



УДК [591/524:1.592]:591.53(470.2:556.53)

Питание Европейской жемчужницы *Margaritifera margaritifera* (Mollusca: Bivalvia: Unionoidea) в небольшой реке (Республика Карелия, Россия)

С.Ф. Комулайнен

Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН», 185910, г. Петрозаводск,
ул. Пушкинская, д.11, Республика Карелия, Россия; e-mail: komsf@mail.ru

Представлена 12 марта 2021; после доработки 28 августа 2021; принята 10 сентября 2021.

РЕЗЮМЕ

Пресноводная жемчужница *Margaritifera margaritifera* (Linnaeus, 1758) находится под угрозой исчезновения в Европе и включена в Красные книги многих стран и регионов. Питание жемчужницы было исследовано в р. Сюскюянйоки (приток Ладожского озера). Состав содержимого кишечника в целом соответствует составу sestona и включает детрит, нитчатые и одноклеточные водоросли, фрагменты беспозвоночных и тканей макрофитов, смешанные с песком и илом. Общая биомасса содержимого кишечника варьировала от 0.8 до 30.6 мг на организм (абсолютно сухая масса). *Margaritifera margaritifera* потребляет широкий спектр частиц, объемом от 0.5 мкм³ (бактерии и одноклеточные водоросли) до 200000 мкм³ (фрагменты беспозвоночных и тканей макрофитов). Около 90–95% объема содержимого кишечника составляет тонкий органический детрит. Состав пищи не различался значительно у моллюсков разного пола и размера. В содержимом кишечника были определены 63 таксона водорослей. Количество их таксонов в содержимом одного кишечника варьировало от 3 до 17 при их обилии от 250 до 9560 клеток на организм. Наиболее обильны и постоянны в содержимом кишечника одноклеточные водоросли. Диатомеи наиболее разнообразны: составляют 50.8% от общего числа определенных видов.

Ключевые слова: *Margaritifera margaritifera*, питание, река, Республика Карелия

Diet of European freshwater pearl mussels *Margaritifera margaritifera* (Mollusca: Bivalvia: Unionoidea) in small river (Republic of Karelia, Russia)

S.F. Komulainen

Institute of Biology of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences, 11 Pushkinskaya Street,
Petrozavodsk, Republic of Karelia, 185910, Russia; e-mail: komsf@mail.ru

Submitted March 12, 2021; revised August 28, 2021; accepted September 10, 2021.

ABSTRACT

The freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera* (Linnaeus, 1758) is endangered in Europe and is now listed in the Red Data Book of many countries and regions. The diet of the species in the Syskyänjoki River (a tributary of Lake Ladoga) has been studied. The contents of the intestine generally correspond to the composition of seston, and include organic detritus, filamentous and unicellular algae, fragments of invertebrates and macrophyte tissues mixed with silt and sand. The total biomass of the intestinal contents varied from 0.8 to 30.6 mg per organism (absolutely dry weight). *Margaritifera margaritifera* consumes a wide range of particles, from 0.5 μm³ (bacteria and unicellular algae) to 200000 μm³ (fragments of invertebrates and macrophyte tissues). About 90–95% (by volume) of the intestinal contents was consisted by fine organic detritus. The food composition did not differ significantly for mollusks of different sexes and size. In the intestinal contents, 63 taxa of algae

were identified. The number of algal species in the content of one intestine varied from 3 to 17, with their abundance from 250 to 9560 cells per organism. The most abundant and constant in the contents of the intestines are unicellular algae. Diatoms are the most diverse, they make up 50.8% of the total number of species.

Key words: *Margaritifera margaritifera*, feeding, river, Republic of Karelia

ВВЕДЕНИЕ

Европейская жемчужница – *Margaritifera margaritifera* (Linnaeus, 1758) самый распространенный вид семейства Margaritiferidae (Bivalvia: Unionoidea), населяющий водные экосистемы Северного полушария от Пиренейского полуострова до российской Арктики (Ziuganov et al. 2000). Из-за высокой требовательности к условиям обитания вид находится под угрозой исчезновения и включен в Красные книги многих стран и регионов (Strayer 2008; Попов [Popov] 2014; Bolotov et al. 2015; Lopes-Lima et al. 2017). Раковины моллюска формируют субстрат для перифитона (Gutierrez et al. 2003), а продукты ассимиляции и псевдофекалии используются вторичными потребителями (Hillebrand et al. 2008). Особенно важна роль вида как фильтраатора, аккумулирующего органические и минеральные взвеси, и таким образом влияющего на химический состав, прозрачность воды и состав sestona (Vaughn and Hakenkamp 2001; Алимов [Alimov] 1981).

Margaritifera margaritifera встречается и в озерах (Popov and Ostrovsky 2014), но, как правило формирует устойчивые популяции в неглубоких (до 2 м), со скоростью течения 0.1–2 м с⁻¹ (Hastie et al. 2000) ультра-олиготрофных водотоках с уровнем нитратов ниже 1 мг л⁻¹, фосфатов – 0.03 мг л⁻¹, а электропроводностью – до 100 мкS см⁻¹ (Vaughn and Hakenkamp 2001). Предпочтение видом олиготрофных водотоков объясняется также тем, что ювенильные особи способны потреблять только частицы <2 мкм (Lavictoire et al. 2018). Вид чаще встречается на участках со стабильным валунно-галечным незаиленным грунтом, свободным от нитчатых водорослей и макрофитов. Это обеспечивает свободный транспорт воды сквозь субстрат и высокий уровень кислорода, что особенно важно для неполовозрелых особей, которые до 5–10 лет полностью захоронены в субстрате (Hastie and Young 2001). При таких условиях вид может формировать плотные (до 100 особей м⁻²) группировки с биомассой

более 100 г сухой массы м⁻², что значительно перевешивает роль других организмов в формировании бентоса (Strayer et al. 1994).

Изменение климата оказывает влияние на стабильность популяций *M. margaritifera*, так как вызывает колебания расхода воды, а пересыхание водотоков и катастрофические паводки разрушают местообитания (Hastie et al. 2003). Влияние изменений температуры не столь заметно. В небольших реках, где встречаются популяции *M. margaritifera*, температура, как правило, варьирует от 0 до 25°C, т. е. для вида характерна значительная термическая толерантность, хотя отмечается, что изменение температуры может влиять на индивидуальный рост, продолжительность жизни и репродуктивность (Bauer 1988).

Основным фактором, объясняющим локальную неоднородность популяций пресноводных двустворчатых моллюсков, большинство исследователей считает плотность и устойчивость донных отложений (Geist and Auerwald 2007). Их накопление изменяет форму русла и гидрологический режим водотоков (Vannote and Minshall 1982). В лабораторных экспериментах при увеличении мутности выше 0.2 г л⁻¹ (Morton 1982) моллюски плотно закрывают раковины, хотя при начальном увеличении плотности взвешенного вещества наблюдался рост скорости фильтрации (Монаков [Monakov] 1998). К сокращению и исчезновению популяций *M. margaritifera* приводит также промысел жемчуга (Moorkens 1999) и хищные раки (Strayer and Ralley 1993). Неустойчивость популяций *M. margaritifera* в реках европейского севера связана также со снижением численности пресноводных форм атлантического лосося (*Salmo salar* L.) и кумжи (*Salmo trutta* L.), так как личинки жемчужницы (глохидии) могут развиваться только паразитируя на жабрах этих рыб (Зюганов и др. [Ziuganov et al.] 1994; Skinner et al. 2003; Taeubert and Geist 2017).

Качество и количество пищевых объектов также рассматриваются как факторы,

регулирующие распределение и плотность группировок моллюсков. Данные о рационе исчезающих видов необходимы для разработки научных программ по восстановлению их популяций. Однако большинство работ по изучению питания, посвященных в основном оценке скорости фильтрации, выполнено в лабораториях, и, по мнению ряда авторов, они ненадежны (Riisgard 2001), поскольку не определяют естественную избирательность питания. Трудности в оценке избирательности связаны и с разной скоростью переваривания различных объектов, поэтому анализ содержимого кишечника скорее характеризует скорость переваривания, а не избирательность в выборе пищи (Цихон-Луканина [Cikhon-Lukanina] 1987). Несмотря на многочисленные исследования пищевых потребностей молодых моллюсков, содержащихся в лаборатории, лишь несколько исследований касались пищевых потребностей взрослых особей из полевых популяций (Brauns et al. 2021), однако, состав бентических компонентов (в том числе водорослей бентоса и перифитона) до сих пор не исследовался.

Цель работы – выявить состав пищи и размерную структуру пищевых компонентов, потребляемых *M. margaritifera*, и ее зависимость от пола и размера организмов путем исследования содержимого кишечника моллюсков, собранных в небольшой реке.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Организмы, структура питания которых анализируется в данной статье, были собраны 20 сентября и 11 ноября 2015 года на двух порожистых участках, выбранных в нижнем и среднем течении р. Сюскьянйоки (Рис. 1). Исток реки расположен в западной части озера Сюскьярви (61.758056°N, 31.533333°E), а устье – в заливе Сюскьянлахти Ладожского о. (61.646667°N, 31.266667°E). Длина реки – 33 км, площадь водосборного бассейна – 477 км².

В 20–30-х гг. XX в. река использовалась для лесосплава. В настоящее время хозяйственная деятельность на водосборе реки практически отсутствует (Komulaunen et al. 2016), однако усиление антропогенного давления, неизбежное при развитии туризма в регионе, может негативно сказаться на экосистеме.

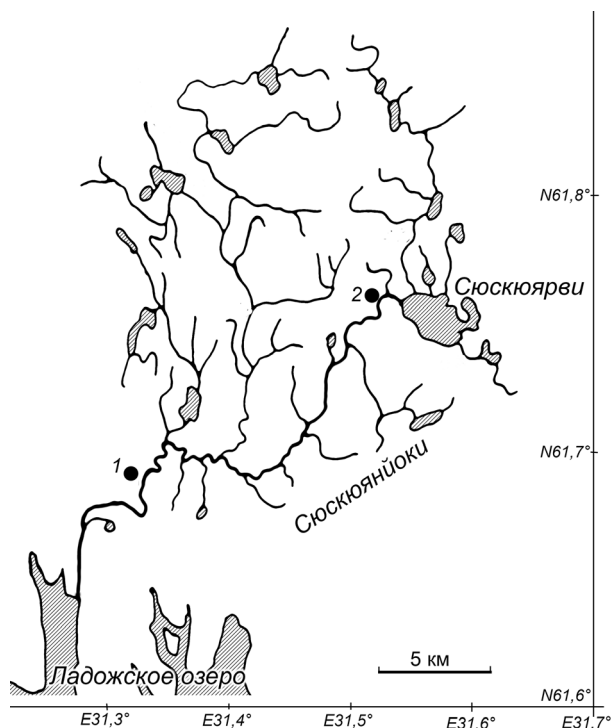


Рис. 1. Карта бассейна р. Сюскьянйоки и расположение станций отбора проб.

Fig. 1. Map of location of sampling stations in the Syskyänjoki River basin.

В 2014 г., в связи с планами по созданию в бассейне реки ООПТ, были исследованы гидрологический, гидрохимический и гидробиологический режимы (Комулайнен и др. 2017). Температура воды в сентябре во время сбора материала изменялась от 11.5 до 12.4°C, а в конце ноября была около 5°C. Географическое положение водосбора реки и его высокая заболоченность определяют низкую минерализацию воды (сумма ионов 15.1–35.7 мг л⁻¹), высокую концентрацию органического вещества, ее гидрокарбонатно-кальциевый тип, слабкокислую реакцию (pH от 6.3 до 6.8) и высокую цветность (75–230° Pt). Мутность воды колеблется в пределах 13–18 г м⁻³, а прозрачность (по диску Секки) – от 1.4 до 2.1 м.

Отдельная программа была посвящена комплексной оценке состояния популяции жемчужницы, лосося (*Salmo salar* Linnaeus, 1758) и кумжи (*Salmo trutta* Linnaeus, 1758) проведенной в соответствии с разрешениями Росприроднадзора

Таблица 1. Относительное обилие различных пищевых объектов в содержимом кишечника *Margaritifera margaritifera* (р. Сюскюянйоки, 20.09 и 11.11.2015).

Table 1. Relative abundance of various food items in the intestinal contents of *Margaritifera margaritifera* (Syuskyuanjoki River, September 20 and November 11, 2015).

Дата Date	20 сентября September 20		11 ноября November 11	
	Объем / Volume, %			
Содержимое кишечника Contents of intestines	M ±sd Mean±sd	Мин-Макс Min-Max	M±sd Mean ±sd	Мин-Макс Min-Max
Детрит Detritus	96.5±0,5	96.1–99.8	99.2 ±0.5	98.1–99.7
Водоросли (одноклеточные) Algae (unicellular)	0.2±0.2	0.1–0.5	0.1 ±0.1	0.0–0.3
Водоросли (нитчатые) Algae (filamentous)	0.9±0.4	0.0–3.1	0.2±0.3	0.0–1.0
Минеральные частицы Mineral particles	0.3±0.3	0.0–1.0	0.3±0.3	0.1–0.8
Остальные* Other*	0.2±0.2	0.0–1.8	0.4±0.3	0.0–1.4

Примечание. * Остальные: спикулы губок, пыльца, бактерии, фрагменты беспозвоночных и тканей макрофитов. М – среднее, sd – среднеквадратичное отклонение (standard deviation).

Note. * Other: sponge's spicule, pollens, bacteria, fragments of invertebrates and macrophytes tissue.

РФ № 56, 77, 80 (2015 г.). Было показано, что в реке сохранились их устойчивые популяции (Veselov et al. 2017). Определена численность, возрастная структура, пространственное распределение организмов, проанализирован рост и морфогенез глохидиев, их гистологические особенности и интенсивность заражения ими рыб (Murzina et al. 2017). У живых моллюсков были изъяты внутренние органы. Образцы тканей и кишечника сразу после изъятия замораживали и хранили при -80°C до использования. Была оценена специфика метаболических процессов и их влияние на адаптивный потенциал моллюска (Суховская и др. [Sukhovskaya et. al.] 2016; Smirnov et al. 2017).

После этого кишечника 38 особей, отобранных по 19 шт. в сентябре и ноябре, были переданы для анализа содержимого. Длина выловленных моллюсков варьировала от 80 до 160 мм, масса – от 100 до 191 г. При увеличении ($\times 400$) определяли площадь и рассчитывали объем пищевых объектов (V%). Абсолютно сухую массу содержимого кишечника после высушивания при $T=60^{\circ}\text{C}$ определяли на аналитических весах (Radwag ха 60/220). Аналогичная методика применялась и для анализа состава sestona и прикрепленного материала.

Особое внимание мы уделили анализу альгофлоры, так как предполагали, что ее анализ

позволит получить дополнительный материал для оценки состояния водотока. Для идентификации водорослей использовали микроскоп Olympus CX41 с цифровой камерой Espa (D30-D3Cplus). Система таксонов водорослей приведена по схеме, принятой в Süsswasserflora von Mitteleuropa с уточнением названий некоторых видов по современным сводкам. Для идентификации диатомовых водорослей материал прокаливали в муфельной печи ($T=800^{\circ}\text{C}$) и готовили постоянные препараты.

Для оценки роли отдельных таксонов водорослей в питании вычисляли частоту их встречаемости (F, %) как число кишечника, в содержимом которых вид был встречен к общему числу исследованных кишечника, и среднее относительное обилие видов по численности (N, %). Виды с долей $>10\%$ в потребляемой альгофлоре отнесены к доминирующим.

Стабильность структуры альгофлоры в планктоне, перифитоне и содержимом кишечника оценивали с использованием индекса видового разнообразия (Shannon, Weaver, 1963), а качество воды и трофность – по методу Пантле и Бук (Pantle, Buck, 1955).

Концентрацию тяжелых металлов в перифитоне и содержимом кишечника определяли методом атомно-абсорбционной спектроскопии на спектрофотометре AA-7000 фирмы “Shimadzu”

Таблица 2. Относительное обилие различных компонентов в содержимом кишечника организмов разного размера (р. Сюскюянкйоки, 20.09.2015)

Table 2. Relative abundance of main categories of food items in the contents of intestines of *M. margaritifera* of different sizes (Syuskyuujoki River, September 20, 2015).

	M±sd Mean±sd	Мин-Макс Min-Max	M±sd Mean±sd	Мин-Макс Min-Max
Длина организмов, мм Length of individuals, mm	101.7±10.6	80–110	123.5±15.0	112–160
Количество организмов Number of individuals	9		10	
Содержимое кишечника, мг Contents of intestines, mg	13.1±7.5	4.8–29.1	12.2±5.2	4.8–19.3
Объем / Volume, %				
Детрит Detritus	98.4±0.6	98.0–99.7	98.2±0.9	96.1–99.8
Водоросли (одноклеточные) Algae (unicellular)	0.2±0.1	0.1–0.5	0.2±0.1	0.1–0.3
Водоросли (нитчатые) Algae (filamentous)	0.8±0.5	0.0–1.5	1.2±0.8	0.0–3.1
Минеральные частицы Mineral particles	0.3±0.4	0.0–9.0	0.3±0.3	0.0–1.0
Остальные* Other*	0.2±0.6	0.0–1.8	0.1±0.2	0.0–0.4

Примечание. Обозначения как в Табл. 1.

Note. Designations are the same as in Table 1.

(Япония) с пламенной атомизацией в центре коллективного пользования федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук».

Анализ обилия различных пищевых компонентов в содержимом кишечника, в фитопланктоне и фитоперифитоне с оценкой средних значений проводили с использованием пакетов программ Excel и Statistica.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Масса содержимого кишечника исследованных организмов варьировала в сентябре от 4.8 до 30.6 мг и от 0.8 до 16.1 мг в ноябре. В кишечниках были обнаружены бактерии, водоросли, спикулы губок *Spongilla lacustris* (Linnaeus, 1759), пыльца, фрагменты беспозвоночных и тканей макрофитов, неорганические частицы (песок и ил), органический детрит. Размер частиц изменялся от чуть менее 1 мкм (бактерии и одноклеточные водоросли) до более чем 200 мкм (фрагменты тканей макрофитов, нитчатые водоросли). Такое разнообразие размерного состава содержимого кишечника отмечают многие авторы; при этом преобладает мнение, что *M. margaritifera* питается главным

образом фитопланктоном, зоопланктоном и детритом (McMahon and Bogan 2001). Состав содержимого кишечника *M. margaritifera* в целом сходен с составом sestona. Его основу составлял органический детрит (Табл. 1). Это отмечалось нами ранее при изучении питания других беспозвоночных (Komulainen 2006), в том числе и двустворчатых моллюсков (*Pisidium caseratum* Poli, 1791), и сходно с результатами других исследований (Цихон-Луканина [Cikhon-Lukaniina] 1987; Dillon 2000; Nichols and Garling 2000). Это не удивительно, так как масса фитопланктона составляла в реке 0.2–0.3 г м⁻³, зоопланктона – 0.001–0.009 г м⁻³, а взвешенного вещества (абиосестона) – 1.6–2.3 г м⁻³ (Комулайнен и др. [Komulainen et al.] 2017). Заметных отличий в составе содержимого кишечника моллюсков, собранных в сентябре и ноябре, не отмечено, хотя часто у организмов, живущих бок о бок, содержимое различалось за счет объектов, имеющих невысокое обилие (спикулы губок, пыльца, бактерии, фрагменты тканей макрофитов и беспозвоночных).

Фрагменты беспозвоночных планктона и бентоса в содержимом кишечника встречались редко. Это – в основном усики, антенны, антеннулы, щетинки, шипы, щупальца, конеч-

Таблица 3. Относительное обилие различных компонентов в содержимом кишечника *Margaritifera margaritifera* организмов разного пола (р. Сюскюянйоки, 20.09.2015)

Table 3. Relative abundance of main categories of food objects in the content of the intestines of *Margaritifera margaritifera* of different sex (Syuskyuanjoki River, September 20, 2015).

Пол (количество особей) Sex (individual's number)	Самки (13) Females (13)		Самцы (6) Males (6)	
	M ±sd Mean ±sd	Мин-Макс Min-Max	M ±sd Mean ±sd	Мин-Макс Min-Max
Длина организмов, мм Length of individuals, mm	113.5±20.4	80–160	112.5±6.1	105–120
Содержимое кишечника, мг Contents of the intestines, mg	11.1±3.5	4.0–16.0	15.8± 8.1	4.8–29.0
Объем / Volume, %				
Детрит Detritus	98.2±0.9	96.1–99.7	98.5±0.8	96.1–99.8
Водоросли (одноклеточные) Algae (unicellular)	0.2±0.1	0.1–0.3	0.3±0.1	0.1–0.5
Водоросли (нитчатые) Algae (filamentous)	1.1±0.7	0.0–3.5	0.9±0.5	0.0–1.5
Минеральные частицы Mineral particles	0.3±0.3	0.0–0.9	0.3±0.4	0.0–1.0
Остальные* Other*	0.2±0.5	0.0–1.8	0.1±0.2	0.0–0.4

Примечание. Обозначения как в Табл. 1.

Note. Designations are the same as in Table 1.

ности, головные капсулы, фрагменты хитинового покрова.

Минеральные частицы размером до 300 000 мкм³ постоянно регистрировались нами в кишечниках, но, скорее всего, они попадают туда случайно благодаря их высокой концентрации в донных отложениях.

Спикулы губок, пыльца, фрагменты тканей макрофитов присутствовали спорадически и практически не оказывали влияния на общую массу содержимого.

Сравнение содержимого кишечника жемчужниц разного пола (Табл. 2) и разных размеров (Табл. 3) не выявило заметных различий в составе потребляемой пищи, хотя отмечается, что скорость фильтрации отличается у организмов разного возраста (Beck and Neves 2003) и возрастает с увеличением роста (Монаков [Мопаков] 1998).

Растения – второй по значимости источник пищи моллюсков. Среди них ведущую роль играют водоросли (Цихон-Луканина [Sikhon-Lukanina] 1987). Водоросли были встречены в содержимом кишечника практически всех исследованных организмов, хотя их относительное обилие в среднем не превышало 1.1%. Всего в содержимом кишечника идентифицированы

48 видов водорослей; кроме того, еще 15 таксонов были определены до рода (Табл. 4). В сентябре были выявлены 57 таксонов, а в ноябре – 32, однако только 11 видов в сентябре и 7 в ноябре имели встречаемость >20%.

Число видов в содержимом кишечника отдельных особей варьировало в сентябре от 4 до 16, в ноябре – от 3 до 17, индекс разнообразия Шеннона составил 1.8 и 1.1 соответственно. Численность микроводорослей изменялась от 0.25 до 9.56 тысяч клеток на организм. Наиболее многочисленны и разнообразны в содержимом кишечника были диатомеи (Табл. 5).

В целом видовое разнообразие потребляемой альгофлоры совпадало со структурой альгоценозов планктона и перифитона. Видовое богатство последних также определяли диатомовые водоросли, составлявшие соответственно 44.8 и 63.8% от общего числа идентифицированных видов (Комулайнен и др. [Komulaunen et al] 2017). Общими для планктона и содержимого кишечника были 16 видов; 13 идентифицированных в кишечниках видов были отмечены и в перифитоне.

К числу доминирующих в кишечниках отдельных особей отнесены 13 видов водорослей: *Microcystis aeruginosa*, *Woronichinia naegiliana*,

Таблица 4. Относительная численность (N%) и встречаемость (F%) водорослей в содержимом кишечника *M. margaritifera* (р. Сюскюянйоки, 20.09 и 11.11.2015).

Table 4. Relative abundance (N%) and frequency (F%) of algae in the contents of intestines of *M. margaritifera* (Syuskuayanjoki River, September 20 and November 11, 2015).

Таксоны Taxons	20 сентября September 20		11 ноября November 11	
	N%	F%	N%	F%
Cyanophyta (Cyanobacteria)				
<i>Microcystis aeruginosa</i> (Kützing) Kützing, 1846	1.77	16.7	0.00	0.0
<i>Woronichinia naegiliana</i> (Unger) Elenkin, 1933	0.80	6.7	0.00	0.0
<i>Synechocystis minuscula</i> Voronichin, 1926	1.13	20.0	0.00	0.0
<i>Chroococcus minutus</i> (Kützing) Nägeli, 1849	0.97	36.7	0.94	15.8
<i>Coelosphaerium kuetzingianum</i> Nägeli, 1849	0.20	6.7	0.00	0.0
<i>Gomphosphaeria aponina</i> Kützing, 1836	0.07	6.7	0.78	5.3
<i>Tolypothrix distorta</i> Kützing, 1887	0.03	3.3	0.00	0.0
Chrysophyta				
<i>Dinobryon divergens</i> O.E. Imhof, 1887	0.87	36.7	0.22	21.1
Pyrophyta				
<i>Peridinium cinctum</i> (O.F. Müller) Ehrenberg, 1832	0.13	13.3	0.0	0.0
Bacillariophyta				
<i>Cyclotella meneghiniana</i> Kützing, 1844	52.47	100.0	75.33	94.7
<i>Cyclotella</i> (Kützing) Brébisson, 1838	1.37	63.3	0.22	10.5
<i>Aulacoseira islandica</i> (O. Müller) Simonsen, 1979	14.57	40.0	11.50	73.7
<i>Aulacoseira</i> sp. Thwaites, 1848	0.30	6.7	0.0	0.0
<i>Melosira varians</i> C. Agardh, 1827	0.27	13.3	0.83	15.8
<i>Tetracyclus glans</i> (Ehrenberg) Mills, 1935	0.00	0.0	0.33	15.8
<i>Tabellaria fenestrata</i> (Lyngbye) Kützing, 1844	10.40	73.3	2.56	57.9
<i>Tabellaria flocculosa</i> (Roth) Kützing, 1844	2.33	80.0	1.61	47.4
<i>Diatoma</i> sp. Bory, 1824	0.00	0.0	0.06	5.3
<i>Diatoma hiemale</i> (Lyngbye) Heiberg, 1863	0.07	6.7	0.00	0.0
<i>Achnanthes minutissima</i> Kützing, 1833	0.14	16.7	0.28	10.5
<i>Achnanthes</i> sp. Bory, 1822	0.03	3.3	0.0	0.0
<i>Cocconeis placentula</i> Ehrenberg, 1838	0.10	3.3	0.06	5.3
<i>Fragilaria capucina</i> Desmazieres, 1925	0.60	10.0	0.72	15.8
<i>Fragilaria</i> sp. Lyngbye, 1819	0.03	3.3	0.02	5.3
<i>Fragilaria ulna</i> (Nitzsch) Lange-Bertalot, 1980	0.40	30.0	0.15	15.8
<i>Eunotia hemicyclus</i> (Ehrenberg) Ralfs, 1861	0.03	3.3	0.00	0.0
<i>Eunotia pectinalis</i> (Dillwyn) Rabenhorst, 1864	2.47	63.3	1.61	52.6
<i>Eunotia</i> sp. Ehrenberg, 1837	0.03	3.3	0.00	0.0
<i>Pinnularia nodosa</i> (Ehrenberg) W. Smith, 1856	0.03	3.3	0.00	0.0

Таксоны Taxons	20 сентября September 20		11 ноября November 11	
	N%	F%	N%	F%
<i>Pinnularia major</i> (Kützing) Rabenhorst, 1853	0.13	13.3	0.06	5.3
<i>Pinnularia</i> Ehrenberg, 1843	0.27	16.7	0.22	21.1
<i>Navicula</i> sp. Bory, 1822	0.03	3.3	0.33	31.6
<i>Frustulia rhomboides</i> (Ehrenberg) De Toni, 1891	0.20	13.3	0.06	5.3
<i>Amphora</i> Ehrenberg ex Kützing, 1844	0.07	6.7	0.00	0.0
<i>Cymbella</i> sp. C. Agardh, 1830	0.27	26.7	0.33	15.8
<i>Gomphonema truncatum</i> Ehrenberg, 1832	0.13	13.3	0.00	0.0
<i>Gomphonema</i> sp. Ehrenberg, 1832	0.10	10.0	0.06	5.3
<i>Gomphonema parvulum</i> (Kützing) Kützing, 1849	0.20	10.0	0.22	10.5
<i>Didymosphenia geminata</i> (Lyngbye) Mart. Schmidt, 1899	0.03	3.3	0.00	0.0
<i>Rhopalodia gibba</i> (Ehrenberg) O. Müller, 1895	0.03	3.3	0.00	0.0
<i>Nitzschia</i> sp. Hassal, 1845	0.03	3.3	0.00	0.0
Euglenophyta				
<i>Trachelomonas volvocina</i> (Ehrenberg) Ehrenberg, 1834	4.37	10.0	0.0	0.0
Chlorophyta				
<i>Planctococcus sphaerocystiformis</i> Korshikov, 1953	0.03	3.3	0.00	0.0
<i>Pandorina morum</i> (O.F. Müller) Bory, 1826	0.13	13.3	0.00	0.0
<i>Docidium bacillum</i> Brébisson, 1848	0.00	0.0	0.06	5.3
<i>Pediastrum duplex</i> Meyen, 1829	0.10	10.0	0.00	0.0
<i>Scenedesmus bijugatus</i> Kützing, 1834	0.13	13.3	0.00	0.0
<i>Microspora amoena</i> (Kützing) Rabenhorst, 1868	0.03	3.3	0.17	5.3
<i>Cladophora glomerata</i> (Linnaeus) Kützing, 1843	0.03	3.3	0.00	0.0
<i>Desmidium swartzii</i> C. Agardh, 1848	0.00	0.0	0.06	5.3
<i>Pleurotaenium coronatum</i> (Brébisson) Rabenhorst, 1868	0.00	0.0	0.06	5.3
<i>Euastrum</i> sp. Ehrenberg, 1848	0.40	16.7	0.06	5.3
<i>Euastrum dubium</i> Nägeli, 1849	0.07	6.7	0.00	0.0
<i>Staurastrum cingulum</i> (W. et G. S. West) G. M. Smith, 1922	0.20	16.7	0.11	10.5
<i>Staurodesmus</i> sp. Teiling, 1848	0.17	16.7	0.39	10.5
<i>Closterium cynthia</i> De Notaris, 1867	0.02	3.3	0.00	0.0
<i>Closterium</i> sp. Nitzsch, 1848	0.01	3.3	0.00	0.0
<i>Cosmarium botrytis</i> Meneghini, 1848	0.07	6.7	0.00	0.0
<i>Cosmarium margaritiferum</i> Meneghini, 1848	0.07	6.7	0.00	0.0
<i>Cosmarium</i> sp. Corda, 1848	0.27	23.3	0.00	0.0
<i>Spondylosium planum</i> (Wolle) West et G.S.West, 1912	0.10	3.3	0.00	0.0
<i>Oedogonium</i> sp. Link ex Hirn, 1900	0.43	16.7	0.39	10.5
<i>Mougeotia</i> sp. C. Agardh, 1824	0.27	16.7	0.22	21.1

Таблица 5. Таксономическая структура альгофлоры в содержимом кишечника *Margaritifera margaritifera* (р. Сюскюянйоки, 20.09 и 11.11.2015).

Table 5. Taxonomic structure of algal flora in the contents of the intestines of *Margaritifera margaritifera* (Syuskyuanjoki River; September 20 and November 11, 2015).

Таксоны, % Taxons, %	20 сентября September 20		11 ноября November 11	
	M±sd Mean ±sd	Мин–Макс Min–Max	M±sd Mean±sd	Мин–Макс Min–Max
Видов/организм Species/individual	9.8±2.6	4–16	7.6±3.5	3–17
Суанопхита (Суанобактерия)		13.0		6.3
Chrysophyta		1.9		3.1
Ругрофхита		1.9		0
Vacillariophyta		50.0		62.5
Euglenophyta		1.9		0
Chlorophyta		31.5		28.1
Клеток×10/организм Cells×10/Individual	39.8±16.2	15.2–95.6	24.3±14.8	2.5–50.1
Суанопхита (Суанобактерия)		5.0		1.7
Chrysophyta		0.9		0.2
Ругрофхита		0.1		0
Vacillariophyta		87.19		96.6
Euglenophyta		4.4		0
Chlorophyta		2.5		1.5

Таблица 6. Общее количество таксонов, доминирующие виды и индексы разнообразия H для фитопланктона, фитоперифитона и содержимого кишечника *Margaritifera margaritifera* (р. Сюскюянйоки, 20.09 и 11.11.2015).

Table 6. Total number of taxons, dominant algae species and diversity indices (H) for phytoplankton, phytoperiphyton and contents of the intestines of *Margaritifera margaritifera* (Syuskyuanjoki River, September 20 and November 11, 2015).

Объект Objects	Таксоны Taxons	Доминанты (N>10%) Dominant species (N>10%)	H
Фитопланктон Phytoplankton	58	<i>Cyclotella meneghiniana</i> , <i>Melosira varians</i> , <i>Tabellaria fenestrata</i> , <i>Tabellaria flocculosa</i> , <i>Eunotia pectinalis</i> , <i>Dolichospermum solitarium</i> , <i>Diatoma tenuis</i>	2.8
Фитоперифитон Phytoperiphyton	47	<i>Cocconeis placentula</i> , <i>Eunotia pectinalis</i> , <i>Achnanthes minutissima</i> , <i>Gomphonema parvulum</i> , <i>Tabellaria fenestrata</i> , <i>Tabellaria flocculosa</i> , <i>Ulothrix zonata</i>	1.9
Содержимое кишечника Contents of the intestines	63	<i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>Woronichinia naegiliana</i> , <i>Synechocystis minuscula</i> , <i>Chroococcus minutus</i> , <i>Gomphosphaeria aponina</i> , <i>Cyclotella meneghiniana</i> , <i>Aulacoseira islandica</i> , <i>Melosira varians</i> , <i>Tabellaria fenestrata</i> , <i>Tabellaria flocculosa</i> , <i>Fragilaria capucina</i> , <i>Eunotia pectinalis</i> , <i>Trachelomonas volvocina</i>	1.8

Synechocystis minuscula, *Chroococcus minutus*, *Gomphosphaeria aponina*, *Cyclotella meneghiniana*, *Aulacoseira islandica*, *Melosira varians*, *Tabellaria fenestrata*, *T. flocculosa*, *Fragilaria capucina*, *Eunotia pectinalis*, *Trachelomonas volvocina* (Табл. 6). Только 3 вида (*Tabellaria fenestrata*, *T. flocculosa*, *E. pectinalis*) доминировали как в альгоценозах, так и в кишечниках. В то же время некоторые таксоны, доминирующие в альгоценозах, отсутствовали в содержимом кишечника или встречались спорадически. В первую очередь – это нитчатые зеленые (*Ulothrix zonata*, *Mougeotia* sp.,

Oedogonium sp.), красные (*Batrachospermum* sp.) и синезеленые водоросли (*Tolypothrix* sp.), способные плотно прикрепляться к субстрату.

Число доминирующих видов в потребляемом водорослевом комплексе для отдельных организмов изменялось от 1 до 5, на их долю приходилось от 72 до 99% от общего числа клеток в содержимом кишечника. Однако только один вид (*Cyclotella meneghiniana*) встречен в содержимом всех исследованных кишечника, и только 4 вида (*C. meneghiniana*, *A. islandica*, *T. fenestrata*, *E. pectinalis*), благодаря высокой встречаемости,

Таблица 7. Относительное количество видов (Sp, %), численность (N, %) и объем (V, %) различных размерных групп водорослей в фитопланктоне, фитоперифитоне и содержимом кишечника *Margaritifera margaritifera* (р. Сюскюянйоки, 20.09 и 11.11.2015).

Table 7. Relative number of species (Sp, %), abundance (N, %) and volume (V, %) of different algae size group in the plankton, periphyton and in the contents of the intestines of *Margaritifera margaritifera* (Syuskyuyanjoki River, 20.09 and 11.11.2015).

Объект Object	Объем клеток, мкм ³ Cells volume, μm ³								
	< 1000			1000-10000			>10000		
	Sp	N	V	Sp	N	V	Sp	N	V
Фитопланктон Phytoplankton	51.7	34.0	3.2	34.5	62.2	36.3	13.8	3.8	60.5
Фитоперифитон Phytoperiphyton	40.5	33.7	3.7	34.1	55.5	38.8	25.5	10.8	57.5
Содержимое кишечника Contents of the intestines	50.0	91.4	63.4	24.1	6.3	18.4	25.9	0.9	18.3

Таблица 8. Относительное обилие видов индикаторов сапробности в фитопланктоне, фитоперифитоне и альгофлоре содержимого кишечника *Margaritifera margaritifera* (р. Сюскюянйоки, 20.09.2015)

Table 8. Relative abundance of saprobity indicator species in phytoplankton, phytoperiphyton and in contents of the intestines of *Margaritifera margaritifera* (Syuskyuyanjoki River, September 20, 2015).

Объект Object	Индикаторы сапробности Saprobity indicator species						Всего видов Total number of species
	х	о-х	о	β-о	β	β-α	
	%						
Фитопланктон Phytoplankton	6.3	6.3	22.9	27.1	18.8	18.6	48
Фитоперифитон Phytoperiphyton	7.7	23.1	15.4	19.2	30.8	3.8	41
Содержимое кишечника Contents of the intestines	5.9	20.6	23.5	14.7	5.9	29.4	34

вносили существенный вклад в состав потребляемой альгофлоры.

Объемы потребляемых клеток изменялись от 25 до 125300 мкм³. Распределение размерных групп в рационах было смещено в сторону увеличения встречаемости более мелких форм (Табл. 7), наиболее разнообразны и обильны были клетки объемом <1000 мкм³, которые формировали основу численности и объема. В то же время фитопланктон, как и фитоперифитон, состоял из клеток объемом 1000–10000 мкм³.

Большая часть определенных в содержимом кишечника водорослей (61.1%) является планктонными формами, что естественно для фильтрующих моллюсков – сестонофагов. Планктонные водоросли формируют структуру биосестона в реке, составляя более 70% от общего числа встреченных видов и около 80% от суммарной численности. В доминирующий комплекс

входят 3 таксона (*Cyclotella meneghiniana*, *Melosira varians*, *Tabellaria fenestrata*). Все это – планктонные диатомеи, имеющие встречаемость более 20%. Зеленые и синезеленые планктонные водоросли, в том числе доминирующие в планктоне, редки в содержимом кишечника, возможно благодаря более быстрому перевариванию. Донные формы и обрастатели также постоянно присутствуют не только в перифитоне, но и в планктоне и кишечниках. Среди них наиболее постоянны виды родов *Tabellaria*, *Fragilaria*, *Eunotia*, имеющие относительно крупные клетки (25×10³ – 60×10³ мкм³). В тоже время более мелкие формы, доминирующие в перифитоне (*Achnanthes*, *Cocconeis*), значительно реже встречаются в содержимом кишечника. Это можно объяснить их способностью формировать колонии, плотно прикрепляющиеся к субстрату с помощью слизи.

Таблица 9. Тяжелые металлы в фитоперифитоне (*Mougeotia* sp.) и содержанием кишечника *Margaritifera margaritifera* (р. Сюскюянйоки, 20.09.2015).

Table 9. Mean values of heavy metal concentrations in river phytoperiphyton (*Mougeotia* sp.) and in contents of the intestines of *Margaritifera margaritifera* (Syuskyuanjoki River, September 20, 2015).

Объект Object	Zn	Cu	Pb
	мг кг ⁻¹ / mg ³ kg ⁻¹		
Фитоперифитон Phytoperiphyton	142.7	8.5	10.7
Содержимое кишечника Contents of the intestines	854.8	8.9	35.5

Фрагменты прикрепленных зеленых нитчатых водорослей (*Cladophora*, *Spirogyra*, *Mougeotia*, *Oedogonium*) также спорадически встречаются в кишечниках. Именно в их присутствии (фрагменты из 5–10 клеток) относительное обилие водорослей превышает 1%, однако их присутствие отмечено всего у 27 организмов, отобранных в сентябре, и у 13 – в ноябре. Таким образом, избирательность в потреблении водорослей связана с размером клеток водорослей, с характером формируемых колоний и с их способностью удерживаться на поверхности субстрата. По-видимому, правильнее говорить не об избирательности, а о доступности водорослей как пищевых объектов.

Положение по шкалам галобности и рН среды известно соответственно для 32 и 26 таксонов, определенных в кишечниках. Подавляющее большинство таких таксонов относится к индифферентам, на их долю приходится 68.8 и 38.5% от общего числа видов-индикаторов при достаточно высоком разнообразии галофобов (21.9%) и ацидофилов (23.1%). Такое соотношение характерно и для альгофлоры региона в целом (Комулайнен и др. 2006).

В содержимом кишечника исследованных организмов выявлены 34 вида-индикатора сапробности (Табл. 8). Сапробиологический анализ показал, что в потребляемой альгофлоре наиболее широко представлены α-β-мезосапробы (29.4%) и олигосапробы (23.5% от общего числа видов-индикаторов) при достаточно высоком разнообразии α-χ-сапробов. Однако реально структуру потребляемой альгофлоры также, как фитопланктона и фитоперифитона, определяют χ- и χ-о-сапробы, поэтому неудивительно, что значения индекса Пантле-Бук составляют соответственно 1.7, 1.2 и 1.8, что позволяет говорить о том, что воды

реки соответствуют чистым водам (II класс чистоты).

Показателем антропогенного воздействия является также концентрации тяжелых металлов в различных средах, организмах и их органах. Выявленные значения концентрации тяжелых металлов в фитоперифитоне были ниже отмеченных нами ранее для водотоков, подвергаемых интенсивному антропогенному воздействию (Komulaynen and Morozov 2007). Значения концентрации Cu и Pb в содержимом кишечника близки к отмеченным в фитоперифитоне (Табл. 9).

Повышенное содержание цинка в фитоперифитоне и содержимом кишечника можно объяснить тем, что моллюски активнее накапливают не токсичные металлы (например, свинец), а влияющие на жизнедеятельность организмов, к которым относится цинк (Tao et al. 2012). Показано также, что цинк имеет высокое сродство с органическим веществом (Христофорова [Christophorova] 1989), концентрация которого в реках лесной зоны высока. И, наконец, небольшие размеры реки с ее расположением вблизи автомобильных дорог, неоднократно ее пересекающих, приводят к увеличению концентрации цинка, присутствующего в присадках к топливу, что отмечалось нами ранее (Komulaynen and Morozov 2010).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ содержимого кишечника (включенного в Красные книги многих стран и регионов) пресноводного моллюска *M. margaritifera* показал, что его пищу в природе составляет смесь всех доступных объектов, присутствующих в sestone. Его основу у всех исследованных особей, независимо от пола и размера, составлял

тонкий детрит. Роль остальных компонентов незначительна. Это можно объяснить сходством условий обитания организмов (глубина, скорость течения, грунт) и, возможно, невысокой выборкой исследованного материала. Показано, что водоросли присутствуют в содержимом кишечника практически всех исследованных особей. Соотношение различных экологических групп водорослей в содержимом кишечника характеризует особенности формирования сестона в реке, а также отражает степень антропогенной нагрузки на водоток. Выполненный анализ содержимого кишечника не дает однозначного ответа на существование избирательности в питании двустворчатого моллюска *M. margaritifera*, обитающего в мелких северных водотоках. Это было бы возможно, если бы одновременно удалось проанализировать не только структуру сестона и содержимого кишечника, но и соотношение различных компонентов в фекалиях и псевдофекалиях.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственных заданий №№ 0221-2014-0005 и 0221-2014-0038.

ЛИТЕРАТУРА

- Alimov A.F. 1981. Functional ecology of freshwater bivalves. Nauka, Leningrad, 248 p. [In Russian].
- Bolotov I.N., Bepalaya Y.V., Vikhrev I.V., Aksenova O.V., Aspholm P.E., Gofarov M.Y., Klishko O.K., Kolosova Y.S., Kondakov A.V., Lyubas A.A., Paltser I.S., Konopleva E.S., Tumpeesuwan S., Bolotov N.N. and Voroshilova I.S. 2015. Taxonomy and distribution of the freshwater pearl mussels (Unionoida: Margaritiferidae) in the Far East of Russia. *PLoS ONE*, **10**(5): e0122408. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0122408>
- Brauns M., Berendonk T., Berg S., Grunicke F., Kneis D., Krenek S., Schiller T., Schneider J, Wagner A. and Weitere M. 2021. Stable isotopes reveal the importance of terrestrially derived resources for the diet of the freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*). *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, **31**(9): 2496–2505. <https://doi.org/10.1002/aqc.3619>
- Christophorova N.K. 1989. Bioindication and monitoring of heavy metal seawater pollution. Nauka, Leningrad, 192 p. [In Russian].
- Cikhon-Lukanina E.A 1987. Nutrition of water mussels. Nauka, Moscow, 176 p. [In Russian].
- Dillon R.T. 2000. The ecology of freshwater molluscs. University Press, Cambridge, 509 p.
- Geist J. and Auerswald K. 2007. Physicochemical streambed characteristics and recruitment of the freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*). *Freshwater Biology*, **52**(12): 2299–2510. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2007.01812.x>
- Gutierrez J.L., Jones C.G., Strayer D.L. and Iribarne O.O. 2003. Mollusks as ecosystem engineers: the role of shell production in aquatic habitats. *Oikos*, **101**: 79–90. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12322.x>
- Hastie L.C., Boon P.J. and Young M.R. 2000. Physical microhabitat requirements of freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera* (L.). *Hydrobiologia*, **429**: 59–71. <https://doi.org/10.1023/A:1004068412666>
- Hastie L.C. and Young M.R. 2001. Freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*) glochidiosis in wild and farmed salmonid stocks in Scotland. *Hydrobiologia*, **445**: 109–119. <https://doi.org/10.1023/A:1017588222480>
- Hastie L.C., Cosgove P.J., Ellis N. and Gaywood M. 2003. The threat of climate change to freshwater pearl mussel populations. *Ambio*, **32**(1): 40–46. <https://doi.org/10.1579/0044-7447-32.1.40>
- Hillebrand H., Frost P. and Liess A. 2008. Ecological stoichiometry of indirect grazer effects on periphyton nutrient content. *Oecologia*, **155**(3): 619–630. <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0930-9>
- Komulainen S. 2006. Diet of periphytonic invertebrates in small river. *Russian Journal of Ecology*, **37**(5): 337–343. <https://doi.org/10.1134/S1067413606050079>
- Komulainen S.F., Chekryzheva T.A. and Vislyanskaya I.G. 2006. Algotoflora of lakes and rivers of Karelia. The taxonomic composition and ecology. KarRC RAS, Petrozavodsk, 81 p. [In Russian].
- Komulainen S.F., Lozovik P.A., Kruglova A.N., Baryshev I.A. and Galibina N.A. 2016. Assessing the environmental conditions of rivers on the northern coast of Lake Ladoga by chemical characteristics and the structure of hydrobiocenoses. *Water Resources*, **43**(3): 486–494. <https://doi.org/10.1134/S009780781603009X>
- Komulainen S.F., Lozovik P.A., Kruglova A.N., Baryshev I.A. and Galibina N.A. 2017. Present-day condition of the Syskyänjoki river (Lake Ladoga catchment, Republic of Karelia). *Transactions of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences. Biogeography*, **7**: 19–33. [In Russian]. <https://doi.org/10.17076/bg597>
- Komulainen S. and Morozov A. 2007. Spatial and temporal variation of heavy metal levels in phytoplankton in small streams of Northwest Russia. *Archiv für Hydrobiologie*, Supplement 161 (3–4): 435–442. <https://doi.org/10.1127/lr/17/2007/435>

- Komulainen S. and Morozov A. 2007.** Variations in phytoplankton structure in small rivers flowing over urbanized areas. *Water Resource*, **34**(3): 332–339. <https://doi.org/10.1134/S0097807807030116>
- Lavictoire L., Ramsey A.D., Moorkens E.A., Souch G. and Barnhart M.C. 2018.** Ontogeny of juvenile freshwater pearl mussels, *Margaritifera margaritifera* (Bivalvia: Margaritiferidae). *PLoS ONE*, **13**(3): 1–20. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0193637>
- Lopes-Lima M., Froufe E., Tu Do V., Ghamizi M., Mock K.E., Kebapçı Ü., Klishko O., Kovitvadhhi S., Kovitvadhhi U., Paulo O.S., Pfeiffer J.M. III, Raley M., Riccardi N., Şereflıçan H., Sousa R., Teixeira A., Varandas S., Wu X., Zanatta D.T., Zieritz A. and Bogan A.E. 2017.** Phylogeny of the most species-rich freshwater bivalve family (Bivalvia: Unionida: Unionidae): Defining modern subfamilies and tribes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **106**: 174–191. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2016.08.021>
- McMahon R.F. and Began A.E. 2001.** Mollusca: Bivalvia. In: J.H. Thorp and A.P. Covich (Eds.). *Ecology and classification of North American freshwater invertebrates*. Academic Press, San Diego: 331–429.
- Monakov A.V. 1998.** Nutrition of freshwater invertebrates. A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Moscow, 319 p. [In Russian].
- Moorkens E. 1999.** Conservation management of the freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera*. Part 1: Biology of the species and its present situation in Ireland. *Irish Wildlife Manuals* 8. The National Parks and Wildlife Service, Dublin, 35 p.
- Murzina S.A., Ieshko E.P. and Zotin A.A. 2013.** The Freshwater Pearl Mussel *Margaritifera margaritifera* L.: metamorphosis, growth, and development dynamics of encysted glochidia. *Biology bulletin*, **44**(1): 6–13. <https://doi.org/10.1134/S106235901701006X>
- Nichols S.J. and Garling D. 2000.** Food-web dynamics and trophic-level interactions in a multispecies community of freshwater unionids. *Canadian Journal of Zoology*, **7**: 871–882. <https://doi.org/10.1139/z99-256>
- Pantle R. and Buck H. 1995.** Die biologische Überwachung der Gewässer und die Darstellung der Ergebnisse. *Gas- und Wasserfach*, **96** (18): 1–604.
- Popov I.Y. and Ostrovsky A.N. 2014.** Survival and extinction of the southern populations of freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera* in Russia (Leningradskaya and Novgorodskaya oblast). *Hydrobiologia*, **735**(1): 161–177. <https://doi.org/10.1007/s10750-013-1640-4>
- Popov Yu. 2014.** «Lake rule» and other regularities in the distribution of the freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera*. *Transactions of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences. Biogeography*, **2**: 126–139. [In Russian].
- Riisgard H.U. 2001.** On measurement of filtration rate in bivalves: The stony road to reliable data. Review and interpretation. *Marine Ecology Progress Series*, **211**: 275–291. <https://doi.org/10.3354/meps211275>
- Shannon C. and Weaver W. 1963.** The mathematical theory of communication. Illinois Univ. Press, Urbana, 117 p.
- Skinner A, Young M. and Hastie L. 2003.** Ecology of the Freshwater Pearl Mussel. *Conserving Natura 2000 Rivers Ecology Series No. 2*. English Nature, Peterborough: 1–20.
- Smirnov L.P., Sukhovskaya I.V., Borvinskaya E.V. and Kochneva A.A. 2017.** Some biochemical parameters of the transformation of xenobiotics in the freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera*. *Biology bulletin*, **44**(1): 24–27. <https://doi.org/10.1134/S1062359017010137>
- Strayer D.L. 2008.** *Freshwater Mussel Ecology: a Multifactor Approach to Distribution and Abundance*. University of California Press: 217 p. <https://doi.org/10.1525/california/9780520255265.001.0001>
- Strayer D.L., Downing J.A., Haag W.R., King T.L., Layzer J.B., Newton T.J. and Nichols S.J. 2004.** Changing perspectives on pearly mussels, North America's most imperiled animals. *BioScience*, **54**(5): 429–439. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2004\)054\[0429:cpopmn\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2004)054[0429:cpopmn]2.0.co;2)
- Strayer D.L. and Ralley J. 1993.** Microhabitat use by an assemblage of streamdwelling unionaceans (Bivalvia), including two rare species of Alasmidonta. *Journal of the North American Benthological Society*, **12**: 247–258. <https://doi.org/10.2307/1467459>
- Sukhovskaya I.V., Borvinskaya E.V., Smirnov L.P., Ieshko E.P. and Nemova N.N. 2021.** Some biochemical characteristics of tissues freshwater pearl oyster *Margaritana margaritifera*. *Materials of 4th Baltic Maritime Forum: Water Bioresources, Aquaculture and Ecology of Reservoirs*. Kaliningrad: Kaliningrad State Technical University: 223–225. [In Russian].
- Taubert J.E. and Geist J. 2017.** The relationship between the freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*) and its hosts. *Biology Bulletin*, **44**: 67–73. <https://doi.org/10.1134/S1062359017010149>
- Tao Y., Yuan Z., Xiaona H. and Wei M. 2012.** Distribution and bioaccumulation of heavy metals in aquatic organisms of different trophic levels and potential health risk assessment from Taihu Lake, China. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, **81**: 55–64. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2012.04.014>
- Vannote R.L. and Minshall G.W. 1982.** Fluvial processes and local lithology controlling abundance, structure, and composition of mussel beds. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, PNAS*, **79**(13): 4103–4107. <https://doi.org/10.1073/pnas.79.13.4103>

- Vaughn C.C. and Hakenkamp C.C. 2001.** The functional role of burrowing bivalves in freshwater ecosystems. *Freshwater Biology*, **46**: 1431–1446. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2001.00771.x>
- Veselov A.E., Ieshko E.P., Zotin A.A., Efremov D.A., Ruch'ev M.A. and Nemova N.N. 2017.** The ecology of the freshwater form of the atlantic salmon *Salmo salar* L., the Brown trout *Salmo trutta* L., and the freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera* L. in Syuskyuyanyoki river (basin of lake Ladoga). *Biology bulletin*, **44**(1): 28–38. <https://doi.org/10.1134/S1062359017010162>
- Ziuganov V.V., Zotin A., Nezlin L. and Tretiakov V.A. 1994.** The freshwater pearl mussels and their relationships with salmonid fish. Moscow: VNIRO Publishing House. 104 p. [In Russian].
- Ziuganov V.V., San Miguel E., Neves R.J., Longa A., Fernandez C., Amaro R., Beletsky V., Popkovitch E., Kaliuzhin S. and Johnson T. 2000.** Life span variation of the freshwater pearl shell: a model species for testing longevity mechanisms in animals. *Ambio*, **29**(2): 102–105. <https://doi.org/10.1579/0044-7447-29.2.102>