

На правах рукописи

**Нехаев  
Иван Олегович**

**МОРСКИЕ РАКОВИННЫЕ БРЮХОНОГИЕ МОЛЛЮСКИ  
(MOLLUSCA: GASTROPODA) МУРМАНА**

Специальность – 03.02.10 «Гидробиология»

**АВТОРЕФЕРАТ**  
Диссертации на соискание учёной степени  
кандидата биологических наук

Мурманск  
2015 г.

Работа выполнена в ФГБУН Мурманский морской биологический институт Кольского научного центра Российской академии наук

Научный руководитель:

**Максим Витальевич Набоженко**, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник ФГБУН Институт аридных зон Южного научного центра Российской академии наук

Официальные оппоненты:

**Игорь Александрович Жирков**, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник кафедры гидробиологии биологического факультета ФГБОУ ВПО Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

**Борис Иванович Сиренко**, доктор биологических наук, главный научный сотрудник лаборатории морских исследований ФГБУН Зоологический институт Российской академии наук

Ведущая организация:

**ФГБУН Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук**

Защита состоится «24» марта 2016 г. в 13 час. 00 мин. на заседании диссертационного совета Д501.001.55 при Московском государственном университете имени М.В. Ломоносова по адресу: 119234, г. Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 12, Биологический факультет МГУ, ауд. 389. тел: 8 (495) 939-25-73; эл. почта: dissovets\_00155@mail.ru

Автореферат разослан «\_\_\_» февраля 2016

С диссертацией и авторефератом можно ознакомиться в библиотеке МГУ и на сайте <http://www.bio.msu.ru/>

Учёный секретарь диссертационного совета

Кандидат биологических наук

**Наталья Васильевна Карташева**



## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность работы.** Брюхоногие моллюски (Gastropoda) являются одной из самых богатых по числу видов групп животных, представители которой освоили большое число местообитаний на суше, в континентальных водоёмах и в Мировом океане.

Брюхоногие моллюски используются в палеонтологии для реконструкции условий среды обитания. Данные о находках современных видов раковинных Gastropoda в четвертичных отложениях могут быть использованы как для реконструкции климата в минувшие геологические эпохи, так и для прогнозирования возможных изменений в экосистемах. Брюхоногие моллюски имеют широкий спектр типов питания — от детрито- и фитофагов до фильтраторов и хищников (Цихон-Луканина, 1987) и играют большую роль в донных сообществах. Кроме того, некоторые виды традиционно являются объектами промысла. В последнее время возрос интерес к брюхоногим моллюскам как к группе демонстрирующей отклик на климатические изменения, особенно в северной Атлантике (Galkin, 1998; Martynov et al., 2006; Kantor et al., 2008; Høisæter et al., 2011).

Фауна моллюсков Баренцева моря является одной из самых богатых среди морей Арктики и включает не менее 200 видов (Golikov, 1989; Kantor, Sysoev, 2005). В то же время, видовой состав моллюсков указанной акватории выявлен не полностью, а сведения о фауне и обилии отдельных районов Баренцева моря обрывочны. К таким районам относится и Мурманское побережье, которое, несмотря на длительную историю исследования, остаётся слабо изученным даже в фаунистическом плане.

**Цель работы** – изучение фауны раковинных Gastropoda Мурманска и особенностей её распределения. Для достижения цели были поставлены следующие **задачи**:

- Выявить видовой состав раковинных Gastropoda Мурманска;
- Охарактеризовать специфику фауны раковинных Gastropoda Мурманска, по сравнению с прилегающими районами;
- Установить закономерности распределения раковинных Gastropoda вдоль побережья Мурманска;
- Описать современное распространение видов, рассматриваемых в качестве индикаторных для периодов похолодания и потепления;

- Критически проанализировать предположение о связи находок ранее не отмеченных в Баренцевом море видов моллюсков с климатическими изменениями.

**Научная новизна.** Выявлен видовой состав раковинных Gastropoda Мурмана, который по современным данным включает 148 видов, из которых 21 вид отмечен впервые для фауны России, ещё три вида – для российской части Баренцева моря. Также было показано, что три вида были ранее ошибочно указаны для фауны российской Арктики. В свете вновь полученных данных проведён ареалогический анализ фауны и сравнение видового состава раковинных Gastropoda Мурмана с таковым северной Норвегии и Белого моря. Проведён анализ пространственного и экологического распространения видового богатства, а также впервые рассмотрено количественное распределение раковинных брюхоногих моллюсков в районе Мурманского берега. Описано современное распространение видов, которые было предложено рассматривать в качестве индикаторных для периодов похолодания и потепления. Показано, что вопреки сложившемуся мнению, существующие данные о фауне раковинных Gastropoda Мурмана и их нативной динамике недостаточны для того, чтобы говорить о расширении ареалов некоторых видов происходящих в связи с изменениями климата.

**Практическая значимость.** Полученные результаты расширяют сведения о современном состоянии экосистем в районе Мурмана. Данные о видовом составе и распространении раковинных Gastropoda должны учитываться при планировании мероприятий по охране морской биоты, в том числе, при оценке потенциальных рисков, связанных с последствиями деятельности человека. Сведения о распределении количественных характеристик раковинных Gastropoda могут быть привлечены при планировании использования биоресурсов прибрежной части Кольского полуострова. Многие материалы, представленные в работе могут быть использованы в ходе подготовки студентов ВУЗов.

**Защищаемые положения:**

- Из прибрежной зоны Мурмана известно 148 видов раковинных Gastropoda. Фауна Мурмана наиболее близка к таковой Северной Норвегии, но беднее её;
- Фауна раковинных Gastropoda меняется с глубиной, наиболее резкое изменение происходит на глубинах от 70 до 90 метров, фауна разных диапазонов глубин и фауна литорали различны по ареалогической структуре;

- Современное распространение Gastropoda в юго-западной части Баренцева моря не соответствует ожидаемому исходя из гипотезы о влиянии климата на ареалы моллюсков. Находки новых для фауны России видов не могут быть однозначно интерпретированы как результат расширения их ареалов в связи с потеплением.

**Структура диссертации.** Диссертационная работа состоит из введения, шести глав, выводов и списка литературы, насчитывающего 236 источников, из которых 131 – на иностранных языках.

**Личный вклад автора.** Автор принимал участие во многих морских и береговых экспедициях в которых был собран материал, для настоящего исследования. Таксономическая обработка материала и анализ полученных данных были проведены лично автором. Наиболее значимые публикации по теме диссертации написаны соискателем без соавторов.

**Апробация работы.** Основные результаты работы были доложены и обсуждены на конференции посвящённой 70-летию Беломорской биологической станции МГУ (ББС МГУ, Мурманская область, 2008), XXVIII конференции молодых учёных Мурманского морского биологического института «Гидробиологические и экосистемные исследования морей Европейского Севера» (Мурманск, 2010), конференции «Природа морской Арктики: современные вызовы и роль науки» (Мурманск, 2010).

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 18 работ, из которых 12 – в журналах, включённых в перечень изданий в которых должны быть опубликованы основные результаты диссертаций, в том числе индексируемых системами Web of Science и Scopus.

**Благодарности.** Автор выражает благодарность своим коллегам из лаборатории зообентоса Мурманского морского биологического института, каждый из которых в той или иной степени участвовал в сборе, обработке материала а также планировании и обсуждении работ. Отдельно хочется поблагодарить О.С. Любину, А.А. Фролова, руководивших исследованиями бентоса в прибрежных водах Мурмана и В.Н. Паюсову, которая осуществила первичную разборку большей части материала, лёгшего в основу настоящего исследования.

Выполнение данной работы на разных её этапах было бы невозможно без содействия коллег из разных регионов России и Скандинавии, которые помогали консультациями и делились необходимой литературой: М.В. Винарского (Омск), Ю.И. Кантора (Москва), П.А. Любина (Мурманск), Б.И. Сиренко (Санкт-Петербург),

Е.М. Чабан (Санкт-Петербург), Т. Høisceter (Берген), Т. Schiøtte (Копенгаген) и А. Wagén (Стокгольм).

Кроме того, бесценную помощь при работе с музейными коллекциями оказали А.-Н. Rønning (Осло) и М. Malaquias (Берген), а Ю.В. Деарт (Москва) любезно предоставил возможность ознакомиться с материалом, собранным в ходе экспедиций Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова. Работа на сканирующем электронном микроскопе была бы невозможна без содействия Н.Ю. Днестровской (Москва) и П.Ю. Пархаева (Москва).

На протяжении всей работы автор постоянно ощущал дружескую поддержку А.А. Нехаевой (Мурманск), Д.М. Палатова (Москва) и А.С. Христуева (Санкт-Петербург), которые всегда были готовы оказать любую посильную помощь.

## СОДЕРЖАНИЕ ДИССЕРТАЦИИ

### ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

**1.1 История изучения раковинных брюхоногих моллюсков Мурмана.** В разделе рассматривается история изучения раковинных *Gastropoda* Мурмана начиная с середины 19-ого века. Обсуждается современное состояние проблемы.

**1.2 Краткое физико-географическое описание района исследований.** Исследуемый район находится в юго-западной части Баренцева моря и включает в себя прибрежную акваторию Кольского полуострова, ограниченную мысом Святой нос с востока и российско-норвежской границей с запада. На характер фауны в районе Мурмана большое влияние оказывает тёплое Прибрежное течение которое имеет более низкую среднюю солёность (34,6‰) и более высокую среднюю температуру (4,3°C) его вод по сравнению с другими ветвями Нордкапского течения (Филатова, 1938; Зенкевич, 1963). В районе Мурмана наблюдаются правильные полусуточные приливы, высота которых достигает 3-4 метров (Добровольский, Залогин, 1982; Зенкевич, 1963). Сезонные колебания солёности в районе исследования не превышают 3-4‰, однако имеют свою специфику в отдельных акваториях. В течении последних десятилетий в Баренцевом море регистрируется повышение средних температур воды (Boitsov et al., 2012).

## ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для работы послужили сборы, выполненные в 1996-2012 годах в прибрежной части Кольского полуострова в ходе рейсов на судах НИС «Дальние Зеленцы», НИС «Вильнюс», РМН «Викинг-1», РМН «Викинг-2», ГС «Гидролог», ГС-440, ГС-278, БГК-73 а также береговых экспедиций Мурманского морского биологического института КНЦ РАН и Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН. Пробы были собраны с борта судна при помощи дночерпателей ван-Вина с площадью охвата  $0,1 \text{ м}^2$ , дночерпателем Петерсена с площадью охвата  $0,0625 \text{ м}^2$ , а также водолазами с использованием учётной рамки площадью  $0,0625 \text{ м}^2$ . На литорали площадь отбора проб учитывалась при помощи рамок площадью  $0,0625 \text{ м}^2$  и  $0,0225 \text{ м}^2$ . Отбор проб, как правило, производился в трёхкратной повторности. Всего были обработаны сборы более чем с 300 станций (1050 проб) из которых в количественный анализ были включены 155 (429 проб) сублиторальных и 50 (138 проб) литоральных станций.



*Рисунок 1. Карта-схема расположения станций, включённых в количественный учёт и основных районов отбора проб.*

Исследования проводились в Варангер-фьорде, заливах Кольский и Мотовский, губах Ура, Териберская, Зеленецкая, Ярнышная, Долгая, Ивановская, Дроздовка и Дворовая (Рисунок 1). Помимо сборов, сделанных в губах и заливах, в работу был включён материал, собранный в открытом участке моря восточнее полуострова Рыбачий (Западный Мурман), включая две первые станции разреза «Кольский Меридиан». Максимальная глубина отбора проб составила 248 м. Кроме того, был привлечён материал, собранный на каменистой литорали в губе Ура, Кольском заливе, а также на входящем в состав Кандалакшского государственного биосферного заповедника острове Большой Айнов (Варангер-фьорд).

Описание грунта и растительности в местах сбора проб было произведено на основании визуальной оценки. Значения придонной температуры известны лишь для 64 станций. Минимальная наблюдавшаяся температура составила +1,1°C, а максимальная – +11. Значения солёности были известны для 58 станций, максимальное известное её значение составило 34,57‰, а минимальное – 30,2‰.

Определение моллюсков в большинстве случаев велось по признакам раковины, при необходимости были использованы признаки радулы. Раковины представителей семейств Skeneidae Rissoidae и Omalogyridae были изучены при помощи сканирующего электронного микроскопа в межкафедральной лаборатории электронной микроскопии Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, кабинете приборной аналитики Палеонтологического института РАН им. А.А. Борисяка и центре коллективного пользования Зоологического института РАН.

Помимо материала, перечисленного выше, были изучены типовые и эталонные коллекции многих видов моллюсков, хранящиеся в коллекциях следующих организаций: Зоологический институт РАН (Санкт-Петербург, Россия), Шведский музей естественной истории (Стокгольм, Швеция), Музей естественной истории университета Копенгагена (Дания), Музей университета г. Осло (Норвегия) и Музей университета г. Берген (Норвегия). По некоторым группам были получены консультации ведущих специалистов.

Всего было просмотрено более 32000 экземпляров брюхоногих моллюсков.

Характеристика ареала дана в соответствии с классификацией, предложенной А.Н. Голиковым (1982).



Статистическая обработка данных была проведена стандартными методами (Песенко, 1982; Ивантер, Коросов, 2003). Построение дендрограмм проводилось с использованием меры сходства Брея-Кертиса (Field et al., 1982) и евклидова расстояния в статистическом пакете Past (Hammer et al., 2001).

### ГЛАВА 3. ВИДОВОЙ СОСТАВ РАКОВИННЫХ GASTROPODA МУРМАНА

Приведён аннотированный список видов раковинных брюхоногих моллюсков известных из прибрежных вод Мурмана, составленный на основе собственных и литературных данных. Для каждого вида приведены сведения о количестве просмотренного материала, тип его ареала, кратко охарактеризованы условия его обитания в районе Мурманского берега. Для некоторых малоизвестных и вызывающих затруднения при идентификации видов приведены краткие описания и конхометрические параметры.

Всего в прибрежных водах Кольского полуострова на настоящий момент известно 148 видов раковинных брюхоногих моллюсков, относящихся к 87 родам, 39 семействам и 26 надсемействам. Из общего числа 41 вид был отмечен лишь по литературным данным и отсутствует в просмотренном материале. Пять видов известны из вод Мурмана только по пустым раковинам: *Skenea trochoides*, *Hemiaclis ventrosa*, *Admete clivicola*, *Raphitoma leufroyi* и *Ondina divisa*. Двадцать один вид достоверно отмечен для фауны России впервые: *Alvania punctura*, *Admete clivicola*, *Aclis sarsi*, *Chrysallida eximia*, *Chrysallida* sp., *Eulima bilineata*, *Gibbula cineraria*, *Haliella stenostoma*, *Menestho albula*, *Raphitoma leufroyi*, *Nassarius incrassatus*, *Skenea rugulosa*, *Obtusella intersecta*, *Odostomia turrita*, *Ondina divisa*, *Onoba improcera*, *Onoba leptalea*, *Pseudosetia turgida*, *Retusa pellucida*, *Taranis moerchi*, *Thesbia nana*. *Skenea ossiansarsi*, *Bogasonia volutoides*, а также представители рода *Omalogyra* отмечены впервые для российской части Баренцева моря. Также в ходе изучения оригинального материала и музейных коллекций было показано, что моллюски *Setia latior*, *Alvania jeffreysi* и *Onoba mighelsi* были указаны из российских морей ошибочно.

Самыми богатыми по числу родов оказались семейства Buccinidae и Rissoidae (по 7 родов). Самыми богатыми по числу видов являются семейства Mangeliidae (21 вид), Buccinidae (21 вид) и Rissoidae (12 видов).

## ГЛАВА 4. ОСОБЕННОСТИ ФАУНЫ МОРСКИХ РАКОВИННЫХ GASTROPODA МУРМАНА

**4.1 Анализ типов распространения.** В фауне прибрежной части Кольского полуострова по широтной приуроченности доминируют бореально-арктические (37%) и высокобореально-арктические (30%) виды. Меньший вклад в фауну вносят субтропическо-бореальные (19%), бореальные (10%) и высокобореальные виды. По приуроченности к бассейнам преобладают атлантические европейские виды (39%), циркумполярные (32%) и атлантические широко распространённые (29%). Соотношение видов с различным типом ареала неодинаково в разных группах брюхоногих моллюсков.

**4.2 Сравнение фауны раковинных Gastropoda Мурмана с фаунами прилегающих акваторий.** В российской части Баренцева моря обитает не менее 199 видов раковинных брюхоногих моллюсков (Golikov et al., 2001; Chaban, 2001; Nekhaev, 2014). Таким образом, фауна раковинных Gastropoda Мурмана составляет 75% от всей баренцевоморской фауны группы. Выявленная фауна сопоставима с таковой крупных евразийских морских бассейнов, таких как Карское море (142 вида: Любин, 2003) и море Лаптевых (150 видов: Голиков, 1990).

В Белом море известно 84 вида раковинных брюхоногих моллюсков (Golikov et al., 2001; Chaban, 2001) из которых 73 являются общими с фауной Мурмана, отсутствие остальных видов с большой долей вероятности не является следствием методической ошибки, а указывает на различия в фауне сравниваемых акваторий.

Всего из прибрежных вод Норвегии достоверно известно 327 видов раковинных брюхоногих моллюсков, (Høisceter, 2009a; Høisceter et al., 2011), из которых 237 видов входят в состав северных регионов – Тромса и Финмаркена. Фауны Норвегии и Мурмана имеют формально 117 общих видов. Отсутствие большинства из оставшихся видов в опубликованных работах по фауне Норвегии как правило может быть объяснено разногласиями с таксономической системой принятой в настоящей работе, тогда как лишь немногие виды (*Menestho albulula*, *Menestho truncatula* и *Buccinum angulosum*), обнаруженные у берегов Мурмана, с большой долей вероятности не представлены в норвежской фауне.

Уменьшение разнообразия фауны Мурманского берега по сравнению с таковой Норвегии вероятно может быть связано с

ослаблением влияния Нордкапского течения, однако выраженного градиента в редукции таксономического разнообразия вдоль побережья Норвегии не выявлено (Ellingsen, Gray, 2002). Другим объяснением может служить большая неоднородность среды у побережья Норвегии, обусловленная наличием крупных фьордов, для которых характерны видовые ассоциации отличные от таковых открытых участков побережья (Brattegard, 1966; Sneli, 1970; Adey, 1971; Buhl-Jensen, 1986; Buhl-Mortensen, 1996), а также присутствие в прибрежных водах Скандинавии видов, распространённых преимущественно на прилегающем континентальном склоне или даже батииали Норвежского моря (Høiscæter, 2010). Кроме того, известное число видов раковинных Gastropoda, обитающих вдоль побережья Мурмана может быть сильно занижено относительно реального за счёт недоучёта моллюсков-эктопаразитов и микромоллюсков.

## ГЛАВА 5. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ РАКОВИННЫХ GASTROPODA В ПРИБРЕЖНЫХ ВОДАХ МУРМАНА

**5.1 Распределение видового богатства.** За период исследования в количественных сборах из сублиторали было отмечено 84 вида раковинных Gastropoda, а на каменистой литорали – 15. Наибольшей частотой встречаемости в сублиторали характеризовались *Onoba semicostata* (26%), *Lepeta caeca* (24%), *Moelleria costulata* (23%), *Gibbula tumida* (20%), *Lacuna vincta* (17%) и *Testudinalia tessulata* (17%), на литорали – *Littorina obtusata* (72%), *Skeneopsis planorbis* (66%) и *Littorina saxatilis* (60%). Все виды, встреченные на литорали были отмечены также и в сублиторали.

Число видов, выявленных в основных районах исследовании составило: Варангер-фьорд – 23, губа Ура – 31, Кольский залив – 12, г. Долгая – 33, г. Териберская – 25, г. Ярнышная – 41, г. Зеленецкая – 37, и губа Ивановская (включая сопредельные акватории) – 32. В открытой части Баренцева моря было отмечено 24 вида. Во всех указанных участках преобладают виды с бореально-арктическим типом распространения. Выраженное изменение соотношения различных групп видов по типу ареала в зависимости от широты и долготы акватории отсутствует, что противоречит сведениям о распространении двустворчатых моллюсков (Филатова, 1957).

Максимальное зарегистрированное число видов на станцию наблюдалось в губе Ярнышная и составило 17, среднее значение указанного показателя в отдельных внутренних акваториях колебалось

от  $2,9 \pm 0,35$  (Кольский залив) до  $10,9 \pm 1,1$  (губа Зеленецкая) и составило  $5 \pm 0,3$  для всего исследованного района. Закономерности в изменении видового богатства и соотношения групп видов по типу ареала в зависимости от долготы исследованной акватории выявлено не было.

Среди рассматриваемых районов наибольшая степень фаунистического сходства по индексу Брея-Кертиса наблюдается для акваторий, имеющих сходную морфологию – губ Терiberская и Зеленецкая, а также Долгая, Ярнышная и Ивановская (Рисунок 2). Варангер-фьорд является наиболее открытым и глубоководным из исследованных губ и заливов, что по-видимому обуславливает специфичность его фауны. Наибольшее своеобразие фаунистических комплексов характерно для исследованной части Кольского залива и открытой части Баренцева моря, где отмечено сравнительно невысокое видовое богатство.

По имеющимся данным выявить влияние на альфа-разнообразие солёности и температуры не удалось. Обнаружена достоверная отрицательная корреляция между глубиной и числом видов на станцию ( $r = -0,2$ ,  $P > 0,95$ ,  $n = 155$ ).

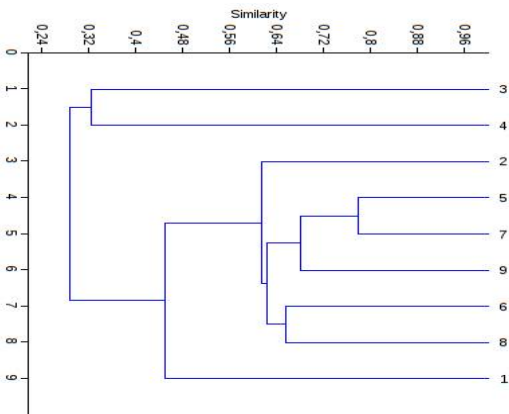


Рисунок 2. Дендрограмма сходства районов Мурманска по видовому составу ракообразных *Gastropoda*. 1 - Варангер-фьорд, 2 - Ура, 3 - Юго-западная открытая часть Баренцева моря, 4 - Кольский залив, 5 - Долгая, 6 - Терiberка, 7 - Ярнышная, 8 - Зеленецкая, 9 - Ивановская.

До глубины 70 метров число видов практически не меняется и колеблется в районе 50-55. На глубинах от 70 до 90 м наблюдается резкое сокращение видового богатства, которое начиная с 90 м и до максимально изученных глубин изменяется в диапазоне от 15 до 20 видов. Кластерный анализ выявил высокую степень различия литоральной и sublиторальной фаун (Рисунок 3). В sublиторали исследованные диапазоны глубин на дендрограмме разделены на две группы по отметке в 80 м. Указанная батиметрическая граница в менее явной форме ранее уже была выявлена и для других групп беспозвоночных Мурмана и прилегающего Белого моря и соответствует границе между верхней и нижней sublиторалью (Милославская, 1958; Федяков, 1986; Наумов, 2006; Любина и др., 2012а; Жирков, 2010).

Выявлены различия в ареалогической структуре четырёх групп видов: отмеченных на глубине менее 90 метров, отмеченных на глубине более 70 м, отмеченных в обоих глубинных диапазонах и отмеченных на литорали. Примечательно, что основная область распространения видов, приуроченных к каждому из выделенных диапазонов глубин, находится южнее изучаемого района (бореальный и субтропическо-бореальный тип ареала), тогда как большая часть видов с широким батиметрическим распространением – бореально-арктические.

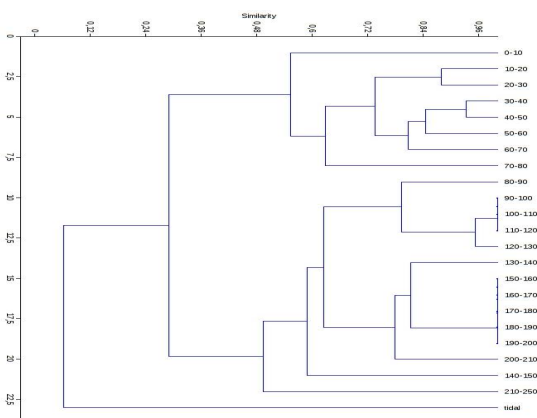


Рисунок 3. Дендрограмма сходства различных диапазонов глубин и литорали по фауне раковинных *Gastropoda*.

**5.2 Количественное распределение в сублиторали.** Среднее значение плотности поселения раковинных брюхоногих моллюсков на всех станциях составило  $205 \pm 49$  экз/м<sup>2</sup>, а максимальное, обнаруженное в губе Зеленецкой на скалистом субстрате на глубине 8 м – 4896 экз/м<sup>2</sup> (доминирующие виды – *Rissoa parva* и *Onoba semicostata*). Среднее значение биомассы составило  $2 \pm 0,45$  г/м<sup>2</sup>, при максимальном – 26,039 г/м<sup>2</sup> (губа Ура, глубина 8 м, скала, доминирующий вид – *Lacuna vincata*). В большинстве случаев вклад брюхоногих моллюсков в общую биомассу донных сообществ невысок (средняя биомасса макрозообентоса в исследуемом районе составила  $200 \pm 60$  г/м<sup>2</sup>: Любина и др., 2014).

Таблица 1.

**Характеристика групп станций сублиторали**

Группа	Число станций	Число видов	Средняя биомасса	Характерные виды
1	10	35	$0,891 \pm 0,315$	<i>Ossiania quadrata</i> , <i>Cylichna corticata</i> .
2	16	45	$5,236 \pm 1,626$	<i>Lacuna vincata</i> , <i>Margarites helycinus</i> , <i>Rissoa parva</i>
3	10	19	$0,577 \pm 0,172$	<i>Onoba semicostata</i>
4	12	36	$1,219 \pm 0,381$	<i>Lepeta caeca</i>
5	30	60	$3,086 \pm 0,554$	<i>Gibbula tumida</i> , <i>Lepeta caeca</i> , <i>Moelleria costulata</i> , <i>Puncturella noachina</i>
6	6	25	$2,427 \pm 1,063$	<i>Solariella obscura</i>

Кластерный анализ данных по биомассе трансформированных извлечением четвертичного корня без учёта станций на которых было отмечено менее трёх видов, выявил высокую неоднородность населения раковинных Gastropoda. На уровне сходства 15% выделяется шесть групп, включающих более пяти станций (Таблица 1). Чёткой приуроченности выделенных групп к исследованным районам не обнаруживается. Группа станций 1 включает в себя преимущественно глубоководные станции (все, за исключением

одной, станции группы располагались глубже 67 м). Группы станций 2, 3 и 6 приурочены к сравнительно небольшим глубинам (до 60 м). Наибольшей средней биомассой характеризуется группа станций 2, где преобладают виды ассоциированные с прибрежными зарослями макрофитов. Минимальная средняя биомасса отмечена для сравнительно глубоководных сообществ.

**5.3 Количественное распределение на каменистой литорали.** Максимальная зарегистрированное значение биомассы раковинных Gastropoda для сообществ каменистой литорали составило 3652,344 г/м<sup>2</sup> (доминирующий вид – *Nucella lapillus*), а численности – 20103 экз/м<sup>2</sup> (доминирующий вид – *Skeneopsis planorbis*). Средняя численность составила 2320±628 экз/м<sup>2</sup>, а биомасса 123,1±74,5г/м<sup>2</sup>. Кластерный анализ литоральных станций с использованием индекса Брея-Кертиса, проведённый на основе трансформированных данных по биомассе показал наличие четырёх групп станций, которые группируются в зависимости от горизонта, степени развития макрофитов.

**5.4 Экологические группы раковинных брюхоногих моллюсков на литорали острова Большой Айнов.** При помощи кластерного анализа с использованием евклидова расстояния, для литорального сообщества брюхоногих моллюсков острова Большой Айнов были выделены две основные экологические группы, на основании данных о трофических предпочтениях видов и их встречаемости на разных горизонтах литорали и субстратах. Моллюски, вошедшие в первую из выделенных групп: *Anastes pellucidus*, *Littorina littorea*, *Lacuna vincta*, *Rissoa parva*, *Buccinum undatum* и *Nucella lapillus*, за исключением последнего, приурочены к sublиторали и, в целом, не играют существенной роли в литоральных сообществах. Во вторую группировку вошли как моллюски приуроченные преимущественно к литорали (*Testudinalia tessulata*, *Gibbula cineraria*, *Margarites helicinus*, *Littorina obtusata*, *Littorina saxatilis*, *Lunatia pallida*, *Skebeopsis planorbis*, *Hydrobia ulvae*, *Onoba aculeus*), так и виды одинаково распространённые на литорали и верхней sublиторали, но являющиеся типичными для литоральных биоценозов.

## ГЛАВА 6. ВОЗМОЖНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ФАУНЫ РАКОВИННЫХ GASTROPODA МУРМАНА

Как правило, находки новых для какой-либо акватории видов рассматриваются либо как результат расширения видовых ареалов в

связи с происходящими климатическими изменениями (Martynov et al., 2006; Kantor et al., 2008; Høisæter et al., 2011; Golikov et al., 2012; Деарт и др., 2013), либо как следствие недостаточной изученности фауны региона (Høisæter, 2009; Любина, 2011; Evertsen, Bakken, 2013). Применительно к Мурману, идея о влиянии потепления на фауну региона была высказана в начале XX века, когда в прибрежных водах Кольского полуострова было отмечено несколько ранее неизвестных из этого региона видов тепловодных рыб (Дерюгин, 1915) и с тех пор рассматривалась в качестве основной для объяснения причин обнаружения новых для региона видов (Матвеева, 1974; Galkin, 1998; Martynov et al., 2006; Kantor et al., 2008; Nekhaev, 2011; Деарт и др., 2013).

Все предположения о миграции видов в связи с потеплением негласно базируются на трёх допущениях: 1) фауна изучена настолько хорошо, что смещение видовых границ более вероятно, чем недоучёт вида во время предшествующих исследований; 2) находки «южных» (т. е. распространённых преимущественно южнее нового местонахождения) видов более обычны, чем «северных»; 3) климат – единственный фактор, обуславливающий распространение донных организмов. Ни одно из указанных допущений ни разу не проверялось по отношению к сколь-либо существенному массиву данных о находках неизвестных ранее из какого-либо региона видов беспозвоночных.

Предполагается также, что колебания климата, помимо влияния на качественный состав, вызывают циклические изменения частоты встречаемости или обилия определённых видов моллюсков в зависимости от сравнительно непродолжительных (от одного до нескольких десятков лет) периодов потепления или похолодания (Galkin, 1998; Фролова и др., 2007).

**6.1 Изменения в распространении некоторых видов раковинных *Gastropoda* в прибрежной зоне Мурмана.** Ранее для многих видов брюхоногих моллюсков Баренцева моря, включая прибрежный район Мурманского берега, были зафиксированы изменения распространения в зависимости от текущей фазы потепления или похолодания, в связи с чем было предложено рассматривать их, как индикаторы текущих климатических изменений (Галкин, 1984; 1986; Galkin, 1998). Было показано, что в периоды потепления частота встречаемости видов *Lepeta caeca*, *Solariella obscura*, *Solariella varicosa* сокращалась с десятков до целых процентов, а *Margarites olivaceus* и *Moelleria costulata* в периоды



положительных климатических аномалий в районе Мурмана вовсе не отмечались (Галкин, 1986; Galkin, 1998). Все перечисленные виды были отмечены в просмотренном материале, а моллюски *Moelleria costulata* и *Lepeta caeca* оказались одними из самых часто встречаемых. Полное отсутствие в водах Мурмана в периоды похолоданий было показано для моллюска *Iothia fulva*, тогда как виды *Calliostoma occidentale*, *Tectura virginea* и *Gibbula tumida* во время отрицательных температурных аномалий ограничивались в своём распространении лишь западным Мурманом (Galkin, 1998). В просмотренном материале *Gibbula tumida* является одним из наиболее массовых видов и, совместно с *Tectura virginea* и *Iothia fulva*, распространён вдоль побережья Мурмана до губы Ивановская, т. е. до самой восточной из исследованных прибрежных акваторий. *Calliostoma occidentale* настоящими исследованиями не обнаружен вовсе.

Таким образом, в настоящее время в прибрежных водах Мурмана обнаружены виды раковинных *Gastropoda*, указанных в качестве индикаторных как для холодных, так и для тёплых периодов, некоторые представители обеих групп на настоящий момент являются массовыми в регионе (см. также гл. 5.1).

**6.2 Анализ находок новых для России видов раковинных *Gastropoda* в фауне Мурмана.** С 2008 года в водах российской части Баренцева моря было обнаружено 25 видов раковинных *Gastropoda* новых для региона (Kantor et al., 2008; Nekhaev, 2014). В настоящем подразделе из обсуждения исключены *Omalogyra cf. atomus*, *Chrysallida* sp., *Admete clivicola*, *Ondina divisa* и *Raphitoma leufroyi*.

Большинство видов было отмечено в двух или более удалённых друг от друга локалитетах. Закономерностей в приуроченности новых находок к какому-либо батиметрическому горизонту не выявлено. Из рассматриваемых, только четыре вида были обнаружены ранее как в бассейне северной Атлантики так и в азиатских арктических морях или в Белом море, но до сих пор не были достоверно известны из российских вод Баренцева моря. Двенадцать видов распространены в восточной части Атлантического океана от южного побережья Европы (в ряде случаев от побережья Марокко и/или Средиземного моря) до Мурмана, т. е. характеризуются субтропическо-бореальным типом распространения. Только три вида не были ранее известны из прилегающих вод северной Норвегии.

**6.3 Пригодность предшествующих данных по фауне Мурмана для сравнения.** Можно выделить четыре основные группы методических причин, по которым сведения о фауне моллюсков Баренцева моря могли оказаться неполными и рассмотренные виды могли быть не учтены ранее: 1) неполный охват территории экспедиционными исследованиями; 2) использование методов сбора, не позволяющих полностью выявить видовой состав; 3) неверные предыдущие определения; и 4) неполнота опубликования фаунистических данных.

Из четырёх перечисленных пунктов ни чередование в разные периоды исследования техник сбора и первичной обработки материала, ни качество его определения, ни полноту публикации результатов фаунистических исследований нельзя признать достаточными для уверенной интерпретации новых находок моллюсков как результата изменения их ареалов, а не скудности доступной информации. Перечисленные обстоятельства могут являться причиной недоучёта представителей всех таксономических и размерных групп моллюсков.

**6.4. Соотношение находок «северных» и «южных» видов.** При интерпретации новых находок тепловодных видов не учитывается как своеобразие фауны региона, так и специфика её изученности. Претендующие на полноту фаунистические списки моллюсков до недавнего времени имелись лишь для российской части Баренцева моря в целом, но не для отдельных её частей (Брызгин и др., 1981; Golikov, 1995; Golikov et al., 2001). По указанной причине находки видов с преимущественно арктическим распространением, обычных в юго-западной части Баренцева моря остаются без должного внимания, так как формально они уже включены в фауну более крупной акватории и российских морей в целом.

Анализ собственных и литературных данных выявил пять видов раковинных брюхоногих моллюсков, ранее известных из российской части Баренцева моря, но не указанных в работах, посвящённых фауне Мурманского берега. Таким образом, с учётом пяти новых для Баренцева моря видов с преимущественно арктическим распространением, число находок «северных» видов происходит примерно с той же частотой, что и «южных».

**6.5. Другие возможные причины изменений в распространении раковинных *Gastropoda* Мурмана.** В разделе рассматриваются различные популяционные модели предполагающие случайную динамику, не связанную напрямую с изменениями

абиотических факторов, для видов не играющих ключевой роли в сообществах. Предлагается, что в случае достоверно обнаруженных изменений в распространении раковинных *Gastropoda*, они могут быть объяснены естественными популяционными процессами.

## ВЫВОДЫ

1. В прибрежных водах Мурмана известно 148 видов раковинных *Gastropoda*, которые относятся к 87 родам, 39 семействам и 26 надсемействам. Двадцать один вид впервые отмечен для фауны России, ещё три – для российской части Баренцева моря. Три вида ранее были указаны для фауны России ошибочно.

2. Фауна раковинных *Gastropoda* исследуемого района беднее таковой прилегающей северной Норвегии, что может быть обусловлено как недостаточной изученностью фауны Мурмана, так и большим разнообразием условий обитания у побережья северной Норвегии. Видовой состав раковинных *Gastropoda* Белого моря беднее такового Мурмана, но включает ряд видов достоверно из вод Мурмана неизвестных.

3. Горизонтальное распределение раковинных *Gastropoda* вдоль Мурманского побережья сравнительно однородно. Значительные фаунистические различия отмечены между верхней и нижней сублиторалью, граница между которым проходит примерно на глубине 80 м.

4. Наибольшее видовое богатство и биомасса раковинных *Gastropoda* в сублиторали приурочены к сообществам твёрдых субстратов и зарослям макрофитов на сравнительно небольших глубинах. На каменистой литорали распределение моллюсков обусловлено расположением рассматриваемого участка.

5. Высказанное ранее предположение о колебаниях границ ареалов отдельных видов в связи с климатическими флуктуациями по современным данным поддержки не находит. Находки новых для фауны России видов в районе Мурманского берега не могут быть однозначно интерпретированы как результат расширения их ареалов в связи с изменениями климата.

## СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

**В изданиях включенный в перечень основных рецензируемых изданий в которых должны быть опубликованы результаты диссертаций:**

1. Chaban E.M., **Nekhaev I.O.** 2010. *Retusa pellucida* (Brown, 1827) (Gastropoda: Opisthobranchia: Cephalaspidea) – a new species for the fauna of Russian Arctic seas // *Zoosystematica Rossica*, 19 (2): 196-204.
2. **Nekhaev I.O.** 2011. Two species of parasitic molluscs new for Russian Seas // *Ruthenica*, 21(1): 69-72.
3. Любина О.С., Зимина О.Л., Фролова Е.А., Дикаева Д.Р., Пантелеева Н.Н., **Нехаев И.О.**, Гарбуль Е.А. 2012. Распределение зообентоса на мягких грунтах в губах Ивановская и Дроздовка Восточного Мурмана (Баренцево море) // *Доклады Академии Наук*, 447(2): 230-234.
4. **Nekhaev I.O.**, Kantor Yu.I. 2012. The first record of *Thesbia nana* (Lovén, 1846) in Russian waters // *Ruthenica*, 22(2): 51-54.
5. Любина О.С., Зимина О.Л., Фролова Е.А., Фролов А.А., **Нехаев И.О.**, Дикаева Д.Р. 2012. Особенности распределения зообентоса в прибрежной зоне Кольского полуострова // *Вестник Мурманского государственного технического университета*, 15(4): 776-785.
6. **Nekhaev I.O.** 2013. The first record of *Alvania punctura* from Russian waters (Gastropoda: Rissoiidae) // *Marine Biodiversity Records*, 6: 1-3.
7. **Nekhaev I.O.** 2013. Distributional notes on *Gibbula cineraria* (Linnaeus, 1758), *Pseudosetia turgida* (Jeffreys, 1870) and *Haliella stenostoma* (Jeffreys, 1858) in Russian part of Barents Sea (Gastropoda) // *Ruthenica*, 23(1): 35-39.
8. Chaban E.M., **Nekhaev I.O.** 2013. Age variability in the shell of *Scaphander punctostriatus* (Mighels et C.B. Adams, 1842) (Gastropoda: Heterobranchia: Cephalaspidea) as revealed by specimens from Russian part of the Barents Sea // *Zoosystematica Rossica*, 22(2): 165-171.
9. **Nekhaev I.O.**, Deart Yu.V., Lubin P.A. 2014. Molluscs of the genus *Onoba* H. Adams et A. Adams, 1852 from the Barents Sea and adjacent waters (Gastropoda: Rissoiidae) // *Proceedings of the Zoological Institute of Russian Academy of Sciences*, 318(3): 268-279.
10. **Nekhaev I.O.** 2014. Marine shell-bearing Gastropoda of Murman (Barents Sea): an annotated check-list // *Ruthenica*, 24(2): 75-121.

11. **Nekhaev I.O.** 2015. Occurrence of *Obtusella intersecta* in the Barents Sea (Mollusca: Gastropoda: Rissoidae) // *Zoosystematica Rossica*, 24(1): 3-8.

12. Chaban E.M., **Nekhaev I.O.**, Lubin P.A. 2015. *Hermania indistincta* comb. nov. (Gastropoda: Opisthobranchia: Cephalaspidea) from the Barents Sea – new species and genus for the fauna of the Russian Seas // *Zoosystematica Rossica*, 24(2): 148-154.

#### **В других рецензируемых изданиях и тематических сборниках:**

13. Любина О.С., Фролова Е.А., Дикаева Д.Р., Анисимова Н.А., Любин П.А., Фролов А.А., Гарбуль Е.А., Зимина О.Л., Ахметчина О.Ю., **Нехаев И.О.** 2014. Предварительные результаты современного мониторинга зообентоса на разрезе "Кольский меридиан" // *Труды Кольского научного центра РАН. Океанология*, 1: 208-223.

14. Любина О.С., Зимина О.Л., Фролова Е.А., Фролов А.А., Ахметчина О.Ю., **Нехаев И.О.**, Дикаева Д.Р., Гарбуль Е.А. 2014. Зообентос сублиторали губ Кольского полуострова // *Морские экосистемы и сообщества в условиях современных климатических изменений*. СПб.: Реноме: 131-148.

#### **В сборниках конференций:**

15. **Нехаев И.О.** 2008. Эколого-морфологические группы брюхоногих моллюсков в Баренцевом море // *Материалы научной конференции, посвящённой 70-летию Беломорской биологической станции МГУ*. М.: «Гриф и К», с. 85-88.

16. **Нехаев И.О.** 2010. Функциональные группы брюхоногих моллюсков на литорали острова Большой Айнов (Варангер-фьорд, Баренцево море) // *Природа морской Арктики: современные вызовы и роль науки. Тезисы докладов международной научной конференции (г. Мурманск, 10-12 марта)*. Апатиты: изд-во КНЦ РАН, с. 173-175.

17. **Нехаев И.О.** 2010. Сравнение экологической структуры различных литоральных сообществ брюхоногих моллюсков // *Материалы XXVIII конференции молодых учёных Мурманского морского биологического института, посвящённой 100-летию со дня рождения М.М. Камшилова «Гидробиологические и экосистемные*

*исследования морей Европейского Севера» (г. Мурманск, май 2010). Мурманск: изд-во ММБИ КНЦ РАН, с. 157-163.*

18. **Нехаев И.О.** 2015. Отражают ли новые находки моллюсков на юго-западе Баренцева моря происходящие климатические изменения? // *Арктическое морское природопользование в XXI веке – современный баланс научных традиций и инноваций (к 80-летию ММБИ КНЦ РАН). Тезисы докладов международной научной конференции (г. Мурманск, 1-3 апреля 2015 г.). Апатиты, с. 176-178.*