

УДК 594.1 Pisidiidae : 592/599 : 001.4 (282.247.41)

**МЕЛКИЕ ДВУСТВОРЧАТЫЕ МОЛЛЮСКИ СЕМЕЙСТВА
PISIDIIDAE ИЛЬМЕНЯ БОЛЬШОЙ КАРАБУЛАК В ДЕЛЬТЕ ВОЛГИ**

В. В. ПИРОГОВ и Я. И. СТАРОБОГАТОВ

*Астраханский государственный заповедник и Зоологический институт
Академии наук СССР (Ленинград)*

Мелкие представители семейства Pisidiidae, у которых внутренний слой лигамента отделен от наружного, обособлены в самостоятельное подсемейство Euglesinae, состоящее из 3 родов: *Odhneripisidium* Kuiper, 1962; *Neopisidium* Odhner, 1921, *Euglesa* Leach in Jenyns, 1832. Приведены соображения о пригодности и действительности последнего родового названия и возможности его датирования 1832-м, а не 1852-м годом. Предлагается делить род *Euglesa* на 10 подродов, каждый из которых соответствует обычно принимаемой группе видов (или виду в крайне широком понимании); *Euglesa* s. str. (группа *Pisidium personatum*), *Henslowiana* (группа *P. honslowianum*), *Cymatocyclas* (группа *P. supinum*), *Casertiana* (группа *P. casertanum*), *Cyclocalyx* (группы *P. obtusale* — *P. hibernicum*), *Pseudeupera* (группа *P. subtruncatum*), *Cingulipisidium* subgen. n. (группа *P. nitidum*), *Costopisidium* subgen. n. (группа *P. pulchellum*), *Tetragonocyclas* subgen. n. (группа *P. milium*), *Arcteglesa* subgen. n. (группа *P. tilljeborgi*). Род *Neopisidium* делится на 2 подрода: *Neopisidium* s. str. (группа *P. moitessierianum* — *P. tenuilineatum*) и *Conventus* subgen. n. (*P. conventus*). Всего в ильмене Большой Карабулак обнаружено 10 видов *Euglesa* и 3 вида *Neopisidium*; 3 вида (*E. infirmicostata*, *E. difficilis* и *E. supiniformis*) описываются как новые для науки. Подробно обсуждаются отличия всех найденных видов. Часть обнаруженных видов обитает на илах центральной части ильмена, другие приурочены к зоне прибрежных зарослей; имеется также реофильный комплекс, приуроченный к зоне действия течений.

В ходе развития речной дельты, тем более такой крупной, как Волжская, водоемы, составляющие ее, претерпевают существенные изменения водного режима, с которыми связаны изменения грунтов, растительности и животного мира. Животные, в частности моллюски, могут быть хорошими индикаторами стадий развития дельты. Малакофауне ильмена Большой Карабулак (западный ильменно-бугровой район дельты Волги) посвящена статья одного из авторов (Пирогов, 1972). Однако в ней не рассматривались мелкие моллюски семейства Pisidiidae, плохо изученные в систематическом отношении. Стремясь восполнить этот пробел, мы предприняли детальную ревизию мелких Pisidiidae из дельты Волги.

Материалом для работы послужили обширные сборы авторов за 1965—1972 г. из разных водоемов дельты Волги. Всего обработано около 200 проб, в том числе 47 проб из ильмена Большой Карабулак. Для сравнения привлекали обширные материалы, хранящиеся в коллекции Зоологического института АН СССР. Первичную разборку материала на различающиеся конхологически группы особой производили методом сравнения кривизны фронтального сечения (Логвиненко и Старобогатов, 1971). Крайняя запутанность систематики группы заставляет нас даже в отношении давно описанных видов обсуждать различия и приводить изображения, тем более, что первоописания большинства из них или вовсе не сопровождалось изображениями или иллюстрированы не-

удовлетворительными с современной точки зрения рисунками. Обозначения зубов замка, использованные в статье, пояснены на рис. 1. При этом мы исходим из представления о люциноидном (а не циреноидном, как обычно считается) характере замка у *Pisidiidae* (Невесская и др., 1971).

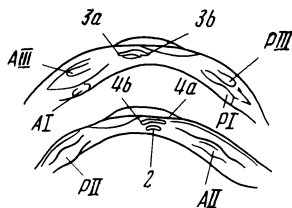


Рис. 1. Обозначения зубов замка, принятые в работе

НОМЕНКЛАТУРА И СИСТЕМАТИКА МЕЛКИХ PISIDIIDAE

Мелкие пизидииды обычно объединяются вместе с *Pisidium amnicum* (Müll.) в 1 гигантский род *Pisidium* с упомянутым видом в качестве типового. Крайняя морфологическая разнородность этой группы дает основания выделять здесь несколько самостоятельных родов, причем

мелкие *Pisidiidae* СССР группируются в 3 самостоятельных рода, различающихся строением лигамента и числом полужабр и сифонов. Большинство из них при этом попадает в род с 2 парами полужабр, 2 сифонами и непогруженным под замочную площадку лигаментом. Вопрос о названии этого рода очень труден и запутан. Современные зарубежные авторы используют для него одно из трех названий: *Cycladina* Clessin, 1871 (Kuiper, 1962), *Rivulina* Clessin, 1873 (Kuiper, 1965), *Galileja* Costa, 1840 (Boettger, 1961, 1962). Первые два названия не могут употребляться, поскольку они младшие гомонимы *Cycladina* Cantraine, 1835 и *Rivulina* Lea, 1851, а систематическое положение типового вида третьего родового названия — *Galileja tenebrosa* Costa, 1840 остается неясным (Kuiper, 1964). Эти трудности подробно обсуждаются в работе Боудена и Хеппела (Bowden and Heppell, 1968), которые считают старейшими из пригодных для этой группы названиями *Cymatocyclas* Dall, 1903 и *Tropidocyclas* Dall, 1903. На наш взгляд, принятие в качестве родового любого из этих названий угрожает стабильности номенклатуры, поскольку, во-первых, до 1903 г. опубликовано около 10 названий родовой группы, относящихся к мелким пизидиидам, а во-вторых, всегда останется опасность, что *Galileja tenebrosa* все-таки окажется синонимом *Cardium casertanum* Poli, т. е. названием, относящимся к этой группе видов. Одним из авторов этой статьи (Старобогатов, 1970; Кривошеина и Старобогатов, 1973) было предложено использовать название *Euglesa* Leach in Jenyns, 1832. Это предложение, очень кратко аргументированное во второй из цитированных работ, нуждается в более подробном пояснении.

Впервые название *Euglesa* в сочетании *Euglesa henslowiana* было опубликовано со ссылкой «Leach MSS Brit. Mus.» Дженинсом (Jenyns, 1832: 302) в синонимике *Pisidium pusillum*¹ Jenyns = *P. personatum* Malm, 1855. Оно упоминается и отдельно в той же работе на стр. 304 при обсуждении вопроса о статусе группы *Euglesa*. Здесь же имеется и фраза, которую можно даже рассматривать как формальный диагноз: «Раковина, несомненно, в некоторой степени промежуточная по форме между таковыми *Cyclas* и *Pisidium*» (стр. 304). В дальнейшем название *Euglesa* вновь упоминается в синонимике *Pisidium* и *P. pusillum* во 2-м издании сводки Туртона (Turton, 1840: 282, 284), правда, первое упоминание здесь звучит как *Euglesia* (стр. 282). Важно отметить, что Грей, готовивший это издание и внесший в него ряд добавлений, отмечает, что экземпляры Лича хранятся в коллекции Британского музея, и тем са-

¹ Название *P. pusillum* Jenyns через упомянутое там же в синонимике *Tellina pusilla* Turton восходит к *Tellina pusilla* Gmelin, 1791 и именно с этим автором и датой обычно приводится как старший синоним *P. personatum* Malm. Между тем из описания Гмелина и рисунков, на которые он ссылается, следует, что это старший (но никем не употреблявшийся впоследствии) синоним *Cyclas solida* Normand, 1844 = *Amesoda solida*.

мым включение названия в синонимике основано на изучении типовых экземпляров. Наконец, обсуждаемое название вновь появляется, но уже с родовым диагнозом и с тем же видом (название которого тоже сопровождается диагнозом) в посмертно изданной сводке Лича (Leach, 1852 : 291). Именно 1852-м годом и следует датировать название *Euglesa*; оно вполне пригодно с типовым (по монотипии) видом *E. henslowiana*, который, судя по диагнозу рода и вида (Leach, 1852 : 291), а также по упоминанию в синонимике (Jenyns, 1832 : 302), — старший (но никем позже не употреблявшийся как действительное название) синоним *Pisidium personatum*. Этого, однако, недостаточно, чтобы избежать замены названия в случае, если выяснится, что *Galileja tenebrosa* — один из видов этого же рода. Поэтому мы предлагаем считать, что опубликование названия в 1832 г. сделало его пригодным, тем более, что на стр. 304 той же работы оно сопровождается чем-то вроде формального диагноза. Кроме того, название, опубликованное в синонимике, становится пригодным, если оно используется в дальнейшем как пригодное название [ст. 11 d Международного кодекса зоологической номенклатуры]. Нет сомнения, что в сводке 1852 г. название *Euglesa* используется не только как пригодное, но и как действительное. Поскольку такая интерпретация положения о пригодности названия и его дате слегка отклоняется от буквального толкования ст. 11 (d) Кодекса, но в то же время способствует стабильности, этот вопрос входит в компетенцию Международной комиссии по зоологической номенклатуре, куда мы его и собираемся передать.

3 рода мелких Pisidiidae — *Euglesa* Leach in Jenyns, 1832: *Neopisidium* Odhner, 1921 и *Odhneripisidium* Kuiper, 1962 отличаются от *Pisidium* s. str. не только размерами особей, но и рядом существенных особенностей строения лигамента и сифонов, что заставляет обособить их в самостоятельное подсемейство *Euglesinae* subfam. n., которое можно охарактеризовать следующим диагнозом. Макушки лежат всегда позади середины спинного края, внутренний слой лигамента отделен от наружного стенкой раковины, сифоны в числе 1—2 представлены лишь отверстиями с подвижными краями, наружные полужабры рудиментарные или отсутствуют.

Включаемые сюда 3 рода крайне велики по объему и разнородны конхологически. Оставив в стороне рассмотрение рода *Odhneripisidium*, представленного в Европе лишь в Средиземноморье, рассмотрим первые 2 рода.

Европейские представители рода *Euglesa* могут быть легко сгруппированы на конхологической основе в 10 групп, которым мы придаем ранг подродов. Для первых 6 из этих 10 групп, различающихся формой и скульптурой раковины, а также строением замка, можно использовать уже существующие в литературе названия родовой группы (Boettger, 1961), для 4 остальных ни одно из существующих названий не может быть использовано, в связи с чем мы предлагаем новые.

1. Группа *P. henslowanum* = подрод *Henslowiana* Fagot, 1892; типовой вид *Tellina henslowana* Sheppard, 1823.

2. Группа *P. supinum* = подрод *Cymatocyclas* Dall, 1903; типовой вид *Pisidium compressum* Prime, 1851.

3. Группа *P. casertanum* = подрод *Casertiana* Fagot, 1892; типовой вид *Cardium casertanum* Poli, 1791.

4. Группа *P. personatum* = подрод *Euglesa* s. str.; типовой вид *Pisidium personatum* Malm, 1853.

5. Группы *P. obtusale* — *P. hibernicum* = подрод *Cyclocalyx* Dall, 1903; типовой вид *Pisidium scholtzi* Clessin, 1871.

6. Группа *P. subtruncatum* = подрод *Pseudeupera* Germain, 1913; типовой вид *Pisidium landeroni* Germain, 1909.

7. Группа *P. nitidum* = *Cingulipisidium* subgen. n.; типовой вид *Pisidium nitidum* Jenyns, 1832.

Раковина гладкая или концентрически исчерченная, обычно с более выраженными ребрами, окаймляющими примакушечную часть, овальная, с мало сдвинутыми назад слабо выступающими макушками. Зуб 2 прямой или очень слабо изогнут, 4а и 4в, сливаясь, образуют почти прямой зуб, параллельный 2-му и протяжению замочного края, так же расположены 3а и 3в, замочная площадка довольно узкая, но зубы 2 и 3 находятся на заметном расстоянии от ее внутреннего края.

8. Группа *P. pulchellum* = *Costopisidium* subgen. n.; типовой вид *Euglesa crassa* (Stelf.) = *Pisidium nitidum* var. *crassa* Stelfox, 1918.

Раковина с концентрическими ребрами, округлая или укороченно овальная, с мало сдвинутыми вперед умеренно выступающими макушками. Зуб 2 изогнут, 4а почти полностью редуцирован, 4в прямой, наклоненный назад; 3а и 3в, сливаясь, образуют изогнутый зуб. Замочная площадка довольно широкая.

9. Группа *P. milium* = *Tetragonocyclus* subgen. n.; типовой вид *Pisidium milium* Held, 1836 (non auct.) = *P. milium* var. *oidaleum* C. G. Westerlund in C. Å. Westerlund, 1890.

Раковина гладкая, овально четырехугольная, с мало сдвинутыми назад умеренно выступающими макушками. Зуб 2 прямой, 4а и 4в образуют прямой зуб, параллельный 2-му и протяжению замочного края, также расположены 3а и 3в, замочная площадка узкая и зубы 2 и 3 лежат у ее внутреннего края.

10. Группа *P. lilljeborgi* = *Arcteuglesa* subgen. n.; типовой вид *Pisidium lilljeborgi* Clessin, 1876.

Раковина гладкая, овальная или округлая, с сильно сдвинутыми назад умеренно или сильно выступающими макушками. Зуб 2 изогнут, 4в развит, иногда слабо, 4в прямой, наклонен назад, 3а и 3в образуют изогнутый зуб, замочная площадка неширокая. Лигаментная ямка умеренно широкая или узкая.

Род *Neopisidium* отчетливо распадается на 2 группы. В 1-ю входят *N. moitessierianum* (Palad.), *N. torquatum* (Stelf.) — типовой вид рода, а также *N. tenuilineatum* (Stelf.) вместе с близкими к нему видами. Отнесение *N. tenuilineatum* к роду *Odhneripisidium* (Kuiper, 1962a) не оправдано, так как у этого вида 1 сифон, тогда как у видов *Odhneripisidium* их 2. Названные виды имеют много общего в форме раковины и замка и, естественно, объединяются в подрод *Neopisidium* s. str. В другой подрод — *Conventus* subgen. n. включается лишь 1 европейский вид *Pisidium conventus* Clessin, 1877 — типовой для подрода.

Этот подрод можно охарактеризовать следующим диагнозом. Раковина гладкая, овальная, с мало сдвинутыми назад слабо или умеренно выступающими макушками. Зуб 2 короткий, слабо изогнутый, 4а почти полностью редуцирован, 4в прямой, почти параллельный протяжению замочной площадки, 3а и 3в слиты в очень слабо изогнутый зуб, замочная площадка довольно узкая.

ОБЗОР ВИДОВОГО СОСТАВА

Род *Euglesa*

Euglesa (Cinguli pisidium) bohémica (Westerlund, 1890)

(рис. 2, 1)

Описан (Westerlund, 1890) как разновидность *E. nitida*. Несмотря на краткость диагноза и отсутствие рисунка, можно отметить, что форма, точно соответствующая первоописанию, довольно резко отличается от настоящих *E. nitida* (рис. 2, 2) более плоской раковиной и узкими макушками, более развитой скульптурой и некоторыми особенностями замка. 3в у *E. nitida* более наклонен, заметно утолщен и раздвоен. От другого близкого вида *E. fedderseni* (West.) (рис. 2, 3), описанного также Вестерлюндом как форма *Pisidium nitidum* var. *fedderseni* (Westerlund,

1890), *E. bohémica* отличается более выпуклой раковиной (при той же высоте), развитой скульптурой и более прямыми зубами 2 и 3 (у *E. fedderseni* зуб 3в такой же, как у *E. nitida*, а зуб 2 изогнут еще сильнее). Все сказанное позволяет рассматривать *E. bohémica* как самостоятельный вид.



Рис. 2. Виды подродов *Cingulipisidium*, *Costopisidium*, *Arcteuglesa* и *Henslowiana* (а — вид справа, б — сзади, в — замок; масштабная линейка относится к рисункам раковин — замки увеличены вдвое сильнее)
 1 — *E. bohémica* (Большой Карабулак), 2 — *E. nitida* (окрестности Познани), 3 — *E. fedderseni* (синтип), 4 — *E. crassa* (Большой Карабулак), 5 — *E. infirmicostata* (голотип), 6 — *E. humerosa* (голотип), 7 — *E. dupuiana* (Большой Карабулак), 8 — *E. henslowiana* (затон р. Бузан), 9 — *E. suecica* (окрестности Познани), 10 — *E. tenuisculpta* (голотип), 11 — *E. difficilis* (голотип), 12 — *E. ostroumovi* (голотип)

В ильмене Большой Карабулак *E. bohémica* имеет мозаичное распространение, иногда заходит в полынную зону. Обычна в прибрежье на алевритово-песчаных грунтах с растительными остатками. Плотность иногда достигает 10—15 экз/м² (май 1967 г.).

Euglesa (Costopisidium) crassa (Stelfox, 1918)

(рис. 2, 4)

Описан первоначально как форма *Euglesa nitida* (Stelfox, 1918). Имеющиеся в нашем распоряжении экземпляры точно соответствуют первоописанию и приведенному там же изображению. Совпадают они и с экземплярами из окрестностей г. Познань² (Польша), определенными Куйпером как *Pisidium nitidum* var. *crassa*. Значительные отличия *E. crassa* и *E. nitida* в форме и скульптуре раковины, а также в строении замка заставляют не только считать их разными видами, но и относить к разным под родам. Видовая самостоятельность *E. crassa* подтверждается также совместными находжениями ее с *E. nitida* в прибрежных участках Курского залива близ пос. Рыбачий (Калининградская обл.), где никаких переходов между ними не наблюдается.

В дельте Волги *E. crassa* — один из широко распространенных видов — обитателей проточных водоемов. В ильмене Большой Карабулак живет на слабо заиленных грунтах, в проточных местах, например у устья протоки Хурдун; в заводях отсутствует. Плотность незначительная — 3—4 экз/м², иногда увеличивается (май, сентябрь).

Euglesa (Costopisidium) infirmicostata sp. n.

(рис. 2, 5)

Раковина округло-треугольная (высота составляет 0,84 длины), с узкими слегка торчащими макушками, отстоящими от заднего края раковины на расстояние 0,27 ее длины. Передний край в верхней части косо усеченный, в нижней — суженный и плавно закругленный. Задний край неравномерно закругленный, а верхней части косо усеченный. Брюшной край закругленный, переходит в передний и задний края без уголков, спинной край слабо изогнут, при переходе в передний и задний края образует закругленные углы. Наиболее выступающие точки переднего и заднего краев расположены на уровне границы нижней трети высоты раковины. Изменения выпуклости раковины с увеличением высоты фронтального сечения выражаются следующими величинами³ (в мм): 1,0—0,2; 1,5—0,3; 2,0—0,4; 2,5—0,6; 2,9—0,8. Поверхность раковины покрыта сглаженными концентрическими ребрами, более четкими в средней части створки. Замочная площадка относительно широкая. Зубы: 2 изогнут сравнительно сильно, задняя часть его резко наклонена вентрально, 4а почти редуцирован, 4в наклонен назад, 3а и 3в образуют изогнутый зуб, причем 3в несколько утопчен и раздвоен на конце, АII толще более короткого PII и AI длиннее, чем AIII и PIII. Лигаментная ямка довольно широкая и короткая. Голотип⁴ имеет размеры (мм): длина 2,9, высота 2,5, выпуклость (одна створка) — 0,8. Типовое местонахождение: авандельта Волги, побережье о-ва Черновой Очиркин, проба 1,9.IX 1968 (Пирогов).

От *E. crassa* описываемый вид отличается заметно более уплощенной раковинной (при одинаковой высоте), треугольными ее очертаниями и более изогнутым зубом 3. От *E. pulchella* вид отличается очень узкими макушками и более слабыми ребрами.

В ильмене Большой Карабулак встречается довольно часто у зарослей ежеголовки и тростника на песчаном, заиленном грунте, с массой растительных остатков, иногда на плотных илах, по преимуществу в заводях ильмена. Плотность 10—20 экз/м².

² Сборы Л. Бергера, любезно переданные им Я. И. Старобогатову.

³ Здесь и далее в подобных случаях первая цифра в каждой паре — высота фронтального сечения, вторая — выпуклость одной створки.

⁴ Голотипы всех описанных в статье видов хранятся в коллекциях Зоологического института АН СССР и имеют коллекционный номер 1. Число паратипов в описаниях новых видов мы не указываем; для каждого вида оно составляет несколько десятков.

Euglesa (Arcteuglesa) humerosa
Pirogov et Starobogatov in Timm, 1974

(рис. 2, 6)

Поскольку составленное нами описание уже опубликовано в работе Тимм (Timm, 1974), мы ограничимся здесь лишь более подробными сведениями о голотипе и сравнительными замечаниями. Голотип имеет размеры (мм): длина — 2,1, высота — 1,8, выпуклость (одна створка) — 0,7. Типовое местонахождение — пересыхающий ерик у с. Барановка (у ответвления р. Бузан) 23.VII 1968 (Старобогатов, Пирогов). От *E. lilljeborgi* отличается меньшими размерами, более выпуклой раковиной (при той же высоте), гораздо более широкой лигаментной ямкой и более длинным зубом 4.

В ильмене Большой Карабулак распространен совместно с предыдущим видом у его западного берега. Плотность незначительная (до 4 экз/м²). Известен также из подобных же биотопов ильмена Малый Карабулак.

Euglesa (Henslowiana) dupuiana (Normand, 1854)

(рис. 2, 7).

Вследствие сходства формы и размеров раковины и наличия складочек на макушках обычно рассматривается как синоним *E. henslowana* (Shepp.). Мы, однако, можем констатировать, что от *E. henslowana* (рис. 2, 8) обсуждаемый вид существенно отличается менее удлинённой и более выпуклой (при тех же размерах) раковиной и более сильно сдвинутыми назад макушками, отстоящими от заднего края раковины на расстояние, равное 0,25 ее длины (у *E. henslowana* — 0,28—0,29). Складки могут отсутствовать. Задний край раковины *E. dupuiana* короткий, несколько усеченный (у *E. henslowana* он широкий и равномерно закругленный). Отношение высоты раковины к ее длине 0,86, а у *E. henslowana* — 0,82. Имеются существенные отличия в строении замка. у *E. henslowana* передняя и задняя части зуба 2 равны, зуб изогнут почти под прямым углом. У *E. dupuiana* передняя часть его вытянута, длиннее задней, которая изогнута резко книзу под прямым, несколько закругленным углом. Встречаясь совместно в дельте Волги, они переходов не дают. В ильмене Большой Карабулак *E. dupuiana* обитает на песчано-илистом и илистом грунте в центральной части водоема. Иногда плотность поселений составляет 80 экз/м².

Euglesa (Henslowiana) suecica (Clessin in Westerlund, 1873)

(рис. 2, 9)

Первоначально описан как разновидность *E. henslowana*, но отличается от него более укороченной раковиной (по контурам несколько напоминающей раковину *E. lilljeborgi* — см. например Odhner, 1929) и очень мало изогнутыми кардинальными зубами. Практически теми же особенностями отличается он и от *E. dupuiana*. Кроме того, предельные размеры особей *E. suecica* всегда меньше, чем у 2 названных видов. Идентичность нашей формы *P. henslowanum* var. *suecicum* подтверждается хорошим соответствием наших экземпляров описанию Клессина (Clessin, 1877), в том числе и соответствием всех пропорций раковины.

В ильмене Большой Карабулак более редок, чем *E. dupuiana*. Обнаружен единично в 1972 г. В дельте Волги обитает в затонах, в пересыхающих до отдельных луж ериках, иногда в протоках с замедленным течением. Грунты обычно песчаные, несколько заиленные, с растительными остатками.

Euglesa (Henslowiana) tenuisculpta Pirogov et Starobogatov
in Timm, 1974

(рис. 2, 10)

Описан в работе Тимм (Timm, 1973). Голотип имеет размеры (мм): длина — 3,0, высота — 2,5, выпуклость (одна створка) — 0,9. Типовое местонахождение — ильмень Большой Карабулак, глубина 2 м, плотный серый ил, V 1969 г. (Пирогов). От *E. henslowiana* и *E. dupuiana* отличается более вздутой раковиной (при той же высоте), более треугольной ее формой и заметно меньшими предельными размерами, а от *E. suecica* — формой раковины (что хорошо видно из сопоставления рис. 2, 9 и 2,10). В ильмене Большой Карабулак обитает на илистых грунтах, заросших погруженной растительностью. Плотность доходит до 15—30 экз/м². Обнаружен также в ильмене Малый Карабулак в аналогичном биотопе.

Euglesa (Henslowiana) difficilis

Pirogov et Starobogatov in Timm, 1974

(рис. 2, 11)

Описан в работе Тимм (Timm, 1974). Голотип имеет размеры (мм): длина — 3,0, высота — 2,6, выпуклость (одна створка) — 1,1. Типовое местонахождение: Култук Сазаний (Астраханский заповедник, Дамчикский участок), глубина 1,15 м, песчаный, слегка заиленный грунт с большим количеством растительных остатков, 21.VI 1969 (Пирогов). От *E. suecica* отличается более вытянутой раковиной, более сильно выступающими макушками и более тонкими латеральными зубами. От *E. henslowiana*, *E. dupuiana* и *E. tenuisculpta* отличается гораздо более выпуклой раковиной (при той же высоте) и более сильно выступающими макушками. В ильмене Большой Карабулак встречается на заиленных, богатых растительными остатками грунтах в зарослях погруженной и надводной растительности. Плотность незначительна (2—4 экз/м²). Встречается в аналогичных биотопах култучной зоны дельты Волги.

Euglesa (Henslowiana) ostroumovi sp. n.

(рис. 2, 12)

Раковина удлиненно-овально-треугольная (высота составляет 0,8 длины), со сравнительно узкими, мало выступающими макушками, отстоящими от заднего края на расстоянии 0,34 ее длины. Передний край раковины заметно сужен и неравномерно закруглен. Задний край широкий, несколько усеченный. Брюшной край закругленный, переходит в передний и задний края без уголков. Спинной край в примакушечной части прямой, почти параллельный продольной оси раковины; при переходе в передний и задний края образует едва заметные уголки. Наиболее выступающая точка переднего края расположена немного выше, заднего — немного ниже середины высоты раковины. Изменения выпуклости раковины с высотой фронтального сечения выражаются следующими величинами: 1,0—0,3; 1,5—0,4; 2,0—0,6; 2,5—0,8; 2,7—1,0. Поверхность раковины тонко и неравномерно исчерчена. Замочная площадка довольно широкая. Зубы: 2 слабо и равномерно изогнут, 4а полностью редуцирован, а 4в наклонен назад и на конце утолщен; 3а и 3в примерно одинаковой длины и образуют изогнутый под тупым углом зуб; 3в наклонен назад и раздвоен. АII и PII довольно толстые и короткие, АIII и PIII тонкие, меньше и тоньше АI и P I. Лигаментная ямка довольно широкая и короткая. Голотип имеет размеры (мм): длина — 3,2, высота — 2,7, выпуклость (одна створка) 1,0. Типовое местонахождение — побережье протоки Камызяк у пос. Кировской Астраханской обл., глубина 1,5 м, песок с илом, VII 1968 (Пирогов и Старобогатов).

От *E. henslowiana* резко отличается большей выпуклостью при той же высоте. От остальных названных выше видов (кроме *E. dupuiana*) — значительно меньшей выпуклостью, менее выступающими макушками и почти прямой верхней частью переднего края. Последней особенностью, а также несколько большей вытянутостью раковины и менее изогнутым зубом 3 вид отличается и от *E. dupuiana*. В дельте Волги — довольно

широко распространенный вид, обитающий как в основных рукавах (Камызяк, Старая Волга), так и в воложках (Дурновская). В ильмене Большой Карабулак встречается на участках, где сказывается проточность, на илисто-песчаном грунте малочислен (плотность 1—5 экз/м²). В тех же биотопах отмечен и в ильмене Малый Карабулак.

Euglesa (Cymatocyclas) supiniformis sp. n.

(рис. 3, 1)

Раковина треугольно-овальная (высота составляет 0,89 длины), с узкими, сильно выступающими макушками, отстоящими от заднего края раковины на расстояние 0,32 ее длины. Передний край круто падает и неравномерно закруглен. Брюшной край закругленный, переходит в передний и задний края без углов. Спинной край широко закругленный, плавно переходит в задний, а на переходе в передний образует едва заметный уголок. Наиболее выступающая точка переднего края находится несколько ниже

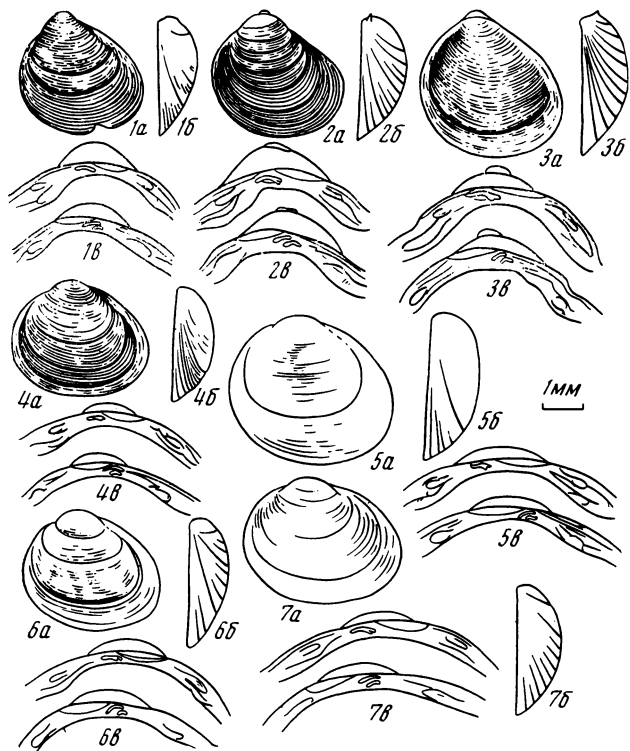


Рис. 3. Виды подродов *Cymatocyclas* и *Casertiana* (буквенные обозначения и масштабы те же, что на рис. 2)

1 — *E. supiniformis* (голотип), 2 — *E. supina* (затон р. Бузан),
3 — *E. conica* (окрестности Познани), 4 — *E. casertana* (Б. Карабулак), 5 — *E. globularis* (сиптип), 6 — *E. acuminata* (сиптип),
7 — *E. fossarina* (сиптип)

середины, а задняя — на середине высоты раковины. Изменения выпуклости раковины с высотой фронтального сечения выражаются следующими величинами: 1,0—0,3; 1,5—0,4; 2,0—0,6; 2,5—0,8; 2,8—1,0. Поверхность раковины покрыта довольно четкими неправильными линиями. Замочная площадка сравнительно широкая; зубы: 2 — изогнут, его передняя часть короче и толще задней, наклоненной назад; 4а и 4в, а также 3а и 3в, сливаясь попарно, образуют плавно изогнутые зубы; АII и PII сравнительно короткие, сильно выступающие, АI значительно крупнее и длиннее АIII, P I и PIII тонкие, длинные, P I длиннее PIII. Лигаментная ямка сравнительно короткая и широкая. Голотип имеет размеры (мм): длина — 2,8, высота — 2,5, выпуклость (одна створка) — 1,0. Типовое местонахождение — ильмень Большой Карабулак, глубина 2,5 м, ил, 17.V 1969 (Пирогов).

От *E. supina* (A. Schm.) (рис. 3, 2) отличается более узкими макушками и менее изогнутыми кардинальными зубами. От *E. conica* (Вау-

don) (рис. 3, 3), вида обычно рассматриваемого как синоним *E. supina*, но при совместных с ним нахождениях в дельте Волги не образующего никаких переходных форм, *E. supiniformis* отличается более выступающими макушками, неправильной скульптурой и строением замка. В ильмене Большой Карабулак вид обитает в центральной части на илистых грунтах. Плотность 10—30 экз/м².

Euglesa (Casertiana) casertana (Poli, 1791)

(рис. 3, 4)

Идентичность найденной нами формы *Cardium casertanum* подтверждается хорошим соответствием ее описанию и изображению Эллисом (Ellis, 1940). Следует отметить, что группа видов, обычно объединяемая под названием «*Pisidium casertanum*», крайне велика и разнообразна, и не случайно этот вид числится распространенным почти по всему Земному шару и обитающим как в тропиках, так и в Арктике. В европейской части СССР наиболее обычными видами этой группы будут *E. globularis* (Clessin in Westerlund, 1873) (рис. 3, 5), *E. acuminata* (Clessin in Westerlund, 1873) (рис. 3, 6), *E. fossarina* (Clessin, 1877) (рис. 3, 7). Два первых отмечены и в дельте Волги. Отличия этих видов хорошо видны на прилагаемых рисунках.

В ильмене Большой Карабулак вид встречается довольно часто на заиленном грунте с растительными остатками и ракушкой в зарослях ежеголовки и тростника, часто в заводях. Плотность 6—8 экз/м². Отмечен также в прибрежных зарослях островов авандельты.

Род *Neopisidium*

Neopisidium (Neopisidium) moitessierianum (Paladilhe, 1866)

(рис. 4, 1)

Идентичность волжской формы *N. moitessierianum* хорошо подтверждается ее соответствием всем описаниям и изображениям, сделанным по французским материалам. Важно подчеркнуть, что *N. torquatum* (Stelfox, 1918), обычно рассматриваемый как синоним *N. moitessierianum*, на самом деле — особый вид, отличающийся более выпуклой раковинной и формой кардинальных зубов (рис. 4, 2). Так как у Стельфокса (Stelfox, 1918) под названием *P. parvulum* = *P. torquatum* изображено 2 вида, за настоящий *P. torquatum* мы принимаем вид, изображенный на pl. 8, fig. 14—17.

В дельте Волги *N. moitessierianum* — широко распространен, обитает в самых разнообразных проточных водоемах, в том числе в проточ-

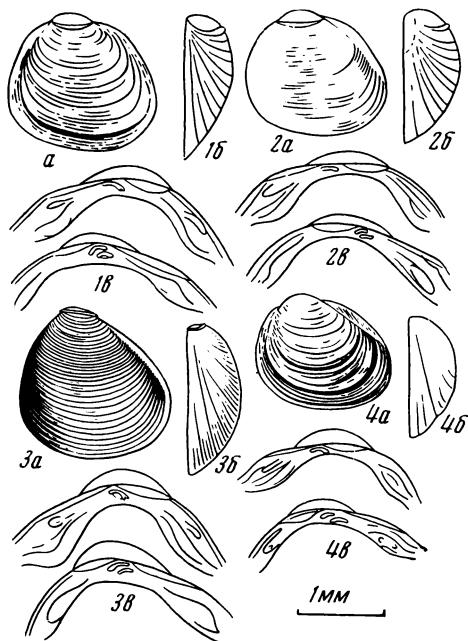


Рис. 4. Виды рода *Neopisidium* (буквенные обозначения те же, что на рис. 2; масштабная линейка относится к рисункам раковин, замки увеличены в 1,75 раз сильнее) 1 — *N. moitessierianum* (авандельта Волги), 2 — *N. torquatum* (окрестности Познани), 3 — *N. irigonum* (Дурновская воложка), 4 — *N. tenuilineatum* (авандельта Волги).

ных ильменях, каким является и Большой Карабулак. Плотность обычно высокая — 40—50 экз/м². Предпочитает песчанистые грунты, иногда плотные илы, не заросшие растительностью. В ильмене Большой Карабулак наиболее часто встречается у впадения притока Хурдун и в наиболее проточных местах.

*Neopisidium (Neopisidium) trigonum*⁵ (Locard, 1893)

(рис. 4, 3)

Этот вид существенно отличается от *N. moitessierianum* и *N. torquatum* треугольной, более выпуклой раковины и строением зубов замка. Постоянно встречается совместно с предыдущим видом, не образуя переходов. Самый широкораспространенный из *Pisidiidae* дельты вид. Встречается в самых разнообразных водоемах, за исключением пересыхающих. Поселяется на тех же грунтах, что и *N. moitessierianum*. Плотность значительная, иногда 80—100 экз/м².

Neopisidium (Neopisidium) tenuilineatum (Stelfox, 1918)

(рис. 4, 4)

Принадлежность наших экземпляров к этому виду хорошо подтверждается соответствием их описанию и рисунку Стельфокса (Stelfox, 1918: 296, pl. 8, fig. 10—13). Важно отметить, что рисунки 6—9 той же таблицы принадлежат уже другому виду. В ильмене Большой Карабулак встречается совместно с *N. trigonum* и *N. moitessierianum*, значительно уступая им в обилии (плотность 4—6 экз/м²).

В ильмене Большой Карабулак представители мелких *Pisidiidae* имеют весьма мозаичное распределение, зависящее, в первую очередь, от грунта и степени проточности водоема. Большое значение в этом отношении имеют также развитие и состав водной растительности (в настоящее время ильмень на 90—98% зарастает погруженной растительностью, а в прибрежье имеются мощные заросли тростника, рогоза и ежеголовки). Так, *Euglesa supiniformis*, *E. tenuisculpta* и *E. dupuiana* обитают в основном на серых плотных илах центра водоема и в восточной его части. Общее количество двустворок в этих местах 50—300 экз/м². Естественно, совместно с указанными 3 видами встречаются в сборах и другие, например, *E. casertana*, *E. infirmicostata*, представители рода *Neopisidium*. В то же время основным биотопом *E. casertana* следует считать заводи и прибрежные участки ильменя с развитыми зарослями и песчано-илистыми грунтами, содержащими большое количество растительных остатков. Напротив, виды *Neopisidium* приурочены к проточным, слабо зарастающим погруженной растительностью местам, имеющим песчанистые или чисто илистые грунты, в ильмене — это устья протоки Хурдун и ерика Мултача, а также центр водоема. В прибрежных зарослях, помимо *E. casertana*, зарегистрированы *E. humerosa*, *E. bohémica*, *E. infirmicostata*. Совместно с видами рода *Neopisidium* обычно обитают *E. crassa*, иногда *E. suecica* и *E. ostroumovi*. В пойменной зоне обнаружен единственный вид *E. bohémica*. По-видимому, его активная жизнедеятельность здесь зависит от времени существования полостей и ограничена 2—2,5 мес. Количество мелких двустворок на песчано-илистых грунтах с растительными остатками: в северной части водоема — до 600 экз/м², в западной — 20—30 экз/м².

Большинство ильменей Западного ильменно-бугрового района лишено такого богатого набора видов, а во многих из них мелкие двустворки

⁵ Именно этот вид изображен Эллисом (Ellis, 1940, fig. 22, pl. 6, fig. 48) под названием *P. moitessierianum*.

отсутствуют полностью, что связано с режимом этого типа водоемов дельты. В настоящее время, в связи с зарегулированием стока Волги, эволюция ильменей значительно ускорилась. Так, за 12-летний период (1958—1970 гг.) Большой Карабулак перешел в вальватную стадию (Покровская, 1966; Пирогов, 1972). Не исключено, что в составе фауны мелких Pisidiidae этого водоема в ближайшее время произойдут значительные изменения, которые в первую очередь, скажутся на уменьшении числа реофильных видов и увеличении числа стагнофилов.

ЛИТЕРАТУРА

- Кривошеина Л. В. и Старобогатов Я. И., 1973. Состав и зоогеографическая характеристика пресноводной малакофауны горной части бассейна верхнего Иртыша, Зоол. ж., 52, 3: 348—355.
- Логвиненко Б. М. и Старобогатов Я. И., 1971. Кривизна фронтального сечения створки как систематический признак у двустворчатых моллюсков, Научн. докл. Высшей школы, Биол. науки, 5: 7—10.
- Невесская Л. А., Скарлато О. А., Старобогатов Я. И. и Эберзин А. Г., 1971. Новые представления о системе двустворчатых моллюсков, Палеонтол. ж., 2: 3—20.
- Пирогов В. В., 1972. Малакофауна ильменя Большой Карабулак (дельта Волги), Гидробиол. ж., 8, 6: 88—96.
- Покровская Т. Н., 1966. К исследованию донной фауны западных ильменей Волжской дельты, Гидробиол. ж., 2, 4: 25—31.
- Старобогатов Я. И., 1970. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов земного шара: 1—372, Изд-во «Наука», Л.
- Boettger C. R., 1961. Zur Systematik der in die Gattung *Pisidium* C. Pfeiffer gerechneten Muscheln, Arch. Molluskenk., 90: 227—248.—1962. Zusätze zu C. R. Boettger «Zur Systematik der in die Gattung *Pisidium* C. Pfeiffer gerechneten Muscheln», Arch. Molluskenk., 91: 63—66.
- Bowden J. and Heppel D., 1968. Revised list of British Mollusca 2. Unionacea — Cardiacea., J. Conchol., 26: 237—272.
- Clessin S., 1877. Die Familie Cycladeen. Martini und Chemnitz Systematische Conchylien-Cabinet, 9, 3: 1—283, Nürnberg.
- Ellis A. E., 1940. The identification of the British species of *Pisidium*, Proc. Malacol. Soc. London, 24, 2: 44—88.
- Jenyns L., 1832. A monograph of the British species of *Cyclas* and *Pisidium*, Trans. Cambridge Philosoph. Soc., 4, 2: 289—311.
- Kuiper J.-G.-J., 1962. Note sur la systematique des pisides, J. conchyliol., 102: 53—57.—1962a. Systematische Stellung und geographische Verbreitung von *Pisidium tenuilineatum*, Arch. Molluskenk., 91: 173—181.—1964. Ist *Galileja tenebrosa* ein *Pisidium*? Arch. Molluskenk., 93: 181—185.—1965. Familie Pisidiidae, In: A. W. Janssen en E. F. de Vogel, Zoetwatermollusken van Nederland: 95—111, Amsterdam.
- Leach W. E., 1852. Molluscorum Britanniae Synopsis. A synopsis of the Mollusca of Great Britain arranged according to their natural affinities and anatomical structure. I—XVI: 1—376, London.
- Odhner N. H., 1929. Die Molluskenfauna des Takern, Sjön Tåkerns Fauna och Flora (Stockholm), 8: 1—129.
- Stelfox A. W., 1918. The *Pisidium* fauna of the Grand Junction canal in Herts and Bucks, J. Conchol., 15: 289—304.
- Timm V., 1974. The Pisidiidae of lake Võrtsjärv. Estonian Contribution of IBP. 4: 201—262.
- Turton W., 1840. A manual of the land and freshwater shells of the British Islands. I—IX: 1—324. Ed. by J. E. Gray, London.
- Westerlund C. A., 1890. Fauna der in der Paläarktischen Region lebenden Binnenconchylien. VII Malacozoa Acephala. Lund: 1—319, 1—15, 1—16.

SMALL BIVALVES OF THE FAMILY PISIDIIDAE FROM THE BOLSHOI KARABULAK BAYOU IN THE VOLGA DELTA

V. V. PIROGOV and Ya. I. STAROBOGATOV

Astrakhan State Reservation and Zoological Institute, USSR Academy of Sciences
(Leningrad)

Summary

Small representatives of the family Pisidiidae in which the inner ligament layer is separated from the outer one constitute an independent subfamily Euglesinae including 3 genera: *Odhneripisidium* Kuiper, 1962; *Neopisidium* Odhner, 1921 and *Euglesa* Leach in Jenyns, 1832. Considerations are given for availability and validity of the latter generic name and possibility of its dating by 1832, rather than by 1852. It is suggested to divide the genus *Euglesa* in 10 subgenera which correspond to usual groups of species (or species in extremely broad sense): *Euglesa* s. str. (group *Pisidium personatum*), *Henslowiana* (group *P. henslowanum*), *Cymatocyclas* (group *P. supinum*), *Casertiana* (group *P. casertanum*), *Cyclocalyx* (group *P. obtusale* — *P. hibernicum*), *Pseudeupera* (group *P. subtruncatum*), *Cingulipisidium* subgen. n. (group *P. nitidum*), *Costopisidium* subgen. n. (group *P. pulchellum*), *Tetragonocyclas* subgen. n. (group *P. milium*), *Arcteeuglesa* subgen. n. (group *P. lilljeborgi*). The genus *Neopisidium* is divided in 2 subgenera: *Neopisidium* s. str. (group *P. moitessierianum* — *P. tenuilineatum*) and *Conventus* subgen. n. (*P. conventus*). In all, 10 species of the genus *Euglesa* and 3 species of the genus *Neopisidium* were found in the Bolshoi Karabulak bayou; 3 species (*E. infirmicostata*, *E. difficilis* and *E. supiniformis*) are described as new. Differences of all the species found are considered in detail. Some of them occur in the ooze of the bayou central part, others in the zone of coastal thicket; there is a reophilous complex in the zone of currents as well.
