Внешний передний зуб правой створки

ки в виде тонкой едва возвышающейся пластиинки. Концы нимф помещаются примерно на расстоянии, равном 0,6 длины раковины от ее переднего конца, и заметно позади средины задних зубов (против границы их задней трети), задние зубы довольно длинные, слабо изогнутые, отделенные от передних широким промежутком. Передний мускульный отпечаток довольно глубокий, задний очень мелкий. Перламутр голубовато-белый.

Голотип (№ 1 по систематическому каталогу) собран в р. Оленевка (приток Суйфуна) В. А. Величковским весной 1925 г. Паратипов нет. Размеры голотипа (в мм): длина — 55,2, высота у лигамента — 33,3, высота у макушек — 30,9, выпуклость (две створки) — 21,5.

От обоих описанных выше видов *M. weliczkowskii* отличается очень слабо выступающими макушками, от *M. continentalis* тем, что наибольшая выпуклость приходится у описываемого вида против средины лигамента, а от *M. pantoensis* тем, что спинной край не продолжается за конец нимфы, и далее идет плавно изогнутая верхняя часть заднего края.

*Middendorffinaia hassanica* Moskvicheva et Starobogatov sp. nov. (рис. 5, з, и). Раковина овально-трапециевидная, уплощенная, спинной край за макушками почти прямой, заметно наклоненный назад; у конца задних зубов он переходит в задний край, образуя закругленный угол. Брюшной край равномерно вогнутый переходит в передний край плавно, а в задний с отчетливым углом. Вершина этого угла — самая задняя точка раковины — лежит несколько выше брюшного края. В верхней части задний край усеченный. Макушки узкие, почти не выступающие и не возвышающиеся над лигаментом. Расположены они на 0,30 длины раковины от переднего конца створки. Задний килевой перегиб сильно слаженный, едва заметный. Макушечная скульптура состоит из системы бугорков, образующих нечеткую зигзагообразную фигуру. В средней части створки бугорки простираются далеко от макушек, так что скульптура занимает не менее 27 мм по высоте. Периостракум оливково-коричневый. Передние зубы довольно толстые (у нашего относительно молодого экземпляра мало утолщенные), слабо насеченные. Внешний передний зуб правой створки тонкий, пластинчатый. Концы нимф помещаются немного позади средины раковины и над срединой задних зубов. Последние длинные, слабо изогнутые, слегка наклоненные назад и отделенные от передних широким промежутком. Передний мускульный отпечаток глубокий, задний мелкий. Перламутр голубовато-белый.

Голотип (№ 1 по систематическому каталогу) собран в оз. Хасан, на каменистом грунте, Л. О. Ночвиной 24/V 1963 г. Паратип собран 2/X 1972 г. И. М. Москвичевой и Я. И. Старобогатовым в береговых выбросах р. Майхе, у шоссейного моста (1 створка). Размеры голотипа (в мм): длина — 46,6, высота у лигамента — 28,1, высота у макушек — 27,2, выпуклость (две створки) — 16,5.

Из всех видов рода более всего похож на *M. continentalis*, но отличается тем, что наибольшая толщина приходится против средины лигамента. Другая характерная особенность описываемого вида — значительное развитие макушечной скульптуры.

*Middendorffinaia martensi* Moskvicheva et Starobogatov sp. nov. (рис. 5, к—н). Раковина трапециевидных контуров сильно удлиненная, довольно сильно вздутая, спинной край позади макушек прямой, параллельный брюшному; у конца задних зубов он переходит в задний край, образуя тупой угол. Брюшной край, едва заметно вогнутый в средине, переходит в передний край плавно, в задний — с заметным,

хотя и закругленным углом. Вершина этого угла — самая задняя точка раковины — лежит немного ниже границы нижней трети высоты раковины. В верхней части задний край усеченный. Макушки широкие, умеренно выступающие и не возвышающиеся над лигаментом. Расположены они на 0,18—0,25 длины раковины от переднего конца створки; с возрастом макушка сдвигается вперед. Задний килевый перегиб сильно закругленный и заметен лишь в примакушечной половине створки. Макушечная скульптура хорошо выражена, такая же, как у *M. shadini*, и занимает до 24 мм по высоте. Периостракум от оливково-коричневого до черного цвета. Передние зубы толстые, сильно насеченные. Внешний передний зуб правой створки очень тонкий пластинчатый, едва заметный. Концы нимф помещаются немного кзади от средины длины раковины и на уровне границы задней трети задних зубов. Последние довольно длинные, почти прямые, наклоненные назад. Передний мускульный отпечаток очень глубокий, задний мелкий. Перламутр голубовато-белый.

Голотип (№ 1 по систематическому каталогу) собран Л. О. Ночиной 26/V 1963 г. в р. Черухе между Краскиным и Хасаном. Паратипы собраны: 24/VI 1924 г. Г. Д. Дулькейт в озере за Суйфуном к Красному яру (1 экз.); в июне 1924 г. В. А. Величковским в притоке р. Супутинки (1 экз.); в 1924 г. Г. Д. Дулькейт в бассейне Суйфуна — без более детальных указаний (2 экз.); 27/IX 1972 г. И. М. Москвичевой и Я. И. Старобогатовым в береговых выбросах р. Батальянза (4 створки).

Размеры типового материала (в мм):

		Длина	Высота у лигамента	Высота у макушки	Выпуклость (две створки)
Голотип	р. Черухе	83,0	39,4	(?)	31,2
Паратипы	озеро за Суйфуном приток Супутинки	59,8 47,6	33,0 27,2	33,0 27,0	23,5 18,8

От всех видов подрода *Pseudopotomida* описываемый вид отличается вытянутой раковиной, похожей на раковину представителей подрода *Suffunio*; в то же время от последних он отличается массивными насеченными передними зубами и крайне сходной с *M. shadini* макушечной скульптурой.

Различия между видами *Middendorffinaia* можно выразить следующей определительной таблицей.

- 1(10). Раковина вытянутая с почти параллельными дорсальным и вентральным краями.
- 2(7). Высота у макушек заметно меньше высоты у лигамента. Макушки почти не выступающие, сильно смещенные вперед. Задние зубы параллельны брюшному краю.
- 3(4). Раковина уплощенная: наибольшая выпуклость приходится (если смотреть сверху) против конца лигамента *M. mongolica*
- 4(3). Раковина умеренно вздутая: наибольшая выпуклость приходится (если смотреть сверху) против средины лигамента.
- 5(6). Наибольшая выпуклость раковины (если смотреть спереди) приходится незначительно ниже нижнего края переднего зуба. Закилевое поле на уровне заднего конца лигамента слегка вогнутое *M. ussuriensis*
- 6(5). Наибольшая выпуклость раковины (если смотреть спереди) приходится заметно ниже нижнего края переднего зуба (примерно на расстояние, равное раз-

- меру проекции зуба). Закилевое поле на уровне заднего конца лигамента совершенно плоское *M. arsenievi*
- 7(2). Высота у макушек несколько превышает высоту у лигамента. Макушки выступающие, умеренно смещенные вперед. Задние зубы слегка наклонены назад.
- 8(9). Поверхность створки почти полностью скульптурирована *M. denserugata*
- 9(8). Поверхность створки гладкая; скульптура имеется лишь на макушках и спускается слегка вниз в средней части раковины. *M. suifunensis*
- 10(1). Раковина коротко прямоугольная или трапециевидная. Дорсальный и вентральный края не параллельны.
- 11(22). Макушки очень слабо выступают, так что высота у макушек не больше высоты у лигамента.
- 12(13). Раковина сильно вытянутая, так что высота составляет не более 0,55 длины и лишь у самых молодых особей до 0,59, довольно сильно вздутая (выпуклость больше 0,7 высоты). *M. martensi*
- 13(12). Раковина относительно короткая, так что высота составляет больше 0,55 длины, мало вздутая (выпуклость не превышает 0,7 высоты).
- 14(15). Наибольшая выпуклость раковины приходится против границы передней трети лигамента. *M. continentalis*
- 15(14). Наибольшая выпуклость раковины приходится против средины лигамента.
- 16(19). Спинной край позади конца нимфы на некотором расстоянии идет параллельно брюшному.
- 17(18). Скульптура выражена только на макушках. *M. pantoensis*
- 18(17). Скульптура распространяется за пределы макушек *M. schoedi*
- 19(16). Спинной край позади конца нимфы загибается вниз.
- 20(21). Скульптура ограничена только макушками. Наибольшая выпуклость раковины приходится против границы верхней трети высоты. *M. weliczkowskii*
- 21(20). Скульптура выходит далеко за пределы макушек. Наибольшая выпуклость раковины приходится против средины высоты. *M. hassanica*
- 22(11). Макушки заметно выступают, так что высота у макушек больше высоты у лигамента.
- 23(24). Раковина мало вытянутая, так что высота у макушек не меньше 0,56 длины (у очень крупных особей за счет коррозии макушек может быть несколько меньше), мало вздутая (выпуклость не больше 0,80 высоты) скульптура хорошо выражена. *M. shadini*
- 24(23). Раковина удлиненная, так что высота у макушек составляет не более 0,55 длины, вздутая (выпуклость 0,80—0,85 высоты) скульптура почти незаметна. *M. dulkeitiana*

## ЛИТЕРАТУРА

- Жадин В. И. 1938. Сем. Unionidae. «Фауна СССР». Моллюски, т. IV, вып. 1. М.—Л., Изд-во АН СССР.
- Жадин В. И. 1952. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР. «Определители по фауне СССР». М.—Л., Изд-во АН СССР.
- Старобогатов Я. И. 1970. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов земного шара. Л., «Наука».
- Fulton H. C. Description of a new species of *Unio* (*Cuneopsis*) from Yunnan. «Ann. Mag. Natur. History», Ser. 7, vol. 17.
- Haas F. 1910. Die Unioniden. «Martini und Chemnitz Systematisches Conchylien-Cabinet», Bd. 9, Abt. 2, II, H. 546. Nürnberg.
- Haas F. 1911. Die Unioniden. «Martini und Chemnitz Systematisches Conchylien-Cabinet», Bd. 9, Abt. 2, II, H. 549. Nürnberg.
- Haas F. 1920. Die Gattung *Rhombo Unio*, ihre Anatomie und Stellung im System. «Senckenbergiana», Bd. 2, Nr. 2.
- Haas F. 1924. Beiträge zu einer Monographie der asiatischen Unioniden. «Abhandl. Senckenb. naturf. Ges.», Bd. 38.
- Haas F. 1969. Superfamilia Unionacea. «Tierreich», Lief. 88. Berlin.
- Heude P. 1875—1886. Conchylologie fluviatile de la province de Nanking, f. 1—10. Paris.
- Higase Sh. 1934. A collection of Japanese shells with illustrations in natural colours. Tokyo.
- Kosuge S. 1963. On an abnormal specimen of *Unio japanensis* Lea (Pelecypoda, Mollusca) with remarks on its generic position. «Bull. Nat. Sci. Mus. Tokyo», vol. 6, No. 3 (No. 52).
- Middendorff A. 1851. Reise in der äussersten Norden und Osten Sibiriens, II. I. Mollusken. SPb.
- Neumann M. 1899. Edesvizi puhatestück. In: «Szechenyi Bela Keletozsai utjanak Tudományos eredménye 1877—1880», vol. 2. Budapest.

- Prashad B. 1924. Zoological results of the Percy Sladen Trust expedition to Yunnan under the leaderships of professor J. Gregory FRS (1922). Bivalve Mollusca. «J. Asiatic Soc. Bengal», N. S., vol. 19.
- Simpson C. T. 1914. A descriptive catalogue of the Najades or pearly freshwater mussels, vol. 1—3. Detroit.

## ON THE EAST ASIAN POTOMIDA-LIKE UNIONIDAE (BIVALVIA)

I. M. Moskvicheva, J. I. Starobogatov

### Summary

As a result of a revision of the Potomida-like Unionidae of eastern Asia (usually referred to the genera *Rhombuniopsis* and *Nodularia*, or *Inversidens*) they were found to belong to three self-contained genera: *Pronodularia*, *Middendorffinaia* gen. n. (with three subgenera *Middendorffinaia* s. str., *Sufjununio* subgen. n. and *Pseudopotomida* subgen. n.) and *Rhombuniopsis*. The species *Rhombuniopsis fultoni*, *Middendorffinaia ussuriensis*, *M. arsenievi*, *M. sufjunensis*, *M. shadini*, *M. dulkeitiana*, *M. weliczkowskii*, *M. hassanica* and *M. martensi* are described as new to science. Keys for species determinations are given for all the three genera.

---