

УДК 594.1 (470.21:285)

ДВУСТВОРЧАТЫЕ МОЛЛЮСКИ НАДСЕМЕЙСТВА PISIDIOIDEA (BIVALVIA LAMELLIBRANCHIA) МАЛЫХ ВОДОЕМОВ СЕВЕРА МУРМАНСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2009 г. А.А. Фролов¹

Впервые установлен видовой состав двустворчатых моллюсков надсемейства Pisidioidea в малых водоемах на севере Мурманской области (Кольский полуостров). Здесь обитает 28 видов. К европейско-сибирской биогеографической группе принадлежат 13 видов. По экологической характеристике 14 видов являются видами-лимнофилами. Изучено влияние некоторых абиотических факторов среды на видовое богатство моллюсков. Наибольшее количество видов Pisidioidea (26) отмечено в относительно больших глубоководных проточных озерах, где достаточно разнообразны условия обитания, значение pH, близкое к нейтральному (5,2–7,0), а концентрация CO₂ не превышает 10 мг/л. В непроточных, сильно заболоченных мелководных водоемах с кислой водой (pH 4,5–5,5) обитает 5 видов моллюсков. У массовых видов *H. liljeborgi*, *E. curta*, *C. nitidum*, *C. lapponicus*, *H. bodamica*, *H. normalis* и *T. baudoniana* по отношению к гидрологическому типу озер, высоте их расположения над уровнем моря, глубине и типу грунта выявлена высокая экологическая пластичность, которая позволяет им обитать в большом количестве водоемов и иметь преимущество в различных биотопах.

Ключевые слова: двустворчатые моллюски, малые водоемы, Мурманская область, Кольский полуостров, экологические факторы.

Моллюски надсемейства Pisidioidea – одна из наименее изученных групп пресноводного зообентоса. В силу небольшого количества систематических признаков у моллюсков этой группы их идентификация весьма затруднена [1, 2]. Поэтому до настоящего времени полная информация о видовом разнообразии Pisidioidea в литературе отсутствует. Применение различных таксономических подходов к определению моллюсков привело к путанице в их систематической иерархии, а видовые списки, полученные в ходе таких исследований, не позволяют провести сравнительный анализ. В некоторых работах виды Pisidioidea сведены в группы с общими названиями “*Euglesa sp.*”, “*Euglesidae g. spp.*” или “*Pisidium sp.*” [3, 4]. Все это занижает оценку роли Pisidioidea в пресноводных экосистемах. В силу слабой разработанности систематики моллюсков в литературе имеются крайне скудные и отрывочные данные по их экологии [5, 6, 1, 7].

Континентальные водоемы западной субарктики характеризуются большим диапазоном условий обитания, чем водоемы средней полосы, что обусловлено особенностями климата. На побережье Баренцева моря довольно мягкий климат, обусловленный циркуляцией теплых морских течений, но при удалении от Баренцева моря к югу и юго-востоку

довольно резко нарастает континентальность климата. Другим не менее важным фактором является геоморфологическая неоднородность территории, наличие гор, что создает климатические различия в вертикальном градиенте даже на небольших по площади участках [8–10].

Для данного региона, а также прилежащих территорий, включая Норвегию и Финляндию, по полученным ранее данным указывается не более 15 видов Pisidioidea [11–14].

Цель настоящей работы – изучение фауны и экологии моллюсков надсемейства Pisidioidea мелководий малых водоемов заполярного северо-запада России. Задачи работы: установить видовой состав моллюсков; определить биогеографическую и экологическую структуры фауны Pisidioidea; изучить экологические пристрастия массовых видов; оценить роль отдельных факторов среды и их совокупности на видовое богатство и видовой состав моллюсков.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в летний и осенний периоды с 2005 по 2008 гг. в 80 малых озерах и лужах на севере Мурманской области: в районе п. Урагуба (водосборный бассейн Баренцева моря), вблизи г. Мурманска (водосборный бассейн р. Тулома и Кольского залива) и в районе п. Дальние Зеленцы

¹ Мурманский морской биологический институт Кольского научного центра Российской академии наук, 183010, Мурманск, ул. Владимирская, 17.

(водосборный бассейн Баренцева моря). Материал был собран в прибрежной зоне водоемов до глубины 2 м с помощью бентосного сачка-скребка. На каждой станции отбирали 3 пробы. Всего на разнообразных биотопах было выполнено 300 станций (900 проб). Моллюсков фиксировали в 4%-ном формалине в течение 5–7 суток, после чего переводили в 75-градусный спирт. Идентификацию Pisidioidea до видового ранга производили с применением комплексного подхода: по внешней морфологии, анатомии и подробной морфометрии, основываясь на систематических ключах [1, 15, 16]. При этом учитывались форма и скульптура раковины, наличие и количество микропор на внутренней части створок, конфигурация и расположение кардинальных и латеральных зубов. При изучении мягкого тела большое внимание уделялось строению мантийной мускулатуры, форме и размерам нефридиев, взаиморасположению наружной и внутренней полужабр.

Биогеографическая характеристика Pisidioidea дана по классификации А.В. Корнюшина [1]. Термин “североевразийская” биогеографическая группа применен нами для моллюсков, чей ареал охватывает северную часть Евразии. Подразделение на экологические группировки произведено по классификации В.И. Жадина [17] и А.В. Корнюшина [1].

Для описания условий обитания моллюсков учитывали такие факторы, как высота расположения водоемов над уровнем моря, площадь водоемов, длина береговой линии (с помощью GPS и карт), глубина прибрежной зоны (с помощью линейки), максимальная глубина некоторых озер (с помощью ручного лота со льда), гидрологический тип водоемов (визуально), pH, kH и CO₂ (с помощью тестов фирмы “Serra”). При определении гидрологического типа водоемов использовали схему, представленную В.А. Яковлевым [18].

В качестве основного показателя распределения моллюсков надсемейства Pisidioidea было принято видовое богатство. На основе этой биологической характеристики с помощью кластерного анализа все исследованные водоемы были объединены в группы, что позволило оценить комплексное влияние абиотических факторов среды. Для выделенных групп водоемов рассчитывали средние значения факторов (высоты над уровнем моря, глубины, длины береговой линии, площади водоемов, pH, kH и CO₂), указывали на преобладание донного осадка в исследованных водоемах, на гидрологический тип водоемов и ландшафта, в которых расположены водоемы. Кроме этого для каждой группы водоемов был установлен видовой состав Pisidioidea и рассчитано соотношение экологических группи-

ровок моллюсков. Для изучения влияния факторов среды на распределение видового богатства Pisidioidea был применен корреляционный анализ.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Исследованные водоемы расположены на различной высоте над уровнем моря (от 6 до 270 м) на территории трех ландшафтных зон: тундровой, лесотундровой и северотаежной. Площадь водоемов варьирует от 0,001 до 1,2 км², а длина их береговой линии – от 0,013 до 9,2 км². Из-за различной крутизны берегового склона глубина в прибрежье, где были отобраны пробы, составляет 0,1–2,0 м. Диапазон значений pH во время отбора материала составил 4,3–7,0. Карбонатная жесткость воды варьирует от 1,0 до 2,0° dkH, а содержание углекислоты – от 2,5 до 31 мг/л. В озерах отмечены все типы грунтов, но преобладающими являются илистые с остатками растительности и смешанные (ил, песок, гравий, камни, валуны).

В результате проведенных исследований установлено, что в 13% исследованных водоемов Pisidioidea не встречаются. Это в основном небольшие верховые и бессточные озера с pH < 4,5 и содержанием углекислоты, достигающей концентрации 25–30 мг/л, озера, загрязненные нефтепродуктами и сельскохозяйственными удобрениями, а также водоемы, в которых на дне образуются толстые маты нитчатых водорослей.

В других водоемах, относящихся к разным гидрологическим типам, находящихся в различных ландшафтных зонах, во всем исследованном диапазоне высоты над уровнем моря Pisidioidea встречаются. Они обитают как в прибрежье относительно больших глубоководных (глубина до 20 м) озер, так и в мелководных (глубина не более 0,4 м) лужах, имеющих площадь 0,001 км². В прибрежье моллюски населяют весь исследованный диапазон глубины, обитают в водоемах с карбонатной жесткостью 1–2° dkH, реакцией среды ≥ 4,5 и содержанием углекислоты ≤ 20 мг/л.

Видовой состав моллюсков насчитывает 28 видов, что, по собственным данным, составляет 82% всех видов, обитающих в водоемах и водотоках севера Мурманской области. Это *Sphaerium west-erlundii* (Clessin in Westerlund, 1873), *Parasphaerium rectidens* (Starobogatov et Streletskaia, 1967), *Henslowiana (Arcteuglesa) lilljeborgii* (Clessin, 1886), *Henslowiana (Arcteuglesa) ruut* (Timm, 1975), *Henslowiana (Arcteuglesa) waldeni* (Kuiper, 1975), *Euglesa (Casertiana) curta* (Clessin, 1877), *Euglesa (Casertiana) fossarina* (Clessin in Westerlund, 1873), *Euglesa (Casertiana) jaudoniana* (Gassies, 1855), *Euglesa (Casertiana) obliquata* (Clessin, 1874), *Euglesa (Caser-*

tiana ponderosa (Stelfox, 1918), *Euglesa (Casertiana) sp. 1*, *Euglesa (Casertiana) sp. 2*, *Euglesa (Potamopisidium) steenbuchii* (Møller, 1842), *Roseana borealis* (Clessin in Westerlund, 1876), *Cyclocalyx (Hinzi) hinzi* (Kuiper, 1975), *Cyclocalyx (Cyclocalyx) lapponicus* (Clessin, 1873), *Cyclocalyx (Cyclocalyx) obtusalis* (Lamarck, 1818), *Cingulipisidium (Cingulipisidium) nitidum* (Jenyns, 1832), *Hiberneuglesa bodamica* (Starobogatov et Korniushev, 1989), *Hiberneuglesa hibernica* (Westerlund, 1894), *Hiberneuglesa normalis* (Stelfox, 1929), *Hiberneuglesa parvula* (Clessin in Westerlund, 1973), *Hiberneuglesa portentosa* (Ellis, 1940), *Hiberneuglesa subhiernica* (Starobogatov et Korniushev, 1989), *Pulchelleuglesa (Pulchelleuglesa) acuticostata* (Starobogatov et Korniushev, 1989), *Pseudeupera (Pseudeupera) subtruncata* (Malm, 1853), *Tetragonocyclus baudoniana* (P. de Cessac, 1855) и *Conventus conventus* (Clessin, 1877).

Количество видов Pisidioidea в исследованных водоемах варьирует от 1 до 14. Наиболее богато представлен видами род *Euglesa* – 8 видов (29% всех видов), причем подавляющее большинство видов (7) относится к подроду *Casertiana*. Второе место занимает род *Hiberneuglesa*, в котором насчитывается 6 видов (21% всех видов). В исследованных водоемах обитает большинство видов моллюсков этого рода, известных в субарктической зоне европейской части России. В пределах других родов Pisidioidea насчитывается не более 1–3 видов.

Наиболее широко распространенным видом является *T. baudoniana*, частота его встречаемости – 70%. К часто встречающимся относятся также виды *H. lilljeborgii* (52%), *H. bodamica* (48%), *C. nitidum* (41%), *E. curta* и *H. normalis* (по 38%), *C. lapponicus* (35%). Виды *E. curta*, *H. bodamica*, *H. normalis* и *T. baudoniana* наиболее часто встречаются и в ручьях исследованного района [19]. К редким видам в исследованных водоемах можно отнести *S. westerlundii* и *E. steenbuchii* (частота встречаемости – по 1%), *E. baudoniana*, *C. hinzi*, *E. sp. 2* и *H. parvula* (по 3%). В биогеографической структуре Pisidioidea преобладают виды, имеющие европейско-сибирское распространение (44% всех видов). Североевразийская группа моллюсков составляет всего 26% всех пизидиоидей. По экологической классификации в исследованных водоемах преобладает лимнофильная группа моллюсков (50% всех видов), лимнобионты составляют 25%, реофилы – 11%, тельматобионты – 7% и виды с неопределенной экологической характеристикой – 7%.

Оценка влияния отдельных факторов на распределение видового богатства Pisidioidea показала, что количество видов моллюсков возрастает при увеличении длины береговой линии и площади водоемов, а также при уменьшении кислотно-

сти воды. Связь с этими факторами достоверная ($r = 0,6, 0,5$ и $0,5$ соответственно). Также отмечено, что при увеличении концентрации CO_2 в воде число видов моллюсков уменьшается ($r = -0,4$). Высота расположения водоемов над уровнем моря, глубина и карбонатная жесткость не играют существенной роли в распределении видового богатства Pisidioidea ($r = 0,03, 0,3$ и $-0,05$ соответственно). Не выявлено также взаимосвязи видового обилия моллюсков с расположением водоема в определенной ландшафтной зоне.

Анализ толерантности некоторых видов Pisidioidea выявил крайние значения факторов среды, при которых могут обитать моллюски. Так, в водоемах, расположенных на максимальной высоте (в исследованном районе) над уровнем моря (270 м), были отмечены моллюски *H. waldeni* и *E. obliquata*, причем, по литературным данным, первый вид обитает исключительно в водоемах европейской субарктики, а второй предпочитает горные озера Средней Азии [1, 14, 20, 21]. В самые маленькие по площади мелководные озера и лужи распространяются *E. obliquata*, *E. curta* и *C. lapponicus*, (площадь водоемов 0,001 км², глубина – не более 1 м), а вид *R. borealis* населяет исключительно лужи площадью не более 0,002 км² и глубиной до 0,3 м. На каменисто-валунных, самых не подходящих для обитания Pisidioidea субстратах, отмечен вид *H. bodamica*. Самых глубоководных участков в прибрежье (до 2 м) достигают *H. bodamica* и *T. baudoniana*. По устойчивости к закислению воды выделены четыре вида: *E. curta*, *E. sp. 1*, *C. lapponicus* и *C. obtusalis*, обитающие при pH = 4,5, причем *E. sp. 1* встречается исключительно при таком значении реакции среды. Вид *E. curta* при значении pH 4,5–4,9 обнаружен и в малых водотоках исследованного района [18]. При увеличении концентрации CO_2 в воде до 20 мг/л число видов моллюсков уменьшается. Исключительно при максимальном значении – 20 мг/л обитает только один вид – *E. sp. 1*. В воде с концентрацией CO_2 выше этого значения моллюски не встречаются.

Изучение распределения широко распространенных в районе исследования видов *T. baudoniana*, *H. lilljeborgii*, *E. curta*, *C. nitidum*, *C. lapponicus*, *H. bodamica* и *H. normalis* показало, что в проточных и слабопроточных озерах с длиной береговой линии не менее 0,01 км и площадью от 0,001 км² на преимущественно смешанных грунтах, при pH $\geq 4,5$ и содержании углекислоты не более 13,5 мг/л частота встречаемости этих моллюсков максимальна (табл. 1).

В результате кластерного анализа все исследованные водоемы по сходству видового обилия были объединены в 3 группы, которые различаются

Таблица 1. Экология широко распространенных видов надсемейства Pisidioidea из малых водоемов севера Мурманской области

Вид	Условия обитания							
	Гидрологические тип водоемов и наибольшая частота встречаемости вида в них, в % (от всех водоемов)	Тип грунта и наибольшая частота встречаемости вида на нем, в % (от всех водоемов)	Высота над уровнем моря, м	Площадь водоема, км ²	Длина береговой линии, км	Глубина, м	pH	CO ₂
<i>T. baudoniana</i>	Проточные (40%)	Смешанный (45%), Илистый (30%)	6–249	0,004–1,200	0,05–9,20	0,3–1,2	4,7–7,0	2,5–13,5
<i>H. lilljeborgii</i>	Проточные (50%)	Смешанный (60%)	6–249	0,004–1,200	0,05–9,20	0,3–1,1	5,0–6,7	2,5–10,0
<i>E. curta</i>	Проточные (50%)	Смешанный (70%)	6–249	0,001–1,010	0,04–7,70	0,1–1,0	4,5–7,0	2,5–12,0
<i>C. nitidum</i>	Проточные (60%)	Смешанный (50%)	37–211	0,004–1,200	0,03–9,20	0,3–1,0	5,5–7,0	5,0–10,0
<i>C. lapponicus</i>	Проточные (40%) Слабопроточные (40%)	Смешанный (45%) Илистый (40%)	6–211	0,001–1,010	0,05–9,20	0,1–0,9	4,5–6,5	2,5–12,0
<i>H. bodamica</i>	Проточные (40%)	Смешанный (50%)	6–249	0,001–1,200	0,01–9,20	0,3–1,2	4,7–6,7	4,0–13,5
<i>H. normalis</i>	Проточные (50%)	Илистый (50%) Смешанный (40%)	15–189	0,001–1,200	0,01–9,20	0,3–1,1	5,5–6,7	2,5–12,0

определенным комплексом абиотических факторов и видовым составом Pisidioidea (табл. 2 и 3). Отмечено, что при увеличении площади и проточности в озерах повышается щелочность воды и уменьшается количество растворенной углекислоты, а при увеличении длины береговой линии увеличивается разнообразие биотопов. При этом резко возрастает видовое богатство Pisidioidea, уменьшается доля тельматобионтных моллюсков и появляются виды-реофилы.

Таким образом, видовой состав Pisidioidea исследованных озер и луж достаточно богат, здесь обитает подавляющее большинство видов, встречающихся в водоемах и водотоках севера Мурманской области. Значительное богатство и разнообразие видов рода *Hiberneuglesa* в исследованных водоемах обусловлено тем, что для представителей этой группы наиболее оптимальными являются небольшие озера [1], в которых и производились исследования. Тем более что ареалы этих видов охватывают в основном северные регионы Европы и Сибири. Богатство видов рода *Euglesa* подрода *Casertiana* указывает на разнообразие условий обитания в

исследованном регионе, так как по литературным данным представители этого подрода обладают широким экологическим спектром [1].

Преобладание Pisidioidea, принадлежащих к европейско-сибирской биогеографической группе, в целом соответствует результатам, полученным ранее, даже с применением устаревшей методики идентификации моллюсков, и отражает относительную мягкость климата [8, 10, 22]. Субдоминирующее в исследованном районе положение моллюсков, обитающих исключительно на севере Европы и Азии, все же подчеркивает и субарктический характер природных условий севера Мурманской области.

Доминирование в исследованном районе лимнофильной группы моллюсков свидетельствует о преобладании небольших по площади проточных и слабопроточных водоемов, а также многочисленных полузатишных и затишных участков в больших по площади озерах. Низкий процент реофильных видов обусловлен незначительным количеством биотопов, где условия сходны с речными. То есть либо в условиях повышенной гидродинамики име-

Таблица 2. Условия обитания Pisidioidea в группах водоемов, выделенных при кластерном анализе

Экологические факторы	Группа 1	Группа 2	Группа 3
Высота над уровнем моря, м	86,0 ± 17,0 от 19 до 168 Тундровый 33%	128,3 ± 15,4 от 6 до 270 Лесотундровый 38%	113,5 ± 8,4 от 6 до 211 Лесотундровый 39%
Преобладающий ландшафт, %	Лесотундровый 34% Северотаежный 33%	Северотаежный 22%	Северотаежный 33%
Длина береговой линии, км	0,100 ± 0,02 от 0,013 до 0,250	0,700 ± 0,200 от 0,013 до 3,580	2,000 ± 0,400 от 0,050 до 9,230
Площадь, км ²	0,005 ± 0,0002 от 0,001 до 0,011 Бессточные 44%	0,100 ± 0,0203 от 0,001 до 0,422 Бессточные 25%	0,200 ± 0,0503 от 0,004 до 1,190 Бессточные 14%
Гидрологические типы, %	Верховые 44% Слабопроточные 12% Проточные 0% Илистые	Верховые 46% Слабопроточные 13% Проточные 16% Илистые 50%	Верховые 8% Слабопроточные 28% Проточные 50% Илистые 39%
Преобладающие грунты, %	со сфагнумом 89%	Смешанные 29%	Смешанные 50%
Глубина, м	0,50 ± 0,10 от 0,15 до 0,85	0,60 ± 0,05 от 0,13 до 1,15	0,60 ± 0,03 от 0,30 до 1,10
pH	5,4 ± 0,3 от 4,5 до 6,5	5,4 ± 0,1 от 4,5 до 6,2	5,9 ± 0,1 от 5,2 до 7,0
kH, в °dkH	1,2 ± 0,10 от 1,0 до 2,0	1,1 ± 0,03 от 1,0 до 1,5	1,1 ± 0,04 от 1,0 до 2,0
Содержание CO ₂	10,0 ± 2,0 от 5,0 до 20,0	7,9 ± 0,6 от 4,0 до 13,5	6,2 ± 0,3 от 2,5 до 10,0

ются “не подходящие” субстраты (гравий, камни), либо имеется соответствующий субстрат (песок, илистый песок, ил), но биотоп расположен в затишном или полузатишном участке озера.

Изучение толерантности моллюсков к факторам среды показало, что в самых экстремальных условиях могут выживать немногие виды, такие как *E. curta*, *E. obliquata*, *E. sp. 1*, *R. borealis*, *C. lapponicus* и *C. obtusalis*. Однако некоторые полученные данные нуждаются в дополнении и дальнейших исследованиях. Например, виды *E. obliquata* и *H. waldeni*, отмеченные нами в озере на максимальной высоте над уровнем моря (270 м) в исследованном районе, вероятно, встречаются и в более высокогорных неисследованных водоемах. А самые “глубоководные” в прибрежной зоне озер виды *H. bodamica* и *T. baudoniana*, возможно, не являются глубоководными видами в сублиторали тех же водоемов.

Исследование экологических предпочтений массовых видов показало, что *H. lilljeborgii*, *E. curta*, *C. nitidum*, *C. lapponicus*, *H. bodamica*, *H. normalis* и *T. baudoniana* обитают в сходных условиях проточных (в большинстве случаев) озер, расположенных на различной высоте над уровнем моря, а также в одинаковом диапазоне глубины. Практически все эти виды предпочитают смешанные типы грунтов. Небольшие различия в распространении этих видов связаны только с морфометрическими характеристиками водоемов, реакцией среды и содержанием углекислоты. В целом широкое распространение указанных видов обусловлено практически одина-

ковыми экологическими предпочтениями, что позволяет обитать им в большом количестве водоемов и иметь преимущество в различных биотопах.

Анализ отдельных факторов показал, что наибольшую роль в распределении видового богатства Pisidioidea играют морфометрические характеристики водоемов, такие как площадь и длина береговой линии, влияющие на разнообразие условий обитания, а также гидрохимические показатели – pH и CO₂, играющие важную роль в метаболизме моллюсков [11, 18].

Отмечено, однако, что рассмотренные отдельно факторы оказывают комплексное влияние на видовой состав моллюсков, что достаточно хорошо видно на примере выделенных с помощью кластерного анализа 3 групп водоемов. Так, наибольшее количество видов Pisidioidea (26) отмечено в прибрежье проточных, больших по площади озер с относительно длинной береговой линией и озер, состоящих с ними в единой гидрологической сети. Здесь наблюдаются значения pH, близкие к нейтральным (чаще 6,0–6,5), и минимальное содержание углекислоты (не более 10 мг/л). Проточные озера в целом характеризуются повышенной гидродинамикой, насыщением кислородом значительной толщи воды, разнообразием субстратов и преобладанием смешанных грунтов (50%). В условиях приобья на участках с песчаным грунтом создаются условия, сходные с речными, поэтому здесь встречаются реофильные виды моллюсков, такие как, например, *E. ponderosa*, *P. acuticostata* и *P. subtruncata*. Однако

Таблица 3. Видовой состав и экологическая характеристика двустворчатых моллюсков надсемейства Pisidioidea в группах водоемов, выделенных кластерным анализом

Виды	Экологич. характеристика	Группа 1	Группа 2	Группа 3
<i>S. westerlundi</i>	ЛФ			+
<i>P. rectidens</i>	ЛФ		+	+
<i>H.(A.) lilljeborgii</i>	ЛБ		+	+
<i>H.(A.) ruut</i>	ЛБ		+	+
<i>H.(A.) waldeni</i>	ЛБ		+	+
<i>E. (C.) curta</i>	ЛФ	+	+	+
<i>E. (C.) fossarina</i>	ЛФ		+	+
<i>E. (C.) jaudoniana</i>	ЛБ			+
<i>E. (C.) obliquata</i>	ЛФ	+	+	+
<i>E. (C.) ponderosa</i>	РФ			+
<i>E. (C.) sp. 1</i>	не опр.	+		+
<i>E. (C.) sp. 2</i>	не опр.			+
<i>E. (P.) steenbuchii</i>	ЛФ			+
<i>R. borealis</i>	ТБ	+		
<i>C. (C.) hinzi</i>	ЛБ		+	
<i>C. (C.) lapponicus</i>	ЛБ		+	+
<i>C. (C.) obtusalis</i>	ТБ		+	+
<i>C. (C.) nitidum</i>	ЛФ	+	+	+
<i>H. bodamica</i>	ЛФ		+	+
<i>H. hibernica</i>	ЛФ		+	+
<i>H. normalis</i>	ЛФ		+	+
<i>H. parvula</i>	ЛФ			+
<i>H. portentosa</i>	ЛФ		+	+
<i>H. subhiernica</i>	ЛФ			+
<i>P. (P.) acuticostata</i>	РФ			+
<i>P. (P.) subtruncata</i>	РФ			+
<i>T. baudoniana</i>	ЛФ		+	+
<i>C. conventus</i>	ЛБ			+
Видовое богатство		5	16	26
Среднее количество видов в группах		1±0,0	3±0,1	8±0,4
Соотношение биогеографических группировок, в %	РФ	0	0	12
	ЛФ	60	63	54
	ЛБ	0	31	23
	ТБ	20	6	3
	не опр.	20	0	8

Примечание. РФ – реофилы, ЛФ – лимнофилы, ЛБ – лимнобионты, ТБ – тельматобионты, не опр. – принадлежность к экологической группировке не определена.

наличие в таких озерах многочисленных небольших бухточек и заливов, то есть местообитаний с более слабой гидродинамикой, чем на открытом мелководье, обуславливает здесь высокий процент лимнофильных видов. В некоторых глубоководных озерах обитают холодноводные виды (например, *C. conventus*), что обусловлено более низкой температурой воды даже во время максимального прогрева, чем в небольших мелководных ламбинах. В озерах, состоящих в одной гидрологической системе, видовой состав Pisidioidea сходен, что, вероятно, можно объяснить расселением моллюсков по ручьям (пассивный снос во время паводков). Наиболее часто встречаемыми видами здесь являются *T. baudoniana*, *H. lilljeborgii*, *H. bodamica*, *H. normalis* и *C. nitidum*.

Наименьшее количество видов Pisidioidea (5) отмечено в небольших по площади, в различной степени заболоченных озерах глубиной не более 2 м. Эти водоемы либо лишены протока вообще, либо имеют слабовыраженные притоки и стоки. Гидродинамика здесь проявляется крайне слабо, исключительно в циркуляции поверхностных вод под действием ветра (высота волн не более 0,1 м). Вследствие этого берега чаще всего зарастают слявиной, а субстрат представлен илами или сфагновой дерновиной. Перегнивание органических остатков, стоки с болотистых берегов и отсутствие протока приводит к закислению воды (рН 4,5–5,5, исключения составляют лужи на скалах, где рН составляет 6,3–6,5) и повышению содержания углекислоты (до 20 и более мг/л). Поэтому в таких озерах преиму-

щественно обитают или широко распространенные экологически пластичные виды, такие как *E. curta*, *E. obliquata* и *C. nitidum*, либо узкоспециализированные виды, какими в исследованном районе являются *E. sp. 1* и *R. borealis*.

Промежуточное положение по морфометрическим характеристикам занимают озера второй группы. Здесь, несмотря на преобладание верховых и бессточных озер, появляются и проточные водоемы. Поэтому pH здесь достигает значений 6,2, а содержание CO₂ – 13,5 мг/л. Грунты в водоемах этой группы представлены большей частью илом, но имеются и смешанные субстраты. В таких условиях отмечено 16 видов Pisidioidea. Отсутствие достаточного протока и неразвитого прибрежья обуславливают отсутствие здесь реофильной группировки моллюсков, но при этом возрастает доля лимнофильных видов. Небольшими глубинами (не более 10 м) и относительным прогревом толщи воды объясняется отсутствие здесь холодноводных видов, таких как, например, *C. conventus*. Наиболее часто встречающимися видами здесь являются *T. baudoniana*, *E. curta*, *H. bodamica*, *H. lilljeborgii* и *C. nitidum*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в исследованных водоемах обитает 28 видов двустворчатых моллюсков надсемейства Pisidioidea, что составляет 82% от всех видов моллюсков этой группы, обитающих на севере Мурманской области.

Большое количество видов (46%) родов *Hiberneuglesa* и *Euglesa (Casertiana)* обусловлено преобладанием небольших озер, но достаточной неоднородностью гидрологических условий в районе исследования.

Доминирование европейско-сибирских видов Pisidioidea является следствием довольно мягких климатических условий исследованного района.

Высокий процент лимнофильных видов (50%) обусловлен значительным количеством слабопроточных небольших по площади озер, а также местообитаний (губы, заливы) со слабым гидродинамическим режимом в больших проточных озерах.

Виды *E. curta*, *E. obliquata*, *E. sp. 1*, *R. borealis*, *C. lapponicus* и *C. obtusalis* могут обитать при экстремальных условиях – минимальных размерах водоемов (около 0,001 км²), низких значениях pH ($\geq 4,5$) и высокой концентрации CO₂ (20 мг/л).

Наибольшая экологическая пластичность часто встречающихся видов моллюсков *H. lilljeborgii*, *E. curta*, *C. nitidum*, *C. lapponicus*, *H. bodamica*, *H. normalis* и *T. baudoniana* обуславливает их широкое распространение в исследованном районе.

Площадь и длина береговой линии водоемов, а также химические характеристики воды – pH и CO₂, являются наиболее важными факторами в распределении видового богатства Pisidioidea.

Большие по площади относительно глубоководные проточные озера и озера, объединенные с ними в гидрологические сети (системы), являются оптимальными для Pisidioidea.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Корнюшин А.В. Двустворчатые моллюски надсемейства Pisidioidea Палеарктики. Фауна, систематика, филогения. Киев: Институт зоологии НАНУ, 1996. 176 с.
2. Винарский М.В., Андреева С.И. К вопросу о виде у пресноводных моллюсков: история и современность // Теоретические и практические проблемы изучения сообществ беспозвоночных: памяти Я.И. Старобогатова. М.: Товарищество научных изданий "КМК", 2007. С. 130–147.
3. Кухарев В.И. Оценка разнообразия фауны макрозообентоса каменисто-песчаных биотопов северо-западного Приладожья // Гидроэкологические проблемы Карелии и использование водных ресурсов. Петрозаводск, 2003. С. 110–118.
4. Разнообразие биоты Карелии / Под ред. Громова А.Н., Китаева С.П., Крутова К.Н. и др. Петрозаводск, 2003. 262 с.
5. Митропольский В.И. Наблюдения над жизненным циклом, темпом роста и способностью к перенесению высыхания у *Musculum lacustre* (Müller) // Экология и биология пресноводных беспозвоночных. М.; Л.: Наука, 1965. С. 118–124.
6. Корнюшин А.В. Двустворчатые моллюски надсемейства Pisidioidea (Bivalvia) крупных озер и водохранилищ Украинского Полесья // Вестн. зоол. 1993. Вып. 3. С. 3–10.
7. Беспалая Ю.В. Фауна и экология моллюсков в условиях островных и континентальных водоемов северной тайги на западе Русской равнины: Автореф. дисс... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2007. 22 с.
8. Яковлев Б.А. Климат Мурманской области. Мурманск, 1961. 70 с.
9. Соколов А.А. Гидрография СССР. Л.: Гидрометеиздат, 1952. 248 с.
10. Митенев В.К. Паразиты пресноводных рыб Кольского Севера. Мурманск: ПИНРО, 1997. 199 с.
11. Жадин В.И. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. 376 с.
12. Стальмакова Г.А. Бентос озер различных ландшафтов Кольского полуострова // Озера различных ландшафтов Кольского полуострова. Ч. 2. Л.: Наука, 1974. С. 180–212.
13. Limnofauna Europaea. Eine Zusammenstellung aller die europäischen Binnengewässer bewohnenden mehrzelligen Tierarten mit Angaben über ihre Verbreitung und Ökologie / Herausgegeben von Joachim Illies. Veb Gustav Fisher Verlag Jena, 1967. 474 s.

14. *Kuiper J.G.J.* Zwei neue boreale Pisidium-Arten: *P. hinzi* und *P. waldeni* // *Ibid.* 106. № 1/3. 1975. P. 27–37.
15. *Корнюшин А.В.* Таксономическая ревизия и филогения рода *Euglesa* s. lato (*Bivalvia*, *Euglesidae*) // *Зоол. журн.* 1990. Т. 69. Вып. 7. С. 42–54.
16. *Старобогатов Я.И., Прозорова Л.А., Богатов В.В., Саенко Е.М.* Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Моллюски, полихеты, немертины. СПб: Наука, 2004. Т. 6. С. 9–491.
17. *Жадин В.И.* Фауна рек, озер и водохранилищ // *Тр. Зоол. ин-та. М.; Л.: АН СССР*, 1940. Т. V. Вып. 3–4. 998 с.
18. *Яковлев В.А.* Пресноводный зообентос Северной Фенноскандии (разнообразие, структура и антропогенная динамика). Ч. 1. Апатиты: Изд. Кольского научного центра РАН, 2005. 161 с.
19. *Фролов А.А.* Двустворчатые моллюски (*Bivalvia*, *Pisidioidea*) ручьев северо-запада Мурманской области: фауна и экология // *Лекции и мат-лы докл. всерос. школы-конф. “Экосистемы малых рек: биоразнообразие, экология, охрана”*. Борок, 2008. С. 309–313.
20. *Иззатулаев З.И., Старобогатов Я.И.* Зоогеографическая характеристика пресноводных моллюсков Средней Азии и вопрос о существовании Нагорно-азиатской подобласти Палеарктики // *Зоол. журн.* Т. 64. Вып. 4. 1985. С. 506–517.
21. *Иззатулаев З.И., Корнюшин А.В.* Анатомические особенности некоторых малоизученных моллюсков семейств *Pisidiidae* и *Euglesidae* (*Bivalvia*, *Pisidioidea*) горных областей Средней Азии // *Ruthenica*. Вып. 3. № 1. 1993. С. 25–30.
22. *Старобогатов Я.И.* Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов земного шара. Л.: Наука, Ленингр. отд., 1970. 372 с.

BIVALVE MOLLUSKS OF SUPERFAMILY PISIDIOIDEA (BIVALVIA LAMELLIBRANCHIA) IN SMALL RESERVOIRS OF THE NORTH OF MURMANSK REGION

A.A. Frolov

For the first time the species composition of bivalves (superfamily Pisidioidea) from the northern Kola Peninsula small lakes is established. 28 mollusks species were found. 13 species belong to European-Siberian biogeographical group. By ecological characteristic 14 species are limnophiles. Influence of some ecological factors on biodiversity of Pisidioidea was investigated. The biggest number of mollusks species (26) is noted in rather big deep-water and low-running lakes with varied habitat conditions, water's pH 5,2–7,0, and concentration of CO₂ higher than 10 mg/l. The minimum number of mollusks species (5) is noted in wetland and stagnant shallow reservoirs, where water's pH is 4,5–5,5. The most common species (*H. liljeborgii*, *E. curta*, *C. nitidum*, *C. lapponicus*, *H. bodamica*, *H. normalis* and *T. baudoniana*) have broad ecological preferences to hydrologic type of lakes, height above the sea level, depth and type of the substratum. This particularity allows the species to live in various reservoirs and dominate in different biotopes.

Key words: bivalves, small reservoirs, Murmansk region, the Kola Peninsula, ecological factors.

REFERENCES

1. Korniyushin A.V. 1996. *Dvustvorchatye mollyuski nadsemeystva Pisidioidea Palearktiki. Fauna, sistematika, filogeniya*. [Bivalves superfamily Pisidioidea Palearctic. Fauna, taxonomy, phylogeny]. Kiev, Institute of Zoology of the National Academy of Sciences of Ukraine: 176 p. (In Russian).
2. Vinarskiy M.V., Andreeva S.I. 2007. [On the question of the species of freshwater mollusks, past and present]. In: *Teoreticheskie i prakticheskie problemy izucheniya soobshchestv bespozvonochnykh: pamyati Ya.I. Starobogatova*. [Theoretical and practical problems of studying invertebrate communities, memory of Ya.I. Starobogatov]. Moscow, Association of Scientific Publications "KMK": 130–147. (In Russian).
3. Kukharev V.I. 2003. [Evaluation of the fauna diversity of macrozoobenthos stony and sandy biotopes northwest Priladozhje]. In: *Gidroekologicheskie problemy Karelii i ispol'zovanie vodnykh resursov*. [Hydroecological problems Karelia and use of water resources]. Petrozavodsk: 110–118. (In Russian).
4. Gromov A.N., Kitaev S.P., Krutov K.N. et al. (Eds.). 2003. *Raznoobrazie bioty Karelii*. [A variety of biota Karelia]. Petrozavodsk: 262 p. (In Russian).
5. Mitropol'skiy V.I. 1965. [Observations over the lifecycle, growth rate and the ability to endure dry at Musculum lacustre (Müller)]. In: *Ekologiya i biologiya presnovodnykh bespozvonochnykh*. [Ecology and biology of freshwater invertebrates]. Moscow; Leningrad, Nauka Publ.: 118–124. (In Russian).
6. Korniyushin A.V. 1993. [Bivalves superfamily Pisidiidae (Bivalvia) of large lakes and reservoirs Ukrainian Polissya]. *Vestnik zoologii*. (3): 3–10. (In Russian).
7. Bepalaya Yu.V. 2007. *Fauna i ekologiya mollyuskov v usloviyakh ostrovnykh i kontinental'nykh vodoemov severnoy taygi na zapade Russkoy ravniny. Avtoref. dis... kand. biol. nauk*. [Fauna and ecology of mollusks in conditions of island and continental water bodies of the northern taiga to the west of the Russian Plain. PhD Thesis Abstract]. Syktyvkar: 22 p. (In Russian).
8. Yakovlev B.A. 1961. *Klimat Murmanskoy oblasti*. [The climate of the Murmansk Region]. Murmansk: 70 p. (In Russian).
9. Sokolov A.A. 1952. *Gidrografiya SSSR*. [Hydrography of the USSR]. Leningrad, Gidrometeoizdat: 248 p. (In Russian).
10. Mitenev V.K. 1997. *Parazity presnovodnykh ryb Kol'skogo Severa*. [Parasites of freshwater fishes of the Kola North]. Murmansk, Polar Research Institute of Marine Fisheries and Oceanography: 199 p. (In Russian).
11. Zhadin V.I. 1952. *Mollyuski presnykh i solonovatykh vod SSSR*. [Mollusks of fresh and brackish waters of the USSR]. Moscow; Leningrad, Academy of Sciences of the USSR Publ.: 376 p. (In Russian).
12. Stal'makova G.A. 1974. [Benthos Lakes different landscapes of the Kola Peninsula]. In: *Ozera razlichnykh landshaftov Kol'skogo poluostrova*. [Lakes different landscapes of the Kola Peninsula]. Part 2. Leningrad, Nauka Publ.: 180–212. (In Russian).
13. Limnofauna Europaea. Eine Zusammenstellung aller die europäischen Binnengewässer bewohnenden mehrzelligen Tierarten mit Angaben über ihre Verbreitung und Ökologie. Herausgegeben von Joachim Illies. Veb Gustav Fisher Verlag Jena, 1967. 474 s.
14. Kuiper J.G.J. 1975. Zwei neue boreale Pisidium–Arten: P. hinzi und P. waldeni. *Ibid.* 106. N 1/3. P. 27–37.
15. Korniyushin A.V. 1990. [Taxonomic revision and phylogeny of the genus Euglesa s. lato (Bivalvia, Euglesidae)]. *Zoologicheskii zhurnal*. 69(7): 42–54. (In Russian).
16. Starobogatov Ya.I., Prozorova L.A., Bogatov V.V., Saenko E.M. 2004. *Opredelitel' presnovodnykh bespozvonochnykh Rossii i sopredel'nykh territoriy. Tom 6: Mollyuski, polikhety, nemertiny*. [Directory to freshwater invertebrates of Russia and adjacent territories. Vol. 6: Clams, polychaete, nemertean]. St. Petersburg, Nauka Publ.: 491 p. (In Russian).
17. Zhadin V.I. 1940. [The fauna of the rivers, lakes and storage reservoir]. *Trudy Zoologicheskogo instituta*. Moscow, Leningrad, Academy of Sciences of the USSR. 5(3–4). (In Russian).

18. Yakovlev V.A. 2005. *Presnovodnyy zoobentos Severnoy Fennoskandii (raznoobrazie, struktura i antropogennaya dinamika)*. [Freshwater zoobenthos of Northern Fennoscandia (diversity, structure and dynamics of anthropogenic)]. Part 1. Apatity, Kola Scientific Center RAS Publ.: 161 p. (In Russian).
19. Frolov A.A. 2008. [Bivalves (Bivalvia, Pisidiidae) streams northwest of Murmansk area: the fauna and ecology]. In: *Ekosistemy mal'nykh rek: bioraznoobrazie, ekologiya, okhrana. Lektsii i materialy dokladov vserossiyskoy shkoly-konferentsii*. [The ecosystems of small rivers: biodiversity, environment, security. Lectures and Proceedings of the All-Russian school-conference]. Borok: 309–313. (In Russian).
20. Izzatulaev Z.I., Starobogatov Ya.I. 1985. [Zoogeographical characteristic of freshwater mussels in Central Asia and the question of the existence of Nagornoazitskoy Palearctic subregion]. *Zool. zhurn.* 64(4): 506–517. (In Russian).
21. Izzatulaev Z.I., Korniyushin A.V. 1993. [The anatomical features of some little-known families of mollusks and Pisidiidae Euglesidae (Bivalvia, Pisidioidea) mountain regions of Central Asia]. *Ruthenica*. 3(1): 25–30. (In Russian).
22. Starobogatov Ya.I. 1970. *Fauna mollyuskov i zoogeograficheskoe rayonirovanie kontinental'nykh vodoemov zemnogo shara*. [The fauna of shellfish and zoogeographical zoning of the continental water bodies of the globe]. Leningrad, Nauka Publ., Leningrad branch: 372 p. (In Russian).