



На правах рукописи

ЮРГЕНС Елена Михайловна

**ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА
МОЛЛЮСКА *MACOMA BALTHICA* (LINNE, 1758)
В ЮЖНОЙ ЧАСТИ БАЛТИЙСКОГО МОРЯ**

Специальность 03.00.16 — Экология

АВТОРЕФЕРАТ

**диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук**

Калининград-2006

Работа выполнена на кафедре ихтиопатологии и гидробиологии
Калининградского государственного технического университета (КГТУ)

| | |
|-----------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Научный руководитель | доктор биологических наук, профессор Буруковский Рудольф Николаевич |
| Официальные оппоненты | доктор биологических наук, профессор Шкицкий В.А. кандидат биологических наук, доцент Ганцевич М. М. |
| Ведущая организация | Институт Океанологии РАН |

Защита диссертации состоится «6» октября 2006 г. в 16⁰⁰ часов на заседании диссертационного совета К 212.084.05 при Российском государственном университете имени И. Канта по адресу: 236040, г. Калининград, ул. Университетская, 2, факультет биоэкологии, аудитория 143

Отзывы на автореферат направляются по адресу:
236040, г. Калининград, ул. Университетская, 2, факультет биоэкологии,
кафедра ботаники и экологии растений

С диссертацией можно ознакомиться
в библиотеке Российского государственного университета имени И. Канта
(236040, г. Калининград, ул. Университетская, 2).

Автореферат разослан «6» сентября 2006 г.

Ученый секретарь диссертационного совета,
кандидат биологических наук, доцент



И.Ю. Губарева

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. *Macoma balthica* (Linne, 1758) — один из массовых видов бентоса Балтийского моря. Как и все двустворчатые моллюски, она играет большую роль в биофильтрации воды, одновременно создавая биогенную циркуляцию, способствующую перемешиванию водных масс (Алимов, 1989). Макомы служат основой питания многих видов донных рыб (Зенкевич, 1963), и является промежуточными хозяевами некоторых трематод (Галактионов, 1987; Weppe, 1985).

Для *M.balthica* характерна высокая степень изменчивости не только окраски и очертаний раковины, но и общих пропорций тела и внутренних органов (Евсеев, 1975; Sokolovski et al., 2002). Полиморфизм — довольно распространенное явление среди различных видов моллюсков (Сергиевский с соав., 1995; Козьминский, 1995; Сухотин, 1995; Стрелков, 1995), поэтому изучение его особенностей имеет как теоретическую, так и прикладную ценность.

Работы по изучению размерного и возрастного состава, возрастной изменчивости пропорций раковины, описанию других особенностей полиморфизма этого вида в водах Калининградской области (восточная часть Гданьского залива и Самбийско-Куршское плато) не проводились, что и определило тему данного исследования.

Цели и задачи исследования.

Цель настоящей работы — исследование особенностей распределения, размерного состава, возраста и роста *M.balthica* (Linne, 1758) из поселений южной Балтики, и изучение ее полиморфизма в этом регионе морфо-анатомическими и генетическими методами. Соответственно, в задачи работы входило:

1. Описать особенности распределения макомы в зависимости от грунта и глубины обитания в водах Гданьского залива (Польша), Самбийско-Куршского плато (акватория экономической зоны России, примыкающей к побережью Калининградской области), в Вислинском заливе, в водах Арконского бассейна (Германия).
2. Исследовать генетическую структуру поселений макомы в южной Балтике.
3. Охарактеризовать размерный состав моллюсков в каждом из выделенных поселений и каждой внутривидовой группировке (морфах).
4. Описать пространственную изменчивость возрастной структуры и роста макомы.
5. Изучить возрастную изменчивость раковины моллюсков.

Научная новизна. В данной диссертации впервые показано распределение размерного и возрастного состава моллюска *M.balthica* в южной части Балтийского моря в зависимости от глубин обитания и особенностей субстрата. Исследована возрастная изменчивость раковин моллюска. Описаны морфологические отличия раковин различных морф *M.balthica*. Выдвинута гипотеза о морфах макомы, как об адаптивной реакции моллюсков на абiotические факторы среды в рамках нормы реакции. С использованием генетических методов выявлена степень родства между поселениями *M.balthica* района Самбийско-Куршского плато и Мекленбургской бухты.

Практическая значимость работы. В диссертационной работе представлены данные о биологической структуре и популяционных характеристиках одного из важнейших видов бентоса Балтийского моря — *M. balthica*. Рассмотренные проблемы имеют непосредственное отношение к динамике кормовой базы промысловых рыб Балтийского моря, а, следовательно, — к динамике их запасов.

Положения, выносимые на защиту:

1. Для южной Балтики максимальные размеры *M. balthica* составляют 23,5 мм, а максимальный возраст — 14 лет. Моллюски характеризуются избирательным отношением разных онтогенетических стадий к субстрату — с возрастом глубины увеличиваются размеры и возраст маком.
2. Вислинский залив служит для макомы зоной экспатриации.
3. Для *M. balthica* южной Балтики характерен полиморфизм, выраженный в существовании четырех морф. Некоторые из параметров этого полиморфизма подвержены широтной клинальной изменчивости. Морфы *M. balthica* — результат адаптивной изменчивости в пределах нормы реакции в ответ на изменения абиотических факторов среды. В Балтийском море они не могут служить критерием для выделения популяций макомы.
4. Генетическая структура населения *M. balthica* южной Балтики характеризуется наличием различных гаплотипов, которые соответствуют трем группам, генетически сходным друг с другом.

Апробация работы. Результаты основных этапов диссертационной работы были доложены и обсуждались на VIII съезде гидробиологического общества Российской академии наук (Светлогорск, 2001); на открытом заседании факультета Морской биологии в Университете г. Росток (Германия) (2003); на семинаре лаборатории морских исследований Зоологического института РАН, Санкт Петербург (2004).

Публикации. Основные положения диссертации изложены в трех печатных работах.

Структура и объем работы.

Содержание диссертации изложено на 219 страницах машинописного текста и состоит из введения, 5 глав и выводов. В тексте приводится 12 таблиц, 67 рисунков. Список цитируемой литературы насчитывает 111 источников, в том числе и 33 на иностранных языках.

1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

В главе приводится физико-географическая характеристика района исследований (южная часть Балтийского моря) и изложены сведения об объекте исследования — двусторчатом моллюске *M. balthica*, его распространении в Мировом океане, о биологии исследуемого вида в морях Тихого и Атлантического океанов и в Балтийском море. Описаны батиметрическое распространение моллюска, грунты обитания, отношение к температуре и солености, количественные характеристики распределения, экологическая характеристика, длительность жизни и средний возраст, размеры, созревание и нерест.

2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал частично был собран и передан нам для камеральной обработки с.н.сотрудниками АтлантНИРО к.б.н. А.В.Гуциным, и Ч.М. Нагматулиным, н.с. Л.В. Рудинской, зав. лабораторией экологии АОИО РАН Е.Е.Ежовой, научным сотрудником Института Балтийских исследований (г. Варнемюнде, Германия) Михаэлем Цеттлером, проф. Калининградского государственного технического университета д.б.н. Р.Н.Буруковским, сотрудником Морского мурманского биологического института, к.б.н. П.П. Стрелковым. Частично пробы были собраны автором во время выполнения бентосных съемок на акваториях Вислинского залива (Калининградская область) и Мекленбургской бухты (земля Мекленбург-Передняя Померания, Германия). Районы сбора материала указаны на рисунке 1.

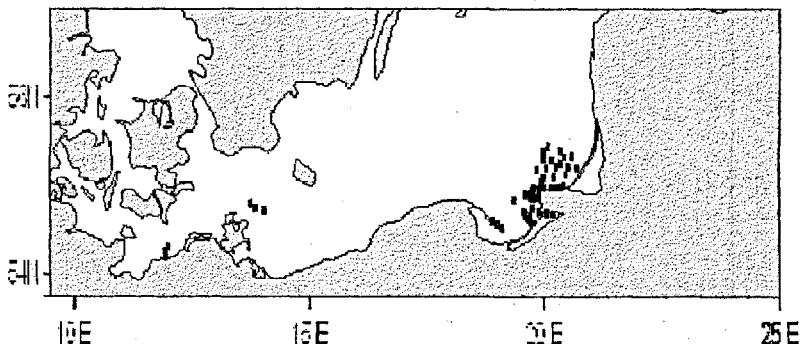


Рис.1. Район сбора материала (южная Балтика)

Исследования моллюсков были проведены по методике, разработанной для камеральной обработки двустворчатых моллюсков (Методы..., 1990; Садыгова, 1972).

1. Измерение раковины для морфометрии проводилось с помощью окуляр-микрометра бинокулярной лупы МБС-9 и бинокляра «Olympus» SZ40. Точность измерения — 0,1 мм.

2. Индивидуальную массу моллюсков определяли на торсионных весах с точностью до 0,5 мг и на весах типа «Santorius» LP 1200S, с точностью до 0,1 мг. Биомасса макром на каждой станции определялась как сумма индивидуальных масс моллюсков в пробе и пересчитывалась на квадратный метр дна.

3. Возраст моллюсков определяли путем подсчета годовых колец. Темп роста — по приростам (расстояние от вершины раковины до каждого последующего годового кольца) под бинокулярном, с точностью до 0,1 мм. Параллельно для верификации определений был использован метод определения возраста по поперечным срезам створок раковины (Золотарев, 1979; 1980; Поноровский, 1983). Проверка створок осуществлялась выборочно.

Таблица 1.

Материал по *M. balthica*, собранный в южной части Балтийского моря
в 1995-2004 гг.

| Время сбора | Район сбора | Кол-во проб | Кол-во экземпляров | Организация | Сборщик |
|---------------------------|-------------------------------------------|-------------|--------------------|-----------------|--------------------------------|
| 1995, август | Гданьский залив, Польша | 4 | 556 | АтлантНИРО | С.н.с. к.б.н. А.В. Гушин |
| 1999, август | Гданьский залив, Самблицто, Россия | 140 | 4600 | АтлантНИРО | С.н.с. Ч.М. Нигматулин |
| 1999-2000, в течение года | Вислинский залив, Россия | 37 | 407 | АОИО РАН | Зав. лаб. экологии Е.Е.Ежова |
| 2000, лето | Сев. побережье Самбийского п-ова | 9 | 246 | АтлантНИРО | М.н.с. Л.В. Рудинская |
| 2002, сентябрь | Гданьский залив, Самбийское плато, Россия | 2 | 59 | АтлантНИРО | М.н.с. А.А.Гусев |
| 2003, май | Арковский бассейн, Германия | 3 | 1000 | ИОВ, Варнемюнде | Н.с. к.б.н. Михасель Цеттлер |
| 2004, июль | Белос море, Кандалакшский з-в | 2 | 5 | КГТУ | Проф., д.б.н., Р.Н.Буруковский |
| 2004, апрель | Мекленбургская бухта, Германия | 3 | 20 | КГТУ | Е.М. Юргенс |
| Итого 6895 экз. | | | | | |

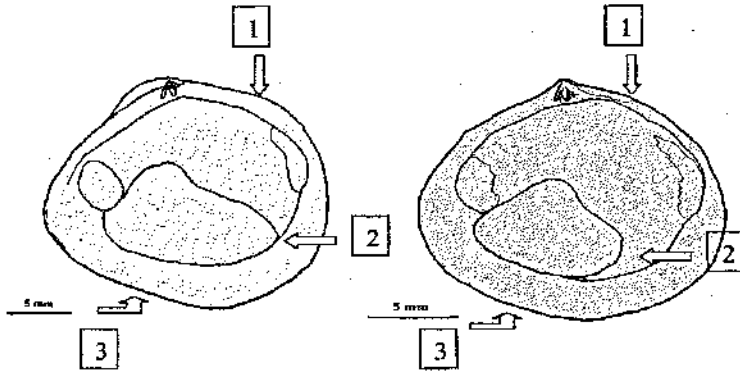
4. Исследование особенностей морфологии раковин было проведено у 679 экземпляров моллюсков. Первоначально моллюски были разделены на четыре морфы — группы особей, отличающиеся по форме и окраске раковин (Биологический..., 1986). К первой группе были отнесены макомы с белой окраской внутренней поверхности раковин с недеформированным краем створок; ко второй — моллюски, имеющие розовый цвет створок, с деформированным краем раковины (Рис. 2); третья морфа была обозначена, как оранжевая (пестрая). К ней были отнесены макомы с частичным окрашиванием раковины и с различными оттенками оранжевых и розовых тонов. К четвертой группе отнесли макомы желтого цвета. Было обнаружено 4 моллюска этой морфы, поэтому в результатах исследований они не учитывались. Дифференцирование моллюсков на цветовые морфы проводилось по аналогии с рядом работ (Кафанов, 1999; Стрелков с соав., 2001; Veukema, 1985).

5. Молекулярные исследования, базирующиеся на изучении митохондриальной ДНК.

Изолирование митохондриальной ДНК. Исследования проводились у моллюсков, фиксированных в 80%-ом спирте (этаноле). Для экстрагирования ДНК использовали мускульную ткань ноги. Кусочки ткани (около 25 мг) размельчали и растворяли в буферном растворе на водяной бане при температуре около 55°C в течении 1-3 часов. Полученный экстракт ДНК использовали для проведения PCR-реакции.

Методика PCR служит для амплификации специфического участка гена при помощи олигонуклеотидного праймера. Определение аминокислотных остатков одиночных нитей ДНК проводили на автоматическом секвенсоре, где

были определены последовательности аминокислотных остатков фрагмента митохондриальной ДНК в 393 позициях у 95 особей *M. balthica*, по методике, разработанной Фолмером с соав. (Folmer et al., 1994).



- 1 – слева – розовая морфа; справа – белая морфа;
 2 – слияние мантийного синуса с мантийной линией с образованием различных углов;
 3 – деформированный край раковины.

Рис. 2. Пример створок раковин *M. balthica* различных морф.

6. Статистическая обработка полученных данных проведена с использованием линейного и дисперсионного анализа (ANOVA), с применением программы GraphPad Prism 3.0. Анализ темпов линейного и весового роста провели с помощью ковариационного анализа (ANCOVA).

Для оценки математической достоверности сходства или различия между вариационными рядами использовался Т-тест и критерий F (Рокитский, 1961; Zag, 1999). Для расчетов и построения графиков использовалось компьютерное обеспечение Microsoft Excel.

3. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

3.1. Количественное распределение

Распределение количественных характеристик *M. balthica* во всех исследованных районах различно. Биомасса макомы в Висляском заливе колебалась в пределах от 0,01 г/м² до 82,91 г/м², максимальные ее значения наблюдались в Калининградском мореходном канале — 10,64-82,91 г/м². Плотность поселений варьировала от 13,3 до 2240 экз/м², достигая максимума в районе канала и снижаясь до минимума к устью Преголи. Численность меняется не только от участка к участку, но и от сезона к сезону. Минимальные значения численности — от 13,3 до 133,3 экз/м² — наблюдались в период с мая по август, а максимальные на этих же станциях — от 133,3 до 853,3 экз/м² — приходились с октября по январь. Возможно, это связано с гибелью моллюсков в зимне-весенний период.

В районе восточной части Гданьского залива и Самбийско-Куршского плато *M. balthica* была встречена на глубинах от 9 м до 81 м. Значения биомассы здесь варьируют от 0,001 г/м² до 151,4 г/м² (51 м).

Макомы были обнаружены на всех типах грунта от средне- и грубозернистых песков до мелкоалевритовых илов. Наибольшие значения биомассы наблюдаются на мелких песках (133,1 г/м²), крупных алевритах (151,4 г/м²), мелкоалевритовых илах (128,1 г/м²). Батиметрическое распределение макомы неравномерно. Минимальная численность наблюдалась на глубине 15 м — 37,5 экз/м², максимальная — на глубине 28 м (2683 экз/м²). На мелкозернистых песках численность составляет от 103 экз/м² до 2683 экз/м², на средне- и грубозернистых песках — от 37,5 экз/м² до 562 экз/м². На крупных алевритах — от 70 экз/м² до 725 экз/м². На мелкоалевритовых илах — от 553 экз/м² до 1293 экз/м². На алеврито-пеллиговых илах — от 60 экз/м² до 196 экз/м².

Биомасса *M. balthica* в Гданьском заливе колебалась от 131,48 г/м² до 244,34 г/м². Максимум ее значения достигали на глубине 27 м и уменьшались с увеличением глубины. Сходная закономерность отмечена и в распределении численности макомы. С увеличением глубины возрастает индивидуальная масса моллюсков.

Несмотря на высокую приспособляемость, макомы все же отдают предпочтение мелким пескам и крупным алевритам. Благодаря своей эвригалинности, макомы способны проникать в сильно опресненные водоемы, в нашем случае, — в Вислинский залив, но погибает, не выдерживая опреснения. Некоторые особи находят благоприятные для существования условия в более глубоких и соленых участках залива, таких как Калининградский морской канал.

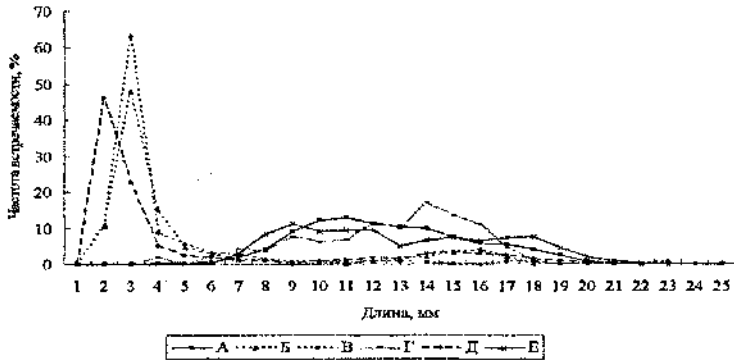
3.2. Размерный состав

Наиболее широкий диапазон размерного состава *M. balthica* в Вислинском заливе наблюдается в районе морского канала, на максимальных глубинах от 10,1 м и 11,7 м. Здесь встречались моллюски с размерами от 0,7 мм до 21,5 мм. В районе Самбийско-Куршского плато размеры варьировали от 0,5 мм до 23,5 мм, в Гданьском заливе — от 3,3 мм до 21 мм. Макомы Арконского бассейна были представлены особями от 3,9 мм до 21 мм (Рис. 3).

Во всех районах наблюдается разделение размерного состава на две размерные группы. В Вислинском заливе первую группу образуют макомы с длиной раковины от 0,7 до 6 мм (около 70% от общего количества моллюсков), вторую — от 12 до 22 мм (не более 20 %). Крупные макомы в незначительных количествах живут здесь постоянно и достигают довольно крупных размеров для Балтийского моря. В районе Самбийско-Куршского плато первая группа — от 0,5 мм до 6 мм — доминирует по численности. Вторая группа — от 7 мм до 23,5 мм, более малочисленная.

Размерный состав в районе Самбийско-Куршского плато на разных глубинах характеризуется высокой долей молодежи моллюсков размерами от 0,5 мм до 2 мм на меньших глубинах и стабильным уменьшением ее доли с глубиной.

При изменении состава грунта и с возрастанием глубины изменяется соотношение крупных и мелких особей. На мелкозернистых песках увеличивается количество мелких особей и уменьшается доля крупных. На средне- и грубозернистых песках преобладают крупные макомы. Во всех исследованных районах с возрастанием глубины наблюдается увеличение длины раковин моллюсков.



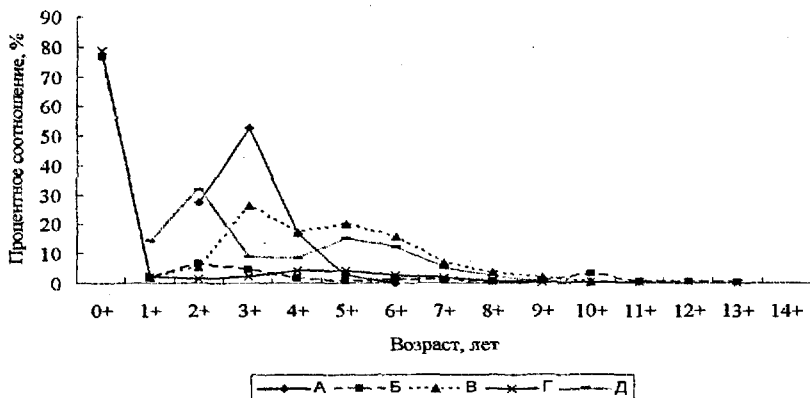
А – Гданьский залив; Б, В – Вислинский залив (1999, 2000); Г – Северное побережье Самбийского полуострова; Д – Самбийско-Куршское плато и восточная часть Гданьского залива; Е – Арконский бассейн
 Рис. 3. Размерный состав *M. balthica* в различных районах южной Балтики

3.3. Возраст

Возрастной состав поселений маком значительно различался в разных районах. В Гданьском заливе встречались моллюски в возрасте от 2 до 6 лет. В Вислинском заливе — от сеголетков до 14-и деток, в районе Самбийско-Куршского плато от сеголетков до 13-и деток, в водах Арконского бассейна — от двухлетков до 10 лет. Высота раковины моллюсков каждого годового класса заметно варьировала во всех исследуемых районах.

В Вислинском заливе, так же как и в районе восточной части Гданьского залива и Самбийско-Куршского плато, около 80 % составляли сеголетки, и лишь 20 % от общего количества - остальные возрастные группы (Рис. 4). Макомы старших возрастных групп были обнаружены в районе морского канала, т.е. в самой глубоководной части Вислинского залива.

Изменение возрастного состава во всех районах характеризуется увеличением возраста моллюсков и количества маком старших возрастных групп с глубиной. В Гданьском заливе на глубине 22,5 м доминируют двух- и трехлетние макомы, которые составляют 86% населения. К глубине 47 м 53% населения составляли четырехлетние особи. В районе Самбийско-Куршского плато на глубинах от 20 м до 29 м максимального значения достигали макомы от трех до шести лет. На глубинах от 30 м до 39 м максимальный возраст маком составлял 8 лет. К глубинам от 60 м до 79 м — 11 лет.



А – Гданьский залив; Б – Вислинский залив; В – Северное побережье Самбийского полуострова; Г – Самбийско-Куршское плато и восточная часть Гданьского залива; Д – Арконский бассейн

Рис. 4. Возрастной состав *M. balthica* в различных районах южной Балтики.

Наибольшее число молоди встречено на мелких песках и мелкоалевритовых илах — наиболее предпочтительных для выживания молоди маком.

Молоди макамы в пробах из юго-западной Балтики (Арконский бассейн) обнаружено не было, т.к. материал был собран в начале мая, т.е. в начале нерестового сезона для макамы (Агарова, 1974; Наумов, 1981; Семенова, 1974). Здесь прослеживается разделение моллюсков на две группы по возрастному составу: 1-2 летние и 5-6 летние.

Годовые приросты раковин маком заметно варьируют не только от района к району, но и внутри поселений. Рост маком в юго-восточной Балтике характеризуется меньшими темпами, чем у моллюсков, обитающих в юго-западных районах (Рис. 5). Снижение темпов роста наблюдается при достижении моллюсков 4-5 летнего возраста.

3.4. Возрастная изменчивость раковин *M. balthica*

В юго-восточной Балтике наибольшие значения индексов толщины раковины наблюдаются у молоди, которая имеет форму раковины, близкую к дискообразной. По мере роста раковины, увеличение ее толщины происходит пропорционально увеличению раковин в длину. В юго-западных районах, Балтийского моря, раковины маком с возрастом становятся более выпуклыми.

Для роста раковины в высоту характерна отрицательная аллометрия: у более крупных особей высота раковины по отношению к длине относительно меньше, чем у молоди. Отличий в этом процессе у маком из разных поселений не наблюдается.

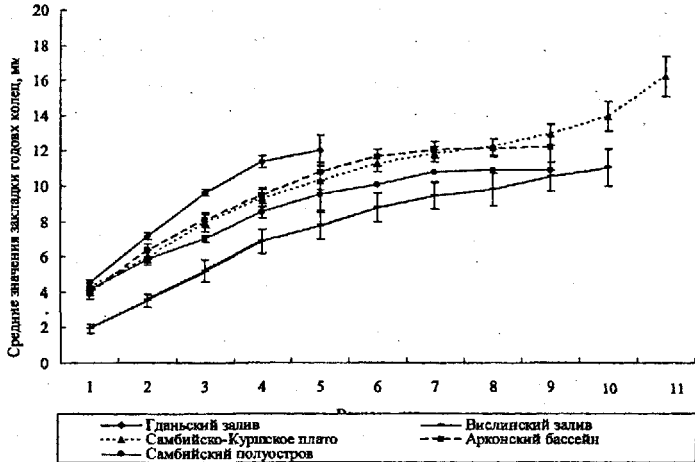


Рис. 5. Линейный рост *M. balthica* в южной Балтике

4. Полиморфизм раковин *M. balthica* в южной части Балтийского моря

В процессе изучения поселений *M. balthica* в южной части Балтийского моря были отмечены различия у групп особей в скорости роста, форме и окраски раковин, изменчивости роста раковин, формы отпечатков пальцевого синуса. Наиболее четкими внешними отличиями по всем показателям обладают макомы, обитающие в районе Самбийско-Куршского плато.

Описанные выше морфологические отличия раковин *M. balthica*, позволили предположить, что в изучаемых районах обитают представители различных морф. Для того чтобы проследить, насколько сильны различия между морфологическими группами макомы, были предприняты дополнительные исследования.

Исследование морфологии раковин проводилось у моллюсков, собранных в районе Самбийско-Куршского плато и в районе Арконского бассейна (Германия).

В районе Самбийско-Куршского плато 52,8 % исследованных моллюсков относились к белой морфе. Второе место занимали макомы с оранжевой окраской раковин (31,5%). Меньше всего было моллюсков с раковиной розовой окраски (15,9%). Было обнаружено 4 особи с желтой окраской раковины. На всех глубинах доминировали макомы белой морфы. Наименьшими показателями численности характеризовались макомы розовой морфы.

Количественное распределение морф маком, в зависимости от изменения глубины их обитания, отличается незначительно. Прослеживается доминирование белой морфы на глубинах более 60 м, и преобладание розовой морфы на мелководье. На всех типах грунта, за исключением мелкоалевритовых илов,

доминировали макомы белой морфы. Макомы розовой морфы преобладают на грунтах от средне- и грубозернистых песков до крупных алевроитов. Максимальные значения численности оранжевой морфы отмечены на мелкоалевритовых- и алевроитопелитовых илах.

Соотношение моллюсков различных морф в районе Арконского бассейна было следующим: большую часть маком (65,7%) составляли моллюски розовой морфы. Около 28% особей относились к белой морфе. Макомы оранжевой морфы составили 6,5%. Маком с желтой окраской раковины в данном районе обнаружено не было.

Максимального обилия (около 70% численности) представители белой морфы достигали на глубине 38 м на зачлененных грунтах. С увеличением глубины количество белых маком снижалось и возрастала доля розовых (до 65,7%). Макомы оранжевой морфы достигали максимального количества на наибольших глубинах (42 м) и илистых грунтах (более 75%).

В районе Самбийско-Куршского плато длина моллюсков белой морфы варьировала от 2,9 мм до 23,5 мм, розовой — от 4,5 мм до 20,6 мм, оранжевой — от 6 мм до 20 мм. Средние размеры раковин моллюсков различных морф изменяются от 12,1 до 12,9 мм.

Размерный состав маком белой морфы в юго-западной Балтике варьировал от 4 мм до 20,3 мм, розовой морфы — от 3,9 мм до 21,0 мм, оранжевой морфы — от 8 мм до 20 мм. Средние размеры раковин моллюсков различных морф изменялись в пределах от 11,4 мм до 14,4 мм.

Структура возрастного состава маком всех трех морф в исследованных районах практически одинакова. Лишь кое где наблюдались локальные различия. Например, в Арконском бассейне у маком розовой морфы преобладали особи младших возрастных групп — до пяти лет, у белых маком — от пяти до семи лет.

Макомы всех морф отличаются между собой различными темпами роста. На первом году жизни быстрее всего растут моллюски белой морфы. При достижении четырехлетнего возраста макомы розовой морфы характеризовались резким падением темпа роста, не характерным для представителей других морф.

Отмеченные различия в характере весового роста у всех сравниваемых пар между поселениями Арконского бассейна и Самбийско-Куршского плато, статистически достоверны (уровень значимости $P < 0.0001$).

Исследования изменчивости толщины раковин в районе Самбийско-Куршского плато по результатам проведенного дисперсионного анализа вариации (one-way ANOVA) показали, что три морфы не представляют единого целого ($P = 0.018$, Kruskal-Wallis test = 8.881). Последующий T-test не показал статистически значимых различий в средних значениях толщины раковины между белой и розовой морфой ($P = 0.404$), между розовой и оранжевой ($P = 0.121$), и наличие таких статистически значимых различий между белой и оранжевой морфами ($P = 0.013$).

Анализ ковариации нормализованных данных возрастной изменчивости высоты раковин показал, что различия в характере аллометрического роста между белой и розовой морфами находятся на грани статистической значимости ($P = 0.051$), равно как и между оранжевой и розовой морфами ($P = 0.052$).

Ковариационный анализ (ANCOVA) связи между массой раковины и длиной тела макомы показал наличие статистически значимых различий ($P > 0.05$) между различными морфами в районе Арконского бассейна. В этом же районе отмечено наличие статистически значимых различий в средних значениях толщины раковины между белой и розовой морфой ($P < 0.001$).

Анализ ковариации (ANCOVA) нормализованных данных не выявил статистических различий ($P > 0.05$) в характере аллометрического роста высоты раковин между белой и розовой формами.

4.2. Различия рисунка мантийного синуса *M. balthica*

Для моллюсков белой морфы характерна заостренная форма линии отпечатка дорсального выступа синуса и резко выраженный выступ его переднего отдела и, соответственно, большее значение угла синуса. Рисунок линий паллиального синуса у большинства маком розовой морфы характеризовался более округлой линией дорсальной части и не заостренной формой переднего отдела синусной линией. Соединение линии синуса с мантийной линией происходит без образования угла (Рис. 2). Макомы оранжевой морфы характеризовались наличием обоих типов рисунков паллиальных линий. Редукция дорсальной части мантийного синуса наблюдается крайне редко как у особой белой морфы, так и у розовой и оранжевой групп.

4.3. Генетическая структура популяции *M. balthica*

Поскольку фенотипические различия разного порядка, которые были описаны выше, оказались достаточно противоречивыми и не позволили выявить статус выделенных нами морф макомы, была предпринята попытка поиска генотипических различий между ними.

В результате исследований было выявлено 10 гаплотипов, отличающихся между собой. По результатам секвенцирования моллюски, обладающие идентичными аминокислотными последовательностями, были объединены. На основании сходства и различия полученных гаплотипов были выделены три группы маком, отличающихся между собой. Для сравнительного анализа были использованы материалы из генетической базы данных для *M. balthica*, полученные шведскими коллегами (Luttkhuizen, 2003) (Таблица 2). Определенной связи между выделенными нами морфологическими отличиями различных групп макомы и различиями в генетической структуре обнаружено не было. Следовательно, фенотипические морфы маком не соответствуют выявленным генетическим.

5. ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Распределение удельных плотности и биомассы поселений маком колеблется в широких пределах в зависимости от условий существования в различных биотопах. Максимальные значения биомассы и численности для макомы вообще были отмечены в Баренцевом море и составляли от 1200-1800 экз/м² до 4820 экз/м² (Зенкевич, 1963; Семенова, 1974). В Балтийском море макомы распространены на большей части акватории, включая Ботнический и Финский заливы и является важным элементом экосистем. К западу от Аландских островов, например, в открытых частях моря, макомы составляют 91% всего бентоса (Зенкевич, 1963). Макомы преобладают на южном и восточном прибрежном мелководье и в мелководных районах центральной части моря (Лукшенас, 1969; Carson and al., 2002). Благодаря своей массовости они служат руководящей формой одного из наиболее широко распространенных биоценозов Балтийского моря (Хупфер, 1982). Фактически биоценоз *M. balthica* начинается несколько восточнее Мекленбургской бухты и простирается почти

без изменения своего состава вплоть до Гданьского залива по южным более мелководным частям моря (Зенкевич, 1963).

Таблица 2

Различия в расколожении позиций в 23 COI гаплотипах определенных для *M. balthica*

| | 111 | 1111111111 | 1122222222 | 2222333333 | 33333 |
|-------|---------------------------------------------------|--------------|--------------|-----------------|----------|
| | 3445568000 | 1123444457 | 8901122345 | 5668001225 | 56778 |
| | 8795926347 | 0681036703 | 2742523087 | 8267254056 | 98456 |
| AF216 | GTACCTGAT | TCTACAACAG | ACTTGCACGT | TATCTTTCTGT | GTAGA |
| AF217 | A..... |G..... | |CA..... | |
| MB410 | A..... |G..... | |CA..... | A..... |
| AF218 | A..... | ..C..G..... | |CA..... | |
| AF219 | A..... | C.....G..... | |CA..... | |
| MB150 | A..... |G..... | |CA..... | ..T..... |
| AF220 |T..... | | | | |
| MB520 | A.c..... |G..... | |CA..A..... | ..T..... |
| AF221 | |T..... | | | |
| AF222 | | | ..C..... | | |
| AY255 | | | |C..... | |
| AY256 |C..... |T..... | | | |
| AY257 |C..... | | | | |
| AY258 |C..... | | | | |
| AY259 |C..... | | ..T..... | | |
| MB900 | | |AT..... | | ..T..... |
| MB290 | | | | ..G...C..... | |
| MB340 |T..... |T..... | | ..T..... | |
| AY260 | A...TCA...T.GT.G..A G...A..TAG C...TCA.T.C .CG.. | | | | |
| AY261 | A...TCA...T.GT.G..A G...A...AG C...TCA.T.C .CG.. | | | | |
| AY262 | A...TCA...T.GT.G..A G...A..TAG C...TCA.T.C .CG..G | | | | |
| AY263 | AC...TCA...T.GT.G..A G...A...G C...TCA.T.C .CG.. | | | | |
| MBL45 | A...TCA...T.GT.G..A G...CA...AG C...TCA.T.C .CG.. | | | | |

Примечание: кодировка гаплотипов MB – материалы автора; AY и AF – по Lutikhuizen, 2003.

Нами были исследованы поселения *M. balthica* в районах, заметно отличающихся друг от друга по условиям внешней среды.

Средние значения численности моллюсков уменьшаются с продвижением с запада на восток (Табл. 3).

Максимальная численность и плотность населения маком для всей южной Балтики наблюдалась в районе Самбийско-Куриского плато.

На Самбийско-Куриском плато и в Вислинском заливе плотные поселения маком, достигающие 2000 экз/м², образуются за счет большого количества вновь осевшей молоди. Высокие значения биомассы и численности моллюсков в районе Хельской косы говорят о том, что здесь обитает поселение крупных маком. Это, вероятно, связано с более благоприятным гидрологическим режимом, а так же со значительной эвтрофикацией вод Гданьского и Пуцкого заливов, в связи с чем наблюдается увеличение биомассы и численности макробентоса и, в частности, моллюсков (Wiktor, 1992; Warzocha 1994; 1995; Włodarska-Kowalczyk, 1996).

В районе Самбийско-Куршского плато распределение биомассы и численности характеризуется ярко выраженной мозаичностью, которая связана, в первую очередь, с пятнистым распределением грунтов.

Таблица 3
Распределение биомассы и численности *M. balthica* в южной Балтике

| Район исследований | В, г/м ² ±σ | | | N, экз/м ² ±σ | | |
|--------------------------------------|------------------------|-------|-----------|--------------------------|------|----------|
| | min | max | Среднее | min | max | Среднее |
| Гданьский залив (р-он Хельской косы) | 131 | 244 | 173±0,07 | 232 | 1184 | 650±31,8 |
| Самб. п-ов сев. поб-е | 39,9 | 229 | 134,5±0,5 | 180 | 1920 | 531±68,6 |
| Самбийско-Куршское плато | 1,1 | 151,4 | 45,8±0,15 | 50 | 2683 | 461±15,1 |
| Вислинский залив | | | | | | |
| Фарватер | 0,027 | 82,9 | 23,3±8,60 | 53 | 2240 | 569±83,2 |
| Балтийская коса | 0,016 | 6,69 | 2,12±2,82 | 13,3 | 853 | 195±31,0 |

Причины возникновения подобной неоднородности могут заключаться в следующем. Оседание спата маком происходит во всем диапазоне исследованных глубин, а затем включаются два взаимодействующих механизма формирования численности. Первый — разнополосные таксисы молоди и крупных моллюсков по отношению к субстрату. Молодь мигрирует на мелкозернистые пески (и/или лучше выживает там), а взрослые — на другие типы субстратов. Второй — макамы имеют четкую онтогенетическую тенденцию к смещению на большие глубины с увеличением размеров. Сложение этих двух векторов и служит одной из причин формирования пятнистости распределения маком в водах южной Балтики. Возможно, некоторую роль играют такие факторы, как локальные особенности осадконакопления, обусловленные неровностями дна, неоднородность биотопа, межвидовые взаимодействия, абнотические стрессы, пищевая конкуренция, которая может наблюдаться и в пределах одного вида в различных возрастных группах (Максимович, 1991; Чертопруд, 2000).

Сравнивая между собой биомассу, численность и особенности распределения маком во всех районах, можно заключить, что в Гданьском заливе (район Хельской косы), на мягких грунтах в условиях довольно стабильной гидрологической обстановки обитают стабильные поселения довольно крупных маком.

В районе Самбийско-Куршского плато и северного побережья Самбийского полуострова, на более жестких грунтах и в условиях высокой изменчивости гидрологических условий, поселения моллюска характеризуются значительными колебаниями биомассы и численности, а также содержат довольно много молоди, из-за чего плотность поселений здесь возрастает.

Наконец, резкие колебания биомассы и численности моллюсков в Вислинском заливе как в зоне временного заноса личинок у Балтийской косы, так и на фарватере, хорошо согласуются с изменчивостью гидрологической ситуации в этом районе. Хотя и здесь существует участок, где складываются более или менее постоянные условия для существования своеобразного поселения маком.

Все это свидетельствует о высокой лабильности маком по отношению к абиотическим факторам, что позволило ей освоить разнообразные донные биотопы и привело к заселению ею огромных площадей дна в Балтийском море.

Диапазон размеров створок раковин моллюсков во всех исследованных районах составлял 0,5 - 23,5 мм. Самые крупные макомы были обнаружены в районе морского канала в Вислинском заливе. Причины, по которым в этом районе макомы достигают длины раковины близкой к предельной, возможно, заключаются в следующем: грунты представлены здесь заиленными песками, т.е. наиболее благоприятными для жизнедеятельности; за счет постоянного притока морской воды поддерживаются более высокая соленость и более низкие температуры воды; вынос биогенов стоком р. Преголи способствует росту диатомовых водорослей и бактерий — обычной пищи моллюсков. Кроме того, макомы хорошо переносят загрязнение по сравнению с другими бентосными животными. В отсутствии конкурентов и благодаря хорошей обеспеченности пищей, макомы находят здесь наилучшие условия для жизни, что позволяет им достигать наибольшей длины (Бубинас, 1985; Семенова 1974, 1980). Анализ размерно-возрастной структуры населения маком в Вислинском заливе показал, что большая часть занесенных сюда личинок не может пережить первой зимы. Лишь особи, сумевшие перезимовать, достигают размеров более 20 мм. Вероятно, поселения маком (например, у Балтийской косы) являются временными. Абсолютное преобладание сеголетков в пробах можно объяснить только регулярным заносом личинок из моря. Следовательно, Вислинский залив — зона экспатриации для маком.

В Арконском бассейне в условиях довольно стабильной гидрологической обстановки практически отсутствуют межгодовые флуктуации репродуктивной активности маком. Ежегодное пополнение молодью поселений маком происходит равномерно. В данном районе, при довольно благоприятных условиях среды, обитает стабильное поселение маком.

На Самбийско-Куршском плато доля вновь осевшей молодежи маком наиболее велика на мелкозернистых песках, тогда как крупные особи предпочитают грунты с преобладанием крупных фракций (средне- и грубо зернистые пески). Следовательно, для оседания молодежи маком в данном районе наиболее предпочтительны мелкозернистые пески.

В исследованных районах были встречены моллюски в возрасте от сеголетков до четырнадцатилетних особей. Это позволило нам прийти к заключению, что определение максимального возраста для Балтийского моря до 35 лет, скорее всего весьма завышено. А также подтвердило, что использование единственного метода для достоверного определения возраста недостаточно.

С увеличением глубины возрастает доля старших возрастов маком в поселениях. Преобладание в районе Арконского бассейна 1-2- и 5-6-летних, т.е. бимодальное распределение возрастного состава, на больших глубинах, может объясняться присутствием здесь двух «урожайных» поколений маком. Видимо, смена поколений в данном районе происходит с периодичностью 4-5 лет.

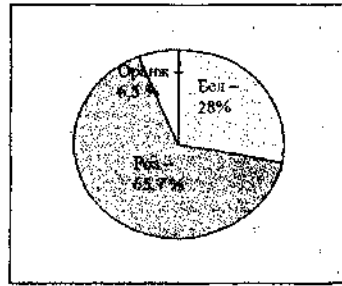
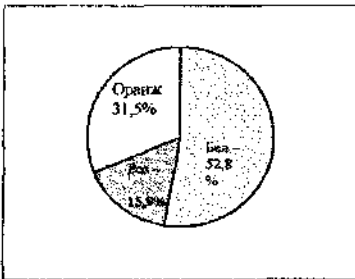
Неравномерное распределение возрастного состава, так же как и размерной структуры, в популяциях долгоживущих видов *Bivalvia*, наблюдается довольно часто. Возможность оседания молодежи на более подходящих для нее грунтах позволяет избежать пищевой конкуренции и пресса со стороны старших возрастных групп. Так как макома является подвижным моллюском, она способна мигрировать на большие и меньшие глубины, создавая, таким образом, свободные ниши для вновь оседающих моллюсков. Сохранение молодежи, в свою

очередь, создаст возможность поддержания численности популяции (Герасимова, 2000).

Полиморфизм, характерный для вида *M. balthica*, активно изучается в последние годы. По нашим данным, в Балтийском море он имеет признаки клинальной изменчивости. На Самбийско-Куршском плато макомы розовой морфы обитают преимущественно на глубине до 60 м, на песчаных грунтах, в условиях большей прогреваемости воды и пониженной солености. Особи белой морфы доминируют на глубинах более 60 м при относительно низких значениях температуры и повышенной солености (Beukema, 1985; Cain, 1988). Увеличение численности маком белой морфы с увеличением глубины было так же отмечено в Гданьском заливе (Sokolovski, 2002; Hummel, 2000).

Клиналность имеет так же хронологический аспект. С продвижением с востока на запад белая, наиболее многочисленная форма, в районе Самбии замещается на розовую, доминирующую в Арконском бассейне (Рис. 6). Подобное явление может быть связано с температурным режимом. Глубины Арконской впадины не превышают 50 м, и характеризуются большей прогреваемостью воды (Magaard, Rheinheimer, 1974; Reissmann, 2002; Badewiel, 2002). Таким образом, белая, более холоднолюбивая морфа макомы, в условиях повышенной прогреваемости воды в районе Арконского бассейна, не находит для себя благоприятных условий существования, уступая главенствующее положение розовой форме. Исследования в еще более южных районах показали, что макомы, обитающие в районе Каттегата, Дании, Швеции, Норвегии и Финляндии, имеют преимущественно розовую, и в меньшей степени пеструю окраску раковин (Vainölä, 1989; Beukema, 1985).

Причины подобного распределения морф макомы на разных участках Балтики следует искать не в определенной привязанности той или иной морфы к какому-либо типу грунта, глубине обитания или солености и температуре, а в способности морф к адаптации к изменяющимся условиям среды, т.е. всем вышеперечисленным факторам вместе. Оседая в различных условиях, молодь моллюсков развивается по определенному типу, характерному для той или иной морфы. Высокая приспособляемость вида в целом позволяет макомам не погибать в изменяющихся условиях (или избегать их), а подключать заложенные в геноме механизмы адаптации (Хлебович, 1999; 2002).



Слева – Самбийско-Куршское плато Справа – Арконский бассейн
Рис. 6. Процентное соотношение морф *M. balthica* в южной Балтике

Размерный состав моллюсков белой морфы в двух районах относительно сходен. У маком розовой морфы размеры в южных районах значительно уменьшались. Следовательно, описанная нами выше клинальная изменчивость в распределении окраски раковин и пространственного распределения морф, наблюдается и в распределении размерного состава. Размеры маком розовой морфы уменьшаются с продвижением с юго-востока на юг Балтики.

Темп роста у разных морф в обоих районах исследованных так же различен. Макомы из относительно холодноводного района Самбийско-Куршского плато растут медленнее, чем макомы из южной Балтики, независимо от принадлежности к какой-либо из морф. Розовая морфа наряду с высокими показателями роста в первые годы жизни отличаются заметным уменьшением приростов после четырех лет. У представителей белой морфы наличие переломного момента в скорости роста не обнаружено. Белая морфа характеризуется более низкими, по сравнению с розовой морфой, показателями роста в первые годы жизни, с плавным не скачкообразным снижением приростов до конца жизни. В результате представители этих двух морф имеют четкие внешние различия. Плавный рост белых маком приводит к тому, что форма их раковины становится более вытянутой в высоту и плоской. Резкое замедление скорости роста розовой морфы, приводит к относительно большому увеличению толщины раковины в первые годы жизни и деформации формы раковины с возрастом.

Различия в темпе роста были отмечены у различных популяций маком в зависимости от района обитания. Медленно растущие формы, как описанная нами белая морфа, из различных районов Европы, Атлантики и Печоры, характеризуются меньшими годовыми приростами, но достигают большей длины (Hummel, 1997; Beukema, 1985).

В юго-восточной Балтике раковины маком розовой морфы растут в толщину быстрее, чем у белой морфы. У моллюсков оранжевой морфы рост раковин пропорциональный. Поэтому розовые макомы имеют более округлую форму раковины, по сравнению с моллюсками белой и оранжевой морф. Раковины маком этих морф выше и более плоские. Все три морфы характеризуются отсутствием различий возрастной изменчивости высоты раковин.

У представителей различных морф *M. balthica* в юго-западной Балтике (Арконский бассейн) различий в росте раковин в толщину не наблюдается. Для него характерна положительная аллометрия, что ранее не отмечалось (Beukema, 1985). Макомы, обитающие в районе Самбийско-Куршского плато, имеют более плоские раковины и незначительно отстают в росте в высоту. Макомы из южных поселений, напротив, отличаются более активным ростом раковин в высоту по отношению к длине, имея при этом более округлую раковину.

В этом отношении показательно, что макомы различных морф в пределах одного поселения имели более четкие отличия, чем представители одинаковых морф в различных поселениях (Beukema, 1985).

По результатам наших исследований можно заключить, что население *M. balthica* в Балийском море представлено несколькими морфологическими группами. 1) белая — с меньшими годовыми приростами, но достигающая наибольшей длины раковин, предпочитающая илистые грунты и большие глубины. 2) розовая — с высокими темпами роста в первые годы жизни и резким снижением годовых приростов с увеличением возраста. Эти макомы предпочитают песчаные грунты и не спускаются глубже 50 м. 3) оранжевая

морфа, которая более близка к белой и занимает промежуточное положение, не проявляя четких различий по соотношению к белой и розовой морфам.

Изучение изменчивости рисунка отпечатков паллиального синуса выявило, что моллюски, обитающие в пределах одного биотопа, и, следовательно, в одинаковых условиях, отличались различными рисунками мантижных синусов. Характерные изменения рисунков паллиального синуса для маком из озера Тальми (Евсеев, 1975), которые автор связывает с изменением солености, нами не обнаружены. Вероятно, на изменения рисунков паллиального синуса в южных районах Балтики влияют другие факторы окружающей среды. Степень развития и форма паллиальных линий связаны со степенью развития сифонов, что обуславливается характером грунта и глубиной зарывания в него моллюсков, а также с преобладающим типом питания, изменяющимся с возрастом и зависящим от температуры воды (Кафанов и др., 1997).

Исследования генетической структуры популяций *M.balthica* в южной части Балтийского моря показали наличие трех групп, отличающихся между собой.

К первой, характерной для французских, нидерландских и немецких вод по Luttkhuizen (2003), принадлежала большая часть особей, обитающих в районе Самбийско-Куршского плато. Обнаруженные здесь макомы по генетической структуре тяготеют к моллюскам, обитающим во французских популяциях. Ко второй группе относились особи, обитающие как в водах Калининградской области, так и в районе Мекленбургской бухты. Большинство маком были идентичны по строению участков генов моллюскам, обитающим в водах Англии, Шотландии, Норвегии и в Белом море (Luttkhuizen et al., 2003). Моллюски, соответствующие первым двум группам, представляют собой так называемый Атлантический комплекс *M.balthica*. К третьей группе, наиболее сильно отличающейся от предыдущих генетически, принадлежали макомы, собранные в Белом море и районе Самбийско-Куршского плато. По Luttkhuizen (2003), представители этой группы обитают в водах Польши, Латвии, Финляндии и Аляски, и представляют собой так называемый Балтийский комплекс *M.balthica*. Проведенные нами исследования показали, что представители этой группы также были встречены в Белом море.

Полученные нами результаты показали наличие генетически однородных моллюсков с разной окраской и формой раковин у маком различных морф. Это также подтверждает, что наблюдаемые различия в морфологии и особенностях роста моллюсков находятся в пределах их нормы реакции и связаны с изменением некоторых факторов внешней среды. Особенно хорошо это подтверждается наличием клинальной изменчивости разной направленности в степени выраженности окраски, размеров тела, особенностей роста и изменения формы раковины у белой и розовой форм.

С другой стороны, поселения маком Мекленбургской бухты и Самбийско-Куршского плато характеризуются большим генетическим расстоянием между собой. Макомы западной Балтики значительно ближе друг к другу, различия их между собой меньше, чем от маком из вод Калининградской области.

Макомы имеют пелагическую личинку (велигер), некоторое время обитающую в планктоне и переносимую течениями. Это обстоятельство ставит под сомнение возможность существования в Балтийском море репродуктивно изолированных поселений этого моллюска, статус которых можно считать популяционным. С другой стороны, общих течений, захватывающих все Балтийское море, не существует, зато существуют местные, как правило,

временные течения, круговороты, которые не могут служить средством переноса личинок маком на расстояния, сравнимые с размерами Балтийского моря. Кроме того, интенсивный приток соленых вод из Северного моря происходит в осенне-зимний период, когда наблюдается максимальное развитие циклонической деятельности (Аполлов, 1992; Березина, 1973; Беренбейм, 1999; Бубицас, 1985). А разнос личинок и оседания спата маком происходит в весенне-летний период, когда приток соленых вод наименьший.

Это позволяет предположить, что поселения маком Арконского бассейна и юго-восточной Балтики могут представлять собой отдельные популяции.

ВЫВОДЫ

1. В южной Балтике макомы распределены неравномерно, формируя поселения различной плотности и размерно-возрастного состава. Наибольшая плотность поселений характерна для района Самбийско-Куршского плато.

2. Отношение маком к субстрату обитания подвержено онтогенетической изменчивости. Молодь маком предпочитает мелкозернистые, а крупные особи — средне- и грубозернистые пески.

3. Вислинский залив является зоной экспатриации для маком.

4. С возрастом макомы мигрируют на большие глубины. Следовательно, с увеличением глубины увеличивается индивидуальная длина и масса моллюсков, а также их предельный возраст.

5. Размеры маком варьируют от 0,5 до 23,5 мм. Во всех исследованных районах наблюдалось разделение особей на две размерные группы. Бимодальность распределения является следствием перекрытия нагульных зон наиболее старых и наиболее молодых особей, что вероятно позволяет снизить внутривидовую конкуренцию за пищу.

6. Максимальный возраст маком составляет 14 лет. Максимальные темпы роста наблюдаются до достижения возраста 4-5 лет. В южных районах макомы растут быстрее.

7. Цветовая изменчивость и распределение морф *M. balthica* характеризуются клинальностью. С юга на юго-восток в Балтийском море розовая морфа маком замещается на белую. Количество маком белой морфы увеличивается с глубиной. Следовательно, полиморфизм *M. balthica* представляет собой адаптивный ответ на изменение факторов внешней среды в рамках нормы реакции.

8. Распределение размерного состава морф также характеризуется клинальной изменчивостью. Размеры маком розовой морфы уменьшаются, а белой морфы увеличиваются с юго-востока на юг Балтики. Макомы розовой морфы имеют повышенный темп роста в первые 4 года жизни, и резкое замедление такового по достижении четырех лет, что вызывает деформацию раковин.

9. В южной Балтике у маком розовой морфы темпы роста раковин в толщину выше, чем у белой. У моллюсков оранжевой морфы рост раковин изометрический. Для роста раковин в высоту характерна отрицательная аллометрия.

10. Поселения маком Арконского бассейна (юго-западная Балтика) и юго-восточной Балтики могут представлять собой отдельные популяции.

Список публикаций по теме диссертации:

1. Маркина Е.М. Возрастная изменчивость и размерный состав *Macoma balthica* (L) в Пудкой бухте Балтийского моря. // Сб. научн. трудов «Гидробиология на рубеже веков и тысячелетий». - Калининград 2001. – С.124-136.
2. Маркина Е.М. Об особенностях распределения и возрастной изменчивости моллюска *Macoma balthica* (Bivalvia, Tellinidae) в юго-восточной части Балтийского моря. // Сб. научн. Трудов «Некоторые проблемы гидробиологии и микробиологии». - Калининград 2004. – С.134-156.
3. Маркина Е.М. Возрастной состав и особенности роста моллюска *Macoma balthica* (Bivalvia, Tellinidae) в юго-восточной части Балтийского моря. // Зоологический журнал. – М.; 2005. Т. 84. № 8. – С.937-947.

Елена Михайловна ЮРГЕНС

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА
МОЛЛЮСКА *MUSCULA BALTHICA* (LINNE, 1758)
В ЮЖНОЙ ЧАСТИ БАЛТИЙСКОГО МОРЯ

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Подписано в печать 04.09.06. г. Формат 60x90 ¹/₁₆.
Бумага для множительных аппаратов. Ризограф. Усл. печ. л. 1,5.
Уч.-изд. л. 1,3. Тираж 100 экз. Заказ 169

Издательство Российского государственного университета им. И. Канта
236041, г. Калининград, ул. А. Невского, 14

