

ОСОБЕННОСТИ ВИДОВОГО СОСТАВА, ОБИЛИЯ И БИОТИЧЕСКОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ МОЛЛЮСКОВ СЕМ. *Sphaeriidae* В РЕКАХ С ВЫСОКОЙ ОЗЕРНОСТЬЮ ВОДОСБОРОВ (НА ПРИМЕРЕ ВОДОТОКОВ БАСЕЙНА ОНЕЖСКОГО ОЗЕРА)

© 2024 г. И. А. Барышев^{а, *}, А. А. Фролов^б

^аИнститут биологии Карельского научного центра Российской академии наук,
Петрозаводск, Россия

^бМурманский морской биологический институт Российской академии наук, Мурманск, Россия
*e-mail: i_baryshev@mail.ru

Поступила в редакцию 15.02.2023 г.

После доработки 15.09.2023 г.

Принята к публикации 22.09.2023 г.

На примере рек бассейна Онежского озера проанализированы видовой состав моллюсков сем. *Sphaeriidae*, их численность, биомасса и вклад в количественные показатели донных сообществ в условиях высокой озерности речных бассейнов. Прослежены закономерности пространственного распределения видов по биотопам и в градиенте условий окружающей среды. Выявлено 26 видов моллюсков, относящихся к этому семейству, среди них преобладают европейско-сибирские. Большая часть выявленных видов отличается широкими экологическими диапозонами и встречается в водных объектах разных типов. Установлено, что вклад этих моллюсков в функционирование водных сообществ рек в условиях разветвленных озерно-речных систем (бассейна Онежского озера) превышает значения, обычные для рек с малым количеством озер на территории водосбора. С использованием методов ANOSIM и PERMANOVA доказано, что видовой состав моллюсков на каменистых порогах и перекатах, песчаных перекатах и мягких (илистых) грунтах различается. При помощи теста IndVal для семи видов показана статистически значимая приуроченность к одному из этих биотопов, для четырех из них — к каменистым грунтам порогов и перекатов рек. Использование метода NMDS позволило установить, что наибольшие изменения видовой состав представителей *Sphaeriidae* наблюдаются при изменении условий среды от небольших водотоков с медленным течением и высокой цветностью воды к крупным рекам с быстрым течением и относительно прозрачной водой.

Ключевые слова: макрзообентос, биотопы, пороги, плесы, метаболизм, *Euglesa*, *Pisidium*

DOI: 10.31857/S0320965224030062, **EDN:** ZPOUTY

ВВЕДЕНИЕ

Сообщества донных беспозвоночных формируются под комплексным влиянием факторов среды и значительно изменяются от водотока к водотоку и от региона к региону (Townsend et al., 2003; Johnson et al., 2007; Мукра et al., 2007; Воробьева и др., 2020, Jiang et al., 2021; Carvallo et al., 2022). Большое значение в речном макрзообентосе имеют двустворчатые моллюски (Корнюшин, 1996; Шубина, 2006; Фролов, 2009; Барышев, 2017; Lee, 2019; Vinarski et al., 2021). Они широко распространены, экологически пластичны, часто достигают высокого обилия и играют важную роль в донных сообществах (Фролов, Любин, 2003; Pietsch et al., 2003; Gray et al., 2005; Sonza et al., 2008; Kubíková et al., 2011). Вместе с тем, данные о фауне и экологии моллюсков

сем. *Sphaeriidae* в реках северных регионов весьма отрывочны (Coulson et al., 2014; Besspalaya et al., 2015; Lee, 2019; Vinarski et al., 2021). Характеристика экологической приуроченности отдельных видов моллюсков в литературе, как правило, дается очень кратко, ограничивается обычно типом водоема, грунтом и глубиной и не подтверждена статистически (Vinarski, Kantor, 2016; Бабушкин, 2020; Groh et al., 2020; Saito et al., 2022). Отчасти это объясняется тем, что *Sphaeriidae* — одна из самых сложных для определения групп макрзообентоса, ее филогения и таксономия до настоящего времени не полностью устоялись, под вопросом и число существующих видов (Falkner et al., 2001; Glöer, 2002; Korniushev, 2007; De Jong et al., 2014; Vinarski, Kantor, 2016; Graf, Cummings, 2019; Lee, 2019). Молекулярно-филогенетических

исследований до настоящего времени недостаточно, и их результаты часто противоречат экологическим и анатомическим данным (Корнюшин, 2002; Clewing et al., 2013; Bößneck et al., 2016; Vinarsky, Kantor, 2016; Bespalaya et al., 2017).

Реки бассейна Онежского озера в гидробиологическом отношении относительно хорошо изучены (Хренников, 1978; Кухарев, 1984; Рябинкин и др., 2000; Барышев, 2022 и др.). Однако идентификацию моллюсков сем. Sphaeriidae проводили в лучшем случае до рода, и данные о фауне этой группы в реках бассейна Онежского озера до настоящего времени отсутствуют.

Водосбор Онежского озера расположен на восточной границе Фенноскандии. Для этой территории характерно неглубокое залегание кристаллических горных пород и тонкий слой четвертичных отложений, ландшафты молодые, поймы рек слабо разработаны (Гросвальд, 2009). Климат суровый, вегетационный период относительно короткий, территории свойственно избыточное увлажнение. Гидрологический режим отличается четко выраженными фазами уровня воды, преобладанием талых и дождевых вод в питании рек (Озера..., 2013). Воды отличаются низкой минерализацией, высокой окисляемостью и цветностью (Лозовик и др., 2006). Гидрографическая сеть представлена множеством проточных озер, соединенных речными участками.

Водосбор Онежского озера отличается разветвленной гидрографической сетью, насчитывающей >6.5 тыс. рек и 9.5 тыс. озер (Онежское..., 2010). Суммарная площадь водоемов достигает 3.5 тыс. км², озерность бассейна >6.5%. Характерны сложные озерно-речные системы со ступенчатым профилем, в которых водотоки чередуются с водоемами. В этих условиях многие участки рек находятся под влиянием выноса из озер взвешенного вещества, фито- и зоопланктона и отличаются обилием макрозообентоса и высокой долей фильтраторов (Turner et al., 2016; Four et al., 2019; Takahashi et al., 2022 и др.).

Моллюски сем. Sphaeriidae относятся к фильтраторам и сестонофагам. В связи с этим можно ожидать, что высокая озерность водосборов рек бассейна Онежского озера оказывает влияние на их обилие и видовой состав. Однако в литературе отсутствуют данные по этому вопросу. К настоящему времени установлено, что на территории Фенноскандии обитает ≥35 видов моллюсков сем. Sphaeriidae (Limnofauna ..., 1978; Яковлев, 2005; Фролов, 2009, 2011; Барышев, 2023). Для водоемов и водотоков Республики Карелии отмечено ≥28 видов (Фролов, 2011; Чертопруд, Палатов, 2013; Барышев, 2017, 2023). Тем не менее, данных о вкладе Sphaeriidae в обилие донных сообществ недостаточно. Большая часть сведений о видовом составе относится к озерам. Биотопическое рас-

пределение видов этого семейства в реках Северо-Запада России описано неконкретно, а для рек бассейна Онежского озера данные отсутствуют.

Цель работы — определить вклад моллюсков сем. Sphaeriidae в формирование обилия макрозообентоса и выявить особенности экологической приуроченности видов в реках с высокой озерностью речных водосборов (на примере водотоков бассейна Онежского озера). Для этого были поставлены следующие задачи: установить видовой состав моллюсков сем. Sphaeriidae в макрозообентосе рек; определить обилие этих организмов и их вклад в численность, биомассу, а также метаболизм донных сообществ; выявить закономерности распределения видов этого семейства по биотопам и в градиенте факторов среды.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Для выявления роли моллюсков сем. Sphaeriidae в донных сообществах проанализировали данные по их количественным показателям (суммарным для группы) из 438 проб, собранных на 110 станциях в 57 реках бассейна Онежского озера с 1999 по 2021 гг. в летний сезон. Определение видов моллюсков сем. Sphaeriidae было выполнено для части этих сборов (2009–2020 гг.) — 51 станции из 33 водотоков северного, западного и восточного берегов Онежского озера (в скобках указано число станций): Айттойоки (1), Большая Уя (1), Вама (1), Водла (1), Вотто (1), Каменный ручей (1), Коровья (1), Косморека (1), Кумса (1), Лепручей (1), Лижма (5), Лососинка (2), Мегра (1), Мягрека (1), Нива (3), Оксельма (1), протока между оз. Космозером и Онежским (1), Окунья тона (1), Орзег (1), Падма (1), Петролампи (1), Пяля (1), ручей без названия (западный Кивач) (1), Суна (9), Сяпса (1), Тамбица (1), Терез (1), Торосозерка (2), Уница (2), Чална (1), Чебинка (1), Шуя (3), Яндома (1).

На каменистых порогах и перекатах материал (332 количественные пробы) собирали при помощи рамки площадью 0.04 м². Плесы с мягкими (илистыми) грунтами (106 проб) облавливали дночерпателем ДАК-250 (по 2 подъема на пробу) или гидробиологическим ситом с захватом 0.04 м² (при глубине <0.3 м). Использовали газ с размером ячеек ~300 мкм. В большинстве случаев на порогах отбирали по три пробы на станцию, на плесах — по две. При камеральной обработке определяли таксономический состав организмов в пробе, их численность и биомассу. Представителей сем. Sphaeriidae (без разделения на виды) подсчитывали и взвешивали с точностью 0.1 мг в каждой из 438 проб. На 51 станции (сборы 2009–2020 гг.) количество и массу представителей сем. Sphaeriidae определяли для каждого вида.

На каждой станции отбора проб регистрировали ширину водотока, глубину и скорость течения, размер преобладающей фракции в грунте, обилие детрита (табл. 1). Цветность определяли визуально по пятибальной шкале. Данные по расходу воды, расстоянию от озера и площадям водосборов взяты из работ (Ресурсы..., 1972; Республика..., 2001).

Для анализа распределения моллюсков между различными местообитаниями обследованные станции объединяли в группы (биотопы) по типу субстрата. Биотоп каменистых порогов и перекатов формируется преимущественно на участках с быстрым течением (>0.2 м/с), преобладающий грунт — валун и галька, глубина чаще небольшая, до 0.45 м. Биотоп песчаных перекатов встречается преимущественно при скорости течения от 0.03 до 0.31 м/с, глубина обычно ≤ 1.5 м. Биотоп мягких (илистых) грунтов отмечен на участках с низкими скоростями течения, обычно до 0.1 м/с, в составе грунта преобладают ил и глина, часто наблюдается повышенное накопление детрита. Глубины разные, в том числе и >2 м.

При видовом определении моллюсков сем. Sphaeriidae руководствовались тем, что дробная система более универсальна по сравнению с системой, в которой используется малое число видов, поскольку список видов первой можно конвертировать во вторую, а обратное действие затруднительно (Винарский, Андреева, 2007). Использовали определительные ключи как внешней, так и внутренней морфологии, сочетая сравнительный метод, описание формы раковин, строение зубного аппарата, а также изучение мягкого тела (Старобогатов, 1977; Кривошеина, 1978; Старобогатов, Корнюшин, 1989; Анистратенко, Старобогатов, 1990; Долгин, Корнюшин, 1994; Корнюшин, 1996). При исследовании мягкого тела моллюсков учитывали следующие признаки: строение края мантии (степень срастания, высо-

та и расположение пучков внутренней и внешней мантийной мускулатуры), форма и строение органов выделительной системы — нефридиев, а также жаберного аппарата (ктенидиев), где особое внимание уделяли положению наружной полужабры по отношению к внутренней (степени редукции). Названия видов приведены в соответствии с каталогом (Vinarski, Kantor, 2016). Экологическая и биогеографическая характеристики видов приведены в соответствии с работами (Корнюшин, 1996; Лешко, 1998; Kantor et al., 2010; Vinarski, Kantor, 2016; Беспалай, 2022).

Вклад моллюсков сем. Sphaeriidae в суммарный метаболизм донных сообществ определяли по формуле:

$$Q = kN^{0.25}B^{0.75} \text{ (Palatov, Chertoprud, 2018),}$$

где Q — уровень метаболизма, мл O_2 /м²; N — численность вида, экз./м²; B — биомасса, г/м²; k — специфический для каждой группы коэффициент, отражающий интенсивность обмена (для ракообразных — 0.133, брюхоногих моллюсков — 0.126, двусторчатых моллюсков — 0.057, плоских и кольчатых червей — 0.115, личинок насекомых кроме хирономид — 0.106, личинок хирономид — 0.079); 0.25 и 0.75 — коэффициенты экспоненциального уравнения, описывающего связь между интенсивностью обмена и размером гидробионтов (Алимов, 1979).

Для определения статистической значимости различий между обилием видов в выделенных биотопах применены пермутационный тест ANOSIM с вычислением общей статистики R и многомерный непараметрический дисперсионный анализ PERMANOVA. Для установления видов, ассоциированных с этими биотопами, был выбран анализ индикаторных видов IndVal (Indicator Value). При определении отношения видов к факторам среды использовали неметрическое многомерное

Таблица 1. Характеристика параметров среды на станциях отбора проб

Параметр среды	Среднее	Медиана (min–max)
Расстояние от озера, км	26.8 ± 1.85	7.0 (0.01–*)
Площадь водосбора водотока, км ²	1069 ± 104.5	300 (4–10020)
Ширина водотока, м	23.3 ± 1.23	18.0 (0.4–150.0)
Расход воды, м/с	9.8 ± 1.07	3.0 (0.004–120.0)
Глубина, м	0.45 ± 0.030	0.30 (0.05–5.00)
Скорость течения, м/с	0.31 ± 0.01	0.30 (0.005–1.30)
Размер преобладающей фракции грунта, см	5.55 ± 0.204	5.52 (0.01–20)
Цветность воды, баллы	3.0 ± 0.16	3 (1–5)
Количество детрита, баллы	2.0 ± 0.06	2.0 (0–5)

Примечание. * — при отсутствии озер выше станции по течению для расчетов использовали значение “100”. После знака “ $\pm$ ” приведена ошибка средней.

шкалирование (NMDS) на основе численности особей; в расчетах учитывали только виды, встречающиеся на четырех и более станциях. Для анализов ANOSIM, PERMANOVA, IndVal и NMDS выбрано расстояние Брея–Кертиса, учитывающее как численность особей, так и их наличие/отсутствие (Сушко, 2021).

Статистические расчеты проведены с использованием пакета PAST 4.09.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В составе сообществ донных беспозвоночных рек бассейна Онежского озера выявлено 26 видов, относящихся к сем. Sphaeriidae (всего в макрозообентосе обследованных станций зарегистрировано 275 видов и таксонов надвидового уровня). Наиболее разнообразно представлен род *Euglesa* (21 вид, 81% всей фауны моллюсков этого семейства). Биогеографическую структуру фауны Sphaeriidae в исследованном регионе определяют европейско-сибирские компоненты (17 видов, 65% всего списка). Видов североевразийского распространения выявлено 4, европейского — 3, палеарктического — 2.

Виды европейско-сибирского распространения: *E. (Cyclocalyx) obtusale* (Lamarck, 1818), *E. (C.) scholtzii* (Clessin, 1873), *E. (Euglesa) ponderosa* (Stelfox, 1918), *E. (E.) rivularis* (Clessin, 1874), *E. (Henslowiana) henslowana* (Leach in Sheppard, 1823), *E. (H.) polonica* Anistratenko et Starobogatov, 1990 [1991], *E. (H.) suecica* (Clessin in Westerlund, 1873), *E. (Hiberneuglesa) normalis* (Stelfox, 1929), *E. (H.) parvula* (Clessin in Westerlund, 1873), *E. (H.) portentosa* (Stelfox in Ellis, 1940), *E. (Pseudeupera) subtruncata* (Malm, 1855), *E. (Pulchelleuglesa) acuticostata* Starobogatov et Korniushev, 1989, *E. (Roseana) globularis* (Clessin in Westerlund, 1873), *E. (Tetragonocyclas) baudoniana* (de Cessac, 1855), *Musculium (Musculium) lacustre* (O.F. Müller, 1774),

Pisidium (Pisidium) amnicum (O.F. Müller, 1774), *Sphaerium (Sphaerium) levinodis* Westerlund, 1876. Видов североевразийского распространения: *Euglesa (Cyclocalyx) lapponica* (Clessin in Westerlund, 1873), *E. (Henslowiana) liljeborgii* (Clessin in Esmark et Hoyer, 1886), *E. (Hiberneuglesa) bodamica* Starobogatov et Korniushev, 1989, *Sphaerium (Sphaerium) westerlundii* Clessin in Westerlund, 1873. Виды европейского распространения: *Euglesa (Euglesa) curta* (Clessin, 1874), *E. (Pseudeupera) turgida* (Clessin in Westerlund, 1873), *Pisidium (Europisidium) tenuilineatum* Stelfox, 1918. Виды палеарктического распространения: *Euglesa (Cingulipisidium) nitida* (Jenyns, 1832), *E. (Tetragonocyclas) milium* (Held, 1836).

Наибольшей встречаемостью по станциям отличаются *Sphaerium (Sphaerium) westerlundii* (45.1%), *Euglesa (Cingulipisidium) nitida* (41.2%), *E. (Hiberneuglesa) normalis* (33.3%) и *E. (Henslowiana) henslowana* (31.4%). Эти виды могут образовывать достаточно плотные поселения до 500–1100 экз./м². Только на одной из станций были обнаружены: *E. (Cyclocalyx) obtusale*, *E. (C.) scholtzii*, *E. (Henslowiana) suecica*, *E. (Hiberneuglesa) parvula*, *E. (Roseana) globularis*, *Musculium (Musculium) lacustre*, *Pisidium (Europisidium) tenuilineatum*, *Sphaerium (Sphaerium) levinodis*. Эти виды были представлены одной–пятью особями на обследованную площадь.

Обилие макрозообентоса в реках бассейна Онежского озера по численности в среднем составляет 6208 ± 597 экз./м², медиана — 3175 экз./м², по биомассе — среднее 22.8 ± 2.56 г/м², медиана — 7.93 г/м². По численности преобладают личинки ручейников и хирономид, по биомассе — личинки ручейников. Моллюски сем. Sphaeriidae были выявлены в 275 из 438 проб, на 119 из обследованных 158 станций; их встречаемость по пробам была 62.8%. Количественные характеристики обилия моллюсков сем. Sphaeriidae в реках бассейна Онежского озера приведены в табл. 2.

Таблица 2. Количественные характеристики (среднее и медиана) обилия представителей сем. Sphaeriidae в речных биотопах и их доли (среднее) в суммарных показателях макрозообентоса по численности, биомассе и метаболизму (реки бассейна Онежского озера, 1999–2021 гг.)

Параметр	Биотопы			
	КПП	ПП	МГ	По всем станциям
Численность средняя, экз./м ²	373 ± 78.4	183 ± 35.4	198 ± 42.0	320 ± 56.0
Численность медианная, экз./м ²	50	50	40	50
Биомасса средняя, г/м ²	4.2 ± 1.09	1.9 ± 0.73	1.3 ± 0.38	3.5 ± 0.78
Биомасса медианная, г/м ²	0.06	0.10	0.14	0.08
Доля по численности, %	5.3 ± 0.30	8.2 ± 1.03	10.2 ± 1.26	6.4 ± 0.31
Доля по биомассе, %	8.2 ± 0.47	13.7 ± 1.73	18.5 ± 2.28	10.6 ± 0.50
Доля по метаболизму, %	5.0 ± 0.61	8.9 ± 2.00	12.1 ± 2.09	6.6 ± 0.62
Встречаемость в пробах, %	61.5	69.8	62.1	62.8
Число проб, n	309	63	66	438

Примечание. После знака “±” приведена ошибка средней; здесь и в табл. 4–6, КПП — биотоп каменистых порогов и перека- тов, ПП — биотоп песчаных перека- тов, МГ — биотоп мягких (илистых) грунтов.

Численность и биомасса представителей сем. Sphaeriidae значительно выше на участках с каменистыми грунтами (пороги и каменистые перекаты). Наибольшие доли в макрозообентосе по биомассе выявлены в илистом грунте плесов (биомасса в среднем 18.5% всего сообщества).

Обилие моллюсков сем. Sphaeriidae в градиенте факторов окружающей среды. С использованием корреляционного анализа показано, что численность, биомасса и доля в донных сообществах моллюсков сем. Sphaeriidae статистически значимо зависят от учтенных параметров окружающей среды. Получены относительно низкие значения коэффициентов корреляции, однако во многих случаях они статистически значимы (табл. 3). При помощи многомерного дисперсионного анализа PERMANOVA показано, что влияние указанных параметров на показатели обилия моллюсков статистически значимо.

Обилие моллюсков сем. Sphaeriidae статистически значимо выше на участках истоков из озер, в крупных водотоках и на участках со значительными скоростями течения и каменистыми суб-

стратами. Однако вклад представителей этой группы в суммарный метаболизм донных сообществ выше на плесовых участках, отличающихся замедленным течением и мягкими грунтами.

Различия обилия видов по биотопам. Сравнение обилия видов представителей сем. Sphaeriidae между выделенными биотопами каменистых порогов и перекатов, песчаных перекатов и мягких грунтов показало, что статистически значимо выделяется состав моллюсков каменистых порогов и перекатов, в то время, как сообщества песчаных и мягких грунтов близки между собой по этому признаку (табл. 4).

При помощи теста на индикаторную значимость (IndVal) выявлено 7 видов, которые статистически значимо ассоциированы с отдельными биотопами (табл. 5).

Таким образом, для четырех видов доказана приуроченность к биотопам каменистых порогов и перекатов, для двух — к мягким грунтам, и только одного — к песчаным. На каменистых порогах и перекатах наибольшая численность выявлена у *Sphaerium (Sphaerium) westerlundii* — до 1100 экз./м²;

Таблица 3. Значения коэффициента корреляции обилия моллюсков сем. Sphaeriidae с факторами среды и результаты многомерного дисперсионного анализа PERMANOVA

Параметр среды	<i>N</i>	<i>B</i>	<i>N%</i>	<i>B%</i>	<i>R%</i>	<i>F / p</i>
Расстояние от озера	−0.36	−0.48	−0.17	−0.15	−0.07	25.3 / <0.001
Площадь водосбора	0.26	0.35	0.23	0.21	0.16	14.8 / <0.001
Ширина водотока	0.18	0.22	0.12	0.09	0.04	7.4 / <0.001
Расход воды	0.27	0.36	0.16	0.12	0.06	11.9 / <0.001
Глубина	−0.08	−0.04	0.09	0.05	0.06	11.7 / <0.001
Скорость течения	0.39	0.39	−0.02	−0.08	−0.16	18.2 / <0.001
Размер преобладающей фракции грунта	0.29	0.26	−0.05	−0.07	−0.12	19.1 / <0.001
Количество детрита	−0.08	−0.10	0.03	0.04	0.03	3.3 / <0.001
Цветность	−0.10	−0.26	−0.04	−0.08	−0.02	4.2 / <0.001

Примечание. Приведены коэффициенты корреляции по Спирмену (*N* — численность, *B* — биомасса, *N%* — доля по численности в бентосе, *B%* — доля по биомассе в бентосе, *R%* — доля по метаболизму в бентосе); результаты многомерного дисперсионного анализа PERMANOVA (*F* — критерий Фишера, *p* — уровень статистической значимости); жирным шрифтом выделены значения, для которых *p* < 0.05, т. е. указывающие на статистически значимую связь.

Таблица 4. Результаты тестов ANOSIM и PERMANOVA при сравнении обилия видов моллюсков сем. Sphaeriidae биотопов каменистых порогов и перекатов, песчаных перекатов и мягких грунтов водотоков бассейна Онежского озера (расстояние Брея–Кертиса)

Биотопы	ANOSIM (<i>R</i>)		PERMANOVA (<i>F</i>)	
	ПП	КПП	ПП	КПП
МГ	0.02	0.24	0.80	3.25
ПП	—	0.38	—	3.63

Примечание. *R* — общая статистика теста ANOSIM; *F* — критерий Фишера; жирным шрифтом выделены значения при *p* < 0.005.

в среднем 126.7 экз./м². Вид *Pisidium (Pisidium) amnicum*, приуроченный к песчаным перекатам, не достигает там высокого обилия — лишь 20 экз./м² при 3.6 экз./м² в среднем. В биотопах мягких грунтов преобладает *Euglesa (Pulchelleuglesa) acuticostata*, ее численность на отдельных станциях до 1300 экз./м² при среднем значении 97.3 экз./м² (табл. 6).

Распределение обилия видов в градиенте параметров окружающей среды. В результате расчета непараметрического шкалирования (NMDS) определены две ведущие оси ординации. Коэффициент стресса Краскела (S) — 0.311, эта характеристика представляет собой меру расхождений между исходной и моделируемой матрицами расстояний. Коэффициент детерминации (r^2) для оси 1 — 0.272; для оси 2 — 0.143. Эта величина соответствует доле дисперсии зависимой переменной, которую объясняет рассматриваемая модель. Коэффициенты корреляции осей ординации с условиями окружающей среды даны в табл. 7.

Проведенный анализ позволяет проследить взаимные связи между факторами, влияющими

на видовой состав моллюсков сем. Sphaeriidae. Первая ось отражает комплекс факторов, который оказывает наибольшее влияние. В состав этого комплекса входят, во-первых, размерные характеристики водотока (площадь водосбора, ширина русла и расход воды, связанные естественным образом); во-вторых, скорость течения на станции и размер преобладающей фракции грунта. Для классического профиля реки свойственно расположение порожистых участков в верхнем течении, плесов — в нижнем. Однако особенность рек бассейна Онежского озера (как и всей Восточной Фенноскандии) заключается в том, что пороги с быстрым течением и твердыми грунтами могут находиться и в верхнем течении, и в нижнем. По этой причине вдоль первой оси ординации уменьшение размеров водотоков совпадает по направлению с замедлением течения и уменьшением размера преобладающей фракции грунта. В-третьих, вода с высокой цветностью отмечена в первую очередь в малых водотоках, что, вероятно, связано с болотным питанием многих рек. Вторая ось отражает влияние параметров

Таблица 5. Индикаторная значимость видов моллюсков сем. Sphaeriidae в трех биотопах рек бассейна Онежского озера по результатам теста IndVal

Вид	Биотоп, к которому вид приурочен	Индекс IndVal, %	Уровень значимости (p)
<i>Euglesa (Cingulipisidium) nitida</i>	КПП	37.0	0.005
<i>E. (Henslowiana) henslowana</i>	КПП	30.8	0.036
<i>E. (H.) lilljeborgii</i>	КПП	19.4	0.022
<i>E. (Pseudeupera) subtruncata</i>	МГ	33.6	0.011
<i>E. (Pulchelleuglesa) acuticostata</i>	МГ	30.8	0.005
<i>Pisidium (Pisidium) amnicum</i>	ПП	19.2	0.028
<i>Sphaerium (Sphaerium) westerlundi</i>	КПП	55.7	0.001

Примечание. Приведены виды, для которых выявлена статистически значимая приуроченность к одному из типов местообитаний ($p < 0.05$).

Таблица 6. Встречаемость (%) и средняя численность (экз./м²) видов моллюсков сем. Sphaeriidae в трех биотопах рек бассейна Онежского озера (для которых доказана приуроченность к биотопам)

Вид	Биотопы			
	КПП	ПП	МГ	по всем станциям
<i>Euglesa (Cingulipisidium) nitida</i>	61.9 (62.4)	20.0 (16.4)	33.3 (40)	41.2 (42)
<i>E. (Henslowiana) henslowana</i>	42.9 (75.2)	13.3 (5.7)	33.3 (12.7)	31.4 (36.3)
<i>E. (H.) lilljeborgii</i>	23.8 (11.4)	0.0 (0.0)	13.3 (1.3)	13.7 (5.1)
<i>E. (Pseudeupera) subtruncata</i>	4.8 (2.9)	26.7 (30)	53.3 (56.7)	25.5 (26.1)
<i>E. (Pulchelleuglesa) acuticostata</i>	0 (0)	6.7 (2.1)	33.3 (97.3)	11.8 (29.2)
<i>Pisidium (Pisidium) amnicum</i>	0 (0)	20.0 (3.6)	13.3 (1.3)	9.8 (1.4)
<i>Sphaerium (Sphaerium) westerlundi</i>	76.2 (126.7)	6.7 (4.3)	40.0 (25.3)	45.1 (60.8)

Примечание. В скобках дана средняя численность.

Таблица 7. Коэффициенты корреляции по Спирмену между параметрами окружающей среды и расчетными осями ординации

Параметр	Ось 1		Ось 2	
	<i>rs</i>	<i>p</i>	<i>rs</i>	<i>p</i>
Расстояние от озера	0.29	0.045	–0.19	0.209
Площадь водосбора водотока	–0.44	0.002	–0.09	0.553
Ширина водотока	–0.46	0.001	–0.11	0.469
Расход воды	–0.50	<0.001	0.02	0.875
Глубина	–0.18	0.228	–0.03	0.856
Скорость течения	–0.47	0.001	0.36	0.013
Размер преобладающей фракции грунта	–0.45	0.001	0.38	0.008
Цветность	0.55	<0.001	–0.22	0.132
Обилие детрита в грунте	0.15	0.318	–0.09	0.539

Примечание. *rs* — коэффициент корреляции по Спирмену; *p* — уровень статистической значимости; жирным шрифтом выделены значения, для которых корреляция статистически значима при *p* < 0.05.

биотопа в ином аспекте и с меньшей интенсивностью (низкий коэффициент детерминации). Изменение комплекса факторов вдоль ведущей оси ординации — от небольших водотоков с медленным течением и высокой цветностью воды к крупным рекам с быстрым течением, озерами на водосборе и относительно прозрачной водой можно считать основным “направлением”, вдоль которого изменяется видовой состав моллюсков сем. Sphaeriidae.

Для численности 8 видов моллюсков (из 11, встреченных на ≥4 станциях и учтенных в анализе) удалось выявить статистически значимую корреляционную связь с найденными осями ординации (табл. 8). На этой основе можно сделать заключение об их экологической приуроченности.

Виды *Euglesa* (*Euglesa*) *curta*, *E. (E.) ponderosa*, *E. (Hiberneuglesa) normalis*, *E. (Pseudeupera) subtruncata*, *E. (Pulchelleuglesa) acuticostata*, обилие которых положительно (и статистически значимо) коррелирует с первой осью ординации, проявляют приуроченность к малым лесным водотокам с высокой цветностью воды и медленным течением. Вид *Sphaerium* (*Sphaerium*) *westerlundi*, для которого показана отрицательная корреляция с первой осью, чаще и в большем количестве встречен на порогах и перекатах крупных водотоков в зонах влияния озер.

Расположение видов моллюсков сем. Sphaeriidae в пространстве осей ординации, позволяющее визуальное оценить их отношение к условиям среды, представлено на рис. 1. На ор-

Таблица 8. Коэффициенты корреляции по Спирмену между обилием моллюсков и расчетными осями ординации

Вид	Ось 1		Ось 2	
	<i>rs</i>	<i>p</i>	<i>rs</i>	<i>p</i>
<i>Euglesa</i> (<i>Cingulipisidium</i>) <i>nitida</i>	–0.116	0.436	0.385	0.007
<i>E. (Euglesa) curta</i>	0.344	0.018	0.114	0.447
<i>E. (E.) ponderosa</i>	0.359	0.013	–0.489	<0.001
<i>E. (Henslowiana) henslowana</i>	–0.199	0.180	–0.247	0.093
<i>E. (H.) lilljeborgii</i>	–0.024	0.875	0.211	0.154
<i>E. (Hiberneuglesa) normalis</i>	0.288	0.049	0.553	<0.001
<i>E. (Pseudeupera) subtruncata</i>	0.614	<0.001	–0.215	0.147
<i>E. (Pulchelleuglesa) acuticostata</i>	0.461	0.001	0.155	0.299
<i>E. (Tetragonocyclus) baudoniana</i>	0.236	0.110	0.189	0.203
<i>Pisidium</i> (<i>Pisidium</i>) <i>amnicum</i>	–0.028	0.854	–0.520	<0.001
<i>Sphaerium</i> (<i>Sphaerium</i>) <i>westerlundi</i>	–0.758	<0.001	0.387	0.007

Примечание. *rs* — коэффициент корреляции по Спирмену; *p* — уровень статистической значимости; жирным шрифтом выделены значения, для которых корреляция статистически значима при *p* < 0.05.

динационной диаграмме в правой части (вдоль первой оси) расположились виды, приуроченные к малым лесным водотокам, в левой — “предпочитающие” крупные реки и участки ниже проточных озер.

Данные о приуроченности моллюсков, полученные с помощью непараметрического шкалирования NMDS (табл. 8) и теста на индикаторную значимость IndVal (табл. 5), различаются. На наш взгляд, расположение видов в пространстве осей ординации позволяет точнее (с учетом большего количества факторов) описать их предпочтения, нежели распределение по условно выделенным биотопам.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Видовой состав. Выявленные в ходе работы 26 видов моллюсков, относящихся к сем. Sphaeriidae, вероятно, неполный список фауны этой группы для водных объектов бассейна Онежского озера (нами обследованы только реки). Однако указанный состав вполне соответствует имеющимся в литературе данным о фауне этого семейства в исследованном регионе. Так, для водных объектов всех типов на территории Восточной Финляндии зарегистрировано обитание ≥ 28 видов моллюсков сем. Sphaeriidae (Яковлев, 2005; Фролов, 2011; Чертопруд, Палатов, 2013; Барышев, 2023). По сравнению с другими регионами, выявленный

нами видовой состав относительно беден. Так, для рек и озер Российского Северо-Запада обнаружено 65 видов моллюсков этого семейства, для Северо-Востока — 34 (Шихова, 2004; Беспалая, 2007; Фролов, 2009, 2010, 2011; Овчанкова и др., 2015). Фауна Sphaeriidae восточной части России еще богаче, там выявлено 124 вида для Западной Сибири, 55 видов для Средней Сибири и 69 видов для Восточной Сибири (Бабушкин, 2020). Ранее нами было показано, что реофильная фауна Восточной Финляндии бедна по сравнению с другими регионами (Барышев, 2017). Возможно, это связано с относительно недавним (8–14 тыс. лет назад) отступлением ледника и малым сроком формирования фауны (Гросвальд, 2009).

Для всей Восточной Финляндии в макрозообентосе водотоков ранее нами было зарегистрировано 289 видов беспозвоночных, большая часть которых, по-видимому, обитает и в реках бассейна Онежского озера (Барышев, 2023). Выявленные в этом исследовании 26 видов Sphaeriidae представляют ~9% фауны речного макрозообентоса региона.

Биогеографическая структура. Преобладание европейско-сибирских видов отмечали ранее и для других таксономических групп макрозообентоса в реках Восточной Финляндии (Яковлев, 2005; Барышев, 2017). По современным представлениям, отступление ледника 8–14 тыс. лет назад шло в северо-западном направлении (Гросвальд,

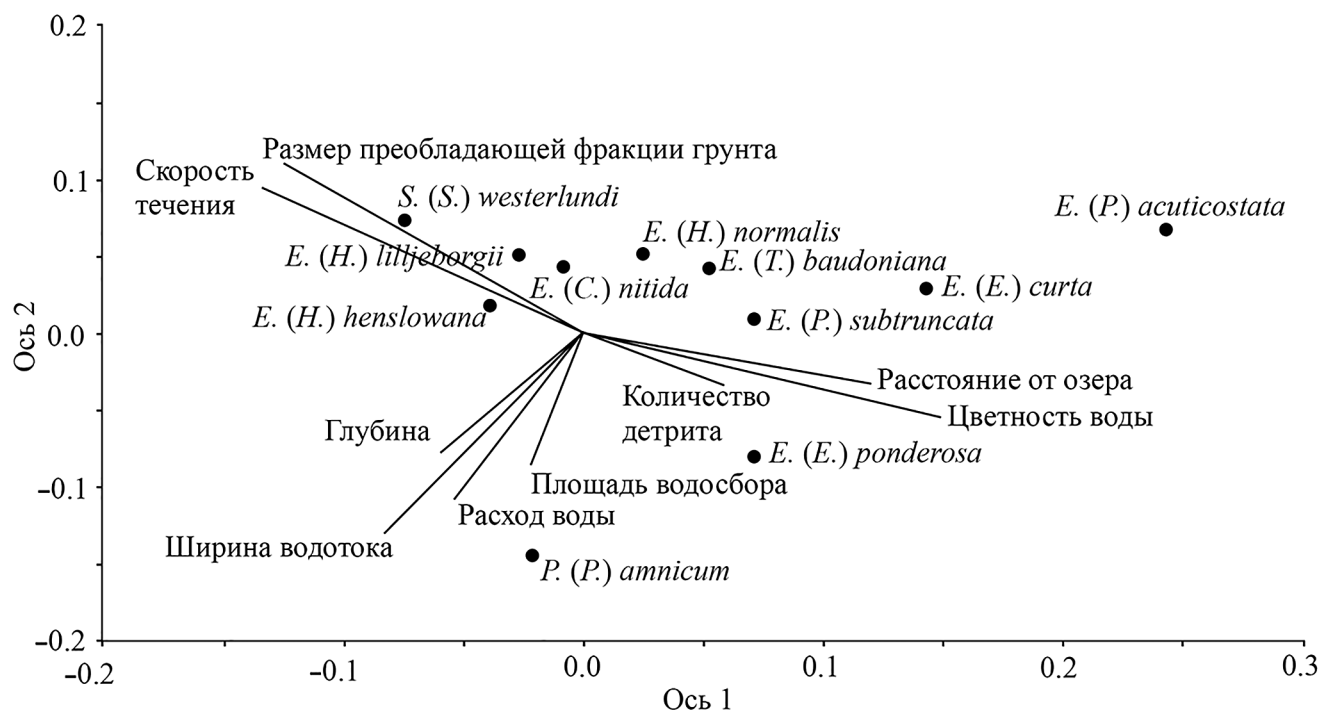


Рис. 1. Диаграмма расположения видов (экологических предпочтений) моллюсков сем. Sphaeriidae в пространстве осей ординации.

2009). При этом формирующиеся пресноводные объекты заселяли теплолюбивые элементы европейской фауны и холодолюбивые элементы сибирской фауны (Овчанкова и др., 2015). В целом, в фауне Sphaeriidae Северо-Запада Европейской части России четко прослеживается тенденция увеличения доли европейско-сибирских видов (за счет уменьшения североевразийских и североевропейских) с севера на юг (Фролов, 2011). Поэтому выявленное нами доминирование европейско-сибирских видов Sphaeriidae (68%) в водотоках бассейна Онежского озера вполне соответствует литературным данным.

Роль моллюсков сем. Sphaeriidae в составе донных сообществ. Ранее было установлено, что вклад двустворчатых моллюсков в суммарный метаболизм реофильных сообществ обычно не высок, редко превышает 2% и лишь в отдельных случаях >5%, и это с учетом крупноразмерных групп Unionidae и Cyrenidae (Чертопруд, Палатов, 2020). Полученные нами для Sphaeriidae значения 5.0–12.0% (табл. 2) указывают на весомый вклад представителей этой группы в функционирование водных сообществ рек в условиях разветвленных озерно-речных систем. Выявленные различия суммарного обилия представителей Sphaeriidae между биотопами (табл. 2), вероятно, связаны с общими закономерностями формирования донных сообществ. Так, для рек разных регионов показано, что обилие макрозообентоса порогов можеткратно превышать таковое плесов (Townsend et al., 2003; Яковлев, 2005; Johnson et al., 2007). Вместе с тем, снижение обилия двустворчатых моллюсков на плесах в сравнении с порогами выражено не так сильно, как других таксономических групп. По этой причине их вклад в обилие и метаболизм донных сообществ на мягких грунтах возрастает.

Влияние скорости течения и связанных с ней характеристик грунта, определяющих численность представителей Sphaeriidae (табл. 3) — частный случай известной закономерности, отмеченной для многих таксонов в реках разных регионов. Обращает внимание сильная зависимость численности и биомассы Sphaeriidae от расстояния между изучаемым участком реки и озером. Известно, что важным фактором формирования сообществ реофильных беспозвоночных в реках является сестон. Значимым источником сестона служат озера, из которых в вытекающие реки в большом количестве выносятся взвешенные органико-минеральные частицы, фито- и зоопланктон. Разветвленные озерно-речные системы Восточной Фенноскандии отличаются большим количеством таких участков, многие реки протекают через каскады озер. Эта ценная в кормовом отношении органика потребляется организмами макрозообентоса и в истоках из водоемов формируются особые сообщества с большой биомас-

сой и преобладанием фильтрующих форм (Turner et al., 2016; Four et al., 2019; Takahashi et al., 2022 и др.). Представители Sphaeriidae как фильтраторы и сестонофаги способны улавливать и потреблять этот пищевой ресурс (Four et al., 2019). Ранее нами на примере рек бассейнов Онежского озера, Белого и Баренцева морей было показано, что обилие макрозообентоса в истоках из озер превышает “фоновые” значения до 100 раз, в основном за счет фильтраторов (Барышев, 2023). Соответственно, можно предположить, что наблюдаемая относительно высокая доля моллюсков сем. Sphaeriidae в макрозообентосе рек с высокой озерностью водосборов формируется как следствие обильного выноса планктона и взвешенных частиц из озер в реки.

Распределение видов по биотопам и в градиенте факторов среды. При формировании видового состава моллюсков сем. Sphaeriidae имеют значение как факторы, связанные с размером водотока, так и локальные особенности отдельных участков реки (табл. 7). Известно, что по мере увеличения реки обычно наблюдается закономерная смена условия обитания гидробионтов (Vannote et al., 1980). В то же время, скорость течения и особенности грунта, как и расстояние от озера — локальные факторы, относительно случайно расположенные в русле (особенно в условиях сложных озерно-речных систем Восточной Фенноскандии). Общие закономерности их влияния описаны в ряде концепций (Townsend, 1989; Thorp et al., 2006).

Цветность воды обычно не рассматривают как фактор, влияющий на структуру речного макрозообентоса (Townsend et al., 2003; Jiang et al., 2021). Однако наше исследование выявило достаточно сильную связь этого показателя с видовым составом Sphaeriidae (табл. 7). Установлено, что состав гуминовых веществ, придающих цветность воде, достаточно сложен (Фомина, 2011). Хотя к настоящему времени убедительных данных о питании моллюсков сем. Sphaeriidae гумусом не получено, их сложный состав и органическая природа позволяют предположить такую возможность. Не исключено, что высокая цветность воды лишь отражает особенности биотопа, поскольку она особенно характерна для малых спокойных водотоков заболоченных территорий (Лозовик и др., 2006).

Имеющиеся данные об экологической приуроченности отдельных видов Sphaeriidae сформулированы общими фразами и неконкретны (Корнюшин, 1996; Vinarski, Kantor, 2016; Беспалая, 2022). Из 10 видов, для которых в нашем исследовании получены статистически значимые результаты биотопической приуроченности (табл. 5, 8), 7 видов, согласно литературным данным, характеризуются очень широкими экологическими

диапазонами (различающимися по вышеуказанным источникам). По современному каталогу (Vinarski, Kantor, 2016), только 3 из них строго приурочены к озерам. Это *Euglesa* (*Euglesa*) *curta*, *E. (Henslowiana) lilljeborgii* и *E. (Pulchelleuglesa) acuticostata*. Обитание *Euglesa* (*Euglesa*) *curta* в ручьях Мурманской обл. было зафиксировано ранее (Фролов, 2012). Полученные нами данные о регулярном присутствии этих трех видов в макрозообентосе рек дополняют сведения об их экологии. Для 4 видов из наших сборов показана статистически значимая приуроченность к каменистым грунтам порогов и перекатов, это *Euglesa* (*Cingulipisidium*) *nitida*, *E. (Henslowiana) henslowana*, *E. (H.) lilljeborgii* и *Sphaerium* (*Sphaerium*) *westerlundii*. В литературе указанные виды характеризуются преимущественно как обитатели мягких грунтов озер, медленно текущих рек и пойменных водоемов (Корнюшин, 1996; Vinarski, Kantor, 2016; Беспалая, 2022).

Остается открытым вопрос о причине выявленных различий в экологических диапазонах видов Sphaeriidae между нашими и литературными данными. Безусловно, экология отдельных видов этого таксона пока изучена не полностью. По этой причине полученные в ходе этой работы результаты дополняют и уточняют имеющиеся сведения. Однако часть выявленных закономерностей, по-видимому, — следствие высокой озерности водосборов рек бассейна Онежского озера и большой роли лимнического сестона в формировании состава и обилия сообществ донных беспозвоночных.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В реках бассейна Онежского озера выявлен относительно бедный видовой состав двустворчатых моллюсков сем. Sphaeriidae — 26 видов или ~9% фауны реофильного макрозообентоса региона. Его основу составляют европейско-сибирскими компонентами. Вклад видов этого семейства в функционирование водных сообществ рек в условиях разветвленных озерно-речных систем (бассейна Онежского озера) весьма велик ($6.4 \pm 0.31\%$ по численности, 10.6 ± 0.50 по биомассе, 6.6 ± 0.62 по метаболизму) и превышает значения, обычные для рек с малым количеством озер на территории водосбора. Доказано, что озера в составе озерно-речной системы оказывают влияние на численность и биомассу представителей Sphaeriidae, по-видимому, из-за поступающих в реку взвешенных веществ и планктона. Для 4 видов — *Euglesa* (*Cingulipisidium*) *nitida*, *E. (Henslowiana) henslowana*, *E. (H.) lilljeborgii* и *Sphaerium* (*Sphaerium*) — впервые показана приуроченность к каменистым грунтам порогов и перекатов рек. Установлено, что в реках бассейна Онежского озера видовой состав представителей

Sphaeriidae в наибольшей степени изменяется в “направлении” от небольших водотоков с медленным течением и высокой цветностью воды к крупным рекам с быстрым течением и относительно прозрачной водой.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания Института биологии Карельского научного центра РАН по теме FMEN-2022-0007 и государственного задания Мурманского морского биологического института РАН (FMEE-2022-0001).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алимов А.Ф. 1979. Интенсивность обмена у водных пойкилотермных животных. Общие основы изучения водных экосистем. Л.: Наука. С. 5.
- Анистратенко В.В., Старобогатов Я.И. 1990. Двустворчатые моллюски (Mollusca, Bivalvia) бассейна Среднего Днепра // Новости фаунистики и систематики. Киев: Ин-т зоологии НАН УССР. С. 14.
- Бабушкин Е.С. 2020. Состояние изученности Sphaeriidae (Mollusca, Bivalvia, Venerida) Сибири и перспективы дальнейших исследований // Тр. Ин-та биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. № 89(92). С. 26.
<https://doi.org/10.24411/0320-3557-2020-10003>
- Барышев И.А. 2017. Таксономический состав и трофическая структура бентофауны пороговых участков рек Республики Карелия и Мурманской области // Биология внутр. вод. № 4. С. 50.
<https://doi.org/10.7868/S0320965217040064>
- Барышев И.А. 2022. Особенности состава, обилия и трофической структуры сообществ макрозообентоса в реках сельговых ландшафтов северного побережья Онежского озера // Биология внутр. вод. № 5. С. 533.
<https://doi.org/10.31857/S0320965222050035>
- Барышев И.А. 2023. Макрозообентос рек Восточной Фенноскандии. Петрозаводск: Карельск. науч. центр РАН.
- Беспалая Ю.В. 2007. Экология моллюсков в условиях островных и континентальных водоемов северной тайги на западе Русской равнины: Дис. ... канд. биол. наук. Архангельск. 150 с.
- Беспалая Ю.В. 2022. Видовое разнообразие, филогенетическая и жизненные циклы пресноводных моллюсков в западной части российской Арктики: Дис. ... докт. биол. наук. Архангельск. 418 с.
- Винарский М.В., Андреева С.И. 2007. К вопросу о виде у пресноводных моллюсков: история и современность // Теоретические и практические проблемы изучения сообществ беспозвоночных: памяти Я.И. Старобогатова. М.: Тов-во науч. изданий КМК. С. 130.

- Воробьева Л.В., Решетов И.С., Азовский А.И. и др. 2020. Закономерности распределения макрозообентоса в некоторых реках европейской части России и сопредельных территорий // Зоол. журн. Т. 99. № 8. С. 843. <https://doi.org/10.31857/S0044513420030149>.
- Гросвальд М.Г. 2009. Оледенение Русского Севера и Северо-Востока в эпоху последнего великого похолодания. М.: Наука.
- Долгин В.Н., Корнюшин А.В. 1994. Обзор видов подрода *Euglesa* (*Cyclocalyx*) Северной Евразии // Зоол. журн. Т. 77. Вып. 12. С. 9.
- Корнюшин А.В. 1996. Двустворчатые моллюски надсемейства Pisidioidea Палеарктики. Фауна, систематика, филогения. Киев: Ин-т зоологии НАНУ.
- Корнюшин А.В. 2002. О видовом составе пресноводных двустворчатых моллюсков Украины и стратегии их охраны // Vestn. Zool. Т. 36. Вып. 1. С. 9.
- Кривошеина Л.В. 1978. Мелкие двустворчатые моллюски семейства Pisidiidae (подсемейства Euglesinae) бассейна Верхнего Иртыша // Зоол. журн. № 57. Вып. 10. С. 1489.
- Кухарев В.И. 1984. Зообентос, как индикатор антропогенной нагрузки на водотоки бассейна реки Шуи // Элементы экосистемы Онежского озера и его бассейна. Петрозаводск: Карельск. науч. центр АН СССР. С. 34.
- Лешко Ю.В. 1998. Фауна Европейского северо-востока России. Т. 5. Ч. 1. СПб.: Наука.
- Лозовик П.А., Шкиперова О.Ф., Зобков М.Б., Платонов А.В. 2006. Геохимические особенности поверхностных вод Карелии и их классификация по химическим показателям // Тр. Карельск. науч. центра РАН. № 9. С. 130.
- Овчанкова Н.Б., Паньков Н.Н., Шадрин Н.Ю. 2015. Фауна и зоогеографическая характеристика моллюсков надсемейства Pisidioidea севера и востока Европейской России // Вестн. Удмуртск. ун-та. Т. 25. Вып. 2. С. 126.
- Озера Карелии. 2013. Справочник. Петрозаводск: Карельск. науч. центр РАН.
- Онежское озеро. Атлас. 2010. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН.
- Республика Карелия: атлас. 2001. СПб.: ВТУ ГШ. 1
- Ресурсы поверхностных вод СССР. Т. 2. Карелия и Северо-Запад. Ч. 1. 1972. Л.: Гидрометеиздат.
- Рябинкин А.В., Кухарев В.И., Полякова Т.Н. 2000. Макрозообентос. Флора и фауна водных экосистем. Заонежский полуостров // Инвентаризация и изучение биологического разнообразия на территории Заонежского полуострова и Северного Приладожья (операт.-информ. материалы). Петрозаводск: Карельск. науч. центр РАН. С. 184.
- Старобогатов Я.И. 1977. Класс двустворчатые моллюски Bivalvia // Определитель пресноводных беспозвоночных европейской части СССР. Л.: Гидрометеиздат. С. 123.
- Старобогатов Я.И., Корнюшин А.В. 1989. О составе подрода *Hiberneuglesa* рода *Euglesa* (Bivalvia, Pisidioidea, Euglesidae) в фауне СССР (с описанием нового вида подрода *Pulchelleuglesa*) // Зоол. журнал. № 68. Вып. 10. С. 13.
- Сушко Г.Г. 2021. Методы сравнительного анализа видового состава насекомых различных местообитаний с использованием программной среды R // Журн. Белорус. гос. ун-та. Экология. № 2. С. 21. <https://doi.org/10.46646/2521-683X/2021-2-21-28>
- Фомина В.Ф. 2011. Состав водного гумуса реки вычегды в створе водозабора г. Сыктывкара // Водоснабжение и санитарная техника. № 8. С. 42.
- Фролов А.А. 2009. Двустворчатые моллюски надсемейства Pisidioidea (Bivalvia, Lamellibranchia) малых водоемов севера Мурманской области // Вестн. Южного науч. центра. Т. 5. № 4. С. 71.
- Фролов А.А. 2011. Фауна, распространение и экология моллюсков надсемейства Pisidioidea различных водных объектов северо-запада России: Дис. ... канд. биол. наук. Борок. 288 с.
- Фролов А.А. 2012. Особенности биологии *Euglesa curta* (Clessin, 1874) (Bivalvia, Pisidioidea) в водоемах Мурманской области // Наук. зап. ТНПУ им. В. Гнатюка. Сер: Биология. № 2 (51). С. 287.
- Фролов А.А., Любин П.А. 2003. Фауна и количественное распределение двустворчатых моллюсков надсемейства Pisidioidea Обской и Тазовской губ // Фауна беспозвоночных Карского, Баренцева и Белого морей (информатика, экология, биогеография). Апатиты: Изд-во Кольского науч. центра РАН. С. 195.
- Хренников В.В. 1978. Бентос притоков Онежского озера // Лососевые нерестовые реки Онежского озера. Л.: Наука. С. 41.
- Чертопруд М.В., Палатов Д.М. 2013. Реофильные сообщества макрозообентоса юго-западной части Кольского полуострова // Биология внутр. вод. № 4. С. 34. <https://doi.org/10.7868/S0320965213040050>
- Чертопруд М.В., Палатов Д.М. 2020. Распространение и роль моллюсков в сообществах континентальных вод Евразии: обзор // Тр. Ин-та биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. Вып. 89(92). С. 15. <https://doi.org/10.24411/0320-3557-2020-10002>
- Шихова Т.Г. 2004. Фауна моллюсков бассейна реки Вятки и Вятско-Двинской водораздельной области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб. 27 с.
- Шубина В.Н. 2006. Бентос лососевых рек Урала и Тимана. СПб.: Наука.
- Яковлев В.А. 2005. Пресноводный зообентос Северной Фенноскандии (разнообразие, структура и антропогенная динамика). Апатиты. Части 1 и 2. 161 с. и 145 с.
- Bespalaya Y.V., Bolotov I.N., Aksenova O.V. et al. 2015. Occurrence of a Sphaerium species (Bivalvia: Sphaeriidae) of Nearctic origin in European arctic Russia (Vaigach island) indicates an ancient exchange between freshwater faunas across the arctic // Polar Biol. V. 38. № 9. С. 1545. <https://doi.org/10.1007/s00300-015-1656-5>

- Bespalaya Y.V., Bolotov I.N., Aksenova O.V. et al. 2017. Two *Pisidium* species inhabit freshwater lakes of Novaya Zemlya Archipelago: the first molecular evidence // *Polar Biol.* V. 40. P. 2119. <https://doi.org/10.1007/s00300-017-2119-y>
- Bößneck U., Clewing C., Albrecht C. 2016. Exploring high-mountain limnic faunas: discovery of a novel endemic bivalve species (Sphaeriidae: *Pisidium*) in the Nepal Himalayas // *Invertebr. Syst.* V. 30. P. 588. <https://doi.org/10.1071/IS15043>
- Carvalho F.R., Strickland B.A., Kinard S.K. et al. 2022. Structure and functional composition of macroinvertebrate communities in coastal plain streams across a precipitation gradient // *Freshwater Biol.* V. 67. Iss. 10. P. 1725. <https://doi.org/10.1111/fwb.13968>
- Clewing C., Bößneck U., Oheimb P.V., Albrecht C. 2013. Molecular phylogeny and biogeography of a high mountain bivalve fauna: the Sphaeriidae of the Tibetan Plateau // *Malacologia.* V. 56. P. 231. <https://dx.doi.org/10.4002/040.056.0213>
- Coulson S.J., Avila-Jimenez M.L., Carlsson A.M. et al. 2014. The terrestrial and freshwater invertebrate biodiversity of the archipelagoes of the Barents Sea; Svalbard, Franz Josef Land and Novaya Zemlya // *Soil Biol. Biochem.* V. 68. P. 440. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2013.10.006>
- De Jong Y., Verbeek M., Michelsen V. et al. 2014. Fauna Europaea — all European animal species on the web. *Biodiversity Data J.* 2: e4034. <https://doi.org/10.3897/BDJ.2.e4034>
- Falkner G., Bank R.A., von Proschwitz T. 2001. Check-list of the non-marine molluscan species-group taxa of the states of Northern, Atlantic and Central Europe (CLECOM I) // *Heldia.* V. 4. P. 1.
- Four B., Thomas M., Danger M. et al. 2019. Using stable isotope approach to quantify pond dam impacts on isotopic niches and assimilation of resources by invertebrates in temporary streams: a case study // *Hydrobiologia.* № 834. P. 163. <https://doi.org/10.1007/s10750-019-3920-0>
- Glöer P. 2002. Die Süßwassergastropoden Nordund Mitteleuropas: Bestimmungsschlüssel, Lebensweise, Verbreitung. Hackenheim: Conchbooks.
- Graf D.L., Cummings K.S. 2019. The Freshwater Mussels (Unionoida) of the World (and other less consequential bivalves), updated 05.12.2019. Available from <http://www.mussel-project.net>
- Gray B.R., Haro J.R., Rogala J.T., Sauer J.S. 2005. Modelling habitat associations with fingernail clam (Family: Sphaeriidae) counts at multiple spatial scales using hierarchical count models // *Freshwater Biol.* V. 50. Iss. 4. P. 715. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2005.01350.x>
- Groh K., Bößneck U., Clewing C. et al. 2020. A new pill clam from an unusual habitat: the interstitial *Pisidium interstitialis* n. sp. (Bivalvia: Sphaeriidae) from southwestern and central Germany // *J. Molluscan Stud.* T. 86. № 2. C. 104. <https://doi.org/10.1093/mollus/eyz036>
- Jiang C., Xiong L., Xu C.Y., Yan L. 2021. A river network-based hierarchical model for deriving flood frequency distributions and its application to the Upper Yangtze basin // *Water Res.* V. 57. Iss. 8. 21 p. <https://doi.org/10.1029/2020WR029374>
- Johnson R.K., Furse M.T., Hering D., Sandin L. 2007. Ecological relationships between stream communities and spatial scale: implications for designing catchment level monitoring programmes // *Freshwater Biol.* V. 52. Iss. 5. P. 939. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2006.01692.x>
- Kantor Yu.I., Vinarski M.V., Schileyko A.A., Sysoev A.V. 2010. Catalogue of the continental mollusks of Russia and adjacent territories. V. 2.3.1. <https://www.ruthenica.com/categorietr-8.html>
- Korniushin A.V. 2007. Non-unionid freshwater bivalves (Sphaeriidae, Corbiculidae, Dreissenidae) of North American fauna // *Vestn. Zool.* V. 41. P. 13.
- Kubíková L., Ondrej S., Fricová K. 2011. The occurrence of *Pisidium* species (Bivalvia: Sphaeriidae) in oligotrophic springs of the Blanice River catchment (Czech Republic) in relation to ecological conditions // *Biologia.* V. 66. Iss. 2. P. 299. <https://doi.org/10.2478/s11756-011-0012-7>
- Lee T. 2019. Sphaeriidae Deshayes, 1855 (1820) // *Freshwater mollusks of the world. A distribution atlas.* Baltimore: Univ. Press. P. 197.
- Limnofauna Europaea. 1978. Eine Zusammenstellung aller die europäischen Binnengewässer bewohnenden mehrzelligen Tierarten mit Angaben über ihre Verbreitung und Ökologie/ Herausgegeben von Joachim Illies. Jena: Veb Gustav Fisher Verlag.
- Mykra H., Heino J., Muotka T. 2007. Scale-related patterns in the spatial and environmental components of stream macroinvertebrate assemblage variation // *Global Ecol. Biogeogr.* V. 16. № 2. P. 149. <https://www.jstor.org/stable/4139435>. Accessed 13 Feb. 2023.
- Palatov D.M., Chertoprud M.V. 2018. Macrozoobenthic communities of compact grounds in streams of eastern Black Sea region // *Russ. J. Ecol.* V. 49. № 1. P. 80. <https://doi.org/10.1134/S1067413618010125>
- Pietsch T.W., Bogatov V.V., Amaoka K. et al. 2003. Biodiversity and biogeography of the islands of the Kuril Archipelago // *J. Biogeogr.* V. 30. № 9. P. 1297.
- Saito T., Fujimoto K., Uchida S. et al. 2022. Uncovering overlooked diversity using molecular phylogenetic approach: a case of Japanese sphaeriid clams (Bivalvia: Sphaeriidae) // *Mol. Phylogenet. Evol.* V. 173. P. 107508. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2022.107508>
- Sonsa R., Moralis P., Antunes C., Guelhermino L. 2008. Factors Affecting *Pisidium amnicum* (Müller, 1774; Bivalvia: Sphaeriidae) Distribution in the River Mincho estuary: Consequences for its Conservation // *Estuaries and Coasts.* V. 31. P. 1198. <https://doi.org/10.1007/s12237-008-9090-3>
- Takahashi S., Takemon Y., Omura T., Watanabe K. 2022. Spatially varying trophic effects of reservoir-derived plankton on stream macroinvertebrates among heterogeneous habitats within reaches // *Hydrobiologia.* № 849. P. 2503. <https://doi.org/10.1007/s10750-022-04866-0>

- Thorp J.H., Thoms M.C., Delong M.D. 2006. The riverine ecosystem synthesis: Biocomplexity in river networks across space and time // *River Res. and Appl.* V. 22. P. 123. <https://doi.org/10.1002/rra.901>
- Townsend C.R. 1989. The patch dynamics concept of stream community ecology // *J. N. Am. Benthol. Soc.* V. 8. № 1. P. 36.
- Turner K.L., Matthews R.A., Rawhouser A.K. 2016. Benthic Macroinvertebrate Assemblages in Krial and Rhithral Lake Outlet Streams in the North Cascade Mountains // *Northwest Sci.* № 90. Iss. 2. P. 206. <https://doi.org/10.3955/046.090.0211>
- Townsend C.R., Doledec S., Norris R. et al. 2003. The influence of scale and geography on relationships between stream community composition and landscape variables: description and prediction // *Freshwater Biol.* № 48. P. 768. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2003.01043.x>
- Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins K.W. et al. 1980. The river continuum concept // *Can. J. Fish Aquat. Sci.* V. 37. № 1. P. 130.
- Vinarski M.V., Kantor Y.I. 2016. Analytical Catalogue of Fresh and Brackish Water Molluscs of Russia and Adjacent Countries. M.: A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of RAS.
- Vinarski M.V., Bolotov I.N., Aksenova O.V. et al. 2021. Freshwater mollusca of the circumpolar Arctic: a review on their taxonomy, diversity and biogeography // *Hydrobiologia.* V. 848. P. 2891. <https://doi.org/10.1007/s10750-020-04270-6>

Peculiarities of the Species Composition, Abundance and Biotope Distribution of Mollusks Fam. Sphaeriidae in Rivers with a Many Lakes in the Catchment Area (by the Example of Water Courses of the Onega Lake Basin)

I. A. Baryshev^{1, *}, A. A. Frolov²

¹*Institute of Biology, Karelian Research Center of the Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, Russia*

²*Murmansk Marine Biological Institute, Kola Research Center of the Russian Academy of Sciences, Murmansk, Russia*

*e-mail: i_baryshev@mail.ru

Using the example of the rivers of the Onega Lake basin, the species composition of mollusks of the Sphaeriidae family, their abundance, biomass, and contribution to benthic communities in rivers with many lakes in the catchment areas were analyzed. Patterns of spatial distribution of species across biotopes and gradients of environmental variables were traced. 26 species of mollusks of this family were identified, among them European-Siberian species predominate. Most of the species of mollusks of the family Sphaeriidae found by us have wide ecological ranges and are found in water bodies of various types. It was found that the contribution of Sphaeriidae to the species richness and functioning of aquatic communities in rivers in the conditions of branched lake-river systems (Lake Onega basin) exceeds the values usual for rivers with a small number of lakes in the catchment area. Using the ANOSIM and PERMANOVA methods, it was proved that the species composition of rocky rapids and riffles, sandy rifts and soft bottom soils is different. Using the IndVal test, seven species were shown to have a statistically significant association with one of these biotopes, and four of them, with rocky bottoms of river rapids and riffles. Using the NMDS method, it was shown that the greatest changes in the species composition of representatives of Sphaeriidae are observed when environmental conditions change from small streams with slow current and brown water to large rivers with fast current and clear water.

Keywords: macrozoobenthos, biotopes, pools, rapids, metabolism, *Euglesa*, *Pisidium*