

На правах рукописи

Фролов Александр Александрович

**ФАУНА, РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ЭКОЛОГИЯ МОЛЛЮСКОВ
НАДСЕМЕЙСТВА PISIDIOIDEA РАЗЛИЧНЫХ ВОДНЫХ ОБЪЕКТОВ
СЕВЕРО-ЗАПАДА РОССИИ**

Специальность 03.02.08 – экология (биология)

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Борок

2011

Работа выполнена в Учреждении Российской академии наук Мурманском морском биологическом институте Кольского научного центра РАН

Научный руководитель: доктор биологических наук
Щербина Георгий Харлампиевич

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор
Яковлев Валерий Анатольевич

доктор биологических наук, доцент
Курашов Евгений Александрович

Ведущая организация: Государственный научно–исследовательский институт озерного и речного рыбного хозяйства (ФГНУ «ГосНИОРХ»)

Защита диссертации состоится “12” мая 2011 г. в 10.00 ч на заседании диссертационного совета ДМ002.036.01 в Учреждении Российской академии наук Институте биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН по адресу: 152742 п. Борок, Некоузского района, Ярославской области, тел/факс (48547)24042

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Учреждения Российской академии наук Института биологии внутренних вод им И.Д. Папанина РАН

Автореферат разослан: “01” апреля 2011 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета
доктор биологических наук



Л.Г. Корнева

Введение

Актуальность темы. Изучение видового состава, биологии и экологии водных беспозвоночных не утрачивает своей важности и в настоящее время, что связано с увеличением антропогенной нагрузки на водные объекты и изменением климатических условий. Для северных районов, где водные экосистемы наиболее ранимы, подобные исследования особенно актуальны. В связи с этим высок интерес к организмам-индикаторам, имеющим небольшую продолжительность жизни и достаточно быстрый «эффект отклика» на изменения среды обитания. Очень важно, чтобы в тестируемых водных объектах такие беспозвоночные были многочисленны и доступны для изучения. Этим критериям отвечают двустворчатые моллюски надсемейства Pisidioidea. Однако фауна Pisidioidea в водных объектах северо-запада России до настоящего времени изучена очень слабо. Одной из причин этого является малая исследованность водоемов и водотоков данного региона. Кроме того, до сих пор очень слабо разработана систематика моллюсков этого надсемейства. Применение различных подходов к идентификации Pisidioidea ведет к сложностям при прямом сопоставлении имеющихся видовых списков и невозможности систематизировать накопившийся материал по данной группе беспозвоночных. Экология Pisidioidea, обитающих на северо-западе России, изучена очень слабо. Характеристика условий обитания моллюсков в литературе, как правило, дается очень кратко и ограничивается типом водоема, грунтом, глубиной и, в редких случаях, описанием водной растительности. Особенности биологии моллюсков северных регионов не изучены.

Цель и задачи исследования. Целью работы является изучение структуры фауны, распространения, биологии и экологии двустворчатых моллюсков надсемейства Pisidioidea из водоемов и водотоков северо-запада России на примере Мурманской, Вологодской и Архангельской областей, а также республики Карелия. Для достижения поставленной цели в процессе исследования решались следующие задачи:

1. Установить видовой состав, определить количественные характеристики, экологическую и биогеографическую структуру фауны Pisidioidea в районе исследования.

2. Изучить влияние основных экологических факторов на видовой состав и распределение Pisidioidea и определить степень толерантности моллюсков к этим факторам.

3. Описать особенности биологии некоторых широко распространенных и редких видов Pisidioidea.

Научная новизна. Изучение фауны двустворчатых моллюсков надсемейства Pisidioidea в свете новых таксономических ревизий проведено для северо-запада России впервые. В водных объектах Мурманской области описаны 3 новых для науки вида моллюсков рода *Euglesa*. Впервые выполнено детальное исследование влияния основных экологических факторов на видовой состав и распределение моллюсков в водных объектах северо-запада России.

Впервые изучены особенности биологии *Euglesa ponderosa*, *E. curta*, *E. obliquata*, *E. shcherbinai*, *Roseana borealis* и *Henslowiana lilljeborgii*. Отмечено, что некоторые из этих видов (*Euglesa obliquata*, *E. shcherbinai* и *Roseana borealis*) способны в зимний период времени до 4 месяцев находиться в промерзшем грунте. В разные месяцы Pisidioidea достигают половой зрелости при различной длине раковин, в частности моллюски *Euglesa obliquata* при более высокой температуре воды становятся фертильными при меньшей длине раковин. Развитие выводковых сумок и созревание эмбрионов в них у большинства изученных видов (кроме *Euglesa curta*) происходит неравномерно. Репродукция *Euglesa curta* происходит в очень короткие сроки (2 месяца), тогда как у многих других видов размножение значительно растянуто во времени.

В ходе лабораторных и полевых экспериментов, проведенных по оригинальной методике, впервые выявлены причины и механизм миграции моллюсков. Выделены 4 основных типа миграции *Euglesa ponderosa*: массовая, локальная, двусторонняя и поисковая.

Практическая значимость. Результаты исследований используются для инвентаризации региональных фаун с целью оценки видового разнообразия и разработки научно обоснованных стратегий его сохранения. Проведенные исследования вносят существенный вклад в изучение гидробиологической характеристики водоемов и водотоков Европейского Севера в целом. Информация о биологии и экологии отдельных видов моллюсков может быть использована при

биотестировании качества вод. Сведения о видовом составе и количественном распределении Pisidioidea использованы для оценки воздействия на окружающую среду (ОВОС) при разработке нефтегазовых месторождений. Кроме того, представители надсемейства Pisidioidea могут рассматриваться в качестве видов-индикаторов изменений погоды и климатических флуктуаций. Материалы работы также могут быть применены в лекционных курсах по экологии и гидробиологии в высших учебных заведениях.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. В свете последней систематической ревизии в водных объектах северо-запада России обнаружено 65 видов моллюсков надсемейства Pisidioidea, что почти в 2 раза больше, чем указано для этого региона до проведения ревизии.
2. Существенное влияние на распределение моллюсков оказывают такие факторы, как течение, прибой, тип субстрата, концентрация CO₂ и соленость воды.
3. Жизненные стратегии ряда видов моллюсков, считавшихся ранее формами одного вида, существенно различаются, что, наряду с отличиями во внешней морфологии и анатомическом строении, является доказательством их принадлежности к разным видам.

Апробация работы. Результаты диссертации были доложены и обсуждены на 11 научных конференциях и сессиях, из которых 6 международных или с международным участием: конференции молодых ученых Мурманского морского биологического института КНЦ РАН (Мурманск, 1998, 2000, 2001, 2002, 2003, 2004, 2005); международный научный семинар «Проблемы репродукции и раннего онтогенеза морских гидробионтов» (Мурманск, 2004); международная научно-практическая конференция «Теория и практика комплексных исследований в интересах экономики и безопасности Российского Севера» (Мурманск, 2005); международная конференция «Естественные и инвазийные процессы формирования биоразнообразия водных и наземных экосистем (Ростов-на-Дону, 2007); всероссийская школа-конференция «Экосистемы малых рек: биоразнообразие, экология, охрана» (Борок, 2008); международная конференция «Экология водных беспозвоночных» (Борок, 2010).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 26 работ, из них 4 статьи в рецензируемых журналах перечня ВАК РФ.

Структура диссертации. Диссертация изложена на 288 страницах машинописного текста и состоит из введения, 8 глав, выводов, списка литературы, включающего 184 наименования, из них 28 на иностранных языках, 10 приложений, 89 рисунков, 41 таблицы.

Благодарности. Выражаю глубокую благодарность моему научному руководителю д.б.н. Г.Х. Щербине за консультации и неоценимую помощь при обработке материала и написании диссертации. За помощь в сборе и анализе материала, редактировании текста и иллюстраций диссертации и автореферата глубоко признателен О.Л. Зимин. За полезные советы и обсуждение спорных вопросов, информационную поддержку, а также критические замечания благодарю моих коллег малакологов – В.В. Анистратенко, А.П. Стадниченко, Ю.И. Кантора, М.В. Винарского, М.О. Сона, М.В. Набоженко и П.В. Кияшко. За помощь в сборе материала особую благодарность выражаю моему отцу А.Л. Фролову, а также Б.Б. Данилкину, И.В. Рыжик, Д.Т. Менису, Е.И. Морозовой, Л.Р. Сосновской, И.О. Нехаеву, Д.И. Александрову, В.В. Ларионову, Д.Г. Ишкулову, А.А. Олейнику. Автор благодарит И.А. Барышева, Ю.А. Зуева, Д.М. Палатова и И.В. Филоненко за любезно предоставленные сборы моллюсков из Карелии и Вологодской области. Выражаю свою благодарность зам. директора по науке Кандалакшского заповедника А.С. Корякину за предоставленную возможность сбора материала в озерах на территории острова Большой Айнов. Отдельное спасибо за поддержку и помощь моим коллегам: Л.В. Павловой, Н.А. Анисимовой, П.А. и О.С. Любиным и Н.Н. Пантелеевой.

Глава 1. Обзор литературы

В главе освещена основная причина слабой разработанности систематики Pisidioidea. Она заключается в том, что существующие таксономические школы применяют различающиеся, по сути, подходы к определению моллюсков. Это приводит к путанице в систематической иерархии Pisidioidea, а видовые списки, полученные в ходе таких исследований, являются непригодными для сравнительного анализа. До применения компараторного метода для северо-запада России указывалось не более 32 видов Pisidioidea. Сведения о биологии и экологии моллюсков скудны и рассеяны по частным публикациям.

Глава 2. Физико–географическая характеристика района исследования

На основе литературных данных в главе приведена характеристика климата, геологического строения, рельефа, ландшафтов, почвенно-растительного покрова и особенности гидрологии двух наиболее исследованных районов северо-запада России – Мурманской и Вологодской областей.

Глава 3. Материалы и методы исследований

Работа основана на материалах авторских сборов моллюсков надсемейства Pisidioidea, выполненных в период с 1993 по 2010 гг. в водотоках и водоемах Мурманской, Вологодской и Архангельской областей (рис. 1).

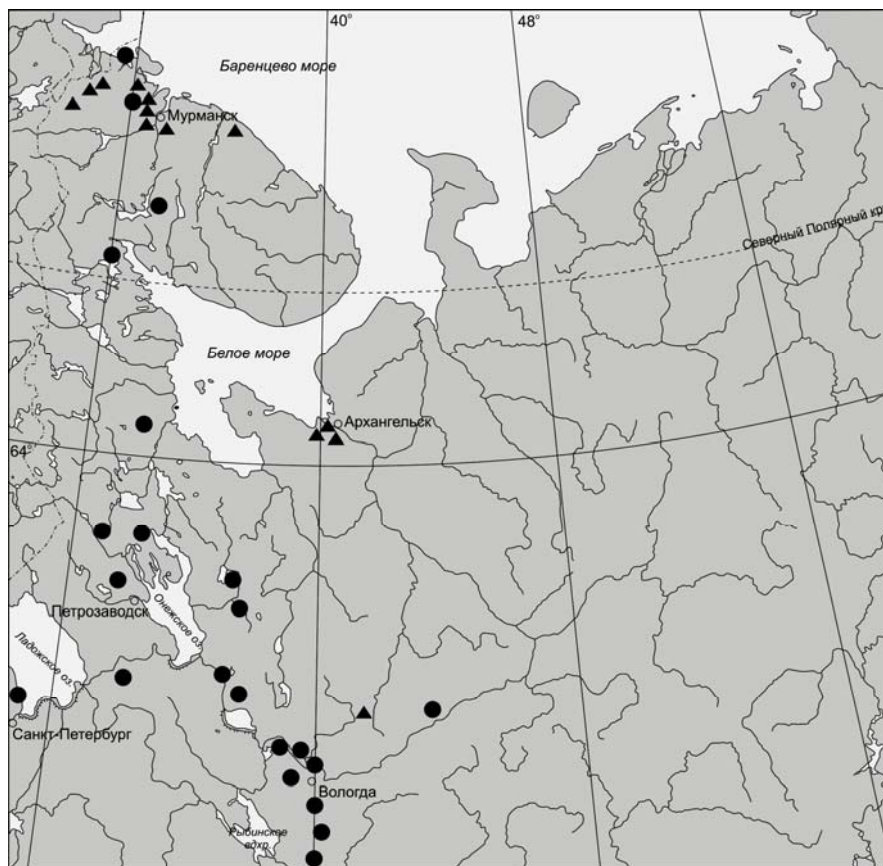


Рис. 1. Общая схема района исследования. Треугольники – места, где производились авторские сборы Pisidioidea, кружки – сборы, выполненные коллегами

Наиболее полно изученными являются север Мурманской области и центральная часть Вологодской области. В Мурманской области исследовано 79 водоемов, 22 водотока и эстуарная часть р. Тулома, в Вологодской области – 26 водоемов и 9 водотоков. Кроме этого, были использованы авторские сборы, выполненные в водотоках Архангельской области (между г. Архангельск и г. Северодвинск). Всего в

районах исследований было отобрано 4870 количественных и качественных проб. Также были привлечены сборы *Pisidioidea*, выполненные в различных районах Вологодской области (60 проб), в центральной и южной частях Мурманской области (26 проб), северной и центральной частях Карелии (35 проб) коллегами из ММБИ, РГГМУ, МГУ и Вологодской лаборатории ФГНУ ГосНИОРХ и любезно предоставленные автору для идентификации.

Материал был собран сачком-скребком в большинстве случаев в литоральной зоне или в прибрежном мелководье от уреза воды до глубины 2.5 м.

Для отбора количественных проб учитывали длину и ширину полосы протаскивания сачка по грунту и рассчитывали площадь пробы, которая составляла 0.022 м². На каждой станции отбирали от 3 до 10 проб. Фиксацию материала производили 4%-ным раствором формалина сразу после сбора или в лабораторных условиях в течение 2-4 часов. Чтобы не допустить разрушения створок моллюсков, длительность фиксации не превышала 5-10 суток.

При отборе проб отмечали основные характеристики мест обитания беспозвоночных: глубину, тип субстрата, температуру воды и грунта, скорость течения, высоту прибоя, толщину льда и снежного покрова, соленость воды, pH, kH, концентрацию CO₂.

При первичной обработке материала всех беспозвоночных сортировали по основным таксономическим группам, подсчитывали, взвешивали и фиксировали в 75% этиловом спирте. Моллюсков надсемейства *Pisidioidea* идентифицировали до видового уровня. При этом учитывали: 1) внешнюю морфологию раковины (форму раковины, положение макушек, наличие скульптуры, строение порового и зубного аппаратов; применялся компараторный метод); 2) морфометрию (были рассчитаны основные морфометрические индексы: относительная высота (H/L) и относительная выпуклость раковины (W/H), относительная высота замочной площадки (HH/H)); 3) анатомическое строение (строение края мантии (степень срастания, высота и расположение пучков внутренней и внешней мантийной мускулатуры), форма и строение выделительной системы (нефридиев), а также жаберного аппарата (ктенидиев), где особое внимание уделялось положению наружной полужабры по отношению к внутренней (степени редукции). В качестве основных определителей моллюсков до семейств и родов использовали монографию А.В. Корнюшина (1996), а

для видовой идентификации, кроме названной работы, использовали другие литературные источники (Пирогов, Старобогатов, 1974; Иззатулаев, 1974; Старобогатов, 1977; Кривошеина, 1978; Стадниченко, 1983; Анистратенко, Старобогатов, 1990; Долгин, Корнюшин, 1994; Kuiper, 1975; Timm, 1975; Korniuschin, 1994).

При изучении репродукции моллюсков устанавливали стадии их зрелости, для чего измеряли длину выводковой сумки (L_{bs}) и длину внутренней полужабры (L_c) и рассчитывали относительную длину выводковой сумки (L_{bs} / L_c). Затем овисаки вскрывали и подсчитывали количество эмбрионов в них, а также измеряли длину каждого эмбриона (L_e). Всего было просмотрено 1040 моллюсков.

Для определения количественных характеристик поселений моллюсков, особой каждого вида подсчитывали и взвешивали на торсионных весах с точностью до 0.001 г. Полученные данные пересчитывали на площадь 1 м². В качестве основных параметров, характеризующих поселения моллюсков, кроме видового богатства (числа видов), численности и биомассы был использован показатель видовой плотности (число видов на станцию) и частота встречаемости видов. Для оценки variability количественных характеристик использована ошибка среднего.

При выделении групп доминирующих видов применялся модифицированный индекс плотности Арнольди (1949) в модификации Г.Х. Щербины (1993). Доминирующими являлись виды, индекс плотности которых составлял 15% и более.

Экологическая характеристика моллюсков определена согласно классификации В.И. Жадина (1940) и А.В. Корнюшина (1996), а биогеографическая характеристика – по распространению моллюсков с использованием литературы (Корнюшин, 1996; Лешко, 1998; Kantor et al., 2010).

Для удобства анализа полученных результатов, в наиболее исследованных районах водные объекты были объединены в группы. В Мурманской области это: озера горных тундр, озера тундр острова Большой Айнов, озера тундр, озера лесотундр, озера северной тайги, водотоки, в Карелии – озера, в Вологодской области – водоемы и водотоки. Для таких крупных водных объектов, как Нижнетуломское водохранилище и эстуарий р. Тулома в Мурманской области, описание структуры моллюсков надсемейства Pisidioidea приведено отдельно.

Результаты локальных сборов моллюсков в исследованных водоемах и водотоках (оз. Святое, оз. Белое, оз. Ильино, р. Кубена, Кубенский канал, р. Шексна, р. Вологда Вологодской области, оз. Лача, р. Исакогорка, р. Виткурья, р. Черная Архангельской области, р. Кола, р. Лавна, р. Урица Мурманской области) служили дополнительной информацией о фауне и распространении Pisidioidea. Из подробного анализа эти водные объекты были исключены, вследствие этого и часть видов, обнаруженных в них (*Amesoda scaldiana*, *A. solida*, *Parasphaerium nitidum*, *Rivicoliana rivicola*, *Henslowiana conica*) не учитывалась.

Для оценки степени влияния факторов среды на видовой состав и количественные характеристики моллюсков использовали метод линейной корреляции, а также регрессионный анализ.

Для сравнения фауны моллюсков водных объектов, расположенных в разных районах, был проведен кластерный анализ с использованием коэффициента сходства Чекановского – Сьеренсена (Czeckanovski, 1909).

Морфометрические характеристики водоемов и водотоков измеряли различными планиметрическими методами с помощью карт. Площадь озер определяли методом взвешивания (ГОСТ Р 51164-98; Быков, 1983; Найдич и др., 2007).

Длину разгона волны (для расчета высоты волны) рассчитывали по карте с помощью линейки. Высота волн и скорость ветрового течения были измерены непосредственно на исследованных объектах с помощью линейки, а также рассчитаны по формулам В.Г. Андреенова (1939).

Длину береговой линии измеряли по карте с помощью курвиметра. Коэффициент изрезанности (развития) береговой линии рассчитывали на основе длины береговой линии и площади озера (Липин, 1941).

Угол падения водотока был рассчитан как угол между горизонтальной прямой, проведенной через точку истока, и прямой, соединяющей точку истока и точку устья водотока.

Экспериментальные исследования миграции моллюсков были проведены в лабораторных условиях, а также в литоральной зоне пресноводной части эстуария р. Тулома (Мурманская область). Объектом исследования являлся широко распространенный здесь вид *Euglesa ponderosa*. Дополнительно использовали визуальные наблюдения за передвижениями *Henslowiana henslowana*, *Pseudeupera*

subtruncata и *Pisidium amnicum*. В лабораторных условиях эксперименты проводили под биноклем МБС-10 в чашках Петри без грунта, и с типичными для этого местообитания грунтами: илистым песком (размеры частиц 0.01-0.2 мм) и чистым песком (размеры частиц 0.4-4.5 мм). Всего было выполнено 315 экспериментов продолжительностью 5 минут каждый. Расстояние, пройденное моллюсками, измерено с помощью окулярной измерительной линейки. При экспериментальных исследованиях без грунта, под чашку Петри подкладывали миллиметровую бумагу и 5-7 моллюсков размещали произвольно. В конце каждого эксперимента измеряли расстояние от исходной точки до точки, в которой находился моллюск после передвижения с учетом кривизны пути. Затем моллюски помещались в первоначальные точки для повторных наблюдений. При проведении эксперимента с грунтом, траекторию передвижения определяли по отчетливо видимой бороздке, оставляемой моллюском на грунте во время движения. Затем высчитывали среднее значение скорости движения моллюсков сначала для каждого эксперимента в отдельности, а затем для всех экспериментов в целом.

Экспериментальные исследования в полевых условиях проведены на границе литорали и сублиторали во время отливов. Моллюсков разных видов и возрастных групп собирали на литорали, их створки окрашивали черным маркером, затем высаживали обратно в трех точках в нижнем горизонте литорали по 100 экз. на илисто-песчаный грунт. Площадь дна, где были высажены моллюски составляла 0.0025 м². Далее, в прилив в течение 1-1.5 часа и во время отлива за 1-1.5 часа до осушения участка визуально наблюдали передвижения моллюсков от точки высадки. Эксперименты были проведены в течение трех суток. По скорости передвижения *Pisidioidea*, рассчитанной в ходе лабораторных экспериментов, вычисляли теоретическое расстояние, на которое могли переместиться моллюски за данное время. Исходя из этих расчетов, пробы были отобраны в квадрате площадью 4 м² на расстоянии до одного метра во все стороны от точки высадки.

Кроме этого, в безледный период был проведен мониторинг численности и биомассы *E. ponderosa*, в ходе которого каждые две недели отбирали пробы на разрезе «берег-сублитораль». В ходе мониторинга отслеживали пространственную и временную динамику плотности поселения и биомассы моллюсков. По смещению среднего максимума численности и биомассы за безледный период выявлены

сезонные миграции *E. ponderosa* на разрезе «берег-сублитораль». Во избежание ошибок при расчете перемещений моллюсков, была учтена их смертность (по появлению пустых, еще не разрушенных, раковин с остатками мягкого тела) и рождаемость (по появлению ювенильной молодежи). Определена доля участия половозрелых и неполовозрелых особей в миграции.

Глава 4. Описание водоемов и водотоков районов исследования

Наиболее исследованные водоемы Мурманской и Вологодской областей (водохранилища, озера, лужи, канавы) и заболоченные местности находятся на различных (от 6 до 270 м н.у.м.) высотах, в разных ландшафтных зонах (от тундры до тайги). Исследованные водотоки представлены небольшими лесными ручьями и речками, протяженностью от 1 до 99 км, протекающих также в различных ландшафтных зонах. Значения рН в водных объектах варьируют от 3.5 до 8.5, карбонатной жесткости воды – от 1 до 14°dkH, а концентрация CO₂ – от 2.5 до 35 мг/л.

В водоемах Мурманской области вода более мягкая (не более 1,5°dkH) и более закисленная, а в некоторых водоемах больше насыщена CO₂, чем в Вологодской области. Для водоемов Вологодской области характерно присутствие органического вещества, имеющего как аллохтонное, так и автохтонное происхождение за счет развития здесь большего количества водной растительности. В водоемы Мурманской области органическое вещество поступает, в основном, с берегов и приносится ручьями. Количество ветреных дней в Мурманской области больше, поэтому в водоемах этого региона прибой наблюдается наиболее часто. Общий угол падения водотоков в Мурманской области варьирует от 0.7 до 15°, а в Вологодской – не превышает 0.6°, поэтому скорость течения в Мурманских водотоках намного выше (до 1 м/с), чем в равнинных Вологодских (до 0.3 м/с). В водных объектах Мурманской области грунты более разнообразны, чем в Вологодских. Продолжительность ледостава на водоемах и водотоках Вологодской области на 2-4 месяца меньше, чем в Мурманской области, а продолжительность дней с температурой воды выше 10°C в Вологодских водоемах в 2 раза больше, чем в Мурманских.

Глава 5. Эколого-фаунистический обзор двустворчатых моллюсков надсемейства *Pisidioidea* водоемов и водотоков северо-запада России

В ходе проведенных исследований в водных объектах севера Мурманской области обнаружено три новых для науки вида *Pisidioidea*, принадлежащих к сем. *Euglesidae* и роду *Euglesa* – *E. korniushini*, *E. lyudmilae* и *E. shcherbinai* (Фролов, 2010).

В водоемах и водотоках Мурманской, Архангельской, Вологодской областей, а также республики Карелия, нами обнаружено 65 видов двустворчатых моллюсков надсем. *Pisidioidea*, что составляет 25.5% от всех известных в настоящее время в России и на сопредельных территориях видов. Наибольшее видовое богатство пизидиоидей (45 видов) отмечено в водоемах и водотоках Вологодской области, несколько меньше (35 видов) – в Мурманской области. Некоторое обеднение фауны надсем. *Pisidioidea* наблюдалось в Карелии (28 видов) и в Архангельской области (21 вид). Наибольшее сходство (80%) отмечено между фаунами моллюсков Мурманской области и Карелии. Видовые группировки надсем. *Pisidioidea* Вологодской и Архангельской областей выделены в отдельный кластер на уровне сходства 52%.

Двустворчатые моллюски обнаружены практически во всех водоемах и водотоках северо-запада России, включая близлежащие острова Баренцева моря. Отмечены их находки на различных высотах (по нашим данным до 400 м) над уровнем моря, в различных ландшафтных зонах. Моллюски встречались в небольших пересыхающих и промерзающих лужах, в колеях полевых и лесных дорог, а также в заболоченной местности. В прибрежных мелководьях исследованных водных объектов моллюски распространялись до уреза воды, а иногда встречались на затопленной береговой сплавине. *Pisidioidea* населяли все типы грунтов, от илистых до каменистых. Изредка крупные двустворки (*Parasphaerium rectidens*) отмечались на поверхности валунов. Также моллюски были обнаружены в «подушках» мха, сфагнума (*Henslowiana lilljeborgii*, *Hiberneuglesa bodamica*), на водной растительности (*Sphaerium corneum*) и на деревянных опорах мостков и причалов (*Musculium creplini*). В условиях приливной литорали эстуария типичные представители неосыхающих мелководий пресных водоемов (*Euglesa ponderosa*, *Henslowiana henslowana*, *Pseudeupera subtruncata* и *Pisidium amnicum*), способны переносить экспозицию на воздухе до 5 часов во время отливов, а некоторые (*Euglesa ponderosa*) – ежедневное кратковременное повышение солености до 5-14‰.

По отношению к некоторым гидрохимическим параметрам Pisidioidea обладали высокой степенью толерантности. Моллюски отмечены в диапазоне значений рН от 4.5 до 8.5, кН – от 1° до 14° dkН, при концентрации углекислоты в воде от 2.5 до 20 мг/л. Двустворки предпочитали участки водоемов с незначительно развитым прибоем (высота волн до 0.2-0.25 м) и водотоки со скоростью течения до 0.3 м/с.

В главе приведено краткое эколого-фаунистическое описание каждого из 65 видов надсем. Pisidioidea, обнаруженных в исследованных водных объектах.

Глава 6. Структура надсемейства Pisidioidea из различных водных объектов северо-запада России

В целом по всему исследованному району северо-запада России наиболее богато видами сем. Euglesidae (50 видов или 78% всего видового состава). Видовое богатство этого семейства в Мурманской и Вологодской областях практически одинаково – 31 и 32 вида соответственно. В Карелии зарегистрировано 24 вида эуглезид, в Архангельской области – 16. В составе сем. Pisidiidae обнаружено всего 4 вида. В Вологодской области отмечено 4 вида, в Архангельской – 3, в Мурманской области и Карелии – по 2 вида пизидиид. Сем. Sphaeriidae представлено несколько бóльшим числом видов (11). Максимальное число видов сфериид (9) отмечено в Вологодской области. В других исследованных регионах насчитывалось всего по 2 вида шаровок.

Фауна надсем. Pisidioidea водных объектов северо-запада России представлена следующими экологическими группами: эврибионтами – видами с широким экологическим спектром; кренофилами – обитателями родников; тельматобионтами – видами, населяющими заболоченные участки водных объектов; лимнобионтами – типичными представителями водоемов; лимнофилами – видами, обитающими, как в лимнических, так и в лотических условиях, и реофилами – обитателями водотоков со слабым и умеренным течением и водоемов с развитым прибоем. Подавляющее большинство видов моллюсков (38) являлись лимнофилами. В группы эврибионтов и кренофилов входит по одному виду – *Musculium creplini* и *Euglesa personata* соответственно.

В биогеографической структуре фауны моллюсков выделено 8 групп: североευропейская, североευропейско-сибирская, североевразийская, европейско-сибирская, европейская, евразийская, южноевропейская и палеарктическая.

Абсолютное большинство видов (28) характеризовалось европейско-сибирским распространением. Второй по значимости являлась группа моллюсков с европейским распространением (15 видов). Очень узким ареалом, ограниченным южной Европой, характеризовался вид *Euglesa casertana* в узком его понимании (Корнюшин, 1996). Наиболее широкое евразийское распространение в исследованных районах имели два вида – *Musculium creplini* и *Cingulipisidium feroense*. Ареал, охватывающий всю Палеарктику, указан для видов *Cingulipisidium nitidum* и *Tetragonocyclas baudoniana*.

В ходе исследований показано, что моллюски сем. Sphaeriidae распространены практически во всех водных объектах, кроме озер острова Б. Айнов, озер горных тундр и луж. Максимальное разнообразие (3 рода и 6 видов) сфериид зафиксировано в водоемах и водотоках Вологодской области. Двустворки сем. Pisidiidae распространены исключительно в крупных водных объектах (реки Вологодской области, озера Карелии, Нижнетуломское водохранилище и эстуарий р. Тулома в Мурманской области). Максимальное число родов (2) и видов (4) пизидиид отмечено в реках Вологодской области. Моллюски сем. Euglesidae обнаружены во всех исследованных водоемах и водотоках. Максимальное разнообразие родов (10) этого семейства указано для ручьев Мурманской области и озер Карелии, а видов (22-24) – для водотоков Вологодской области, лесотундровых и северотаежных озер Мурманской области

Минимальное видовое богатство надсем. Pisidioidea отмечено в озерах горных тундр и тундровых озерах о-ва Б. Айнов, что связано с изолированностью этих водоемов морем и высотой над уровнем моря. В тундровых озерах крайнего северо-востока Мурманской области, связанных водотоками с озерами, находящимися в центре Кольского полуострова, наблюдалось относительно высокое видовое богатство моллюсков – 18 видов. Отмечено увеличение видового богатства пизидоидей от тундровых озер к северотаежным – от 2-8 до 24 видов соответственно, что объясняется большей облесенностью берегов и поступлением большего количества питательных органических веществ в озера северной тайги. Максимальное видовое богатство моллюсков зафиксировано в водных объектах Вологодской области, что обусловлено удаленностью от крайнего севера, более высокой температурой воды в летний период, насыщенностью воды органическим веществом – то есть более благоприятными условиями для Pisidioidea. Число видов

надсем. Pisidioidea в ручьях варьировало и зависело, преимущественно, от видового богатства водоема, из которого вытекает ручей, и способностью моллюсков существовать в лотических условиях. Малое число видов пизидоидей в прибрежье Нижнетуломского водохранилища и эстуария р. Тулома (13 и 14 видов соответственно) обусловлено лимитирующими факторами – волнением и соленостью воды, а в лужах Вологодской области (1-3 вида) – экстремальными условиями обитания (сильным прогревом воды или пересыханием водоемов летом и промерзанием зимой).

В наиболее исследованных водоемах Мурманской области по видовому составу надсем. Pisidioidea наибольшее сходство (92% и 83% соответственно) отмечено между озерами лесотундры и северной тайги, а также между участками бывшей реки Тулома (Нижнетуломским водохранилищем и эстуарием р. Тулома) (рис. 2).

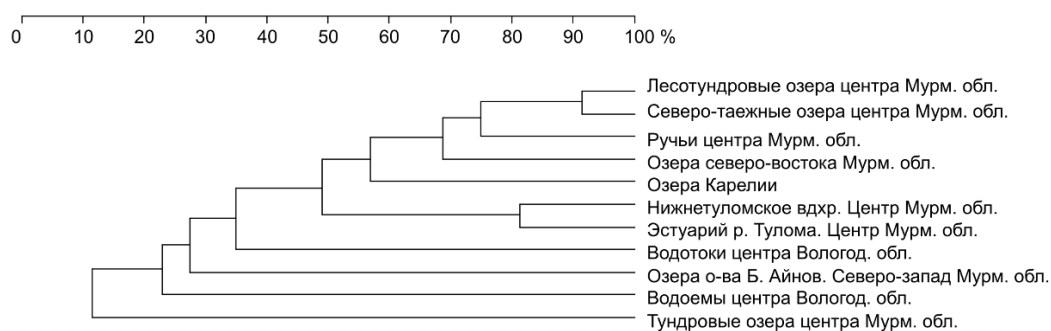


Рис. 2. Дендрограмма сходства фаун надсем. Pisidioidea исследованных групп водных объектов северо-запада России.

Наибольшая численность (2400 ± 740 экз./м²) и биомасса (11 ± 3 г/м²) моллюсков отмечены в лужах и канавах Вологодской области, что обусловлено отсутствием пищевой конкуренции для узкоспециализированных видов, способных переносить экстремальные условия обитания. В других же водоемах и водотоках численность и биомасса в среднем имели практически сходные значения ($380-1080$ экз./м² и $1.5-3.6$ г/м²). Вероятно, при изменяющихся условиях обитания уменьшение численности и биомассы одних видов, слабо приспособленных к этим условиям, компенсируется увеличением этих характеристик у других, более приспособленных видов.

Во всех исследованных водных объектах доминировала лимнофильная группа моллюсков. Лимнобионты встречались почти во всех водоемах и водотоках, кроме

луж Вологодской области, где их сменяли эврибионты, способные переносить промерзание и пересыхание водоемов. Тельматобионты не отмечены только в самых больших водных объектах – Нижнетуломском водохранилище и эстуарии р. Тулома. Причина отсутствия видов этой группы в заболоченных озерах острова Б. Айнов, сопок, а также тундровой зоны, не установлена. Типичные реофилы обнаружены исключительно в самых больших водотоках и прибрежной зоне водоемов с развитой ветровой циркуляцией вод. Находки кренофилов отмечены только в водных объектах Вологодской области и обусловлены наличием там большого количества родников.

В тундровых озерах Мурманской области доминировали североевразийская и североевропейско-сибирская группы надсем. Pisidioidea, что обусловлено более низкой температурой воды в этих водоемах. При продвижении внутрь материка и повышении летней температуры воздуха и, соответственно, воды, доминирование переходило к европейско-сибирской группе моллюсков.

Глава 7. Влияние экологических факторов на формирование фауны моллюсков надсемейства Pisidioidea

В результате проведенных исследований установлено, что такой показатель, как видовое богатство, наиболее четко отражал влияние фактора среды на фауну надсем. Pisidioidea, тогда как численность и биомасса по разным причинам не всегда корректно показывали значимость фактора.

Выявлено, что гидрологический тип водоемов и карбонатная жесткость воды не влияли на видовой состав и распределение моллюсков. Установлена достоверная отрицательная связь видового богатства надсем. Pisidioidea с концентрацией растворенной в воде углекислоты ($r = -0.987$, $\alpha = 0.01$), продолжительностью прибоя ($r = -0.956$, $\alpha = 0.05$), высотой прибоя ($r = -0.942$, $\alpha = 0.01$), скоростью течения ($r = -0.497$, $\alpha = 0.01$ для Мурманских водотоков и $r = -0.489$, $\alpha = 0.01$ для Вологодских водотоков) и соленостью воды ($r = -0.855$, $\alpha = 0.01$). Первый фактор связан с дыханием моллюсков и прочностью их раковин. Другие – оказывают на моллюсков механическое воздействие, чем лимитируют их распространение, однако при этом они участвуют в насыщении толщи воды кислородом, формировании грунтов в прибрежье, переносе и аккумуляции органического вещества, создают благоприятный кислородный режим,

разнообразии условий обитания двустворок. Соленость воды для пресноводных моллюсков является мощным фактором, лимитирующим распределение.

Некоторые из исследованных факторов опосредованно влияли на состав и распределение фауны Pisidioidea. Так, площадь водоема совместно с изрезанностью береговой линии обуславливают разнообразие биотопов, поэтому при совместном увеличении значений этих морфометрических характеристик увеличивалось число видов моллюсков. Активная реакция среды, вместе с концентрацией CO₂ и карбонатной жесткостью, играет важную роль в обмене веществ и росте двустворок, а, следовательно, влияют на их распределение.

Температура воды – мощный географический фактор распределения моллюсков, обуславливающий границы ареалов некоторых видов. Так, например, *Cyclocalyx scholtzii*, *Henslowiana ostroumovi*, *H. polonica*, *Pisidium inflatum*, *Neopisidium torquatum* не отмечены севернее 65° с.ш. (Архангельская область), *Parasphaerium rectidens*, *Euglesa curta*, *E. likharevi*, *Cyclocalyx hinzi*, *Henslowiana waldeni*, *Hiberneuglesa bodamica* – севернее 67° с.ш. (Карелия), а *Conventus conventus*, *Henslowiana ruut*, *Euglesa korniushini*, *E. lyudmilae*, *E. shcherbinai* обнаружены только в холодноводных озерах и ручьях Мурманской области и Карелии. В ходе исследований обнаружена зависимость динамики численности и биомассы моллюсков от температуры воды. Смещение сроков прогрева и охлаждения воды ведут за собой сдвиги сроков репродукции и естественной элиминации моллюсков надсем. Pisidioidea.

Установлено, что пизидоидеи не встречались при pH воды <4.5, концентрации углекислоты >20 мг/л, солености >3‰ (за исключением *Euglesa ponderosa*), скорости течения >0.3 м/с, на каменисто-валунных субстратах и в районах, где высота прибой более 0.5 м.

Наиболее оптимальные условия для двустворок создавались в прибрежье больших проточных водоемов с достаточно развитой береговой линией, где высота прибой не превышала 0.15 м и он длился не более 3% времени безледного периода, а также в водотоках при скорости течения не более 0.1 м/с, на мягких илистых грунтах. При этом оптимальный диапазон варьирования pH – от 5.5 до 7.5, а концентрации углекислоты – от 5 до 7.5 мг/л.

Наиболее толерантным видом ко всем исследованным факторам (кроме солености воды) являлась *Euglesa obliquata*. Этот вид обнаружен во всех водных

объектах: от луж до больших озер, от ручьев до рек, встречался в озерах всех гидрологических типов, обитал при скорости течения до 0.3 м/с, при умеренном и слабом прибое, на всех субстратах (кроме каменисто–валунных), при рН воды >4.5, концентрации CO₂ <20 мг/л и карбонатной жесткости от 1 до 14°dkH.

Глава 8. Биология некоторых видов надсемейства Pisidioidea

Изучение биологии отдельных видов моллюсков было проведено на примере распространенных в водных объектах Мурманской области видов – *Henslowiana lilljeborgii* и *Euglesa curta*, мало распространенных – *E. ponderosa* и *E. obliquata* и редко встречающихся – *E. shcherbinai* и *Roseana borealis*.

Доля численности и биомассы изученных видов в таксоценозах других видов Pisidioidea варьировала в широких пределах (0.6-100% и 0.02-100% соответственно). Часто эти виды доминировали среди других моллюсков. В донных биоценозах исследованных участков водоемов и водотоков изученные виды составляли 14-97% общей численности и 16-99% общей биомассы беспозвоночных. Большую часть времени в течение года по численности и биомассе почти все эти виды являлись биоценозообразующими.

Изученные виды различались особенностями репродукции. Минимальные и максимальные размеры фертильных особей большинства этих видов (кроме *Euglesa curta*) варьировали в разные месяцы. У *E. obliquata* отмечена достоверная отрицательная корреляция между минимальной длиной раковин половозрелых особей и температурой воды ($r = -0.800$, $\alpha = 0.01$). У других видов такой зависимости не выявлено, однако отмечено, что при низкой температуре воды моллюски созревали, имея более крупные размеры раковин. Молодь, рожденная летом, обладала большей длиной раковин, чем зимой, что обусловлено лучшей обеспеченностью питанием. Изученные виды моллюсков становились половозрелыми при длине раковин, составляющей $\frac{1}{2}$ (или не менее $\frac{1}{2}$) максимальной длины раковин, что подтверждает данные, полученные В.И Митропольским (1970) для других видов Pisidioidea в Верхневолжских водохранилищах.

Развитие выводковых сумок и созревание эмбрионов в них у большинства изученных видов (кроме *Euglesa curta*) происходило неравномерно. Наряду с утолщенными филаментами (начало закладки овисаков), в жабрах встречались

развитые сумки с эмбрионами. Число эмбрионов в сумках у всех видов варьировало от 1-2 до 10-15. Отмечены отличия в созревании и сроках появления молоди у изученных видов моллюсков, а также в длине раковин новорожденной молоди (таблица).

Таблица. Особенности репродукции некоторых видов надсем. Pisidioidea из водных объектов Мурманской обл.

Виды	Наибольшее число фертильных особей	Сроки появления молоди	Сроки массового вымета молоди	Л молоди, мм
<i>Euglesa curta</i>	летом при максимальной температуре воды	летний период единственный	–	0.9-1.2
<i>Euglesa obliquata</i>	летом при максимальной температуре воды	в течение всего года	июль-август, январь-март	1.1-1.3
<i>Euglesa ponderosa</i>	летом и осенью, незадолго до и сразу после периода максимального прогрева воды	практически круглый год, кроме июня	май, сентябрь и январь	0.9-1.1
<i>Euglesa shcherbinai</i>	в конце зимы (в марте) в начале оттаивания грунта при попадании талых вод через трещины льда	в августе и с января по май подо льдом	апрель, май	1-1.8
<i>Henslowiana lilljeborgii</i>	подо льдом в декабре	в течение всего года	летний период	1.2-1.6
<i>Roseana borealis</i>	весной (в мае) после схода льда в начале прогрева воды	в октябре-ноябре и марте - перед промерзанием водотока и в начале его оттаивания	–	1-1.15

У *E. curta* созревание эмбрионов в овисаках происходило в короткие сроки. Закладка сумок наблюдалась в начале июля, а вымет молоди – в конце июля-начале августа (инкубационный период составлял 30-45 сут.). Инкубационные периоды у *E. ponderosa* и *Henslowiana lilljeborgii* значительно больше (155-175 сут.).

Наиболее высокие значения численности и биомассы у *Euglesa ponderosa* отмечены зимой (в феврале), весной (в мае) и осенью (в сентябре), у *E. curta* – в течение всего безледного периода (с мая по ноябрь), у *Henslowiana lilljeborgii* – летом и осенью (с июля по октябрь), у *Euglesa obliquata* – летом (в июле-августе), у *E. shcherbinai* и *Roseana borealis* – осенью (с сентября по ноябрь).

На примере *Euglesa ponderosa* было показано, что максимумы численности и биомассы, а также периоды интенсивного вымета молоди, могут сдвигаться во времени в зависимости от температуры воды.

Массовое отмирание особей *E. ponderosa* отмечалось в апреле–мае, после схода льда, у *E. curta* – в мае, при таянии льда, у *E. obliquata* – в апреле, при попадании талых вод в промороженный грунт, у *E. shcherbinai* – в феврале, спустя месяц после промерзания водотока, у *Roseana borealis* – в ноябре, в начале промерзания водотока, а у *Henslowiana lilljeborgii* – в июне-июле.

Особенности условий обитания вызывают у некоторых видов моллюсков необходимость перемещений. Наиболее активным мигрантом являлась *Euglesa ponderosa*. Этот вид в условиях приливной литорали мигрировал при отливах за уходящей водой, чтобы избежать длительной экспозиции на воздухе, при различиях в температуре воды и грунта литорали и сублиторали, а также в поисках наиболее оптимального субстрата. Выделены 4 основных типа миграции *E. ponderosa*:

Массовая миграция – перемещение моллюсков в сублитораль, обусловленное резким изменением температуры среды. При такой миграции моллюски преодолевали расстояние, достигающее 3.6 м/сут.

Локальная миграция – перемещение двустворок из сублиторали в литораль, происходящая при постепенном изменении температурных условий (расстояние, преодолеваемое моллюсками, при такой миграции достигало 1 м/сут.).

Двусторонняя миграция – перемещение моллюсков, носящее ритмичный полусуточный приливо–отливной характер. При такой миграции во время отлива моллюски мигрировали в сторону сублиторали, а во время прилива – в сторону берега. Расстояние, которое двустворки могут преодолеть, достигало 0.6 м/сут.

Поисковая миграция – перемещение моллюсков, обусловленное поиском более пригодного для существования типа грунта. Причиной, вызывающей такой тип миграции, является переотложение грунта течениями и льдами (расстояние, преодолеваемое моллюсками при таком перемещении, варьировало от 0.15 до 1 м/сут).

Перемещения *E. ponderosa* также связаны с особенностями репродукции – наиболее быстрое созревание и вымет эмбрионов происходили в наиболее прогреваемых участках литорали (или сублиторали).

E. shcherbinai для зимовки перемещалась в более глубокие участки, где создавала локальные скопления. Другие виды не совершали значительных миграций в течение всего года. Их локальные перемещения связаны с поиском наиболее пригодного субстрата.

ВЫВОДЫ

1. В свете последней систематической ревизии, таксономическая структура фауны моллюсков надсемейства Pisidioidea исследованных водных объектов представлена 65 видами, входящими в состав 20 родов и трех семейств. Наибольшим видовым разнообразием характеризуется семейство Euglesidae.

2. Фауны Pisidioidea Карелии и Мурманской области характеризуются наибольшим сходством. По видовому составу моллюсков наиболее близки озера лесотундры и северной тайги, а также Нижнетуломское водохранилище и эстуарий р. Тулома.

3. Обедненный видовой состав Pisidioidea в озерах горных тундр и тундр о-ва Б. Айнов связан с изолированностью этих водоемов, в прибрежье Нижнетуломского водохранилища – с развитым прибоем и преобладанием твердых субстратов, в эстуарии р. Тулома – с соленостью воды, а в водоемах Вологодской области – с экстремальными условиями обитания. Рост видовой богатства моллюсков отмечен при продвижении на юг и уменьшении высоты над уровнем моря, что связано, по-видимому, с увеличением трофического статуса водных объектов.

4. Максимум численности и биомассы моллюсков в лужах Вологодской области обусловлен отсутствием конкурентов для узкоспециализированных видов, способных переносить экстремальные условия обитания.

5. Доминирование во всех исследованных водных объектах лимнофильной группы моллюсков обусловлено наибольшей экологической пластичностью этих видов. Типичные реофилы обнаружены исключительно в относительно больших водотоках и водоемах с активным гидродинамическим режимом. Находки кренофилов отмечены только в водных объектах Вологодской области и обусловлены наличием там бóльшего количества родников.

6. В наиболее холодноводных озерах тундр отмечено преобладание видов Pisidioidea, принадлежащих к североевразийской и североевропейско-сибирской биогеографическим группам. При продвижении внутрь материка и повышении

температуры воды доминирование переходит к европейско-сибирской группе моллюсков.

7. Наиболее значительное влияние на распределение фауны моллюсков надсем. Pisidioidea в изученных водных объектах оказывали: соленость воды, концентрация растворенной углекислоты, течение, прибой и тип субстрата. Лимитирующими в распределении Pisidioidea являлись: pH <4.5, концентрация углекислоты >20 мг/л, соленость >3‰, скорость течения >0.3 м/с, каменисто-валунные субстраты и высота прибоя >0.5 м. Оптимальные условия для моллюсков: слабокислая и нейтральная среда (pH=5.5–7.5), концентрация CO₂ от 5 до 7.5 мг/л, а также илистые грунты в прибрежье больших проточных водоемов с достаточно развитой береговой линией и при наличии прибоя, высотой не более 0.15 м и продолжительностью не более 3% времени безледного периода, или водотоках со скоростью течения не более 0.1 м/с.

8. Обнаружены существенные отличия в биологии разных видов, ранее считавшихся формами одного вида (*Euglesa curta* и *E. obliquata* = *E. casertana*). Эти результаты, наравне с конхологическими и анатомическими признаками, могут быть использованы при определении видовой специфики моллюсков надсем. Pisidioidea.

СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

в изданиях, рекомендованных ВАК:

1. Фролов А.А. Изменение внешней морфологии раковин пресноводных двустворчатых моллюсков надсемейства Pisidioidea в зависимости от географического положения их мест обитания // ДАН. Т. 411. № 1. 2006. С. 140-141.

2. Фролов А.А. Двустворчатые моллюски надсемейства Pisidioidea (Bivalvia, Lamellibranchia) малых водоемов севера Мурманской области // Вестн. южн. научн центра. Т. 5. № 4. 2009. С. 71-78.

3. Фролов А.А. Фауна двустворчатых моллюсков надсемейства Pisidioidea малых водоемов и водотоков северо-запада России (Вологодская область) // Биол. внутр. вод. № 2. 2009. С. 3-6.

4. Фролов А.А. Видовой состав и особенности распределения моллюсков надсемейства Pisidioidea (Mollusca, Bivalvia) в прибрежье Нижнетуломского водохранилища и эстуария р. Тулома (Кольский полуостров, Россия) // Биол. внутр. вод. № 4. 2009. С. 73-80.

в других изданиях:

5. Фролов А.А. Миграции пресноводных двустворчатых моллюсков семейства *Euglesidae* и *Pisidiidae* (*Bivalvia*, *Pisidioidea*) на приливной литорали эстуария реки Тулома // Вестник зоологии. 42 (3). 2008. С. 369-372.
6. Фролов А.А. Распределение моллюсков надсемейства *Pisidioidea* на мелководье малых озер северо-запада Мурманской области // Вестник зоологии. 43(2). 2009. С. 175-180.
7. Фролов А.А. О распространении, биологии развития и экологии моллюска *Conventus conventus* (*Bivalvia*, *Pisidiidae*) в ручьях и малых озерах северной части Мурманской области // Вестник зоологии. 43(6). 2009. С. 513-518.
8. Фролов А.А. Новые виды двустворчатых моллюсков рода *Euglesa* (*Mollusca*, *Bivalvia*) из водоемов северной части Кольского полуострова // Вестник зоологии. 44(5). 2010. С. 393-402.
9. Фролов А.А. Сезонная динамика численности двустворчатых моллюсков семейства *Pisidioidea* на литорали Вересовой губы эстуария реки Тулома // Мат. юбил. XX конф. мол. ученых. Мурманск. 2002. С. 175-183.
10. Фролов А.А. Особенности размножения и развития *Euglesa steenbuchii* и *Henslowiana henslowana* (*Bivalvia*, *Euglesidae*) в нижней литорали Вересовой губы эстуария р. Тулома // Мат. конф. мол. ученых ММБИ. Мурманск. 2003. С. 169-180.
11. Фролов А.А. Некоторые аспекты репродукции двустворчатого моллюска *Euglesa steenbuchii* (*Mollusca*, *Bivalvia*, *Pisidioidea*) в условиях литорали эстуария реки Тулома // Тез. докл. межд. научн. сем. «Проблемы репродукции и раннего онтогенеза морских гидробионтов». Мурманск. 2004. С. 131-135.
12. Фролов А.А. Двустворчатые моллюски семейства *Pisidiidae* в зарегулированной железнодорожной насыпью губе эстуария р. Тулома // Тез. докл. межд. научно-практ. конф. «Теория и практика комплексных исследований в интересах экономики и безопасности Российского Севера». Апатиты. 2005. С. 153-154.
13. Фролов А.А. Видовой состав пресноводных двустворчатых моллюсков надсемейства *Pisidioidea* в водоемах северо-запада Мурманской области и их биогеографическая характеристика // Тез. докл. IV (XXVII) межд. конф.

«Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского севера». Вологда. 2005. С. 203-205.

14. Фролов А.А. Изучение вселения двустворчатых моллюсков надсемейства *Pisidioidea* в водоемы Мурманской области в ледниковый и постледниковый периоды // Тез. докл. межд. конф. Естественные и инвазийные процессы формирования биоразнообразия водных и наземных экосистем. 5-8 июня 2007. Ростов–на–Дону. Изд-во ЮНЦ РАН. 2007. С. 312-314.

15. Фролов А.А. Двустворчатые моллюски (*Bivalvia*, *Pisidioidea*) ручьев северо-запада Мурманской области: фауна и экология» // Мат. Всеросс. школы-конференции Экосистемы малых рек: биоразнообразие, экология, охрана. 20-24 ноября 2008 г. п. Борок. Изд-во «Принтхаус». 2008. С. 309-313.

16. Фролов А.А. Видовой состав и распределение двустворчатых моллюсков надсемейства *Pisidioidea* в малых водоемах Вологодской области // Водные и наземные экосистемы: проблемы и перспективы исследований. Мат. всерос. конф. с межд. участием. Вологда. 2008. С. 228-230.

17. Фролов А.А. Биология некоторых видов двустворчатых моллюсков надсемейства *Pisidioidea* из водоемов и водотоков Мурманской области // Мат. межд. конф., посвященной 100–летию со дня рождения Филарета Дмитриевича Мордухай-Болтовского. П. Борок, ИБВВ РАН, 30 октября-2 ноября 2010 г. Борок, 2010. С. 318-321.