

Назарова София Александровна

Организация поселений

Macoma balthica (Linnaeus, 1758)

в градиентах ключевых переменных среды
осушной зоны Белого и Баренцева морей

Специальность 03.02.10 — «Гидробиология»

Автореферат

диссертации на соискание учёной степени

кандидата биологических наук

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном образовательном учреждении высшего образования «Санкт-Петербургский государственный университет»

Научный руководитель: доктор биологических наук, доцент
Максимович Николай Владимирович

Официальные оппоненты:

Ведущая организация:

Защита состоится DD mmmmmmmm YYYY г. в XX часов на заседании диссертационного совета Д 002.223.02 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Зоологическом институте РАН по адресу: 199034, г. Санкт-Петербург, Университетская наб., д. 1., факс (812) 328-29-41

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте Зоологического института РАН, www.zin.ru.

Автореферат разослан «DD» mmmmmmmm YYYY года.

Ученый секретарь
диссертационного совета
Д 002.223.02,
доктор биологических наук

Сиделева Валентина Григорьевна

Общая характеристика работы

Актуальность темы и степень ее разработанности. Двустворчатый моллюск *Macoma balthica* (Linnaeus, 1758) — один из любимых модельных объектов в морских гидробиологических исследованиях. В классической биогеографии вид относят к амфибореальным. Это обычная литоральная форма в Белом море, у берегов Мурмана и далее на запад, вдоль атлантических берегов Европы — до Франции. По Атлантическому побережью Северной Америки макомы распространены от Лабрадора до штата Джорджия. В северной части Тихого океана — от Берингова моря до Японского, а по американскому побережью — до Калифорнии. В юго-восточной части Баренцева моря и в прилегающей части Карского моря они обитают не на литорали, а на глубине нескольких метров. Моллюски заселяют всю основную часть Балтийского моря, далеко заходя во все заливы, где живут до глубины более 100 метров (Зацепин, Филатова, 1968).

В настоящее время вид *Macoma balthica* по результатам аллозимного анализа предлагают разделять на два подвида: *M. b. balthica*, обитающий в северной части Тихоокеанского региона, и *M. b. rubra* из Северо-Восточной Атлантики. Однако в морях, связанных с Атлантикой, существуют очаги распространения тихоокеанской формы. Так, в Балтийском и Баренцевом море Атлантическая и Тихоокеанская формы сосуществуют и образуют гибриды (Väinölä, 2003). В Белом море встречается в основном *M. b. balthica*, и лишь в устье Онеги было обнаружено два экземпляра *M. b. rubra* (Nikula, Strelkov, Väinölä, 2007). К настоящему моменту нет прямых данных о влиянии данных генетических особенностей на экологические характеристики особей, поэтому в данной работе рассматривается вид *Macoma balthica* sensu lato.

Macoma balthica — хорошо изученный вид в центральной части ареала (см. например: S. Segerstråle, 1960; R. E. Lavoie, 1970; M. Gilbert, 1978; Vincent, Joly, Brassard, 1989; J. Hiddink, Marijnissen, [et al.], 2002; J. Hiddink, ter Hofstede, W. Wolff, 2002; J. Beukema, Dekker, J. Jansen, 2009). Из арктических морей в настоящий момент поселения маком относительно хорошо изучены лишь в Белом море.

В Белом море макомы относятся к наиболее многочисленным обитателям илисто-песчаных пляжей. Эти моллюски являются одним из основных пищевых объектов для многих видов рыб и птиц Белого моря (Азаров, 1963; Перцов, 1963; Н. Гольцев, Полозов, А. В. Полоскин, 1997; Бианки, Бойко, В. Хайтов, 2003). Поэтому на территории Кандалакшского государственного природного заповедника *Macoma balthica* входит в список отслеживаемых видов кормовых беспозвоночных (Назарова, 2003).

Также массовость и доступность для изучения позволяет использовать данный вид как удобную модель при анализе закономерностей развития поселений двустворчатых моллюсков. Именно поэтому локальные скопления маком Белого моря широко используются как объекты мониторинговых исследований, которые проводились и проводятся на всех крупных биологических стационарах на Белом море. В результате к настоящему моменту получены многолетние ряды данных, характеризующих попу-

ляционные показатели маком на Белом море. При этом была отмечена существенность различий в организации локальных поселений маком (Семенова, 1974; Н. В. Максимович, Кунина, 1982; Н. В. Максимович, А. Герасимова, Кунина, 1991; А. В. Полоскин, 1996; Николаева, 1998; Назарова, 2003; Назарова, А. В. Полоскин, 2005).

Информации о поселениях маком в Баренцевом море значительно меньше. Детальные гидробиологические исследования сообществ мягких грунтов, в том числе поселений *Macoma balthica*, на Мурмане относятся к 1970-м годам, однако основным полигоном для исследований стала лишь одна станция на литорали Дальнего пляжа губы Дальне-Зеленецкой (Агарова [и др.], 1976). В 2002 году на Дальнем пляже была повторена количественная съемка бентоса и начат мониторинг сообществ (Генельт-Яновский, Назарова, 2008).

Таким образом, к настоящему моменту данные по Баренцеву морю фрагментарны, а количественные представления о поселениях маком на Мурмане не сформированы. По Белому морю информации значительно больше, но она относится к описанию отдельных локальных поселений, которые на первый взгляд весьма разнородны. Кроме того, до сих пор совершенно не изучен вопрос о факторах, влияющих на динамику поселений *Macoma balthica* в арктических морях. Данный вопрос подробно разобран для Ваттового моря (J. Hiddink, Marijnissen, [et al.], 2002; J. Hiddink, ter Hofstede, W. Wolff, 2002; J. Beukema, Dekker, J. Jansen, 2009), однако прямой перенос полученных результатов представляется невозможным из-за климатических различий между регионами.

Цели и задачи. Целью данной работы является изучение гетерогенности поселений *Macoma balthica* в условиях арктических морей.

Для достижения данной цели были поставлены следующие задачи.

1. Изучение размерной структуры в различных местообитаниях для описания эффектов внутрипопуляционной гетерогенности маком;
2. изучение многолетней динамики поселений маком;
3. изучение биотического и абиотического фона в поселениях;
4. изучение показателей линейного роста маком для шкалирования изученных поселений по степени оптимальности условий обитания;
5. изучение численности спата для изучения механизмов, определяющих пополнение локальных поселений.

Методология и методы исследования. Для решения поставленной цели в акватории Белого моря были использованы мониторинговые наблюдения за шестью поселениями

в Кандалакшском заливе. В Баренцевом море были проведены масштабные количественные описания поселений *M. balthica*, всего 12 поселений. Полевые сборы проводили общепринятыми гидробиологическими методами (Eleftheriou, 2013) при помощи литоральных рамок (площадью от 1/30 до 1/10 м²). Для обработки данных использовали как традиционные методы статистического анализа (Tukey, Smith, Griffin, 1977; Mardia, Kent, Bibby, 1979; J. M. Chambers, Hastie, 1991; P. Legendre, L. F. Legendre, 2012; Hollander, Wolfe, Chicken, 2013) так и относительно новые методы анализа многомерных данных (Clarke, Somerfield, Gorley, 2008) и моделирования (Berryman, Turchin, 2001).

Научная новизна. В рамках данной работы впервые проведены масштабные количественные исследования поселений *M. balthica* на литорали Мурманского побережья Баренцева моря и получены характеристики их обилия и данные по изменчивости линейного роста маком в пределах Мурмана. Впервые описана многолетняя динамика обилия поселений *M. balthica* в вершине Кандалакшского залива и показана синхронность пополнения поселений молодью. Моделирование показало, что колебания численности маком зависят от зимней температуры.

Теоретическая и практическая значимости работы. В работе получены фундаментальные данные, описывающие поселения *M. balthica* в Белом и Баренцевом морях, при этом впервые дано количественное описание типичных поселений данного вида в Баренцевом море. Полученные данные могут быть использованы при оценке запасов кормовых беспозвоночных для хозяйственно-ценных видов рыб и птиц. Проведено моделирование динамики численности *M. balthica* и показано влияние температуры на данный показатель, что может быть использовано для прогнозирования обилия маком. Проведенный анализ широтных изменений численности *M. balthica* показал, что распределение маком по данному показателю не соответствует широко-распространенной «гипотезе об обилии в центре» («abundant-centre hypothesis», Sagarin, Gaines, Gaylord, 2006), и может быть использован в критике данных представлений в биогеографических обзорах. Результаты исследования могут быть использованы также в курсах лекций по гидробиологии, популяционной биологии, репродуктивной экологии морского бентоса и биогеографии в ВУЗах.

Положения, выносимые на защиту.

1. *Macoma balthica* на литорали Белого и Баренцева моря образуют разные по структуре поселения. На литорали Кандалакшского залива Белого моря и в Баренцевом море (Западный Мурман и Кольский залив) вид формирует плотные поселения, в которых численность особей значительно варьирует во времени и может достигать нескольких тысяч экз./м², но наиболее типичны поселения маком с

плотностью в несколько сотен экз./м². При этом среднее обилие *M. balthica* в Кандалакшском заливе Белого моря и в Кольском заливе Баренцева моря наибольшее в пределах европейской части ареала вида. На литорали Восточного Мурмана Баренцева моря *M. balthica* не формирует плотных поселений, и ее численность редко превышает 100 экз./м².

2. Характер динамики численности *Macoma balthica* в Белом и Баренцевом морях определяется варьированием численности однолетних особей в поселениях, которое зависит от нерегулярности пополнения поселений молодью, обусловленной в первую очередь различным уровнем выживаемости на первом году жизни. Беломорские поселения демонстрируют элементы синхронности процессов пополнения, что связано с влиянием температуры на выживаемость маком в первый год жизни (численность однолетних особей после холодных зим с устойчивым ледоставом оказывается относительно выше) и спецификой условий в локальном местообитании.
3. Динамика размерной структуры поселений *Macoma balthica* в Белом и Баренцевом представлена двумя типами. Более распространенный вариант: чередование бимодального и мономодального характера распределения особей по размерам. При этом первый пик формируют молодые особи (обычно длиной до 5 мм), а в случае бимодальной добавляется второй модальный класс из взрослых особей (в Белом море длиной 9 – 12 мм, в Баренцевом 10 – 17 мм). В Баренцевом море часто новое пополнение происходит до ухода старшей генерации и наблюдается три модальных группы. В некоторых условиях формируется более редкий тип динамики с ежегодным повторением мономодальной размерной структуры.
4. Особи *Macoma balthica* в Белом и Баренцевом морях отличаются наименьшей скоростью роста в пределах европейской части ареала вида. При этом внутригрупповая вариация роста особей *M. balthica* в поселениях Белого и Баренцева моря практически полностью перекрывается.

Степень достоверности и апробация результатов. Достоверность изложенных результатов определяется достаточным количеством обработанных проб, отобранных в биотопах, разнообразие которых отражает спектр типичных местообитаний *M. balthica* в исследованных акваториях. Для обработки полученных данных использованы современные статистические методы, позволяющие верифицировать выдвигаемые гипотезы.

Полученные результаты были апробированы в ходе докладов на 46-м (Ровинь, 2011), 49-м (Санкт-Петербург, 2014) и 50-м (Хельголанд, 2015) Европейских морских биологических симпозиумах (European marine biology symposium); VI всероссийской школе по морской биологии «Биоразнообразие сообществ морских и пресноводных экосистем России» (Мурманск, 2007); научных сессиях Беломорской биологической

станции МГУ (Пояконда, 2004, 2008); научных сессиях Морской биологической станции СПбГУ (Санкт-Петербург, 2004, 2008, 2009, 2010); X научном семинаре «Чтения памяти К.М. Дерюгина» (Санкт-Петербург, 2008), а также на семинарах кафедры ихтиологии и гидробиологии СПбГУ (Санкт-Петербург, 2003 – 2015).

Публикации. Основные результаты по теме диссертации изложены в 14 печатных изданиях, из них 2 статьи в журналах, рекомендованных ВАК, 3 статьи в сборниках, 9 — в тезисах докладов.

Объем и структура работы. Диссертация состоит из введения, 11 глав, заключения, выводов и приложения. Полный объем диссертации 190 страниц текста с 42 рисунками и 35 таблицами. Список литературы содержит 174 наименования.

Благодарности. Я благодарна администрации Кандалакшского заповедника и лично А. С. Корякину за поддержку наших экспедиций на Белом и Баренцевом морях. и администрации СПбГУ, биологического факультета и кафедры ихтиологии и гидробиологии за возможность работы на Морской биологической станции СПбГУ.

На Баренцевом море мы работали вместе с сотрудниками Мурманского морского биологического института, Мурманского государственного технического университета и Полярного научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океанографии: М. В. Макаровым, С. В. Малавендой, С. С. Малавендой, О. С. Тюкиной, И. П. Прокопчук, которые оказывали нам всяческую поддержку.

Эта работа не могла бы состояться без моих коллег по экспедициям: Беломорской экспедиции ГИПС ЛЭМБ, студенческой Баренцевоморской экспедиции СПбГУ, Беломорской экспедиции кафедры ихтиологии и гидробиологии СПбГУ. Отдельное спасибо руководителям экспедиций: А. В. Полоскину, И. А. Коршуновой, Д. А. Аристову, Е. А. Генельт-Яновскому, М.В. Иванову за возможность работы в экспедиционных командах и помощь в сборе материала.

Я благодарю А. В. Полоскина, Д. А. Аристова, Е. А. Генельт-Яновского, К. В. Шунькину, А. В. Герасимову, А. Д. Наумова за предоставленные материалы.

Постоянные обсуждения с Ю. Ю. Тамберг и В. М. Хайтовым значительно улучшили мои навыки в статистической обработке материала и помогли мне в работе. На этапе обработки данных неоценимую помощь идеями и разъяснениями мне оказали В. М. Хайтов, Д. А. Аристов и Е. А. Генельт-Яновский.

Я благодарна П. П. Стрелкову за активизацию процесса подготовки диссертации и конструктивные замечания.

Кроме того, я чрезвычайно признательна руководителям Лаборатории экологии морского бентоса И. А. Коршуновой, А. В. Полоскина, Е. А. Нинбурга и В. М. Хайтова, которые 13 лет назад убедили меня, что морская биология очень интересна, и вложили много сил в мое обучение и воспитание.

И благодарна своему научному руководителю Н. В. Максимовичу за конструктивную помощь на всех этапах работы, жесткие споры и долгие беседы, ехидные комментарии и неизменно доброе отношение.

Данная работа выполнена при частичной финансовой поддержке грантов Санкт-Петербургского государственного университета (1. 0. 134. 2010, 1. 42. 527. 2011, 1. 42. 282. 2012, 1. 38. 253. 2014) и Российского фонда фундаментальных исследований (12-04-01507, 13-04-10131 К).

Содержание работы

Глава 1. Обзор литературы.

На основании литературных источников дается физико-географическое описание районов исследования. Описаны климатические характеристики региона, термогалинные характеристики и ледовые условия Белого и Баренцева морей, и особенности районов исследованных акваторий. Также дана экологическая характеристика вида *M. balthica* как эврибионтного и эвритопного. В отдельных разделах дан обзор структурных характеристик поселений данного вида в разных частях ареала, данные о динамике и определяющих ее факторах, продолжительности жизни и росте маком.

Глава 2. Материал и методика

Материал для работы был собран в Кандалакшском заливе Белого моря и на Мурманском побережье Баренцева моря.

В вершине Кандалакшского залива наблюдения проводили на шести мониторинговых участках в рамках работы экспедиций Группы исследований прибрежных сообществ Лаборатории экологии морского бентоса (гидробиологии) СПбГДТЮ. Были исследованы три поселения в районе Лувеньгских шхер (1992 — 2012 — эстуарий реки Лувеньги и Илистая губа острова Горелого, 1992 — 2002 — участок материковой литорали в 800 метрах западнее поселка Лувеньга) и три поселения на островах Северного архипелага: в Западной Ряшковой Салме (1994 — 2012) и Южной губе (2001 — 2012) о. Ряшков и на о. Большой Ломнишный (2007 — 2012); Данные по последним двум участкам предоставлены Д. А. Аристовым. В районе губы Чупа исследования проводили на четырех участках в ходе экспедиции кафедры ихтиологии и гидробиологии СПбГУ: в Сухой Салме и бухте Ключиха острова Кереть, на материковой литорали пролива Подпахта и в бухте Лисьей (2006).

Материал в акватории Баренцева моря был собран в ходе студенческих Баренцево-морских экспедиций СПбГУ в 2007 — 2008 годах. Всего было исследовано 12 участков. На Восточном Мурмане исследованные участки литорали были расположены в губах Гавриловская, Ярнышная, Дальнезеленецкая, Шельпинская, Порчниха и Ивановская. В Кольском заливе исследования проводили в районе Абрам-мыса и в Палагубе (в районе города Полярный). Также в работе использованы данные К. В. Шунькиной и Е. А. Генельт-Яновского (2005) по обилию маком в губе Печенга и Ура-губе (Западный Мурман) и в районе Северного Нагорного и Ретинского (Кольский залив).

Для каждого участка проводили физиономическое описание литорали, на ряде участков были отобраны пробы грунта для анализа гранулометрического состава и содержания органических веществ. Описание термического режима исследованных акваторий проводили по данным о динамике среднемесячных температур в исследованный период (*Летопись природы Кандалакшского заповедника*, 1991–2000; *Архив*

погоды в Кандалакше, 2014; Разрез «Кольский меридиан», 2014). Для всех исследованных поселений проводили описание качественного состава сопутствующей фауны.

Как основное орудие сбора использовали литоральную рамку площадью $1/30 \text{ м}^2$, из которой изымали грунт до глубины 5 см. В случае, когда приходилось отбирать пробы из-под воды, использовали зубчатый водолазный дночерпатель площадью захвата $1/20 \text{ м}^2$. Отобранные пробы промывали на сите с диаметром ячеей 1 мм или 0,5 мм. После промывки из проб выбирали всех особей *M. balthica*.

Для описания структуры поселений использовали данные всех доступных сборов. В пробах подсчитывали количество особей, которое затем пересчитывали в численность моллюсков на квадратный метр. Биомассу определяли путем взвешивания на весах с точностью 10 мг либо, для части участков на Белом море, расчетным методом с использованием формулы зависимости массы макомы от ее длины $W = 0,00016 \times L^{2,96}$, полученной для губы Чупа (Н. В. Максимович, А. Герасимова, Кунина, 1993). Для изучения размерной структуры поселений маком у всех моллюсков в пробах измеряли под биноклем максимальный линейный размер (длину) с точностью 0,1 мм. По полученным данным строили размерно-частотное распределение с шагом 1 мм. Сравнение обилия проводили с помощью непараметрического теста Краскела-Уоллиса. Для выявления связи величин обилия с гранулометрическим составом грунта использовали непараметрическую корреляцию Спирмена (Hollander, Wolfe, Chicken, 2013). Классификацию размерных структур проводили с помощью анализа главных компонент (Mardia, Kent, Bibby, 1979).

На шести мониторинговых участках в Белом море и одном мониторинговом участке в Баренцевом море проводили наблюдения за динамикой обилия. Сравнение средних проводили с помощью критериев Вилкоксона и Краскела-Уоллеса (Hollander, Wolfe, Chicken, 2013). При анализе трендов в динамике поселений использовали корреляционный анализ Мантеля (P. Legendre, L. F. Legendre, 2012) для удаления тренда из рядов. Также этот метод использовали для оценки синхронности динамик обилия моллюсков в разных поселениях. Для выявления плотностнозависимых процессов были использованы частные автокорреляции (Partial rate correlation function) (Berryman, Turchin, 2001). Для изучения влияния температуры на динамику обилия *M. balthica* использовали линейные модели (J. M. Chambers, Hastie, 1991). Оценку корректности построенной модели проверяли с помощью критериев Дарбина-Уотсона (отсутствие автокорреляций), Шапиро-Уилка (нормальное распределение остатков) и Бройше-Пагана (гомогенность дисперсий).

Рост особей *M. balthica* изучали по материалам, полученным в августе 2007 – 2008 гг. для семи участков в Баренцевом море: Абрам-мыс, Пала-губа, губы Гавриловская, Ярнышная, Дальнезеленецкая, Шельпино, Порчниха. У всех особей измеряли длину раковины и (по меткам роста) ее значения в период каждой зимней остановки роста с точностью 0,1 мм. Возрастные ряды аппроксимировали при помощи линейной модификации уравнения Берталанфи: $L_t = L_{max} \times (1 - e^{(-k(t-t_0))})$, где L_{max} , k , t_0 —

параметры, а L_t — длина раковины моллюска в возрасте t . Сравнительный анализ кривых роста произведен по методике, описанной Н.В. Максимовичем (1989). Расчеты проводили при помощи оригинального макроса к MS Excel, выполненного Т.С. Ивановой. При сравнении авторских данных с литературными источниками использовали как указанную методику, так и метод сравнение параметра $\omega = L_{max} \times k$ (где L_{max} и k — коэффициенты уравнения роста Берталанфи), который считается более адекватным для задач сравнения ростовых характеристик, чем сравнение параметров L_{max} и k напрямую (Appeldoorn, 1983; J. Beukema, B. Meehan, 1985). Структуру варiances величин группового годового прироста анализировали при помощи двухфакторного дисперсионного анализа (J. M. Chambers, Hastie, 1991).

Для описания количественных характеристик формирования спата в июле и в конце августа 2006 года были проведены наблюдения в губе Чупа. В июле на среднем горизонте литорали было отобрано по пять проб на каждом участке для учета маком старше 1 года и сопутствующего макрозообентоса. В конце августа на этих же участках были отобраны пробы с учетной площади 0,01 кв. м, которые фиксировали, а затем без промывки разбирали под бинокуляром. Из данных проб выбирали всех особей *M. balthica*, осевших в этом году, т.е. не имевших кольца остановки роста. Для выявления связи численности спата с обилием маком и с обилием макрозообентоса использовался ранговый коэффициент корреляции Спирмена. Для оценки влияния численности взрослых маком на размеры пополнения был проведен иерархический дисперсионный анализ (ibid.).

Для изучения динамики пополнения поселения численность годовалых особей в каждый год была восстановлена по данным размерной структуры. Для выявления связи между обилием однолетних особей с различными параметрами использовали коэффициент корреляции Спирмена (Hollander, Wolfe, Chicken, 2013). Гипотезу о синхронности пополнения поселений в акватории проверяли при помощи корреляции Мантеля (P. Legendre, L. F. Legendre, 2012).

Все расчеты проводили в программах Statistica for Windows, PaSt (Hammer, Harper, Ryan, 2001) и в статистической среде R (R Core Team, 2014).

Глава 3. Описание исследованных акваторий

В данной главе для каждого исследованного участка дано описание ширины литорали, наличия берегового стока, камней и валунов, зарослей фукоидов и взморника *Zostera marina*, выраженность поясности.

По гранулометрическому составу грунта на всех исследованных участках преобладают песчаные фракции. Массовая доля гравия не превышает трети. Участки в Белом и Баренцевом море различаются по содержанию алевритов и пелитов. В Белом море большинство участков содержат значительное количество частиц размером менее 0,1 мм, в то время как в Баренцевом их массовая доля на большинстве участков невелика.

Температурный режим исследованных акваторий значительно различается. Так, в прибрежной части Кандалакшского залива Белого моря он характеризуется более значительными сезонными колебаниями. В пределах каждого сезона межгодовые изменения в Белом море также выше, чем в Баренцевом. Кроме того, различается сезонность хода температур. В Белом море лето является наиболее теплым сезоном (средняя многолетняя температура $11,29^{\circ}\text{C}$), а зима — наиболее холодным (средняя многолетняя температура $0,22^{\circ}\text{C}$). Для Баренцева моря гидрологическая сезонность сдвинута относительно календарной: самый теплый сезон — осень (средняя многолетняя температура $7,49^{\circ}\text{C}$), а самый холодный — весна (средняя многолетняя температура $3,32^{\circ}\text{C}$).

Глава 4. Биотический фон в сообществах *Macoma balthica*

В данной главе приводятся списки сопутствующих таксонов макробентоса в поселениях *M. balthica*. Всего в Белом море было обнаружено 57 таксонов беспозвоночных, в Баренцевом — 48 таксонов. На всех участках по количеству таксонов преобладали представители Polychaeta.

Кластерный анализ показал, что в Баренцевом море все литоральные участки сходны по составу сообществ, и только сублиторальный участок в губе Ивановская достоверно отличается. В Белом море состав сообщества был более разнообразным, однако нельзя говорить о явной географической или мареографической приуроченности выделенных групп.

Глава 5. Обилие *Macoma balthica*

Средняя численность особей *M. balthica* в Белом море варьировала от 10 экз./м² (о. Горелый) до 8500 экз./м² (Западная Ряшкова салма)(рис. 1, А).

Наиболее часто встречаются поселения со средней численностью 700—800 экз./м². Отдельные районы Кандалакшского залива Белого моря не отличались по средней численности маком (*Kruskal – Wallis* $\chi^2 = 5,6$, $p = 0,2$). Средняя биомасса варьировала от 1,1 г/м² (б. Ключиха, 2006 год) до 177,9 г/м² (о. Горелый, 2004 год).

В Баренцевом море минимальная средняя численность составляла 30 экз./м² (г. Дальне-Зеленецкая), что сравнимо с показателями для Белого моря. Максимальная средняя численность была значительно меньше, чем беломорская — 3350 экз./м² (Абрам-мыс) (рис 1, Б). Среди исследованных наиболее часто встречались поселения со средним обилием менее 100 экз./м². Для Мурманского побережья Баренцева моря показаны различия между отдельными районами: Западным, Восточным Мурманом и Кольским заливом (Гурьянова, Ушаков, 1929; Гурьянова, Закс, Ушаков, 1930). Это подтверждается нашими данными по размаху варьирования среднего обилия в пределах районов (*Kruskal – Wallis* $\chi^2 = 17,6$, $p = 0,00015$). Средняя биомасса маком в Баренцевом море варьировала от 13,0 г/м² (Гаврилово) до 216,5 г/м² (Абрам-

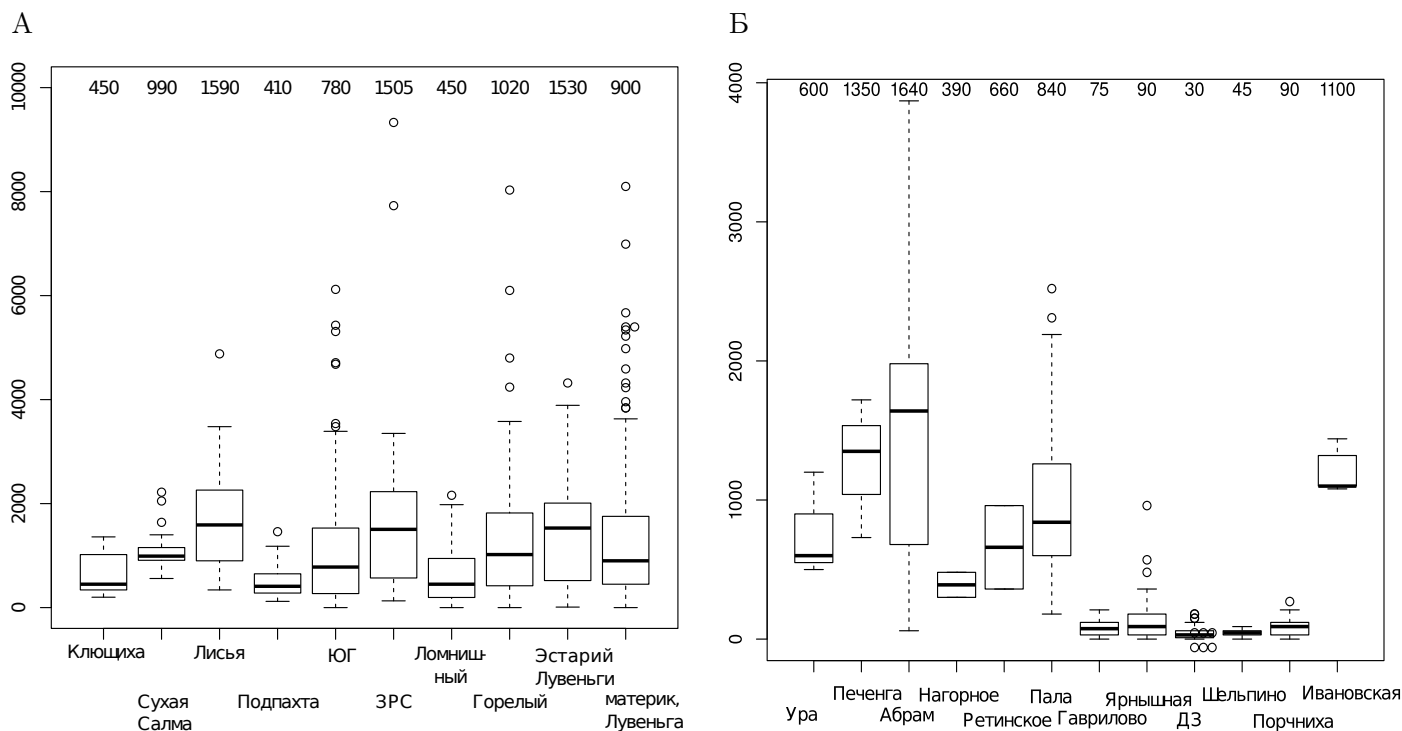


Рис. 1. Варьирование средней численности *Macoma balthica* в поселениях Кандалакшского залива Белого моря (А) и Мурманского побережья Баренцева моря (Б)

Примечание: По оси абсцисс — численность *M. balthica*, экз./м².

На графике: жирная горизонтальная линия — медиана, границы «ящика» — 1 и 3 квартили, «усы» — 1,5 интерквартильного расстояния, точки — значения выпадающие за 1,5 интерквартильных расстояния. Числа в верхней части графика — медианное значение численности *M. balthica*, экз./м².

ЮГ — Южная губа о. Ряшков, ЗРС — Западная Ряшкова Салма, ДЗ — Дальне-Зеленецкая губа

мыс). Средняя биомасса в Кольском заливе была выше, чем на Восточном Мурмане ($Kruskal - Wallis \chi^2 = 6,8; p = 0,009$).

Глава 6. Размерная структура поселений *Macoma balthica*

В Белом море наиболее распространенный вариант динамики размерной структуры в поселениях *M. balthica* это чередование бимодальной и мономодальной размерных структур. Мономодальная структура обычно формируется на фоне практически полной элиминации крупных особей при пополнении поселения новой генерацией маком. В дальнейшем, если новое пополнение происходит быстрее, чем предыдущая генерация элиминирует, то формируется бимодальная размерная структура. Среди 6 мониторинговых участков в Кандалакшском заливе Белого моря для двух из них — в Южной губе острова Ряшков и на о. Ломнишний — динамика размерной структуры принципиально отличалась, и мы ежегодно видим мономодальное распределение особей по размерам с доминированием мелких особей.

В Баренцевом море на исследованных участках были представлены все возможные варианты размерной структуры: мономодальное (участки: Арабм-мыс СГЛ, Пала-губа СГЛ, губа Гаврилово СГЛ), бимодальное (участки: Абрам-мыс НГЛ, Пала-губа

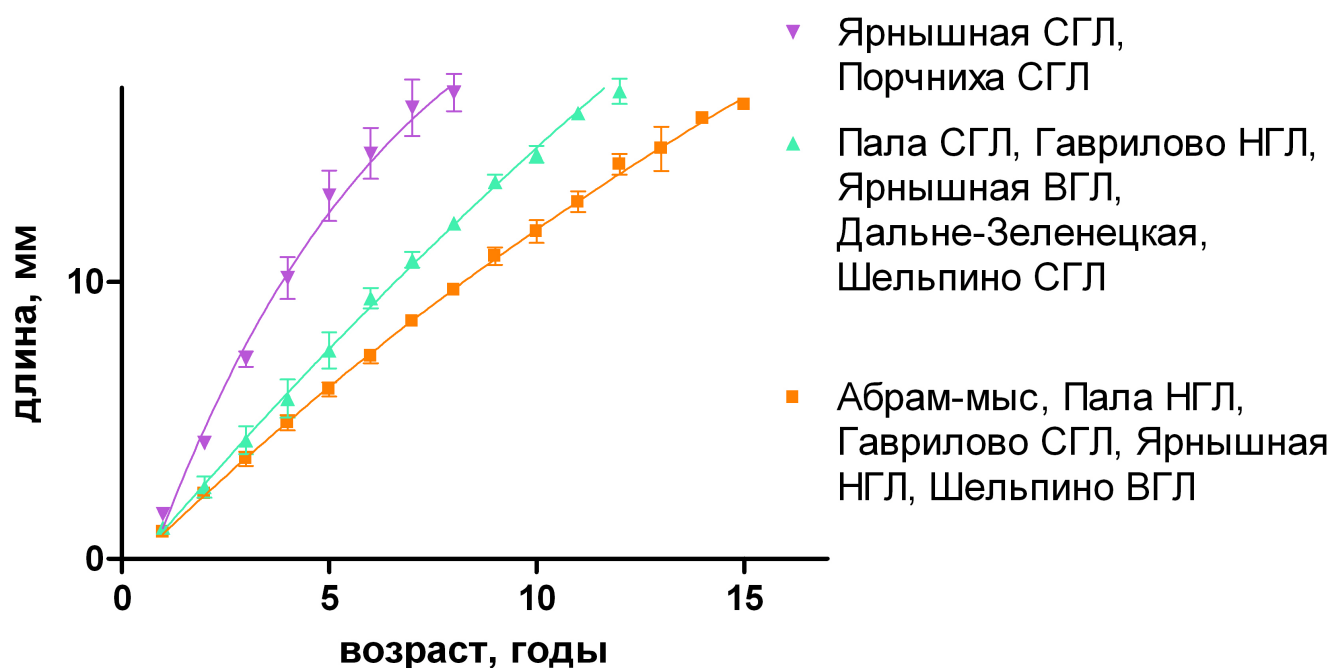


Рис. 2. Модели роста, передающие принципиальные свойства вариации характера линейного роста маком в изученных местообитаниях

НГЛ, губа Ярнышная, губа Дальне-Зеленецкая СГЛ, губа Порчниха СГЛ) и практически равномерное (участки: губа Гаврилово НГЛ, губа Дальне-Зеленецкая ВГЛ и НГЛ, губа Шельпино ВГЛ и СГЛ, губа Ивановская ВСЛ) распределение особей по размерам. Мономодальное распределение особей по размерам наблюдается либо при доминировании мелких особей длиной 3 – 5 мм, либо при доминировании крупных — 12 – 18 мм. При бимодальном распределении обычно первую моду формировали мелкие макомы длиной 2 – 5 мм, а вторую — моллюски длиной более 10 мм.

Глава 7. Линейный рост *Macoma balthica*

На литорали Баренцева моря особи *M. balthica* гетерогенны по скорости роста. По итогам классификации было выделено три группы маком, отличающиеся по характеру роста (рис. 2). Первая группа — особи с наименьшей скоростью роста достигали длины 16,4 мм за 14 лет, обитавшие на относительно более низком уровне осушки. Макомы с промежуточной скоростью роста вырастали за 13 лет 19,3 мм. Особи с максимальной скоростью роста за 9 лет достигали длины 18 мм.

При сравнении кривых роста не было отмечено сходства по скорости роста особей из одного поселения или с одного уровня осушки. Однако анализ величин среднего годового прироста в различных размерных группах маком показал, что в более восточных поселениях данный показатель достоверно выше, чем в более западных (рис. 3). Также было показано, что в среднем горизонте литорали средний годовой прирост особей *M. balthica* оказывается выше, чем в верхнем и нижнем. Данные закономерности были выражены в разной степени у особей, отличающихся по длине раковины.

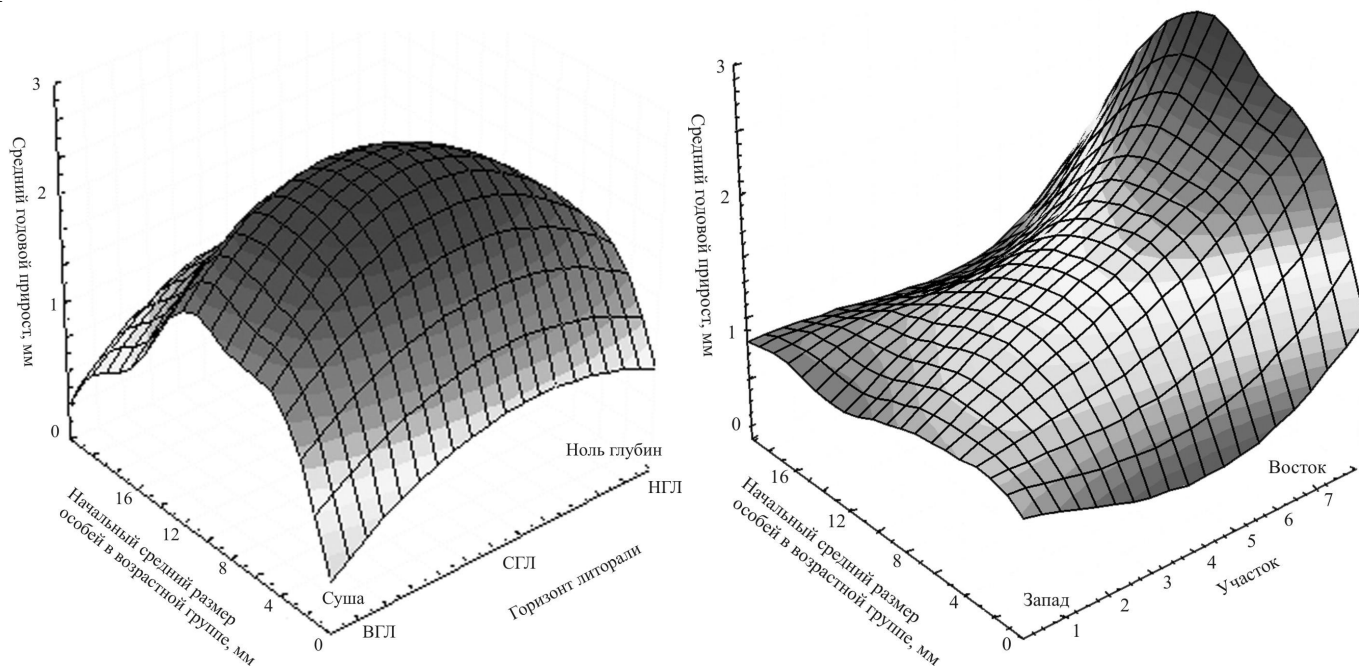


Рис. 3. Характер изменений средней величины годового прироста особей *Macoma balthica* возрастной группы в зависимости от начальной средней длины их раковин, мареографического уровня обитания (А) и условного смещения участка по побережью Мурмана на восток (Б)

Примечания: Участки: 1 — Абрам-мыс, 2 — Пала-губа, 3 — Гаврилово, 4 — Ярнышная, 5 — Дальнезеленецкая, 6 — Шельпино, 7 — Порччиха

ВГЛ — верхний горизонт литорали, СГЛ — средний горизонт литорали, НГЛ — нижний горизонт литорали

Во всех случаях наибольший средний годовой прирост наблюдали у особей с длиной раковины 6 — 9 мм.

Глава 8. Динамика обилия *Macoma balthica* в литоральных поселениях

На основании долговременных рядов (время наблюдения от 7 до 20 лет) была описана динамика обилия поселений *M. balthica* в вершине Кандалакшского залива Белого моря и в губе Дальне-Зеленецкой Баренцева моря.

На протяжении 20 лет во всех исследованных Беломорских поселениях *M. balthica* были отмечены колебания численности с амплитудой, достигающей двух порядков (от сотен до десяти тысяч особей). При менее длительных наблюдениях динамика обилия маком в поселениях могла быть относительно стабильной. Локальные повышения численности особей *M. balthica* были отмечены в 1999 — 2000, 2004 — 2005 и 2008 годах. Однако только увеличение численности моллюсков в 1999 — 2000 привело к формированию стабильных поселений маком с высокой плотностью, в остальных случаях локальное повышение численности нивелировалось за следующий год.

Единственное поселение в Баренцевом море, где были проведены многолетние наблюдения — в губе Дальне-Зеленецкой, характеризовалось низкой численностью особей (десятки особей) и относительной стабильностью динамики численности.

Глава 9. Количественные характеристики формирования спата в поселениях *Macoma balthica* на литорали губы Чупа (Белое море)

Оседание спата широко варьирует в пределах локальных акваторий. На исследованных участках численность спата варьировала от 4 до 10 тыс. экз./м². По результатам дисперсионного анализа как численность взрослых особей ($F = 8,0; p = 0,01$), так и уникальный набор условий каждого участка ($F = 9,93; p = 0,002$) достоверно влияют на количество маком, осевших в поселении, причем вариабельность от участка к участку выше, чем вариабельность, обусловленная высокой или низкой численностью взрослых особей в поселении.

Глава 10. Динамика пополнения поселений *Macoma balthica* в Белом море

Численность годовалых особей значительно варьирует год от года: от 0 до 5500 экз./м². При этом именно флуктуации численности годовалых особей во многом определяют изменения обилия маком (*Spearman* $\rho = 0,83, p < 0,0001$).

Поскольку при размножении формируется общий личиночный пул, а в дальнейшем на выживаемость влияют зимние условия, можно предположить, что географически близкие поселения должны пополняться синхронно. По результатам корреляционного анализа Мантеля в поселении на о. Горелом успешные пополнения происходили синхронно с поселениями на материковой литорали в Лувеньге (*Mantel* $r = 0,96, p = 0,009$) и двумя участками литорали на о. Ряшкове (Южная губа (*Mantel* $r = 0,52, p = 0,004$) и Западная Ряшкова салма (*Mantel* $r = 0,99, p = 0,001$)). Также был синхронным характер динамики поселений в Южной губе о. Ряшкова с участком в эстуарии р. Лувеньги (*Mantel* $r = 0,79, p = 0,001$), и участка в Западной Ряшковой Салме с Лувеньгой (*Mantel* $r = 0,97, p = 0,002$).

Глава 11. Обсуждение результатов

Исследованные нами участки биотопически разнородны и относительно полно характеризуют разнообразие биотопов илисто-песчаных литорали в исследованных акваториях, а отмеченные нами виды являются характерным окружением для *M. balthica* (Дерюгин, 1915; Гурьянова, Закс, Ушаков, 1928; Гурьянова, Ушаков, 1929; Гурьянова, Закс, Ушаков, 1930; Бабков, Голиков, 1984; Наумов, Федяков, 1993; Чертопруд [и др.], 2004; Наумов, 2006; А. В. Герасимова, Н. В. Максимович [и др.], 2010; Деревенщиков, Кравец, 2010; А. П. Столяров, 2010, то есть мы имели дело с типичными для данного региона биосистемами.

Структура поселений *Macoma balthica*

Численность Полученные для Белого и Баренцева данные об обилии *M. balthica* хорошо согласуются с литературными данными об этих регионах. Для сравнения наших

А

В

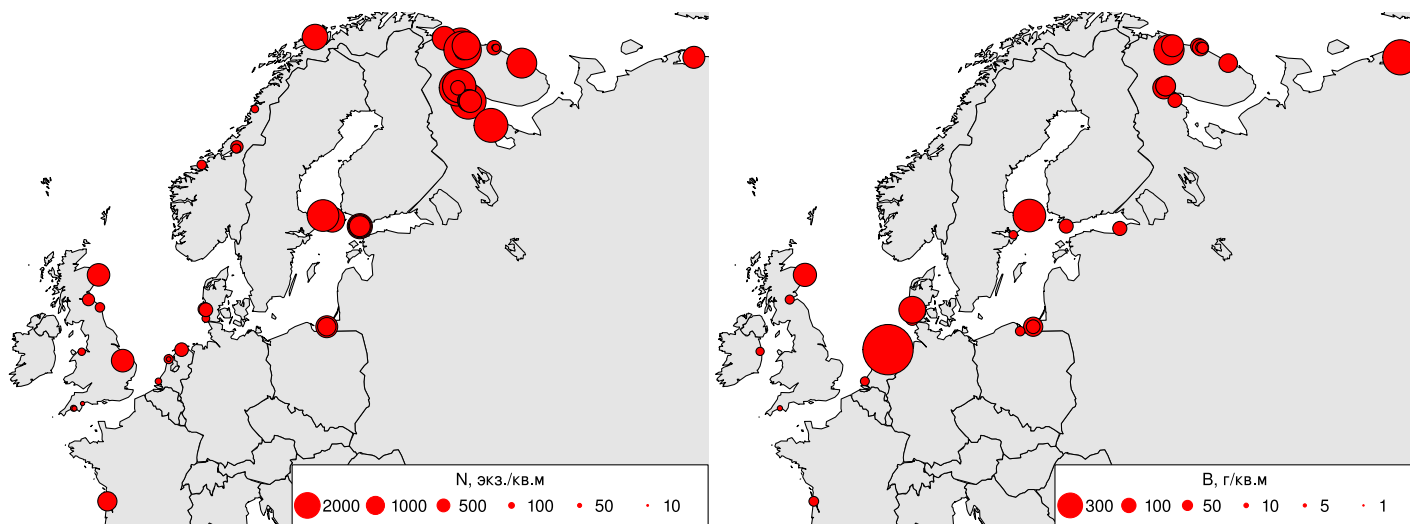


Рис. 4. Средние численность (А) и биомасса(Б) *Macoma balthica* в европейской части ареала

данных по Белому и Баренцеву морям с данными по обилию маком в других частях европейской части ареала была собрана опубликованная информация о среднем обилии особей *M. balthica* в различных акваториях (рис. 4, А). Численность *M. balthica* на Западном Мурмане и в Кольском заливе была сравнима с численностями моллюсков в Белом море, Балтийском море и северной части Норвежского моря (Семенова, 1974; Aschan, 1988; Н. В. Максимович, А. Герасимова, Кунина, 1991; Bonsdorff, Norkko, Boström, 1995; Boström, Bonsdorff, 2000; Oug, 2001; Laine [et al.], 2003; В. М. Хайтов [и др.], 2007; Varfolomeeva, Naumov, 2013). Численности маком, сходные по величине с отмеченными на Восточном Мурмане, характерны для Норвежского и Северного морей (включая Ваттово море) (Brady, 1943; Sneli, 1968; Strömberg, Lande, Engen, 1973; J. J. Beukema, 1976; K. T. Jensen, J. N. Jensen, 1985; J. W. Jensen, Nøst, Stokland, 1985; Madsen, K. Jensen, 1987; J. J. Beukema, 1979; Zwarts, Wanink, 1993; Reise, Herre, Sturm, 1994) (рис. 4).

Численность в сублиторали Восточного Мурмана (Ивановская губа) была выше, чем численность моллюсков на литорали. В верхней сублиторали Печерского моря (восточная часть Баренцева моря, Denisenko [et al.], 2003) численность маком была в два раза ниже, чем отмеченная нами, однако также была значительно выше обилия данного вида на литорали Восточного Мурмана. Более высокие численности маком в верхней сублиторали относительно литорали отмечены для некоторых участков в Белом море (Семенова, 1974), хотя чаще отмечается обратный эффект (Семенова, 1974; Н. В. Максимович, А. Герасимова, Кунина, 1991).

Максимальная средняя численность маком на m^2 монотонно увеличивается с широтой. Таким образом, распределение обилия вида *M. balthica* в европейской части ареала может быть описано как увеличивающееся к северу («ramped north») (Sagarin, Gaines, 2002).

Биомасса Максимальная биомасса *M. balthica* была отмечена в поселениях центральной части ареала — в Северном и Балтийском морях (рис. 4). На южном краю ареала биомасса ожидаемо снижается, в то время как в северной части ареала биомасса сравнима со средними значениями в центральной части ареала, хотя и не достигает максимальных. Таким образом, распределение поселений с различной биомассой в целом соответствует гипотезе об обилии в центре (ibid.).

Размерная структура В исследованных нами поселениях размерная структура *M. balthica* значительно варьирует по форме распределения. Однако при достаточно высокой численности моллюсков мы наблюдаем две наиболее характерные ситуации: мономодальное распределение особей по размерам чаще всего с преобладанием молодых особей, и бимодальное распределение.

Рассматривая динамику размерной структуры, можно говорить о двух ситуациях, которые мы наблюдали в исследованных поселениях. Наиболее распространена ситуация, в которой наблюдается смена типа структуры со временем. Сначала в поселении наблюдается мономодальная структура с преобладанием относительно молодых, и со временем мы можем наблюдать смещение модального класса по оси размеров. Через несколько лет происходит следующее успешное пополнение поселения молодью и формируется бимодальное распределение. Со временем происходит элиминация старших особей и, в зависимости от периода через который происходит следующее успешное пополнение поселения молодью, мы либо продолжаем наблюдать бимодальное распределение, либо оно вновь становится мономодальным. Такой тип динамики отмечен нами для всех поселений в районе Лувеньгских шхер, Западной Ряшковой салмы и для Дальнего пляжа губы Дальнезеленецкая. Подобная картина была ранее описана для Сухой салмы в губе Чупа Белого моря (Н. В. Максимович, А. Герасимова, Кунина, 1991). В Балтийском море описан аналогичный тип динамики (S. G. Segerstråle, 1969).

Другой вариант динамики размерной структуры, по-видимому, менее распространен. Он выглядит как ежегодное повторение мономодальной размерной структуры в течение нескольких лет. Такой вариант был описан для поселений *M. balthica* в Южной губе о. Ряшкова и на о. Ломнишном. Интересно отметить, что оба поселения находились под влиянием хищной улитки *Amauropsis islandica* (Аристов, Гранович, 2011). Однако для того чтобы аргументированно говорить о влиянии хищников, необходимы отдельные исследования. Сходный тип динамики был описан для бухты Ключиха в губе Чупа Белого моря (Н. В. Максимович, А. Герасимова, Кунина, 1991; Gerasimova, Maximovich, 2013). Все участки, на которых описан подобный тип развития поселения, сходны по топическим условиям — песчаный пляж с минимальным заилением. Это подтверждает предположение, высказанное ранее (Gerasimova, Maximovich, 2013), что возможность формирования такого типа динамики может быть связана с

расхождением по типу питания у молодых и взрослых маком (О. В. Герасимова, 1988; Olafsson, 1989).

Скорость роста *Macoma balthica* как отражение условий обитания

Анализ широтных изменений параметра ω подтвердил гипотезу о снижении скорости роста в северных частях ареала маком (корреляция Спирмена: $r_s = -0,60$, $p < 0,0001$). Однако, в Балтийском море присутствуют поселения со скоростью роста, сравнимыми с характеристиками для арктических морей — Белого и Баренцева. Повидимому, это связано с влиянием низкой солености на скорость роста (S. Segerstråle, 1960; Kube, Peters, Powilleit, 1996).

Для учета варьирования реальных ростовых характеристик мы сравнили имеющиеся в литературе данные и полученные нами данные с учетом разброса эмпирических данных относительно регрессионной модели. Всего было использовано 33 описания с 23 географических точек на Европейском побережье Северной Атлантики. Мы использовали данные о первых 6 годах роста особей, для унификации длины сравниваемых рядов. Было выделено 6 групп моллюсков, различающихся по ростовым характеристикам (рис. 5). Максимальная скорость роста была отмечена для группы 6 — поселение в Северном море (Vogel, 1959). Группа 4, в которую вошло большинство изученных нами поселений в Баренцевом море, характеризуется минимальной скоростью роста. Также в эту группу вошла часть Беломорских поселений (Семенова, 1970) и одно поселение в Балтийском море (Bergh, 1974). Часть исследованных поселений в Баренцевом море отличалась более высокой скоростью роста, и попала в группы 3 («Беломорский» кластер) и 1 (Беломорские, Балтийские и Баренцевоморские поселения). Интересно отметить, что более южные поселения (входящие в состав групп 2 и 5 — «Балтийский» кластер), в Бискайском заливе (Bachelet, 1980), характеризуются более низкой скоростью роста, чем в центральной части ареала). Данный результат хорошо согласуется с «гипотезой об обилии в центре» («abundant-centre hypothesis», Sagarin, Gaines, Gaylord, 2006) и ранее проведенными исследованиями (J. Beukema, B. Meehan, 1985; Hummel, Bogaards, Bek, Polishchuk, Sokolov, [et al.], 1998).

Долговременные тренды в поселениях *Macoma balthica*

Изучение плотностнозависимых процессов методом частных корреляций показало, что подобные процессы второго порядка характерны только для поселений в Южной губе о. Ряшкова и на материковой литорали в Лувеньге (достоверные значения $PRCF[2]$, причем в Южной губе $PRCF[2] > PRCF[1]$) Предположительно, это может быть воздействие хищников.

Для оценки пространственных масштабов синхронности поселений было проведено сравнение характера динамики численности маком в поселениях в вершине Канда-лакшского залива (авторские данные) и в губе Чупа (Н. В. Максимович, А. Герасимова,

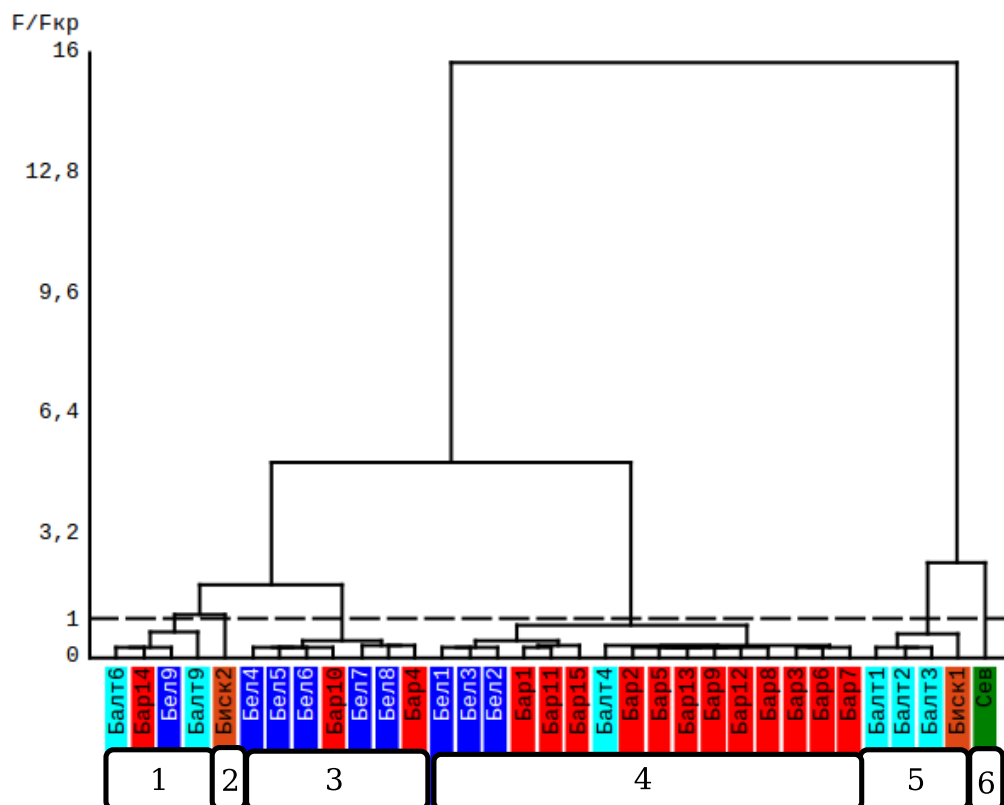


Рис. 5. Классификация поселений маком на Европейском побережье в Северной Атлантике по моделям линейного роста

Примечание: Дендрограмма сходства 33 рядов, аппроксимированных уравнением Берталанффи. Способ объединения рядов в кластеры — усреднение значений переменной Y , соответствующих одному значению X . Мера сходства — $F/F_{кр}$ (уровень значимости $\alpha = 0,05$)

Моря: Балт — Балтийское, Бар — Баренцево, Бел — Белое, Биск — Бискайский залив, Сев — Северное.

Кунина, 1991; Gerasimova, Maximovich, 2013; Varfolomeeva, Naumov, 2013) методом корреляционного анализа Мантеля. Синхронность динамики обилия демонстрировали большинство поселений (рис. 6). Расстояние между поселениями варьировало от 1 до 100 км. Таким образом, можно предположить, что динамика обилия маком подвержена влиянию глобальных абиотических факторов, первым из которых может быть температурный режим акватории. Для проверки влияния температуры на динамику обилия *M. balthica* было проведено моделирование с использованием линейных моделей. Полная модель включала в себя независимую переменную логарифм средней численности маком в данный год ($\log(N_{t1})$) и независимые факторы: логарифм численности маком в предыдущий год ($\log(N_t)$), среднелетнюю температуру в предыдущий год (T_{st}) как отражение условий созревания гонад и формирования спата и среднезимнюю температуру в текущий год (T_{wt1}) как отражение критических условий первой зимы для сеголетков. В дальнейшем модель была редуцирована (полная и минимальная модели, ANOVA: $F = 0,43$; $p = 0,79$) и в минимальную модель в качестве факторов входили $\log(N_t)$ и T_{wt1} : $\ln(N_{t1}) = 1,96 + 0,60 \times \ln(N_t) - 0,09 \times T_{wt1}$ ($F = 37,04$; $p < 0,0001$. $R^2 = 0,6$) Построенная модель удовлетворяла условиям применимости линейных моделей: отсутствия автокорреляций (критерий Дарбина-Уотсона: 1,71; $p = 0,27$), нор-

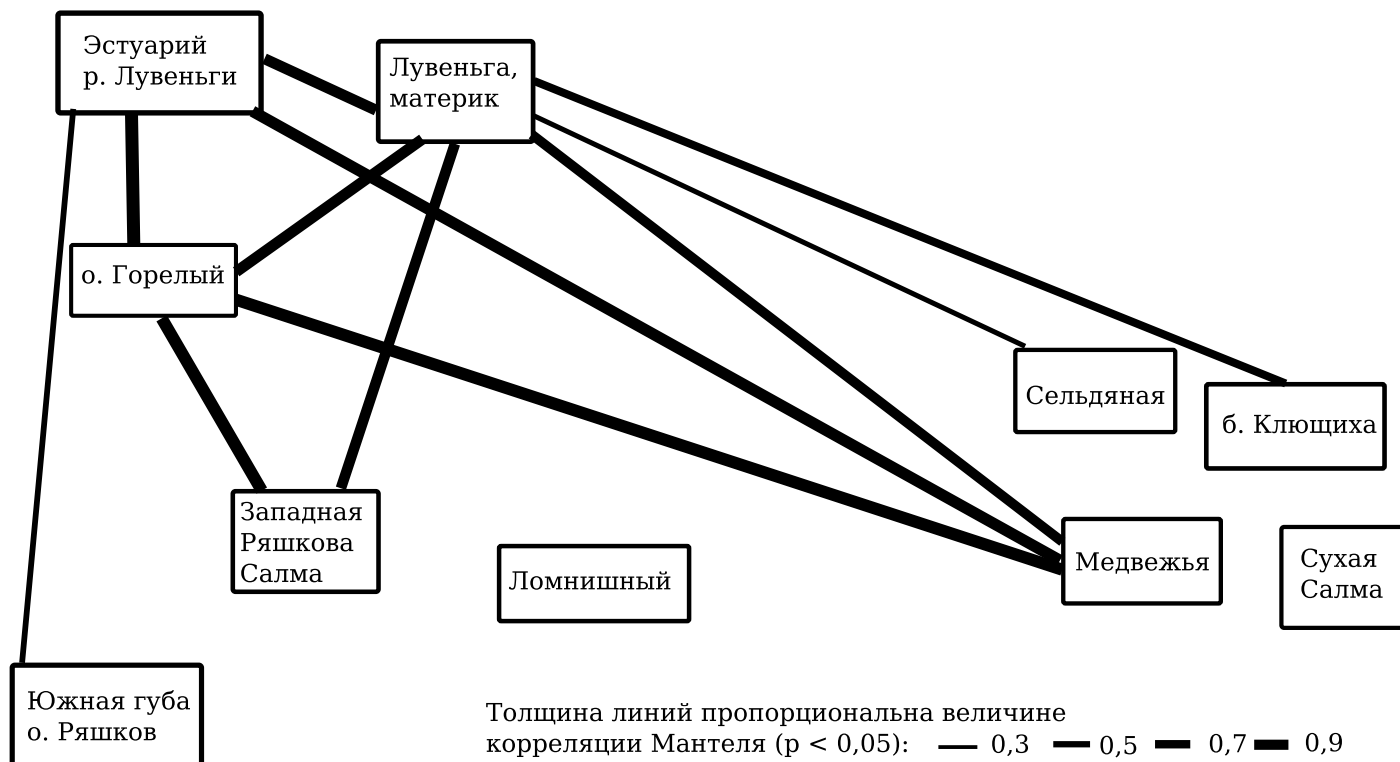


Рис. 6. Синхронность поселения *Macoma balthica* в Белом море

мальности распределения остатков (критерий Шапиро-Уилка: $W = 0,99$; $p = 0,86$) и гомогенности дисперсий (критерий Бройша-Пагана: $BP = 5,25$; $p - value = 0,15$).

Полученные данные о влиянии зимней температуры противоречат нашей исходной гипотезе о том, что холодные зимы в Белом море критичны для маком. Результаты моделирования позволяют говорить о том, что обилие маком увеличивается после более холодных зим и уменьшается после относительно теплых. Данный результат хорошо согласуется с результатами полученными Бьёкема с соавторами (J. Beukema, Honkoop, Dekker, 1998; J. Beukema, Dekker, J. Jansen, 2009) для Ваттового моря, где основной механизм влияния температуры был через регулирование численности беспозвоночных хищников. Однако считается, что роль хищников снижается в более полярных сообществах (Pianka, 1966; Freestone [et al.], 2011). По-видимому, в Белом море уменьшение обилия маком после теплых зим связано с тем, что при более теплых зимах ледостав менее стабилен, и литораль во время отлива оказывается напрямую подвержена воздействию отрицательных температур воздуха, в то время как в холодные зимы стабильный ледовый покров создает изолирующий слой, и колебания температуры подо льдом оказываются значительно ниже (Кузнецов, 1960).

Выводы

1. Для Белого моря типичны поселения *Macoma balthica* с численностью в сотни экз./м² (при варьировании от единичных особей до более 8 тыс. экз./м²). Варьирование обилия связано в первую очередь с численностью годовалых особей.

2. Для литорали восточной части Мурманского побережья Баренцева моря типичны поселения *Macoma balthica* с численностью менее 100 экз./м² (при варьировании от единичных особей до более 3 тыс. экз./м²), и эти поселения не достигают плотностей, которые показаны для поселений на литорали Западного Мурмана и в Кольском заливе.
3. Среднее обилие *Macoma balthica* в поселениях Белого моря и Кольского залива Баренцева моря выше, чем в других частях ареала, а биомасса сравнима со значениями в центральной части ареала.
4. Макомы в Баренцевом море гетерогенны по скорости роста: Максимальный годовой прирост отмечен у особей среднего размера (возраста) — 6 — 9 мм в среднем горизонте литорали. В пределах Восточного Мурмана средний годовой прирост особей *Macoma balthica* увеличивается в более восточных районах по сравнению с западными.
5. В пределах европейской части ареала особи *Macoma balthica* из поселений в Белом и Баренцевом морях характеризуются минимальными скоростями роста. При этом нет принципиальных различий в скорости роста беломорских и баренцево-морских маком.
6. Численность спата *Macoma balthica* в Белом море может варьировать на порядок в пределах незначительной акватории (от тысяч до десятков тысяч экз./м²).
7. Динамика численности годовалых особей *Macoma balthica* позволяет говорить о не ежегодном успехе пополнения их поселений в Белом море.
8. Динамика численности *Macoma balthica* в Кандалакшском заливе Белого моря демонстрирует элементы синхронности в поселениях, расположенных на расстоянии от 1 до 100 км. Кроме того, показано что численность маком оказывается выше в годы с холодными зимами.
9. Динамика размерной структуры поселений *Macoma balthica* в Белом и Баренцевом представлена двумя типами.
Более распространенный вариант: чередование бимодального и мономодального распределение особей по размерам. При этом первый пик формируют молодые особи (обычно длиной до 5 мм), а в случае бимодальной добавляется второй модальный класс из взрослых особей (в Белом море длиной 9 — 12 мм, в Баренцевом 10 — 17 мм). В Баренцевом море часто новое пополнение происходит до ухода старшей генерации и наблюдается три модальных группы. В некоторых условиях формируется более редкий тип динамики с ежегодным повторением мономодальной размерной структуры.

Публикации автора по теме диссертации

В изданиях из перечня ВАК:

1. Назарова С.А. и др. Линейный рост *Macoma balthica* в осушной зоне Мурманского побережья Баренцева моря/ **С.А. Назарова**, Е.А. Генельт-Яновский, Н.В. Максимович// Вестник СПбГУ, сер.3, вып.4 – СПб. – 2010. – С. 35-43.
2. Nazarova S. et al. Abundance distribution patterns of intertidal bivalves *Macoma balthica* and *Cerastoderma edule* at the Murman coast tidal flats (the Barents Sea)/ **S. Nazarova**, E. Genelt-Yanovsky, K. Shunkina // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom., v. First View – 2015. – Pp. 1-8. DOI: 10.1017/S0025315415000624

В прочих изданиях:

1. Генельт-Яновский Е.А. и др. Фаунистические комплексы, ассоциированные с поселениями инфузных двустворчатых моллюсков на литорали Мурманского побережья Баренцева моря/ Е.А.Генельт-Яновский, **С.А.Назарова**// Материалы VI всероссийской школы по морской биологии "Биоразнообразие сообществ морских и пресноводных экосистем России"(Мурманск, 1-2 ноября 2007 года). – Мурманск, 2007. – С.45-46.
2. Назарова С.А. и др. Структурно-функциональные характеристики поселений *Macoma balthica* L. в осушной зоне Мурманского побережья Баренцева моря/ **С.А. Назарова**, Е.А. Генельт-Яновский//Материалы научной конференции, посвященной 70-летию ББС им. Перцова 9-10 августа 2008 года. – М., 2008. – С. 81-85
3. Генельт-Яновский Е.А. и др. Сообщества илисто-песчаной литорали губы Дальне-Зеленецкая (Восточный Мурман) в 2002-2007 гг/ Е.А. Генельт-Яновский, **С.А. Назарова**//Материалы X научного семинара «Чтения памяти К.М. Дерюгина». –СПб. – 2008. – С. 16-28.

Тезисы докладов:

1. Назарова С.А. Анализ многолетней динамики структуры поселений *Macoma balthica* (L., 1758) в районе Лувеньгских шхер (Кандалакшский залив Белого моря)/ **С.А. Назарова**// Аничковский вестник. Материалы XIII открытой научно-практической конференции Аничкова лица. Математическая физика, биология, психология. – 2003. – №34. – С. 55-61.
2. Назарова С.А. и др. О флуктуациях численности *Macoma balthica* L. В популяциях кутовой части Кандалакшского залива (Белое море)/ **С.А. Назарова**, А.В. Полоскин// Тезисы докладов VI научной сессии Морской биологической станции СПбГУ (8 февраля 2005 г.). – СПб, 2005. – С.51-52.
3. Генельт-Яновский Е.А. и др. Закономерности в распределении некоторых видов макробентоса литорали Мурманского побережья Баренцева моря: агрегации или градиенты?/ Е.А. Генельт-Яновский, **С.А. Назарова**, Д.С. Кобылков//Тезисы докладов IX научной сессии Морской биологической станции СПбГУ (8 февраля 2008 г.). – СПб, 2008. – С. 45-46.
4. Назарова С.А. и др. Структура поселений *Macoma balthica* L. в осушной зоне Кольского залива и Восточного Мурмана/ **С.А. Назарова**, Е.А. Генельт-Яновский// X научная сессия МБС СПбГУ. Тезисы докладов. – СПб. – 2009. – С. 25-27.

5. Назарова С.А. И др. Линейный рост *Macoma balthica* на Мурмане: географическая или биотопическая неоднородность?/**С.А. Назарова**, Н.В. Максимович, Е.А. Генельт-Яновский// XI научная сессия МБС СПбГУ. Тезисы докладов. – Спб. – 2010. – С. 21.
6. Nazarova S.A. et al. Linear growth of *Macoma balthica* (North Atlantic and Arctic oceans)/**S.A. Nazarova**, N.V. Maximovich// 46th European Marine biology symposium. Rovinj. Croatia. Abstracts. – Rovinj. – 2011. – Pp. 46.
7. Nazarova S.A. et al. Abundance and spatial distribution of two infaunal bivalves, *Macoma balthica* and *Cerastoderma edule*, in the Barents sea intertidal zone./ **S.A Nazarova**, K.V. Shunkina, E.A. Genelt-Yanovskiy // 49 European Marine Biology Symposium, St-Petersburg. – 2014. – Pp. 53
8. Poloskin A.V. No rules for *Macoma*? On the long-term temporal and spatial variation of the baltic tellins populations at the Kandalaksha bay of the White sea./ A.V. Poloskin, **S. A. Nazarova**, D.A. Aristov, V.M. Khaitov, A.D. Naumov.// 49 European Marine Biology Symposium, St-Petersburg. – Pp. 54
9. Nazarova S.A. *Macoma balthica* population recruitment is affected by seasonal temperature variation in the White Sea/ **S.A. Nazarova**, D.A. Aristov, A.V. Poloskin, E.A. Genelt-Yanovsky, V.M. Khaitov // 50 European Marine Biology Symposium. – Pp. XX.