

УДК 574

«ПРАВИЛО ОЗЕРА» И ДРУГИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ В РАСПРОСТРАНЕНИИ ОБЫКНОВЕННОЙ ЖЕМЧУЖНИЦЫ *MARGARITIFERA MARGARITIFERA*

И. Ю. Попов

Санкт-Петербургский государственный университет

На основе выполненных на территории Новгородской и Ленинградской областей работ обсуждаются особенности рек, в которых обитают обыкновенные жемчужницы: в северной части ареала жемчужницы встречаются в реках, вытекающих из озер, а не болот и родников; на большей части ареала жемчужницы не обитают в жесткой воде, хотя выдерживают некоторое повышение жесткости при антропогенном воздействии; места промысла жемчуга, указанные в архивных источниках, не дают точной информации о распространении жемчужниц (наиболее точны сведения источников XIX века и более ранних); жемчужницы крайне редко сосуществуют с другими видами двустворчатых; реки, в которых обитают жемчужницы, имеют комплекс специфических микробиотопов. Охарактеризованные особенности позволяют вести эффективный поиск популяций жемчужниц на территории России.

К л ю ч е в ы е с л о в а: жемчужница, лососевые рыбы, распространение.

I. Yu. Popov. “LAKE RULE” AND OTHER REGULARITIES IN THE DISTRIBUTION OF THE FRESHWATER PEARL MUSSEL *MARGARITIFERA MARGARITIFERA*

Based on surveys in the Leningrad and Novgorod Regions the peculiarities of pearl mussel habitats are discussed: rivers with pearl mussels in the northern part of the range take source in lakes, but not from springs or mires; archival data on pearl fishing do not provide any exact information on pearl mussel distribution (data from 19th century and earlier sources are the most specific); in most of their range pearl mussels do not inhabit rivers with hard water although they can endure some increase in water hardness caused by human impact; pearl mussels rarely coexist with other freshwater bivalves (some cases of such coexistence have appeared because of man-induced changes in river ecosystems); rivers with pearl mussels feature a complex of specific microhabitats. With these patterns in mind one can more efficiently search for pearl mussel populations in Russia.

Ke y w o r d s: freshwater pearl mussel, salmonid fishes, distribution.

Введение

Пресноводные жемчужницы в Европе в настоящее время вымирают – быстро сокращается их численность и ареал [Araujo, Ramos, 2001].

В европейских странах прилагаются большие усилия для сохранения этого вида, однако из-за разрушения среды обитания предпринимаемые меры редко бывают эффективными – для этого обычно необходима большая работа по преоб-

разованию русла рек и интенсивное искусственное выращивание [Altmüller, Dettmer, 2006]. В нашей стране большая часть популяций европейских жемчужниц оказались забытыми на долгое время. Несколько столетий или, возможно, десятилетий назад они интересовали искателей жемчуга и заготовителей перламутра, но из-за снижения спроса на это сырье и сокращения численности жемчужниц интерес постепенно пропал. Биологические исследования при этом проводились в незначительном объеме, большая часть популяций не исследовались вовсе. Сведения о распространении данного вида требуют актуализации. Для выполнения этой работы необходимо исследование рек, в которых обитают атлантический лосось, *Salmo salar*, или кумжа, *Salmo trutta*: жемчужницы могут обитать только в таких реках, поскольку личинки жемчужниц паразитируют на жабрах указанных рыб. Но это не значит, что в любой лососевой или кумжевой реке есть жемчужницы. Они встречаются довольно редко. На северо-западе России реки, в которых размножаются лососевые рыбы, исчисляются сотнями. Их общая протяженность составляет тысячи километров. Тщательный и полный осмотр дна каждой реки с целью поиска жемчужниц, очевидно, невозможен в обозримом будущем. Возникает вопрос: как выявить среди них те, в которых могут обитать жемчужницы? В ходе исследований на территории Ленинградской и Новгородской областей удалось охарактеризовать некоторые особенности их местообитаний, которые позволяют существенно сузить круг поисков. Среди них наиболее примечательно «правило озера»: все реки с жемчужницами вытекают из озер; в реках же, которые вытекают из болот или родников, жемчужниц нет, хотя лососевые рыбы зачастую обитают. В настоящей работе представлена характеристика деталей «правила» и другие результаты поиска популяций жемчужницы.

Материалы и методы

Почти вся территория Ленинградской и Новгородской областей покрыта густой сетью рек и ручьев. Во многих из них обитают лососевые рыбы – преимущественно кумжа. В полноводных реках, впадающих в Ладогу и в Балтийское море, обитает и атлантический лосось. До настоящего исследования информации о популяциях жемчужниц этой территории было крайне мало. В коллекции Зоологического института РАН есть лишь шесть образцов из четырех рек. Они исследовались вместе с другими в таксономическом контексте, в результате чего было выявлено три вида европейских жемчужниц – удлинен-

ная, *M. elongata*, североευропейская, *M. borealis* и жемчугоносная, *M. margaritifera* [Bogatov et al., 2003; Prosorova, 2004]. Такой вариант номенклатуры до сих пор иногда используется в России, хотя постепенно утверждается мнение, что вид жемчужниц всего один – такой же, как и в остальной части Европы, *Margaritifera margaritifera* [Сергеева и др., 2008; Болотов и др., 2013].

Для выявления местообитаний жемчужниц первоначально был составлен список рек, в которых регистрировались поимки лососевых рыб. Его основой послужили списки, представленные в решениях местной администрации (1976, 1977) об учреждении водоохранных зон. Они дополнялись на основе опросов, наблюдений и архивных источников (отчеты рыбинспекции, ФГУ Севзапрыбвод, личные архивы). Указания на наличие жемчужниц также отыскивались с помощью архивных, опросных и литературных данных, а также путем оценки гидрологических и гидрохимических особенностей рек: жемчужницы обитают обычно в небольших чистых реках с мягкой водой и песчано-каменистым грунтом на глубине не более 2 м [Araújo, Ramos, 2001; Degermen et al., 2009]. В реках, где обнаружение жемчужниц представлялось вероятным, обследовались участки с быстрым течением: осматривались выбросы мертвых раковин в нижней части порогов и по берегам рек, проводилось обследование дна с помощью акваскопа – осматривались участки площадью 500–1000 м² [подробнее: Попов, Ostrovsky, 2013].

Результаты и обсуждение

Было установлено, что поимки лососевых рыб регистрировались в 254 реках Ленинградской и Новгородской областей. Из них было обследовано 80 рек, и жемчужницы найдены только в 8 (табл. 1; рис.). По-прежнему нет никакой возможности произвести достаточно полное исследование речного дна всех рек. Реки настолько многочисленны и труднодоступны, особенно на востоке Ленинградской области, что подобными поисками можно заниматься неопределенно долго. Даже в Западной Европе, где жемчужницы длительное время исследуются и вся территория хорошо освоена, изредка обнаруживаются неизвестные ранее популяции [Csar et al., 2012]. Тем не менее полученные данные позволяют сделать некоторые обобщения.

«Правило озера»

Оказалось, что все реки с жемчужницами вытекают из озер, а не из болот и родников. При этом что реки с истоками в озерах и не в озерах

Таблица 1. Реки Ленинградской и Новгородской областей, обследованные на наличие жемчужницы *M. margaritifera*

Реки, в которых обнаружены жемчужницы (8)	Реки, в которых жемчужницы не обнаружены					
	Реки, указанные в архивах как места промысла жемчуга или их притоки (22)		Реки, в которых жемчужницы, вероятно, отсутствуют по естественным причинам (47)		Реки, по которым есть косвенные данные о наличии жемчужниц в недавнее время (3)	
<i>Гладышевка</i> <i>Охта</i> <i>Пейпия</i> <i>Рошинка</i> <i>Сестра</i> <i>Хоринка</i> <i>Шоткуса</i> <i>Янега</i>	<i>Бурга</i> <i>Вишера</i> <i>Волма</i> <i>Каменка</i> <i>Гремячья</i> <i>Кренично</i> <i>Ланошенка</i> <i>Лонница</i> <i>Лужонка</i> <i>Льянная</i> <i>Полометь</i>	<i>Холова</i> <i>Хуба</i> <i>Чересица</i> <i>Черная1</i> <i>Черная2</i> <i>Черная3</i> <i>Чернорученка</i> <i>Шегринка</i> <i>Явань</i> <i>Яймля</i> <i>Ярынья</i>	<i>Азика</i> <i>Ащина</i> <i>Б.Рыбежка</i> <i>Великая</i> <i>Верхняя Курба</i> <i>Видонь</i> <i>Вилига</i> <i>Воронка</i> <i>Вруда</i> <i>Вуокса Городенка</i> <i>Долгая</i> <i>Капша</i> <i>Кондега</i> <i>Копорка</i>	<i>Корнушручей</i> <i>Кузра</i> <i>Лемовжа</i> <i>Ленивец</i> <i>Лосевка</i> <i>Луга</i> <i>Люблинка</i> <i>М. Рыбежка</i> <i>Н. Курба</i> <i>Оредеж</i> <i>Оять</i> <i>Паша</i> <i>Приветненка</i> <i>Савинка</i> <i>Сара</i> <i>Сарка1</i>	<i>Сарка2</i> <i>Сарка3</i> <i>Систа</i> <i>Солка</i> <i>Сондала</i> <i>Сясь</i> <i>Тикша</i> <i>Тукша</i> <i>Ушковский</i> <i>Хаболовка</i> <i>Хревица</i> <i>Черная</i> <i>Черная2</i> <i>Шижня</i> <i>Шокша</i>	<i>Птичья</i> <i>Шапша</i> <i>Серебристая</i>

Примечание. Курсивом выделены названия рек с истоками в озерах, подчеркиванием – рек Ленинградской области.

могут не различаться по гидрологическим показателям и лососевые рыбы часто обитают и в тех, и в других. Возможно, по этой причине жемчужницы отсутствуют в некоторых районах. В бассейне реки Луги, например, особенно многочисленны притоки, в которых воспроизводятся лососевые рыбы [Попов, 2001], но жемчужниц нет, как нет и озер в истоках большей части этих притоков. Популяции жемчужниц обитают или обитали в прошлом преимущественно в районах, где озера многочисленны, – на Карельском перешейке, северо-востоке Ленинградской области, Валдайской возвышенности и прилегающей к ней территории.

Важная роль озер в создании хороших условий для жизни жемчужниц замечена в Швеции, хотя такого строгого «правила озера» не отмечалось: указывается на то, что озеро обеспечивает более высокую температуру воды летом, служит отстойником-очистителем и в то же время хорошим источником пищи двустворчатых моллюсков [Lundstedt, Wennberg, 1995; Söderberg et al., 2008]. Однако это правило не действует на юге ареала: в Австрии и в Португалии вообще нет озер в тех частях стран, где имеются реки с жемчужницами. Вероятно, на юге из-за большей продуктивности окружающей территории достаточно большой объем питания смыывается с берегов. Хотя скорее наиболее существенна роль озер в отношении температуры. Высокая температура летом стимулирует созревание и размножение жемчужниц, при низкой температуре (ниже 15°) размножения не происходит. При выращивании жемчужниц размножение стимулируют высокой температурой [Hruska, 1992, 1999, 2001].

Озеро в истоках рек служит летом «солнечной батареей», и вполне возможно, что без этого северные реки не могут прогреться до требуемой жемчужницам температуры. Вероятно, южная граница действия «правила» проходит по Новгородской области, потому что в некоторых реках, которые считались местом промысла жемчуга, озера в истоках малы или даже отсутствуют (см. табл. 1).

По-видимому, все или почти все реки севера России, в которых обитают жемчужницы, имеют истоки в озерах. Севернее обследованной территории на данный момент известно 74 реки, которые каким-то образом упоминались в связи с промыслом жемчуга или находками жемчужниц [Якунина, 1955; Makhrov et al., 2013]: Паз, Печенга, Западная Лица, Ура, Тулома, Кола, Тюва, Варзуга, Кузрека, Выпча, Умба, Порья, Колвица, Нива, Лупче-Савино, Канда, Вирма, Остречья, Сухая, Кыма, Емешь, Летняя, Ташечная, Акулинина, Сайда, Жемчужный ручей (1, 2), Ковда, Нильма, Пулонга, Чупа, Кереть, Кювиканда, Гридина, Калга, Воньга, Кузема, Поньгома, Кемь, Выг, Сума, Нименьга, Малошуйка, Кожа, Сывтуга, Сомба, Поньга, Хайноручей, Вейга, Яреньга, Сюзьма, Солза, Шуя, Суна, Путка, Кумса, Вичка, Ламбушка, Повенчанка, Немина, Пяльма, Туба, Водла, Виксеньга (или Виксенда), Кокколанйоки, Ихаланйоки, Китенйоки, Сумерианйоки, Сюскюянйоки, Уксунйоки, Тулокса, Тулемаййоки, Олонка, Видлица. Из них только у одной реки, по-видимому, вообще нет озер в истоках – у реки Вейги, протекающей по Архангельской области. Существование жемчужниц в ней не подтверждено, известно лишь сообщение о промысле жемчуга в прошлом, которое могло

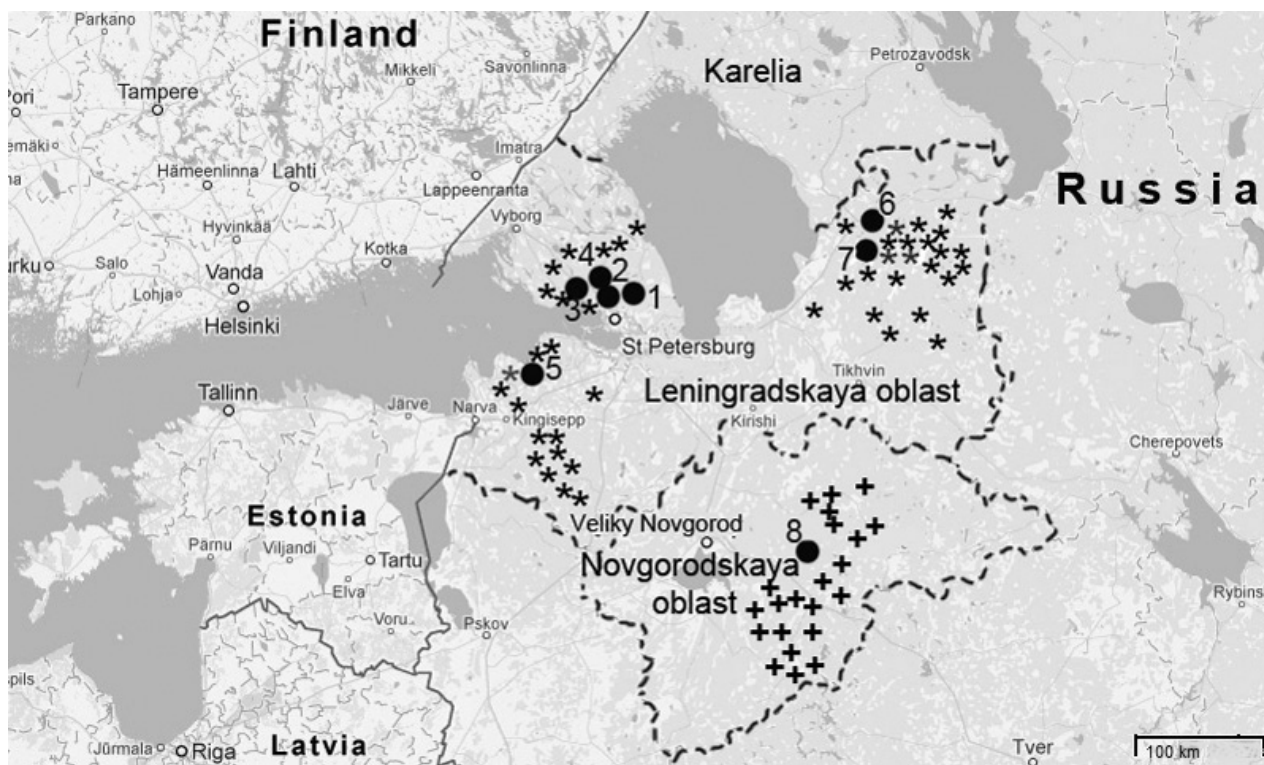


Схема распространения жемчужниц и обследованных рек: ● – места обнаружения жемчужниц (1 – Охта, 2 – Сестра, 3 – Гладышевка, 4 – Рошинка, 5 – Пейпия, 6 – Янега, 7 – Шоткуса, 8 – Хоринка); + – реки, в которых жемчужницы, скорее всего, вымерли; * – другие обследованные реки, в которых жемчужницы не обнаружены

быть неточным. В недавнее время исследовались только 16 из этих 74 рек, и в 14 из них популяции жемчужниц обнаружены [Makhrov et al., 2013]. Возможно, при уточнении распространения жемчужниц и актуализации приведенного списка рек «правило» окажется полезным. Например, известны сообщения о том, что жемчуг добывался в реке Виксенде или Виксеньге бассейна Онежского озера. Виксенда вытекает из болота, а Виксеньга имеет озеро в истоках. Значит, скорее всего, жемчужницы обитали или до сих пор обитают в последней. В этой связи интересно также сообщение о реке Летней, впадающей в озеро Вадозеро Мурманской области. Она имеет преимущественно родниковое питание, хотя в ее истоках есть небольшое озеро. В ней в 1940 году была найдена лишь одна пустая раковина жемчужницы [Граевский, Баранов, 1949]. При этом местные жители сообщали исследователям о том, что в прошлом в ней встречались жемчужницы в нижнем течении, но в значительно меньшем количестве, чем в соседних, вытекающих из озер реках. Вероятно, в настоящее время в связи с общим уменьшением численности жемчужниц «правило» сделалось более точным – малочисленные популяции, обитавшие в неоптимальных местах, вымерли. «Правило» отчасти объясняет, почему

жемчужницы не встречаются в восточной части ареала лососевых на территории севера России – там озер сравнительно мало, а климат еще более холодный.

Вероятно, существование озерно-речных систем в прошлом способствовало расселению жемчужниц – процессу, осуществление которого сопряжено с большими затруднениями. Типичный жизненный цикл жемчужниц не предусматривает их расселения по разным рекам. Личинки жемчужниц заражают в конце лета или в начале осени преимущественно молодь лососевых рыб, зимой эта молодь находится в реке, весной скатывается в море или остается примерно в том же месте, где она была заражена, и в это время личинки ее покидают и оседают на дно. Перемещение молоди зимой из одной реки в другую затруднительно. Однако некоторое количество личинок заражает и взрослых рыб. (Это происходит реже, потому что взрослые рыбы, которые были заражены в раннем возрасте, приобретают иммунитет, и, возможно, из-за того, что к более крупным жабрам гложидиям труднее прикрепиться [Bauer, 1987].) А взрослые рыбы – в особенности кумжа – могут совершать более сложные миграции по озерно-речным системам.

Обращает на себя внимание и следующее обстоятельство: если проследить истоки некоторых рек с жемчужницами, то они могут привести в одну «точку» – определенный участок. Таких «точек» на территории Ленинградской области две. Так, с небольшого участка из центра Карельского перешейка вытекает несколько рек – Сестра, Охта, система реки Черной, Птичь. В системе реки Черной помимо двух рек, в которых обнаружены жемчужницы, есть еще одна – Серебристая, в которой жемчужницы в недавнее время существовали, – в коллекции Зоологического института РАН есть образец, добытый несколько десятилетий назад. На реке Серебристой всего один небольшой участок, пригодный для обитания жемчужниц, но на нем не удалось их обнаружить. В реке Птичьей жемчужницы не были найдены. Однако они там, возможно, были (Д. К. Дирин, личное сообщение) или даже существуют в небольшом количестве. Таким образом, в центре Карельского перешейка был «источник» рек с жемчужницами.

Аналогичный участок имеется на востоке области – между рекой Свирь и одним из ее самых больших притоков – рекой Оять. Из него на север течет река Янега, на запад – Шоткуса, на юг – Шапша. Первые две реки указывались как места промысла жемчуга, а Шапша не упоминалась ни в одном источнике как местообитание жемчужниц. Однако, принимая во внимание сделанное на Карельском перешейке наблюдение, был предпринят особенно интенсивный поиск, и в итоге найден обломок раковины, похожей на жемчужницу. Возможно, в реке существует малочисленная по естественным причинам популяция жемчужницы, которая осталась неизвестной. В Новгородской области также есть такая «точка», но она значительно больше – это система озер Валдайской возвышенности. Вероятно, в этих «точках» Ленинградской области в прошлом существовали системы озер большей площади, чем в настоящее время. Ведь на протяжении последних тысячелетий на рассматриваемой территории происходит поднятие суши, которое могло привести к изменению озерно-речных систем.

При обсуждении расселения двустворчатых моллюсков высказывалось предположение, что ему могли способствовать птицы – известно, что птицы ловят рыб и нередко теряют их во время полета. Однако по этому поводу сделано возражение: через Северную Америку летит огромное количество птиц, но фауны двустворчатых моллюсков разных речных систем существенно различаются, т. е. если бы птицы могли массово расселять моллюсков, то наблюдалось бы обратное [White, 1905].

Для какого-то иного способа расселения жемчужниц должны произойти отклонения от обычного жизненного цикла лососевых и существенные преобразования среды, то есть события, имеющие небольшую вероятность. Нет особых сомнений в том, что они происходили, ведь жемчужницы распространены по обе стороны Атлантического океана. Когда-то А. Вегенер использовал этот пример для подтверждения своей теории дрейфа континентов [Wegener, 1929]. Однако современные данные это опровергают: выяснилось, что генетические различия между американскими и европейскими жемчужницами невелики, и это означает, что они не могли разделиться в конце мезозойской эры, когда образовался Атлантический океан [Machordom et al., 2003]. Скорее всего, таяние ледников вызвало значительное опреснение водоемов и нетипичные миграции лососевых рыб, что и привело к расселению жемчужниц. И расселение по озерно-речным системам могло происходить значительно быстрее, хотя и недостаточно быстро для того, чтобы они заселили все пригодные для их жизни реки. Ареал жемчужниц значительно меньше ареала их рыб-хозяев. Среди обследованных рек есть множество таких, которые кажутся пригодными для обитания жемчужниц, но этих моллюсков в них не обнаруживается и нет никаких сообщений о том, что они когда-то в них существовали (в частности, в бассейне Свири).

Таким образом, «правило озера» является только ориентиром, а не абсолютным свидетельством наличия популяций жемчужниц. При их поиске необходимо учитывать и другие «правила», в которых также есть исключения, и поэтому необходимо сопоставлять различные свидетельства.

Данные о промысле жемчуга и современное распространение жемчужниц

Важным источником сведений о распространении жемчужниц являются данные о промысле жемчуга и находках жемчужниц, которые часто основаны на сообщениях местных жителей. Тем не менее оказалось, что на обследованной территории эти данные не всегда точны – жемчужницы обнаруживаются в реках, в которых не было промысла жемчуга, и напротив – иногда указываются реки, в которых жемчужниц нет и не было. Наиболее убедительными представляются сообщения о промысле жемчуга в далеком прошлом, которые отражены в источниках XIX века и более ранних [обзор: Якунина, 1955]. Они свидетельствуют о том, что самые выразительные описания жемчужных богатств России относятся к XV–XVI ве-

кам – подарки царей дружественным европейским правителям, жемчужный рынок в Москве, богатые украшения икон и т. д. В начале XVIII века была предпринята попытка государственного регулирования промысла, но она оказалась неудачной [Кораго, 1981]. В дальнейшем объемы добычи жемчуга снижались.

Примерно то же самое происходило и в Западной Европе – расцвет промысла в XV–XVII веках, а потом неуклонное падение. Несмотря на то что в Европе меры по регулированию промысла предпринимались, численность жемчужниц не восстанавливалась. Так, например, в реках Баварского леса с 1861 по 1900 год было найдено 4562 жемчужины, среди них 2063 высокого качества («чистой воды»), то есть 114 и 52 в год. Затем с 1901 по 1909 было добыто еще 418, среди них 105 чистых, то есть 46 и 12 в год. В 1910 году было найдено 10 качественных жемчужин и 16 похуже; в 1911 – 77 жемчужин: 35 хороших, 27 похуже, 15 «песчаных». В дальнейшем эта история не прослеживается. Самый богатый зарегистрированный улов был в 1650 году – не менее 224 жемчужин хорошего качества. При этом скопления жемчужниц тщательно охранялись длительное время, жемчужницы раскрывались живыми и помещались обратно после осмотра, промысел регулировался и рассматривался как традиционное занятие, поддерживаемое местными «коронами», которые украшались местным жемчугом. Сам по себе промысел не был выгодным занятием и сохранялся только из-за желания королей [Israel, 1913]. Таким образом, даже при тщательном управлении промысел европейского жемчуга оказался утраченным около 100 лет назад.

Для России не известно настолько точных цифр, отражающих объемы промысла, но, скорее всего, поскольку никаких мер по сохранению жемчужниц не предпринималось, это занятие также становилось все менее и менее прибыльным и утратило хоть какое-то экономическое значение примерно в это же время. Жемчуголовы начала XX века сравнивали поиск жемчуга с картежной игрой [Шилов, 2011]. В 1930-е годы был предпринят ряд исследований, связанных с попытками использовать этот ресурс [Властов, 1934; Макаров, 1934], но он оказался уже практически выработанным. Позднее, в 1970-е годы была предпринята аналогичная попытка – реки с жемчужницами исследовались сотрудниками института ювелирной промышленности по аналогии с полезными ископаемыми, но в этом отношении работы оказались неудачными из-за крайней бедности «месторождений» жемчуга [Голубев, Есипов, 1973; Кораго, 1981].

В период расцвета жемчужного промысла основные места добычи вряд ли оставались в секрете, поскольку это занятие было заметным явлением в обществе. Однако с тех пор прошло уже много времени, и какие-то факты могли затеряться или исказиться; в названиях рек не было и до сих пор нет достаточной точности. Нередко местные жители называют реку не так, как она указана на картах. Есть несколько распространенных названий рек: на обследованной территории не меньше пяти Черных рек, двух-трех Сарок, Сар и Каменок. Некоторые реки до сих пор даже в документах указываются по-разному – например, Харинка, Хоринка, Хоренка (с разными ударениями). В такой ситуации архивные материалы не позволяют составить абсолютно точный список мест промысла. Экологическое состояние рек также изменялось, и поэтому какие-то популяции могли исчезнуть. Для обследованной территории указывается около 30 рек, в которых добывался жемчуг [Якунина, 1955; Махров, 2009]. Большая их часть имеют истоки на Валдайской возвышенности и относятся к бассейну озера Ильмень (точнее, представляют собой истоки рек Мсты и Полы). Из них, а также из небольших рек, протекающих неподалеку, в 2011–2013 годах обследовано 22, и жемчужницы найдены только в одной – в Хоринке (см. табл. 1). В остальных жемчужницы или вымерли, или не существовали. На территории Ленинградской области четыре реки указаны как места промысла жемчуга – Сарка, Янега, Шоткуса, Охта. В трех из них жемчужницы обнаружены – в Охте, Янеге и Шоткусе, а в Сарке, т. е. в Сарках, – не обнаружены, и условия там малопригодны для существования этих моллюсков.

В настоящее время по крайней мере на обследованной территории промысел жемчуга основательно забыт и возобновление попыток бессмысленно из-за низкой численности жемчужниц. Жемчужины попадают в одной раковине из нескольких сотен или даже трех-четырех тысяч особенно крупных особей, и для того, чтобы заниматься промыслом, популяции должны исчисляться десятками миллионов. В прошлом жемчужницы местами покрывали дно некоторых рек в несколько слоев, а сейчас они встречаются редко, численность популяций составляет несколько десятков, реже – сотен особей и совсем редко – несколько тысяч.

Недавние сведения о находках жемчужниц оказались менее точными, чем архивные материалы о промысле жемчуга. Так, например, было опубликовано сообщение о добыче жемчуга в Вепском лесу – территории на северо-востоке Ленинградской области. Во время экс-

педиции в эту местность было установлено, что источником опубликованного сообщения [Попова и др., 2005] послужило мнение одного местного жителя – бывшего инспектора рыбоохраны, который попытался найти жемчуг в беззубках (получив откуда-то неточную информацию) и сообщил о наличии жемчужниц приезжим ученым-ботаникам. Сравнительно недавно (в 2001 г.) было заявлено о переоткрытии жемчужниц юными натуралистами в реке Шегринке (Щегринке)¹, протекающей по территории Валдайского национального парка. В ходе обследования оказалось, что в реке обитают не жемчужницы, а толстые перловицы (*Unio crassus*). (Тоже уязвимый вид моллюсков, к которому в природоохранном отношении относится почти все то же самое, что и к жемчужницам [Van Damme, 2011].)

Толстые перловицы среди местных двустворчатых имеют наибольшее сходство с жемчужницами. По внешним признакам толстых перловиц бывает трудно отличить от небольших жемчужниц. Эти два вида легче всего различаются по форме замка – у жемчужниц один зуб, у толстых перловиц два, т. е. различия лучше всего заметны на мертвых пустых раковинах. Легко различить и скопления этих видов – толстые перловицы значительно мельче, длина их раковины редко превышает 8 см, а жемчужницы часто дорастают до 12–14 см. У многих толстых перловиц нога имеет оранжевый цвет, а у жемчужниц нога серая. Местообитания толстых перловиц часто сходны с местообитаниями жемчужниц, при наблюдении в естественных условиях эти два вида могут выглядеть одинаково, и поэтому ошибки неспециалистов легко объяснимы.

Сообщения специалистов, которые занимались поиском жемчужниц как ювелирного сырья – в том числе на территории Ленинградской и Новгородской областей – также оказались не вполне точными [Golubev, Golubeva, 2010]. В них указано четыре местообитания жемчужниц в реках Новгородской области (в том числе река, отсутствующая на современных картах, – Кулотина) и отмечается, что жем-

чужниц нет на востоке Ленинградской области. На самом деле на востоке Ленинградской области жемчужницы есть, а в Новгородской области жемчужницы обитают только в одной реке. Приведенные при этом карты также неточны.

Подобные неточности возникают из-за того, что жемчужницы уже давно забыты как объект промысла, а отчасти и потому, что искатели жемчуга, по понятным причинам, вряд ли стремились к активному распространению информации о своей деятельности. Интересно отметить, что современные исследователи жемчужниц им иногда уподобляются и пишут статьи о реках «А», «В», «С» [Buddensiek, 1995; Hastie et al., 2000; Ostrovsky, Popov, 2011] или вообще крайне редко что-то публикуют. В результате таких установок может сложиться порочный круг – поскольку нет информации, то нет и мер по охране и нет никаких оснований предъявлять претензии местной администрации. Между тем, состояние вида таково, что он может незаметно исчезнуть на большей части ареала, если не предпринимать активных действий по восстановлению. На территории Ленинградской области нечто подобное уже произошло – в реке Пейпии, протекающей по заказнику «Котельский», множество жемчужниц погибло потому, что в реку производится сброс сточных вод из местного санатория. Факт наличия жемчужниц был известен некоторым ученым, но в документы, касающиеся заказника, он не вошел, и поэтому принятие необходимых мер оказалось затрудненным. Здесь уместно отметить, что дополнительные сложности возникли из-за существующего описания трех видов жемчужниц. Из них только один занесен в Красную книгу России – жемчужница обыкновенная, *Margaritifera margaritifera*, соответствующая «жемчугоносной». «Необыкновенные» жемчужницы в Красную книгу России не занесены, и авторы описаний трех видов, по-видимому, об этом не побеспокоились. Между тем, включение в список Красной книги может оказаться действенным инструментом в сохранении природы, поскольку согласно законам Российской Федерации уничтожение и разрушение среды обитания видов, занесенных в Красные книги, не разрешается. Сейчас, если произойдет нарушение этих законов, нарушитель сможет сослаться на то, что ущерб нанесен не обыкновенной жемчужнице, а, например, удлиненной. «Необыкновенных» жемчужниц занесли только в некоторые региональные Красные книги, точнее, в опубликованные книги [Богатов, Старобогатов, 2002а, б, в; Богатов и др., 2004], но не в утвержденные правительствами регионов списки охраняемых видов. На практике оказалось, что различить

¹ В реке Шегринка Валдайского национального парка (Новгородская область) обнаружена жемчужница-маргаритана – пресноводный моллюск, занесенный в Красную книгу и до сих пор считавшийся исчезнувшим. На Валдае жемчужница-маргаритана в последний раз встречалась в середине XIX века, в XX веке моллюск практически исчез с территории России – по словам специалистов, из-за загрязнения водоемов. По заказу Валдайского национального парка жемчужницу в течение двух месяцев искала в речке Шегринка экспедиция юных экологов и их преподавателей из средних школ Мурманской, Московской, Ленинградской и Новгородской областей (http://www.businesspress.ru/newspaper/article_mid_43_ald_80733.html)

виды «необыкновенных» жемчужниц невозможно из-за неясных диагностических признаков, их совместного обитания и наличия промежуточных вариантов [Болотов и др., 2013]. К сожалению, дискуссия по этому вопросу не прекращается [Богатов, 2009; Шилейко, 2009; Рижинашвили, 2011; Богатов, 2013], и это может нанести прямой вред жемчужницам, потому что затрудняет пресечение фактов, подобных обнаруженному на Пейпии. Кроме того, дискуссия отвлекает специалистов, обративших внимание на этот вид, от природоохранных исследований, что также крайне негативно сказывается на состоянии объекта: пока ведутся споры о том, сколько лучше иметь жемчужниц – трех или одну, можно остаться вообще без них.

Жемчужницы и жесткость воды

Таким образом, «правило» соответствия распространения жемчужниц свидетельствам о промысле жемчуга не очень строгое. Более точное «правило» состоит в том, что жемчужницы обычно не обнаруживаются в реках с жесткой водой и известковым грунтом. Хотя это правило также действует не на всем ареале жемчужниц. В Ирландии в одной реке с жесткой водой – Нор (Nore) – жемчужницы обитают. Помимо экологических предпочтений они отличаются от обычных более мелкими размерами, толстой раковиной и отсутствием разрушения центральной части [Naas, 1948; Chesney et al., 1993; Moorkens, 1999]. Их когда-то рассматривали как особый вид *M. durrovensis* или подвид *M. t. durrovensis*, а сейчас отказываются от таких характеристик, потому что не выявлено их генетических отличий от других жемчужниц [Machordom et al., 2003]. Сходные формы отмечались также в реках Великобритании [Boycott, 1933]. В Ирландии и соседних странах обнаружены различные промежуточные варианты между обычными и жестководными жемчужницами по экологическим предпочтениям и по форме и размерам раковин [Chesney et al., 1993]. Жестководная форма сейчас характеризуется как экофенотип, однако это не совсем точно, поскольку понятие «экотип» означает такой вариант изменчивости, который появляется в разных точках ареала в сходных условиях (понятие введено Г. Турессоном для характеристики горных, равнинных и других форм растений [Turesson, 1922]). В данном случае такого не наблюдается – это скорее географическая форма, чем экологическая. На большей части ареала жестководных форм нет. При этом Ирландия – центр области распространения обыкновенной жемчужницы.

В этом же месте располагался основной рефугиум лососевых во время максимума оледенения [Махров, Болотов, 2006], там же обитают оба вида-хозяина обыкновенной жемчужницы и там же располагается центр ареала атлантического лосося. Ареалы всех этих видов, правда, имеют неправильную форму, и точно определить их центр трудно, однако поскольку атлантический лосось и обыкновенные жемчужницы распространены по обе стороны Атлантического океана в умеренной зоне, то можно расценить Ирландское море и окружающие реки как центры их распространения.

По этому поводу эволюционисты писали следующее:

- центр ареала является центром происхождения [Allen, 1906; Willis, 1940];
- в центре происхождения проявляется максимум изменчивости вида, а затем по мере удаления от него разнообразие уменьшается [Вавилов, 1922. Цит. по: Вавилов, 1967; Allen, 1906; Reinig, 1938];
- по мере эволюции группы у нее уменьшается изменчивость [Rosa, 1931].

Если это верно и если отнести это к жемчужнице *Margaritifera margaritifera*, то складывается следующая картина: вид сформировался у Ирландского моря (возможно, параллельно атлантическому лососю), потом распространился в разные стороны и при этом претерпел небольшую эволюцию, утратив изменчивость.

Таким образом, на территории России в реках с известковым грунтом искать жемчужниц не стоит. Хотя надо отметить, что геологическая картина региона довольно пестрая. Реки, которые текут почти параллельно на небольшом расстоянии друг от друга, могут сильно различаться в отношении грунта. Так, на юго-западе Ленинградской области есть возвышенность Ижорское плато – массив известковых пород, и с него течет несколько рек. Однако в этом районе есть разлом, в котором присутствуют переотложенные породы. В результате оказалось, что в одной небольшой реке Пейпии вместо известняка – песок и гранит, и в ней обитают жемчужницы. На расстоянии нескольких километров от нее текут реки с известковым грунтом – Воронка, Систа, Копорка; в них обитают лососевые рыбы, а жемчужницы не обнаруживаются.

На обследованной территории обнаружилась одна популяция в реке с несколько повышенной жесткостью – в реке Хоринке Новгородской области (1,17 мг-экв/л)¹. Есть все основания пола-

¹ Анализ выполнен в Центре коллективного пользования научным оборудованием Северного (Арктического) федерального университета.

гать, что жесткость в ней повысилась недавно из-за антропогенного воздействия, и это оказывает негативное воздействие на сохранившихся жемчужниц. Жемчужниц в реке мало (вероятно, несколько тысяч), и они мелкие – обычно их длина не превышает 8 см. Это является свидетельством повышенной эвтрофикации и повышенного содержания солей [Bauer, 1991, 1992]. Согласно данным специалистов по ювелирному сырью [Голубев, Есипов, 1973], промысловый размер жемчужниц начинается с 8 см – в особях меньшего размера жемчужин ювелирной ценности не встречается. В прошлом в реке Хоринке жемчуг добывался, т. е. ранее жемчужницы в ней достигали более крупных размеров. Значит, среда в реке изменилась за последние десятилетия – увеличилось содержание солей, что могло быть следствием загрязнений и смыва грунта в результате сельскохозяйственной деятельности. С этим изменением связано еще одно необычное явление, обнаруженное в реке Хоринке, – сосуществование жемчужниц и толстых перловиц. Этот факт указывает еще на одно «правило с исключениями»: жемчужницы крайне редко сосуществуют с другими двустворчатыми.

Сосуществование жемчужниц и других двустворчатых

Случаи сосуществования жемчужниц и толстых перловиц известны, но редки. Другие двустворчатые в местообитаниях жемчужниц обнаруживаются еще реже (в ходе настоящей работы была найдена только одна беззубка в местообитаниях жемчужниц на реке Гладышевке). Вполне возможно, что это сосуществование – относительно новое явление, связанное с преобразованием речных экосистем, потому что в прошлом его не наблюдалось. На это обращалось внимание 100 лет назад и ранее (в частности: [Israel, 1913]) – ни в Европе, ни в Америке таких случаев не было известно, при том что жемчужницы были местами очень многочисленными и в то же время тщательно осматривались на протяжении нескольких сотен лет при поисках жемчуга. Толстые перловицы наиболее близки по экологии к жемчужницам, но оптимальные условия для их существования сильно различаются (табл. 2).

В случаях, подобных обнаруженному в Хоринке, вероятно, оба вида существуют в неоптимальных условиях. При этом характер сосуществования меняется на разных участках реки: в Германии отмечено, что толстые перловицы населяют участки с большей концентрацией солей и нитратов в воде [Bauer et al., 1991]. На реке Хоринке распределение толстых перловиц

и жемчужниц соответствует этим данным. В ее верхнем течении встречаются почти одни толстые перловицы, в среднем течении – преимущественно жемчужницы со значительной долей толстых перловиц (при осмотре 150 м² дна было найдено 58 жемчужниц и 9 толстых перловиц), затем, еще ниже по течению встречались одни жемчужницы, а в нижнем течении жемчужниц не найдено, но найдены в небольшом количестве толстые перловицы. Это распределение соответствует характеру освоения территории бассейна реки – в ее верховьях есть несколько поселков, окруженных сельхозугодьями, затем река течет через лес, в нижнем течении она окружена населенными пунктами.

В других реках Новгородской области, в которых ожидалось наличие жемчужниц, в настоящее время довольно часто встречаются толстые перловицы. Скорее всего, в них произошло замещение одного вида другим. Это предположение согласуется с историческими свидетельствами об освоении территории Новгородской области и с данными о биологии толстых перловиц. Толстые перловицы могут жить в воде с большей жесткостью и в глинистом грунте, и, что особенно важно, они живут в толще грунта значительно меньше, чем жемчужницы, – один-два года. Достигая длины 1–2 см, толстые перловицы уже могут выходить на поверхность. Жемчужницы же обитают в толще грунта, будучи значительно крупнее – 5–6 см или даже более. Даже взрослые крупные моллюски могут обитать под поверхностью дна – до 34 % популяции [Larsen et al., 2007]. Для обитания крупного моллюска под поверхностью дна грунт должен хорошо промываться и аэрироваться на большую глубину, чем для мелкого. Известно, что жемчужницы закапываются на глубину до 50 см. Оптимальная зона формируется в том случае, если на дне имеются объекты разного размера – камни, утонувшие стволы деревьев, галька и гравий, крупный песок [Degerman et al., 2009], но в то же время нет большого объема мелких частиц. Частицы меньше 1 мм должны составлять меньше 25 % объема грунта, чтобы молодь жемчужниц могла выжить [Österling, 2006; Geist, Auerswald, 2007]. Таким образом, факт замены одного вида другим свидетельствует в пользу предположения о том, что со временем в реках Новгородской области накопились мелкие частицы грунта.

Для оценки подобных явлений надо вспомнить о том, что Великий Новгород – один из древнейших городов России. Вокруг него длительное время существовало многочисленное население, которое активно занималось сель-

Таблица 2. Сравнение пресноводных жемчужниц и толстых перловиц [Gum, Geist, 2009]

	<i>Margaritifera margaritifera</i>	<i>Unio crassus</i>
Максимальный размер	14–15 см	Обычно до 8 см, редко до 9–10
Максимальная продолжительность жизни	100–120 лет в центральной части Европы, более 200 лет на севере Европы	20–25 лет в центральной части Европы, редко до 40; на севере Европы до 79
Местообитания	Крайне олиготрофные верховья рек, территории с первичными породами, небольшое содержание кальция и малая электрическая проводимость (менее 150 $\mu\text{S}/\text{см}$)	Мезо- и олиготрофные потоки, реки на территориях с первичными породами и известковыми породами, жесткая вода, электропроводимость более 200 $\mu\text{S}/\text{см}$
	Редко обитает совместно с другими двустворчатыми родов <i>Unio</i> и <i>Anodonta</i>	Часто встречается совместно с <i>Unio pictorum</i> , <i>U. timidus</i> , <i>Anodonta</i> sp.
Субстрат	Стабильные участки с гравием, песком и валунами; хорошо аэрируемая интерстициальная зона часто является лимитирующим фактором для развития ювенильных особей	Стабильные участки с (мелким) песком и гравием; хорошо аэрируемая интерстициальная зона часто является лимитирующим фактором для развития ювенильных особей
Стратегия размножения	Факультативные гермафродиты, становятся половозрелыми в возрасте 12–15 лет, высокая плодовитость	Раздельнополые, с обычным соотношением полов 1:1, становятся половозрелыми в возрасте 3–4 года
Стадия гложидия	До 4000000 гложидиев (0,04–0,07 мм); единственный сезон размножения в год – июль–сентябрь в зависимости от физиологического состояния	До 60000 гложидиев (около 0,2 мм) с продолжительностью жизни 2–4 дня; формирование гложидиев несколькими партиями с апреля по июль
Паразитическая стадия и рыбы-хозяева	9–10 месяцев на жабрах, кумжа (<i>Salmo trutta</i>) или атлантический лосось (<i>S. salar</i>)	Около 4 недель на жабрах, голавль (<i>Squalius cephalus</i>), голянь (<i>Phoxinus phoxinus</i>), бычок-подкаменщик (<i>Cottus gobio</i>), колюшка (<i>Gastrolepis</i> sp.) и, возможно, другие рыбы
Ювенальная стадия	В грунте не менее 5 лет	В грунте не менее 1–2 лет

ским хозяйством и вырубкой леса. В XV веке и позднее – особенно в XVII веке – территория современной Новгородской области претерпела запустение из-за различных политических событий, т. е. жемчужницы, скорее всего, существовали относительно благополучно, хотя добывались жемчуголовами. Затем в XVIII веке после Северной войны и расширения территории России в западном направлении на ней происходило быстрое восстановление и увеличение численности населения и, соответственно, площади вырубки и распахивания. К началу XIX века практически вся территория Новгородской области уже была хорошо освоена. Реки, стекающие на запад с Валдайской возвышенности, текли через сплошную полосу окультуренных и измененных комплексов. Местного леса, в особенности строевого, в то время уже не хватало. Потребность в древесине была значительно большей, чем сейчас, – она требовалась для строительства и отопления. Затем в строительстве эта потребность несколько снизилась – было налажено производство кирпичей (в настоящее время в деревнях Новгородской области нередко можно видеть старые дома из местного кирпича), но отопление все равно осуществлялось дровами. Уничтожение остатков леса продолжалось быстрыми темпами. В течение первой половины XIX века произошло очередное изменение политической и экономической ситуации –

из-за освоения южных степей земля упала в цене, ее владельцы с еще большей энергией взялись за уничтожение лесов, для того чтобы извлечь из нее хоть какую-то прибыль. Помимо нужд строительства и отопления, большой объем древесины требовался для обеспечения судоходства по рекам Новгородской области [Жекулин, 1972]. В течение первой половины XIX века до 70 % грузов в Санкт-Петербург доставлялось через них по Мстинской системе [Гембель, 1954]. При этом деревянные барки с грузами двигались по направлению к Санкт-Петербургу только в одну сторону, по течению, и больше не использовались [Жекулин, 1972]. Вырубка лесов продолжалась и в дальнейшем.

Из-за сведения лесов и распашки изменился характер стоков в реки, упал уровень грунтовых вод, реки обмелели. Механизмы этого преобразования различны, но среди них отмечено и то, что леса «препятствуют смыву глинистого элювия» [Гембель, 1954. С. 261]. Это означает, что сведение лесов могло привести к смыву глинистых частиц в реки. Такое «заглинивание», по-видимому, достигло кульминации в конце XIX века. В это время Мстинская водная транспортная система утратила свое значение, ее реки перестали быть судоходными. Тогда же, вероятно, и вымерли жемчужницы. В начале XX века процесс обмеления продолжался. В 1950-е годы отмечалось, что за последние 20–25 лет уровень грунтовых вод упал,

некоторые колодцы и скважины пересохли [Гембель, 1954]. Данные об обмелении имеются и для некоторых отдельных рек, которые были обследованы в отношении жемчужниц. Например, о Яймле известно, что ранее по ней осуществлялся сплав леса [Фрушенкова, 2007]. Сейчас это совсем небольшая речка, по которой трудно сплавиться даже на байдарке.

Сохранение популяции Хоринки, вероятно, связано с тем, что местность вокруг нее оказалась несколько в стороне от самой интенсивной хозяйственной деятельности. В начале XIX века Окуловский район считался хуже освоенным [Жекулин, 1972]. Скорее всего, разрушающее воздействие сведения лесов оказалось менее продолжительным. Сохранению экосистем реки способствовала также специфика рельефа, почв и лесов бассейна реки – в среднем течении она окружена преимущественно хвойными лесами на подзолистой почве и болотами, т. е. территорией, которая для распахивания не очень удобна. Значительную часть бассейна в среднем течении занимает «урочище Лихая круча» – сильно пересеченная местность с обрывами, также не очень удобная для сельского хозяйства. Территория бассейна реки, вероятно, использовалась преимущественно для лесозаготовок. Однако негативное воздействие прошлого все же проявляется – как мы выяснили, жемчужницы в реке измельчали, что свидетельствует о повышении эвтрофикации и жесткости воды. Это произошло из-за того, что в истоках реки располагаются поселения, окруженные сельхозугодьями.

Здесь уместно отметить, что факты деградации речных экосистем не вполне осознаются даже специалистами. В научных изданиях можно видеть восторженные описания огородов, которые в прошлом окружали реки Новгородской области на большом протяжении, и призывы к восстановлению традиционного сельского хозяйства при полном непонимании того, что это уничтожило ряд гидробионтов, или же призывы расчистить каналы, которыми спрямлялись реки [Виноградов, Клавен, 2010]. Однако такая эксплуатация рек и прибрежной зоны ведет к их обмелению и обеднению экосистем. Естественным окружением для рек являются леса. Они препятствуют смыву почвы, а также за счет упавших в воду стволов деревьев создают различные убежища и другие микробиотопы для гидробионтов. На небольших речках стволы деревьев, упавшие в воду, исключительно важны для сохранения большого объема воды в них, поскольку ствол, лежащий поперек течения, или древесный завал создает подъем воды на несколько сантиметров.

Микробиотопы, способствующие высокой численности жемчужниц

И, наконец, последнее «правило» состоит в том, что для обитания жемчужниц в реках должны быть подходящие микробиотопы. Эти моллюски заселяют участки реки с быстрым течением не равномерно, а выбирают специфические зоны. В них среда наиболее стабильна, а скорость течения относительно невелика. На участках с сильным течением жемчужницы обычно пребывают за какими-то укрытиями – валунами или бревнами. Согласно выполненным в Западной Европе расчетам, оптимальные местообитания жемчужниц имеют глубину 0,3–0,4 м, скорость течения 0,25–0,75 м/с [Hastie et al., 2000]. Если на реке имеется небольшой рукав около 1 м шириной, то в нем жемчужницы более многочисленны. На поворотах рек ближе к внутренней стороне также формируются подходящие зоны. Два особенно плотных скопления жемчужниц обнаружилось вблизи мест впадения в реки ручьев, текущих по песчаному грунту. На этих участках сформировались толстые слои крупного чистого песка, который оказался особенно удобным для обитания жемчужниц. Скопления подвижного песка, возникающие из-за размывания берегов, для жемчужниц, наоборот, вредны, потому что сносят моллюсков в не пригодные для них места.

Вероятно, жемчужницы по возможности избегают сильно освещенных участков. По крайней мере, обнаружилось свидетельство в пользу этого предположения: на одной из рек жемчужницы отсутствовали на участке, где реку пересекает просека ЛЭП более 100 м шириной, но обнаруживались точно за границей просеки, хотя по гидрологическим особенностям никаких различий участков реки на просеке и за ее пределами не наблюдалось. Все остальные обнаруженные местообитания окружены древесной растительностью. Для Западной Европы иногда указывается на то, что затенение деревьями важно для жемчужниц, хотя сведения по этому вопросу несколько противоречивы. В Шотландии, где леса практически отсутствуют, жемчужницы все же многочисленны. Считается, что при сильном освещении рек в них бурно развивается водная растительность, и это плохо влияет на моллюсков. Обмелевшие и незатененные реки сильно прогреваются в летний период, что может плохо отразиться на выживании молоди жемчужниц [Buddensiek, 1995]. Для тихоокеанских жемчужниц показано, что глохидии живут дольше при температуре ниже 15° [Akiyama, 2007]. Хотя в то же время известны и противоположные свидетельства – в теплые

годы прирост популяции может оказаться выше [Hastie et al., 2010], в теплых условиях глохидии растут лучше [Hruska, 1992]. Очевидно, в этом отношении существуют какие-то оптимальные температурные режимы. Вред или польза повышения температуры связаны с полноводностью рек – в мелких реках оно скорее вредно, и напротив, в полноводных может быть менее вредным или даже полезным. Для взрослых жемчужниц повышение температуры, по-видимому, несущественно, но оно плохо отражается на хозяине их личинок – лососевых рыбах. Для них высокая температура воды точно вредна.

Заключение

Выполненные наблюдения очередной раз свидетельствуют о том, что жемчужницы имеют сложную экологическую нишу. Она включает в себя не только рыб-хозяев, но и специфические биотопы в руслах рек и тесно связана с состоянием берегов и бассейнов рек. В связи с этим жемчужниц иногда называют видом-зонтиком, *umbrella species*. Это понятие было первоначально введено для крупных млекопитающих: если где-то живут, например, слоны или львы, это означает, что там есть достаточно большое пространство с комплексом определенных особенностей среды, в которых обитает и множество других животных [Roberge, Angelsam, 2004]. Это пространство обычно рассматривается скорее в географическом смысле – как территория большой площади, которая требуется для существования крупного животного. В данном случае «зонтик» не так очевиден и не так эффектен, как местообитание слонов или львов, но для природы Европы и России он является существенным компонентом биоразнообразия и поэтому служит показателем ценных природных комплексов, которые следует по возможности включать в особо охраняемые природные территории.

Литература

- Богатов В. В. Принадлежат ли европейские жемчужницы рода *Margaritifera* (Mollusca, Bivalvia) к одному виду? // Известия РАН. Серия биологическая. 2009. № 4. С. 497–500.
- Богатов В. В. О затянувшейся дискуссии по поводу состава рода *Margaritifera* Schum., 1915 (Mollusca, Bivalvia) // Изв. РАН. Серия биологическая. 2013. № 5. С. 637–640.
- Богатов В. В., Старобогатов Я. И. Жемчужница североамериканская *Margaritifera borealis* (West) // Красная книга природы Ленинградской области. Т. 3. Животные / Ред. Г. А. Носков. СПб.: Мир и Семья, 2002. С. 53–54.
- Богатов В. В., Старобогатов Я. И. Жемчужница удлинённая *Margaritifera elongata* (Lam) // Красная книга природы Ленинградской области. Т. 3. Животные / Ред. Г. А. Носков. СПб.: Мир и Семья, 2002. С. 54–55.
- Богатов В. В., Старобогатов Я. И. Жемчужница жемчугоносная *Margaritifera margaritifera* (L.) // Красная книга природы Ленинградской области. Т. 3. Животные / Ред. Г. А. Носков. СПб.: Мир и Семья, 2002. С. 55–56.
- Богатов В. В., Старобогатов Я. И., Кривохатский В. А. Жемчужница удлинённая *Margaritifera elongata* (Lamarck, 1819) // Красная книга природы Санкт-Петербурга / Ред. Г. А. Носков. СПб.: Мир и Семья, 2004. С. 251.
- Болотов И. Н., Махров А. А., Беспалая Ю. В., Вихрев И. В., Аксенова О. В., Аспхольм П. Э., Гофаров М. Ю., Островский А. Н., Попов И. Ю., Пальцер И. С., Рудзите М., Рудзитис М., Ворошилова И. С., Соколова С. Е. Итоги тестирования компараторного метода: кривизна фронтального сечения створки раковины не может служить систематическим признаком у пресноводных жемчужниц рода *Margaritifera* // Известия РАН. Сер. биол. 2013. № 2. С. 245–256.
- Вавилов Н. И. Избранные произведения. Т. 1. Л.: Наука, 1967. 424 с.
- Виноградов В. А., Клавен А. Б. Современное состояние реки Полометь, пути ее восстановления и использования // Труды национального парка «Валдайский». 2010. Вып. 1. С. 132–146.
- Властов Б. В. Биология жемчужницы (*Margaritana margaritifera* L.) и проблема использования ее раковин как перламутрового сырья // Труды Бородинской биол. станции в Карелии. 1934. Т. 7, вып. 2. С. 5–36.
- Гембель А. В. Об изменении уровня поверхностных и грунтовых вод в бассейне средней Мсты // Известия Всесоюз. географ. о-ва. 1954. Т. LXXXVI. С. 259–261.
- Голубев Б. Ф., Есипов А. Б. Запасы пресноводной жемчужницы некоторых рек северо-запада РСФСР // Сб. тр. Всес. науч.-исслед. и проектно-констр. ин-та ювелирной пром-сти. 1973. Вып. 3. С. 51–58.
- Граевский Э. Я., Баранов И. В. Промыслово-экологическое исследование жемчужницы бассейна озера Вадозеро // Вестник ЛГУ. 1949. № 9. С. 14–31.
- Жекулин В. С. Освоенность ландшафтов Северо-Запада в XVIII – начале XIX в. (на примере Новгородской области) // География Новгородской области. Ученые записки Ленинградского пед. инст. им. А. И. Герцена. 1972. Т. 461. С. 5–26.
- Кораго А. А. Речной жемчуг. Л.: Недра, 1981. 120 с.
- Макаров В. В. Опыт акклиматизации жемчужницы (*Margaritana margaritifera* L.) // Труды Бородинской биол. станции в Карелии. 1934. Т. 7, вып. 2. С. 37–45.
- Махров А. А. Европейская жемчужница (*Margaritifera Margaritifera* (L.)) и рыбы – хозяева ее личинок в водных системах, прилегающих к водоразделу бассейнов Балтики и Волги (обзор литературы) // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера: материалы

XXVIII Международной конференции 5–8 октября 2009 г. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2009. С. 348–353.

Махров А. А., Болотов И. Н. Пути расселения и видовая принадлежность животных севера Европы (обзор молекулярно-генетических исследований) // Генетика. 2006. Т. 42, № 10. С. 1319–1334.

Попов И. Ю. Лососевые рыбы реки Луги (Ленинградская обл.) Биоразнообразии Европейского Севера. Международная конференция. Петрозаводск, 3–7 сентября 2001 г. Тезисы докладов. Петрозаводск: КНЦ РАН, 2001а. С. 140.

Попова Т. А., Березкина Л. И., Бычкова И. А., Леонтьева Е. В., Семенова Н. Н., Шубина М. А. Природный парк «Вепский лес». СПб.: Вести, 2005. 343 с.

Рижинашвили А. Л. О спорных вопросах таксономии *Bivalvia* (Mollusca): много видов или мало признаков? // Известия РАН. Сер. биол. 2011. № 3. С. 370–377.

Сергеева И. С., Болотов И. Н., Беспалая И. В., Махров А. А., Буханова А. Л., Артамонова В. С. Пресноводные жемчужницы рода *Margaritifera* (Mollusca: Bivalvia), выделенные в виды *M. elongata* (Lamarck, 1819) и *M. borealis* (Westerlund, 1871), принадлежат к виду *M. margaritifera* (Linnaeus, 1758) // Известия РАН. Серия биол. 2008. № 1. С. 119–122.

Фрушенкова Е. И. Форель ручьевая в реке Яймля и ее притоках (Крестецкий район) // Природа в наших руках: матер. обществ.-науч. регион. конф., Великий Новгород, 20–21 октября 2006 года. Великий Новгород. 2007. С. 61–65.

Шилейко А. А. К статье В. В. Богатова // Известия РАН. Серия биологическая. 2009. № 4. С. 496.

Шилов Н. И. Дневник экспедиции СГИАПМЗ в Карельскую АССР и Мурманскую область в июле-августе 1975 года // Соловецкий сборник. 2011. Вып. 7. С. 105–149.

Якунина Л. И. Русское шитье жемчугом. М.: Искусство, 1955. 158 с.

Akiyama Y. Factors causing extinction of freshwater pearl mussel, *Margaritifera laevis* in Japan (Bivalvia: Unionida). Hokkaido: Hokkaido University, 2007. 113 p.

Allen J. The influence of physical conditions in the genesis of species // Washington: Annual report of Smithsonian Institution (1905), 1906. P. 375–403.

Altmüller R., Dettmer R. Successful species protection measures for the freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*) through the reduction of unnaturally high loading of silt and sand in running waters. Inform. D. Naturschutz Niedersachs. 2006. Bd. 26(4). S. 192–204.

Araujo R., Ramos A. Action plans for *Margaritifera auricularia* and *Margaritifera margaritifera* in Europe. Strassbourg: Council of Europe, 2001. 73 p.

Bauer G. The parasitic stage of the freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera* L.) III. Host relationships. Archiv für Hydrobiologie. 1987. Bd. 76. S. 413–423.

Bauer G. Plasticity in the life history traits of the freshwater pearl mussel – consequences for the danger of extinction and for conservation measures // Seitz A., Loeschke V. (eds), Species Conservation: A Population-

Biological Approach. Basel: Birkhäuser Verlag, 1991. P. 103–120.

Bauer G. Variation in the life span and size of the freshwater pearl mussel // Journal of Animal Ecology. 1992. Vol. 61. P. 425–436.

Bauer G., Hochwald S., Silkenat W. Spatial distribution of freshwater mussels: the role of host fish and metabolic rate // Freshwater biology. 1991. Vol. 26. P. 377–386.

Bogatov V. V., Prozorova L. A., Starobogatov Y. I. The family Margaritiferidae (Mollusca; Bivalvia) in Russia // Ruthenica. 2003. Vol. 13, N 1. P. 41–52.

Boycott A. E. The pearl mussel (*Margaritana margaritifera*) in hard and soft water // Vasculum. 1933. Vol. 19. P. 1–3.

Buddensiek V. The culture of juvenile freshwater pearl mussels *Margaritifera margaritifera* L. in cages: A contribution to conservation programmes and the knowledge of habitat requirements // Biological Conservation. 1995. Vol. 74. P. 33–30.

Chesney H. C. J., Oliver P. G., Davis G. M. *Margaritifera durrovensis* Phillips, 1928: taxonomic status, ecology and conservation // Journal of Conchology. 1993. Vol. 34. P. 267–299.

Csar D., Scheder C., Gumpinger C. The importance of close cooperation of engineering, water legislation and nature conservation for the protection of endangered mussel species // International Meeting of Biology and Conservation of Freshwater Bivalves Book of Abstracts. 4–7 September, 2012. Bragança, Portugal. P. 93

Degerman E., Alexanderson S., Bergengren J., Henrikson L., Johansson B.-E., Larsen B. M., Söderberg H. Restoration of freshwater pearl mussel streams. Solna: WWF Sweden, 2009. 62 p.

Geist J., Auerswald K. Physicochemical stream bed characteristics and recruitment of the freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*) // Freshwater biology. 2007. Vol. 52. P. 2299–2316.

Golubev B. F., Golubeva E. B. Abundance and density of the freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera* in rivers of Northwest Russia in the period from 1971 to 1979 // Conservation of freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera* populations in Northern Europe. Proceedings of the International Workshop / Edited by E. P. Ieshko, T. Lindholm. Petrozavodsk: Karelian Research Centre of RAS. 2010. P. 12–19.

Gum B., Geist J. Distribution, abundance and conservation status of the critically endangered freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*) and the thick shelled river mussel (*Unio crassus*) in Bavaria, Germany // Increased sedimentation, a widespread problem leading to degradation of freshwater communities and habitats. International Seminar. Clervaux, Luxembourg. 2009. Projet LIFE Nature «Restauration des populations de moules perlières en Ardennes». Life05Nat/L/000116. Poster.

Haas F. On *Margaritifera durrovensis* (Philips) and its affinities // J. Conch. (London). 1948. Vol. 23. P. 6–8.

Hastie L. C., Young M. R., Boon P. J., Cosgrove P. J., Henninger B. Sizes, densities and age structures of Scottish *Margaritifera margaritifera* (L.) populations //

Aquat. Conser.: Mar. Freshwat. Ecosyst. 2000. Vol. 10, N 4. P. 229–247.

Hastie L. C., Tarr E. C., al-Mousawi B., Young M. R. Medium-term recruitment patterns in Scottish freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera* populations // *Endangered Species Research*. 2010. Vol. 11. P. 21–33.

Hruska J. The freshwater pearl mussel in South Bohemia: Evaluation of the effect of temperature on reproduction, growth and age structure of the population // *Archiv für Hydrobiologie*. 1992. Vol. 126. P. 181–191.

Hruska J. Nahrungsansprüche der Flussperlmuschel und deren halbnatürliche Aufzucht in der Tschechischen Republik // *Heldia*. 1999. Bd. 4(6). S. 69–79.

Hruska J. Experience of semi-natural breeding programme of freshwater pearl mussel in the Czech Republic // *Wasserwirtschaftsamt Hof & Albert-Ludwigs Universität Freiburg*. Die Flussperlmuschel in Europa – Bestandssituation und Schutzmassnahmen. Ergebnisse des Kongresses vom 16–18.10.2000 in Hof. 2001. P. 69–75.

Israel W. Biologie der europäischen Süsswassermuscheln. Stuttgart: K. G. Lutz, 1913. 95 S.

Larsen B. M., Aspholm P. E., Berger H. M., Hersaker K., Karlsten L. R., Mager J., Sandaas K., Simonsen J. H. Monitoring the freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera* in Norway. Universität Bayreuth: Pearl mussels in Upper Franconia and Europe – 3rd workshop. Bayreuth, December 2007 [Poster].

Lundstedt L., Wennberg M. Flodpärlmusslan i Norrbotten // *Länsstyrelsen i Norrbotten / Miljöenheten*. 1995. N 1. P. 1–48.

Machordom A., Araujo R., Erpenbeck, Ramos M.-A. Phylogeography and conservation genetics of endangered European *Margaritifera* (Bivalvia: Unionoidea) // *Biological Journal of the Linnean Society*. 2003. Vol. 78. Issue 2. P. 235–252.

Makhrov A., Bepalaya J., Bolotov I., Vikhrev I., Gofarov M., Alekseeva Y., Zotin A. Historical geography and current status of populations of the freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera* (L.) in Northwestern Russia // *Hydrobiologia*. 2013. DOI 10.1007/s10750-013-1546-1.

Moorkens E. A. Conservation Management of the Freshwater Pearl Mussel *Margaritifera margaritifera*. Part 1: Biology of the species and its present situation in Ireland // *Irish Wildlife Manuals*. 1999. N 8. 34 p.

Österling M. Ecology of freshwater mussels in disturbed environments. Dissertation, Karlstad University studies, 2006. Vol. 53. 31 p.

Ostrovsky A., Popov I. Rediscovery of the largest population of the European pearl-mussel in the Leningrad oblast (North-west Russia) // *Aquatic conservation: marine and freshwater ecosystems*. 2011. Vol. 21. P. 113–121.

Popov I. Yu., Ostrovsky A. N. Survival and extinction of the southern populations of freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera* in Russia (Leningradskaya and Novgorodskaya oblast) // *Hydrobiologia*. 2013. DOI 10.1007/s10750-013-1640-4.

Prozorova L. A. Pearl mussels of the genus *Margaritifera* (Mollusca, Bivalvia, Margaritiferidae): specific content, distribution and shell morphology // *Mollusks of the Northeastern Asia and Northern Pacific: Biodiversity, Ecology, Biogeography and Faunal History. Abstracts of the conference*. Vladivostok, 2004. P. 110–113.

Reinig W. F. Elimination und Selection. Jena: Verlag von Gustav Fischer, 1938. VIII. 146 S.

Roberge J.-M., Angelsam A. Usefulness of the umbrella species concept as a conservation tool // *Conservation biology*. 2004. Vol. 18. P. 76–85.

Rosa D. de L'Ologénèse. Nouvelle théorie de l'évolution et de la distribution géographique des êtres vivants. P.: Librairie Félix Alcan, 1931. 368 p.

Söderberg H., Norrgrann O., Törnblom J., Andersson K., Henrikson L., Degerman E. Vilka faktorer ger svaga bestånd av flodpärlmussla? En studie av 111 vattendrag i Västernorrland. Länsstyrelsen i Västernorrland, Kultur- och Naturavdelningen. 2008. Vol. 8. P. 1–28.

Turesson G. The species and the variety as ecological units // *Hereditas*. 1922. Vol. 3. P. 100–113.

Van Damme D. *Unio crassus*. 2011. In: IUCN 2012. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2012.2. <www.iucnredlist.org> (дата обращения: 06.01.2013).

Wegener A. Die Entstehung der Kontinente und Ozeane (4 ed.). Braunschweig: Friedrich Vieweg & Sohn, 1929. 231 S.

Willis J. C. The course of evolution by differentiation or divergent mutation rather than by selection. Cambridge: Cambridge Univ. press, 1940. 207 p.

White Ch. A. The ancestral origin of the North American Unionidæ, or fresh-water mussels. Washington, Smithsonian Institution, 1905. Smithsonian miscellaneous collections. Vol. XLVIII. P. 75–88.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ:

Попов Игорь Юрьевич

ведущий научный сотрудник, к. б. н.
Санкт-Петербургский государственный университет,
биологический факультет, кафедра прикладной экологии
16 линия ВО, д. 29, Санкт-Петербург, Россия, 199034
эл. почта: igorioshapopov@mail.ru
тел.: + 79117368402

Popov, Igor

Faculty of Biology, Applied Ecology Department,
St. Petersburg State University
29 16th Liniya V.O., 199034 St. Petersburg, Russia
e-mail: igorioshapopov@mail.ru
tel.: + 79117368402