

## НЕКОТОРЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ОБИТАНИЯ И РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ГУБОК НА ЛИТОРАЛИ ВОСТОЧНОГО МУРМАНА

В статье представлены результаты ежесезонных наблюдений над губками, входящими в состав литоральных биоценозов в районе губ Ярнышной и Дальнезеленецкой (Восточный Мурман). Обнаружено восемь видов литоральных губок. Показано, что на распределение губок на литорали из абиотических факторов влияют главным образом продолжительность осушения, сила прибойности, рельеф дна и скоррелированная с ним степень гидродинамической активности, а также размерность фрагментов валунно-галечного грунта. Максимальные значения средней биомассы губок ( $322,9 \pm 85,14$  г/м<sup>2</sup>) отмечены гидрологической зимой, плотности поселений ( $148,0 \pm 15,09$  экз/м<sup>2</sup>) — гидрологическим летом, минимальные значения ( $57,28 \pm 27,4$  г/м<sup>2</sup> и  $74,78 \pm 29,17$  экз/м<sup>2</sup>) — гидрологической осенью. На примере массовых видов — *Halichondria panicea* и *Leucosolenia complicata* выявлена тесная взаимосвязь сезонных изменений плотности поселений, биомассы и анатомо-тканевой организации с особенностями их жизненных циклов, а также с особенностями сезонных изменений количественных показателей литоральных макрофитов.

В спонгиологической литературе имеется мало сведений о губках приливно-отливной зоны (Burton, 1949; Elvin, 1976, 1979; Juniper, Steel, 1969; Palumbi, 1984, 1984a, 1985, 1986; Анакина, 1977, 1981, 1988; Иванова, 1978, 1981). Большая часть этих работ посвящены изучению жизненных циклов и эмбрионального развития отдельных видов. Первые и, пожалуй, единственные сведения относительно условий обитания литоральных губок и привязка их к биоценотическим комплексам были проведены в серии работ Гурьяновой с соавторами (1928, 1929, 1930, 1930a) по литорали Кольского залива и Западного Мурмана.

Литораль отличается от всех других зон моря прежде всего амфибиотическим населением, что связано с периодическим обнажением приливно-отливной зоны. Литораль Мурманского побережья Баренцева моря имеет ряд особенностей, свойственных полярным морям. Так, для приливно-отливной зоны исследованного района характерны такие специфические черты, как обилие света в теплый период (с мая по август в этих широтах длится полярный день) и значительный дефицит света в полярную ночь (с ноября по февраль), резкие сезонные и суточные колебания температуры и солености, сильное движение воды (приливно-отливные течения, волнение, прибой) и др. (Гурьянова и др., 1930). Таким образом, литораль в целом характеризуется многообразием и неустойчивостью условий, в результате чего здесь формируется особая эврибионтная фауна и флора (Кусакин, 1977a).

Для того чтобы изучать состав и закономерности распределения губок на литорали Восточного Мурмана, нами были исследованы различные участки губы Ярнышной, открытой бухты Аварийной и пересыхающие во время отлива участки дна между островами Сухой и Жилой («Пересушка») в бухте Дальнезеленецкой (рис. 1). Наблюдения проводились ежесезонно в течение 1987—1988 гг. в составе гидробиологической экспедиции ЗИН РАН, С-Петербург, под руководством проф. А. Н. Голикова.

Район исследования. Губа Ярнышная расположена на побережье Кольского п-ва между  $36^{\circ}00'—36^{\circ}05'$  в. д. и  $69^{\circ}05'—69^{\circ}09'$  с. ш. и представляет собой

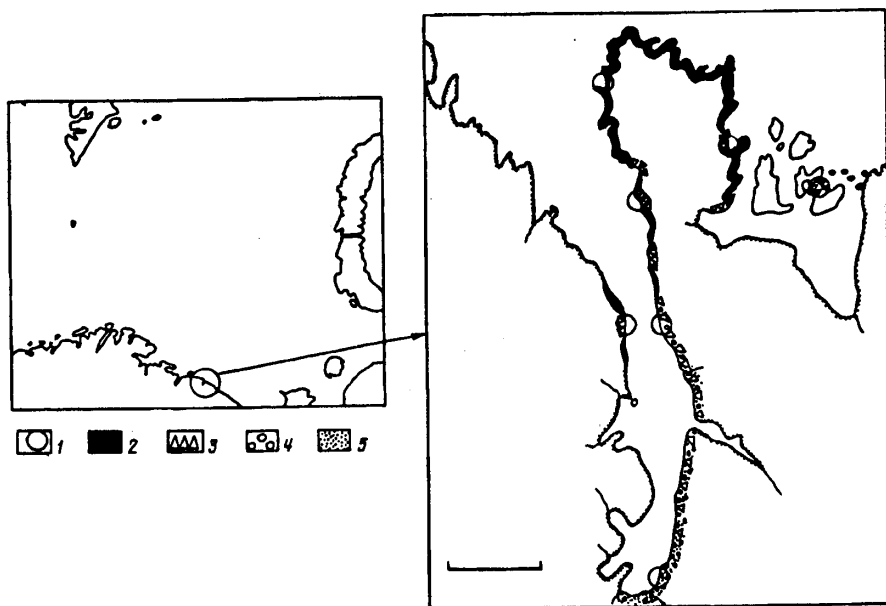


Рис. 1. Карта-схема района исследования, расположения литоральных станций и типов грунтов: 1 — станции, 2 — скалы, 3 — валуны, камни, 4 — галька, 5 — песок. Масштаб 1 км

открытый залив фиордового типа (рис. 1). Вдаваясь в материк в меридиональном направлении (с севера на юг) на 6 км, губа имеет ширину устья 2,1 км. Западная береговая линия значительно изрезана. На уровне средней суженной части губы волны частично гасятся, вследствие чего станции 2-я и 1-я подвержены меньшему их воздействию (3-й и 2-й степени прибойности), чем остальные. Бухта Аварийная (5-я станция) открыта к морю на северо-восток, поэтому во время летнего муссона литораль ее подвергается прямому волновому воздействию (5-я степень прибойности). Пересушка (6-я станция) в бухте Дальнезеленецкой открыта только с северо-востока; волны при подходе к этому участку частично гасятся, но тем не менее довольно активно воздействуют здесь на биоценозы.

Грунты исследованных участков, гранулометрия которых проведена по таблице Константинова (1967), распределяются следующим образом (рис. 1): в районе станции 1, расположенной в ктовой части губы Ярнышной, — пологие песчанисто-илистые литоральные отмели с отдельными глыбами на них; в районе станции 2 — галька, гравий, валуны различной величины и редкие глыбы; в районе станции 3 преобладают крупные глыбы с рассеянными между ними валунами и галькой; у входа в губу, в районе станции 4 — литораль скалистая. Литоральные грунты бухты Аварийной (станция 5) и Пересушки (станция 6) представлены крупными глыбами и небольшими валунами, заклиненными между ними.

Гидрологический режим губы Ярнышной определяется поступлением в прилежащую к ней акваторию относительно теплых трансформированных атлантических вод и метеорологическими процессами. Приливно-отливная амплитуда достигает в сизигий 4,5 м. Немалую роль в гидрологическом режиме губы играют сгонно-нагонные процессы (прибрежный апвеллинг).

Благодаря материковому стоку и атмосферным осадкам воды, омывающие мурманское побережье, несколько опреснены по сравнению с прибрежными районами моря. Амплитуда суточных колебаний солености в губах Восточного Мурмана может достигать 15‰ и более. В исследованном районе кроме суточных имеют место и довольно значительные сезонные колебания солености. С ноября по апрель из-за сокращения притока пресной воды соленость возрастает, а с

весны по осень — существенно уменьшается (Ширококолов, 1970, 1980). Колебания солёности в литоральной зоне на всех станциях, кроме 1-й и 2-й, приблизительно одинаковы. В кутовой части губы Ярнышной из-за впадения в нее крупного ручья солёность в поверхностном слое воды во время отлива может достигать 5‰, а в прилив — 28‰.

Температурный режим губы Ярнышной характеризуется значительными сезонными и суточными колебаниями. Гидрологическим летом (конец июня — август) температура на всей акватории губы в поверхностном слое достигает 6—8° С. Гидрологической осенью (сентябрь — первая половина октября) наблюдается полная гомотермия вод в губе со средними значениями температуры 5—6° С. В зимний период (вторая половина октября — апрель) в поверхностном слое воды температура имеет средние значения от —0,5 до +1° С. Наконец, гидрологической весной (май — середина июня) воды прогреваются до 1,5—3,0° С.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Степень интегральной гидродинамической активности измеряли методом гипсовых шаров, где единицей измерения  $\mu$  служит 1 г растворенного гипса в 1 ч с 1 см<sup>2</sup> поверхности шара ( $\text{г CaSO}_4 \cdot \text{см}^{-2} / \text{ч}^{-1}$ ). Контролем служат величины, полученные в неподвижной воде с теми же физико-химическими характеристиками (Muss, 1968; Хайлов с соавт., 1988, Ересковский, Репин, 1990). Этот метод наиболее полно отражает интегральную фоновую подвижность воды.

Для изучения влияния на распределение литоральных губок интегральной подвижности воды и размерности фрагментов каменистого грунта были сопоставлены изменения биомассы ( $\text{г}/\text{м}^2$ ) и плотности поселений ( $\text{экз}/\text{м}^2$ ) с изменением вышеуказанных факторов. При этом на каждой станции производили по две выборки (каждая площадью 5 м<sup>2</sup>) с целью учета крупных и редко распределяющихся организмов. Кроме того, на каждой станции брали по две выборки (каждая площадью 1 м<sup>2</sup>) и по две-четыре выборки из рамки площадью 100 см<sup>2</sup> каждая. Пробы каждого объема разбирали и оценивали дифференцированно. Биомассу губок определяли по их живому весу.

При подсчете плотности поселения и определении индивидуального веса губок, во избежание несоответствия с литературными данными, отдельной особью считали пространственно обособленный организм.

Степень прибойности на исследованных участках определяли по таблице, представленной Кусакиным (1977а).

Для изучения жизненных циклов и особенностей состояния материнских тканей фрагменты губок фиксировали жидкостью Буэна. Далее их обезвоживали в серии спиртов возрастающей концентрации, проводили через целлоидин-касторовое масло и хлороформ, заливали в парафин. Срезы толщиной 6 мкм окрашивали гематоксилином Майера с эозином.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ

На всех участках литорали исследованного района обнаружено восемь видов губок: *Clathrina blanca* Miklucho-Maclay, 1868, *Leucosolenia complicata* (Montagu, 1818), *Leuconia valida* (Lambe, 1990), *Sycon utriculus* (Schmidt, 1870), *Sycon ciliatum* (Fabricius, 1780), *Halichondria panicea* (Pallas, 1766), *Hymeniacidon caruncula* Bowerbank, 1866, *Halisarca dujardini* (Johnston, 1842).

По мере укрупнения фрагментов каменистого грунта, усиления гидродинамической активности и волнового воздействия биомасса губок по среднегодовым показателям значительно повышается: от  $0,62 \pm 0,4 \text{ г}/\text{м}^2$  в районе станции 2а до  $351 \pm 220 \text{ г}/\text{м}^2$  на литорали бухты Аварийной (рис. 2, 3). Та же закономерность наблюдается и при анализе изменения плотности поселений губок, однако ее максимум ( $561 \pm 229,3 \text{ экз}/\text{м}^2$ ) отмечен в биоценозе sublиторальной ванны на станции 4. Резкое уменьшение биомассы и плотности поселения губок на скалистой

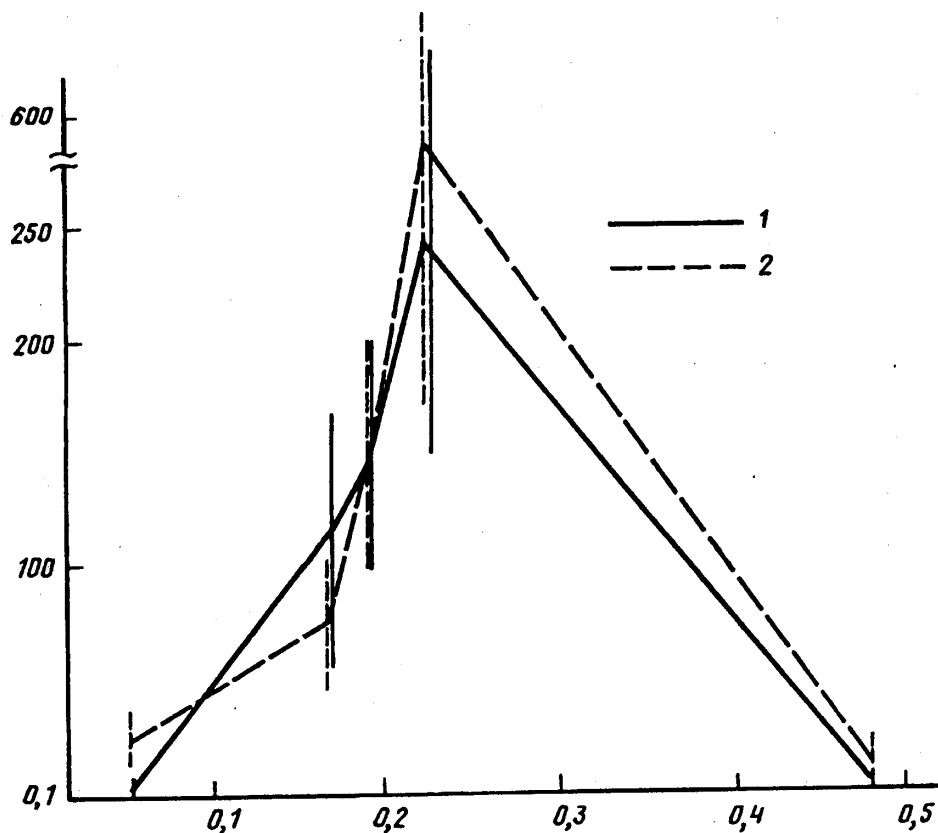


Рис. 2. Изменения биомассы и плотности поселений губок на литорали губы Ярнышной в зависимости от степени гидродинамической активности: 1 — биомасса, 2 — плотность поселений. По оси ординат — биомасса ( $\text{г/м}^2$ ) и плотность поселений ( $\text{экз/м}^2$ ), по оси абсцисс — степень гидродинамической активности ( $\text{гCaSO}_4 \cdot \text{см}^{-2}/\text{ч}^{-1}$ )

литорали этой же станции до  $2,35 \pm 1,2 \text{ г/м}^2$  и  $5 \pm 3,5 \text{ экз/м}^2$  при подвижности воды  $0,45 \pm 0,017 \mu$  можно объяснить лишь мощным волновым воздействием.

Очевидно, наибольшие количественные показатели достигаются поселениями губок при подвижности воды от  $0,16$  до  $0,35 \mu$  на валунно-галечной с отдельными глыбами литорали при 3-й и 4-й степени прибойности. Некоторое уменьшение биомассы и численности губок, отмеченное на станции 3, можно объяснить тем, что открытая глыбово-валунная литораль подвергается здесь сильному воздействию волн (4-я степень прибойности), чему способствует малый угол уклона дна sublиторали. В то же время на галечно-валунной литорали станции 2 количественные показатели губок выше. Как уже указывалось выше, на данном участке волны существенно гасятся как за счет сужения берегов самой губы, так и благодаря sublиторальному барьеру в виде крутого уклона дна. Эти два фактора обуславливают 3-ю степень прибойности участка, при которой ударная сила волны механически не повреждает губок. Таким образом, гидродинамическая активность воды от  $0,19$  до  $0,23 \mu$  при 2 и 3-й степени прибойности оказывается близкой к оптимальной для губок на валунно-галечной с глыбами литорали.

Представленные результаты свидетельствуют о том, что распределение губок в исследованных районах в значительной степени зависит от таких абиотических факторов, как сила прибоя, рельеф дна и скоррелированных с ними уровнем гидродинамической активности, а также размерности каменистого грунта. Не заселенными губками оказались крайние биотопы, а именно скалистый (станция 4) и илисто-песчаный (станция 1).

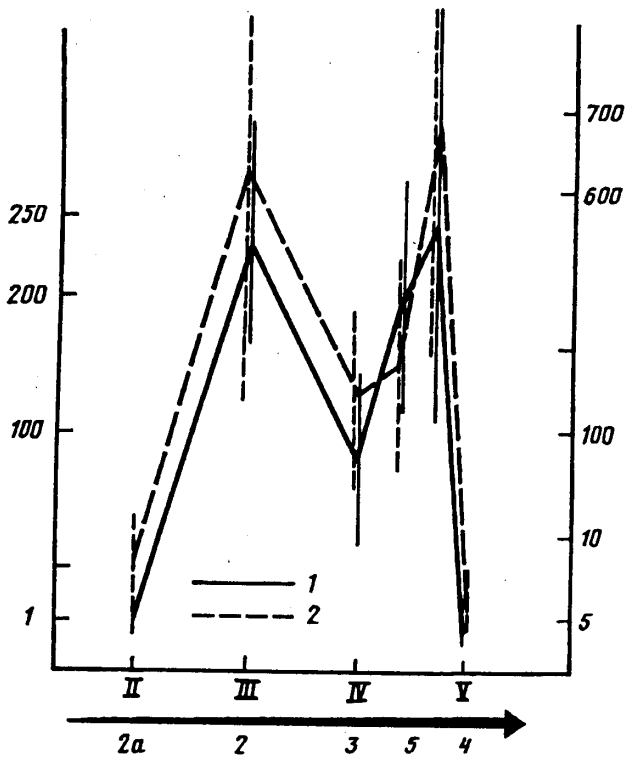


Рис. 3. Изменения биомассы и плотности поселений литоральных губок губы Ярнышной в зависимости от степени прибойности: 1 — биомасса, 2 — плотность поселений. Стрелкой показано укрупнение фрагментов каменистого грунта. По осям ординат слева — биомасса ( $г/м^2$ ); справа — плотность поселений ( $экз/м^2$ ); по оси абсцисс — степень прибойности (с указанием номеров станций)

Волновое воздействие оказывает существенное влияние на ориентацию губок на глыбовом субстрате. Особенно хорошо это можно проследить на примере наиболее массового в исследованном районе вида *Halichondria panicea*. В нижнем горизонте литорали, т. е. в районе наиболее активного воздействия волн, эти губки никогда не поселяются на обращенной к морю стороне глыбы. Чаще всего губки обрастают его боковые и нижние поверхности, а также заселяют узкие пространства между глыбами.

Механическое волновое воздействие в значительной мере влияет и на морфологию *H. panicea*. Так, в условиях высокой прибойности (от станции 2 до станции 5) у *H. panicea*, расположенных на боковых поверхностях глыб, можно обнаружить ряд морфологических особенностей, отличающих их от губок, обитающих в спокойных водах. Это — уплотнение тканей, уменьшение диаметров оскулярных отверстий при увеличении их количества, плотное прирастание дермальной мембраны к хоаносоме. Кроме того, тело *H. panicea* из прибойных участков имеет вид корки толщиной не более 2 см с редуцированными оскулярными выростами, а колонии губок из более спокойных участков могут формировать довольно массивное тело с пальцеvidными оскулярными трубками. У губок из прибойной зоны наблюдаются значительное сужение каналов ирригационной системы и более компактное расположение хоаноцитных камер по сравнению с *H. panicea* из затишных участков. Для них также свойственно увеличение количества скелетных элементов и связывающего их спонгина. Однако форма и размеры спикул, а также характер их расположения в различных участках тела губок существенных изменений не претерпевают. Упомянутые морфологические

Таблица 1

Зависимость биомассы ( $\text{г}/\text{м}^2$ ) и плотности поселений ( $\text{экз}/\text{м}^2$ ) губок от гидрологических сезонов в литоральных биоценозах Восточного Мурмана

Гидрологический сезон	Биомасса ( $\text{г}/\text{м}^2$ ) и ее доля (%) от биомассы биоценоза	Плотность поселений ( $\text{экз}/\text{м}^2$ ) и ее доля (%) от биомассы биоценоза
Лето (конец июня-август)	214,84±55,04 5,11±2,29	148,0±15,09 1,2±0,51
Осень (сентябрь-октябрь)	57,28±27,44 1,37±0,66	74,78±29,17 0,37±0,27
Зима (ноябрь-апрель)	322,9±85,14 15,99±8,30	84,1±50,72 1,21±0,42
Весна (май-июнь)	203,95±74,66 1,11±0,79	136,36±51,23 5,66±1,18

Таблица 2

Зависимость биомассы ( $\text{г}/\text{м}^2$ ) и плотности поселений ( $\text{экз}/\text{м}^2$ ) *Halichondria panicea* и *Leucosolenia complicata* от гидрологических сезонов в литоральных биоценозах Восточного Мурмана

Гидрологический сезон	Вид	Биомасса ( $\text{г}/\text{м}^2$ )	Плотность поселений ( $\text{экз}/\text{м}^2$ )
Зима (ноябрь-апрель)	<i>H. panicea</i>	229,49±113,12	150,78±118,11
	<i>L. complicata</i>	7,12±5,75	384,9±313,16
Весна (май-июнь)	<i>H. panicea</i>	99,16±38,84	37,57±15,69
	<i>L. complicata</i>	1,64±0,93	83,35±52,6
Лето (июнь-август)	<i>H. panicea</i>	106,94±32,7	15,78±2,58
	<i>L. complicata</i>	0,29±0,09	51,46±34,27
Осень (сентябрь-октябрь)	<i>H. panicea</i>	44,64±26,62	9,03±4,48
	<i>L. complicata</i>	4,98±2,35	70,81±13,57

и гистологические изменения были также отмечены у *H. panicea*, обитающих в литоральной зоне юго-восточной Аляски (Palumbi, 1984a, 1986).

Существенное влияние на распределение *H. panicea* и других видов губок на литорали исследованного района оказывают макрофиты (*Fucus vesiculosus*, *F. distichus*, *Palmaria palmata*, *Halosaccion ramentacium*, *Cladophora* sp. и другие). Густые заросли водорослей подобно одеялу покрывают колонии губок во время отлива, предохраняя их не только от обсыхания, но и от воздействия колебания температур.

Наблюдается четкая зависимость распределения литоральных губок и от освещенности. Так, *H. panicea* обычно не встречается на сильно освещенных участках, но заселяет преимущественно теневую сторону глыб. Такая ориентация обеспечивается прежде всего поведением личинок, которые предпочитают рассеянный свет и оседают главным образом на поверхностях с отрицательным уклоном (Иванова, 1981). От степени освещенности зависит и развитие в мезохиле *H. panicea* симбионтных одноклеточных водорослей: колонии, обитающие на боковой поверхности глыб, имеют зеленый или зеленовато-бурый цвет, а колонии, собранные из-под глыб или в темных нишах, как правило, имеют желтую или желто-оранжевую окраску.

Для анализа сезонных изменений биомассы и плотности поселений литоральных губок исследованного района в каждый из сезонов мы суммировали соответствующие количественные показатели всех видов, входящих в определенные биоценозы (табл. 1, рис. 4). Как видим, в летние месяцы средняя биомасса губок

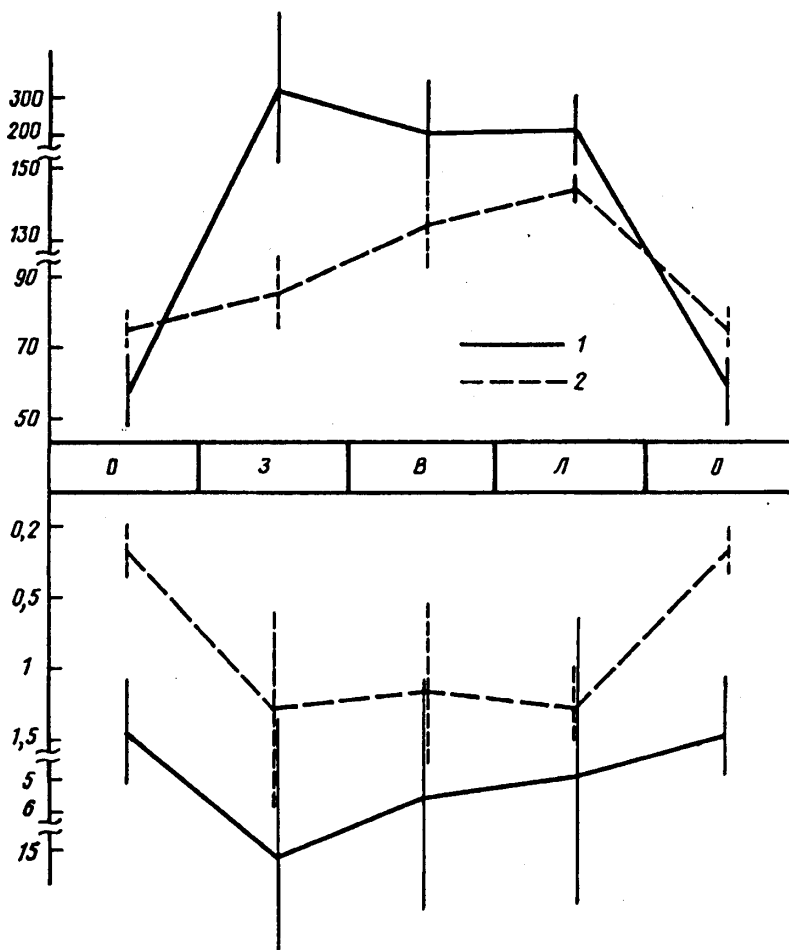


Рис. 4. Сезонные изменения биомассы, плотности поселений и их доли (%) в соответствующих суммарных показателях у губок литоральных биоценозов Восточного Мурмана: 1 — биомасса и доля ее участия в биоценозах; 2 — плотность поселений и доля ее участия в биоценозах. По осям ординат: вверху — биомасса ( $г/м^2$ ), плотность поселений ( $экз/м^2$ ) губок; внизу — доли (%) их участия в биоценозах; по оси абсцисс — сезоны года; з — зима, в — весна, л — лето, о — осень

довольно высока, а плотность поселений максимальна. При этом доля их в соответствующих показателях биоценозов довольно существенна. С наступлением осени, сопровождающейся понижением температуры, штормами и сокращением светового дня, средние показатели биомассы губок, плотности поселений и доли их участия в биоценозах понижаются. В дальнейшем, в период гидрологической зимы при незначительном повышении плотности поселений губок наблюдается резкий скачок их биомассы. Участие губок в суммарных показателях биоценозов также существенно повышается (рис. 4). В этот период они выходят в субдоминанты во многих литоральных биоценозах. Весной, при увеличении плотности поселений губок, их биомасса понижается.

Результаты наших наблюдений за анатомической и тканевой организацией, жизненными циклами двух наиболее массовых на литорали исследованных районов видов губок — *Leucosolenia complicata* и *Halichondria panicea* и уже известные факты (Анакина, 1977, 1981; Иванова, 1978, 1981) дают возможность понять причины, вызывающие сезонные изменения, отмеченные выше.

Начиная со второй половины гидрологической зимы (середина февраля — апрель) наблюдается резкое повышение плотности поселений и биомассы

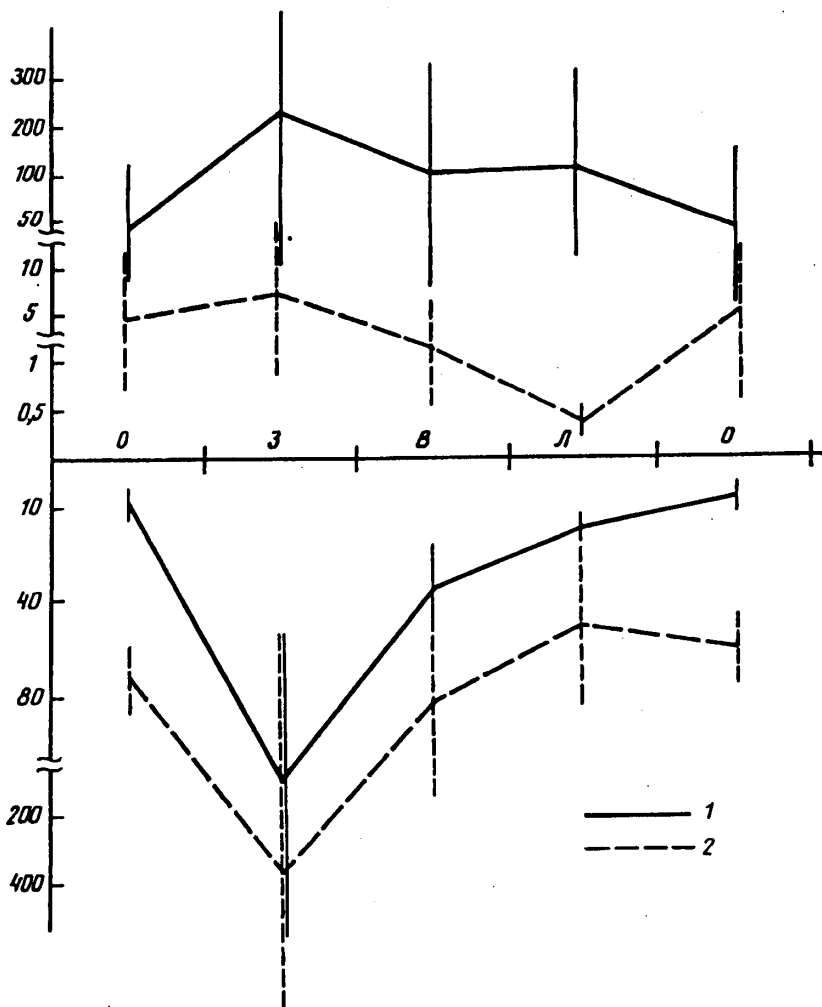


Рис. 5. Сезонные изменения биомассы и плотности поселений *Halichondria panicea* и *Leucosolenia complicata* в литоральных биоценозах Восточного Мурмана. 1 — *Halichondria panicea*, 2 — *Leucosolenia complicata*. По осям ординат: вверху — биомасса (г/м<sup>2</sup>), внизу — плотность поселений (экз/м<sup>2</sup>); по оси абсцисс — сезоны года

*H. panicea* (табл. 2). Это связано с тем, что в данный период происходят интенсивный рост особей новой генерации, а также развитие редуцированных фрагментов тела материнских колоний, оставшихся после их размножения (Иванова, 1978). В это же время отмечены максимальные количественные показатели *L. complicata* (табл. 2).

Гидрологической весной (май-июнь) размеры особей *H. panicea* практически не увеличиваются, что связано с началом их репродуктивного периода (гамето-генез). Снижение показателей плотности поселений *H. panicea* отчасти связано с тем, что отдельные близко расположенные колонии в состоянии срастаться друг с другом. Количественные показатели *L. complicata* также существенно снижаются (рис. 5).

Гидрологическим летом (конец июня — август) при наступлении благоприятных для губок трофических и температурных условий увеличение индивидуальных размеров губок прекращается. Это связано с активизацией альтернативных росту процессов гамето-генеза и эмбриогенеза у *H. panicea* и началом гамето-генеза у *L. complicata*.



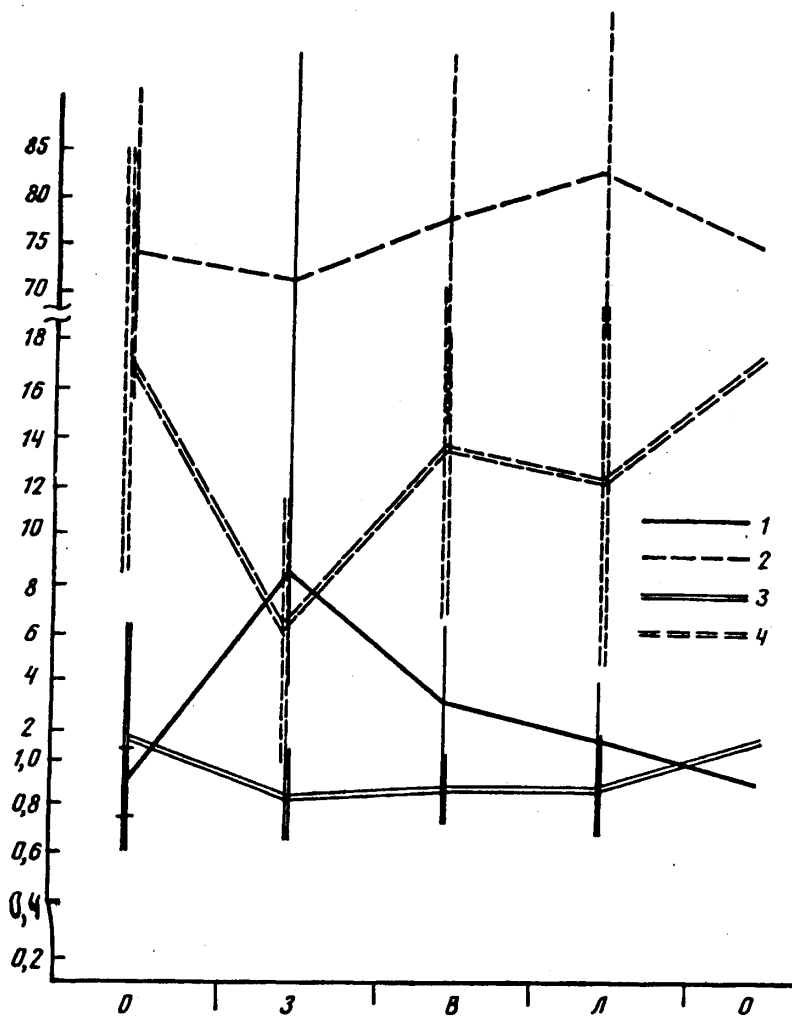


Рис. 6. Сезонные изменения доли (%) биомассы и плотности поселений губок и макрофитов в литоральных биоценозах Восточного Мурмана: 1 — доля биомассы губок, 2 — доля биомассы макрофитов, 3 — доля плотности поселений губок, 4 — доля плотности поселений макрофитов. По оси ординат — доля (%) биомассы и плотности поселений; по оси абсцисс — сезоны года

В начале гидрологической осени (сентябрь-октябрь) у *H. panicea* происходит массовый выход личинок, сопровождающийся глубокой редукцией всех материнских тканей (Иванова, 1978). В дальнейшем (октябрь-ноябрь) материнские колонии подвергаются полной деструкции. Плотность поселений и биомасса принимают минимальные за год значения. Следует заметить, что не редуцируются те колонии, которые по каким-либо причинам не принимали участия в половом размножении (Иванова, 1981). В отличие от *H. panicea* у *L. complicata* в осенние месяцы отмечается максимальное развитие колоний, приступающих к активному гамето- и эмбриогенезу.

В начале гидрологической зимы (декабрь-январь) начинается выход амфибластул *L. complicata*, причем, в отличие от *H. panicea*, материнские колонии не подвергаются редукции (Анакина, 1981). С конца декабря по февраль оставшиеся жизнеспособными фрагменты *H. panicea* испытывают морфо-физиологическую реконструкцию, медленно развиваясь в новые колонии. В этот же период начинается рост метаморфизирующих из личинок особей.

Вероятно, бурное развитие литоральной спонгиофауны в период гидрологической весны связано со вспышкой численности и биомассы фитопланктона и бактериопланктона, являющихся основной пищей губок. Так, количество фитопланктона гидрологической зимой в прибрежных водах Восточного Мурмана составляет  $500 \text{ кл.} \cdot \text{л}^{-1}$  при биомассе  $84 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$  в столбе воды (Бобров, 1985), а численность бактериопланктона достигает 10—15 тыс. клеток на 1 мл воды (Лимберг, 1941). Однако с мая по июнь литоральные губки (и в первую очередь *H. panicea*) частично вытесняются разросшимися в этот сезон макрофитами и гидроидами. Показатели сезонных изменений плотности поселений и биомассы литоральных макрофитов и губок подтверждают данное предположение (рис. 6). Об этом же свидетельствуют исследования ботаников, показавшие, что наиболее бурный рост литоральных водорослей приходится на период с апреля по июнь (Тиховская, 1948; Макаров, Шошина, 1986 и др.).

Таким образом, в литоральных глыбово-валунных биотопах Восточного Мурмана происходят закономерные сезонные изменения, при которых сильно разившиеся гидрологической зимой губки в весенне-летний период оказываются частично вытесненными макрофитами, причем деструкции подвергаются главным образом колонии, выходящие в верхние горизонты литорали. Впоследствии конкуренция между водорослями и губками снижается, благодаря чему плотность поселений и биомасса последних стабилизируются.

Результаты сопоставления жизненных циклов двух литоральных видов губок свидетельствуют как о разнообразии событий, происходящих в разные сезоны года, так и о различии типов полового морфогенеза губок. Причиной разновременности одних и тех же стадий размножения и в первую очередь выхода личинок является биогеографическая принадлежность видов. *H. panicea* — теплолюбивый, космополитный вид, а *L. complicata* — холодноводный высокобореально-арктический.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Изучение литоральных губок Восточного Мурмана показало, что их распределение и способ существования обусловлены рядом специфических особенностей изменчивой среды обитания приливо-отливной зоны. Для района Дальних Зеленцов оказалась справедливой отмеченная Гурьяновой с соавторами (1930) закономерность, выражающаяся в том, что влияние прибоя сказывается не только на горизонтальном распространении организмов по степени прибойности, но и на том, как они распределены на данном участке.

Распределение губок на литорали Восточного Мурмана прямо зависит от степени гидродинамической активности в среде обитания, которая является функцией силы и направления прибоя. Однако подобная зависимость касается лишь валунно-галечной россыпи. Как на скалах, так и на мягких или подвижных гравийно-галечных грунтах литоральные губки отсутствуют либо находятся в угнетенном состоянии. По мере увеличения степени гидродинамической активности плотность поселений и биомасса губок увеличивается, достигая максимума на литорали открытой бухты Аварийной.

Один из наиболее мощных факторов, ограничивающих распространение губок на литорали, — длительность осушения. Губки, не имеющие специальных приспособлений защиты от высыхания, не в состоянии находиться вне воды более 3 ч. Из восьми видов, обнаруженных на исследованных участках, только *H. panicea*, *Hymeniacidon caruncula* и *L. complicata* способны некоторое время существовать без воды. Аналогичные результаты были получены на литорали района Портсмута (Великобритания). Здесь из 21 вида губок, обитающих в приливо-отливной зоне, периодическому обсыханию подвергаются лишь два — *H. panicea* и *Hymeniacidon perleve* (Juniper, Steel, 1969).

Несомненно, что приспособление губок к существованию в приливо-отливной зоне должно было сопровождаться выработкой морфологических и физиологиче-

ских адаптаций. К морфологическим приспособлениям защиты от обсыхания можно отнести развитие более плотной дермальной мембраны, уменьшение диаметра и увеличение количества оскулумов у литоральных особей по сравнению с сублиторальными представителями вида, как это имеет место у *H. panicea* и *H. caruncula*. Физиологическими адаптациями можно считать способность губок при осушении или других неблагоприятных воздействиях сжимать поры и оскулярные отверстия, сужать просвет ирригационных каналов. Существенное значение имеет также своеобразная «физиологическая память», проявляющаяся в тех случаях, когда литоральные губки, помещенные в аквариум, сохраняют режим работы ирригационной системы, соответствующий периодам прилива и отлива в местах или естественного обитания (Elvin, 1979). Следует отметить, что все вышеуказанные рассуждения касаются исключительно демоспонгий. Известковые губки, за исключением *L. complicata*, как на литорали Мурмана, так и на побережье других морей почти никогда не подвергаются обсыханию (Гурьянова и др., 1930, 1930а; Burton, 1949; Juniper, Steel, 1969).

В процессе освоения губками литорали Восточного Мурмана существенную роль играют макрофиты. Во время отлива губки хорошо защищены ими от высыхания, а также от низких и высоких температур. Так, в Кольском заливе зимой при температуре воздуха  $-9,0^{\circ}\text{C}$  под слоем фукусов в верхнем горизонте литорали было  $-3,4^{\circ}\text{C}$ , а в нижнем горизонте  $-2,0^{\circ}\text{C}$  (Гурьянова, 1930). На побережье юго-восточной Аляски эту роль играют кораллиновые водоросли, тесные взаимоотношения которых с губками приобрели характер губочно-водорослевого комменсализма (Palumbi, 1985).

Одним из наиболее мощных селективных факторов на литорали можно считать температуру. Здесь она характеризуется сильными и резкими суточными и сезонными колебаниями. На литорали Кольского залива суточная амплитуда достигает  $27^{\circ}\text{C}$  (Гурьянова и др., 1930). На атлантическом побережье США (штат Орегон) литоральная губка *Haliclona permolis* может подвергаться суточным колебаниям температуры до  $25^{\circ}\text{C}$  (Elvin, 1976). По мнению Ортона (Orton, 1920), изучавшего сезонные изменения литоральных беспозвоночных, в том числе и губок, температура в конечном счете является наиболее важным фактором, влияющим на сезонные изменения литоральных организмов.

Интересно, что при зимних морозах губки во время отлива переносят сильное промерзание. Так, особи *H. panicea* в среднем и верхнем горизонтах литорали исследованных нами районов зимой и весной подвергаются охлаждению до  $-15^{\circ}\text{C}$  в течение 2—3 ч. При этом губки промерзают настолько, что при срезании их ножом крошатся. Однако вскоре после погружения под воду особи *H. panicea* приступают к нормальной жизнедеятельности.

Сезонные и суточные колебания солёности также сильно влияют на распределение литоральных губок. Губки литорали Восточного Мурмана в состоянии переносить довольно широкий диапазон солёности. Так, в литоральных ваннах *H. panicea* переносит колебания солёности от 27,29 до 40,16‰, *L. complicata* — от 26,36 до 34,04‰, а *Sycon utriculus* — от 27,29 до 62,41‰ (Жюбикас, 1969). К сожалению, до сих пор еще не изучены механизмы осморегуляции губок. Поэтому мы не можем объяснить, как эти животные, лишённые защитных оболочек, переносят гипосмотическое состояние в период ливней и гиперосмотическое — во время отлива, когда происходят перегрев их и подсыхание.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Анакина Р. П., 1977. Новые данные по развитию известковых губок рода *Leucosolenia*// Всесоюз. конф. по морск. биол. Тезисы докл. Владивосток. С. 11—13.—1981. Эмбриональное развитие баренцевоморской губки *Leucosolenia complicata* Mont. (Calcarea)// Морфогенез у губок. Л.: Изд. ЛГУ. С. 52—58.—1988. Начальные стадии оплодотворения баренцевоморской губки *Leucosolenia complicata* Mont. (Calcispongiae, Leucosoleniida)// Губки и книдарии. Л.: Изд. Зоол. ин-та АН СССР. С. 8—12.

- Бобров Ю. А., 1985. Продукционный цикл фитопланктона в прибрежной зоне Баренцева моря// Жизнь и условия ее существования в пелагиали Баренцева моря. Апатиты. С. 110—116.
- Гурьянова Е. Ф., Закс И. Г., Ушаков П. В., 1928. Литораль Кольского залива. Ч. I. Описание основных площадок литорали//Тр. Ленингр. о-ва естествоиспыт. Т. 58. Вып. 2. С. 89—140.—1929. Литораль Кольского залива. Ч. II. Сравнительное описание литорали Кольского залива на всем его протяжении//Там же. Т. 59. Вып. 2. С. 47—147.—1930. Литораль Кольского залива. Ч. III. Условия существования на литорали Кольского залива//Там же. Т. 60. Вып. 2. С. 17—101.—1930а. Литораль Западного Мурмана//Исслед. фауны морей СССР. Л.: Изд-во АН СССР. Вып. 11. С. 47—104.
- Ересковский А. В., Репин К. П., 1990. Зависимость распространения губок от гидродинамической активности на литорали Восточного Мурмана//Экология, воспроизводство и охрана биоресурсов морей Северной Европы. Тезисы докл. Мурманск, С. 122—124.
- Жюбикас И. И., 1969. Экологические характеристики некоторых животных, обитающих в «морских ваннах» Восточного Мурмана//Зоол. журн. Т. 48. Вып. 5. С. 635—641.
- Иванова Л. В., 1978. Морфогенетические процессы и сезонные изменения анатомической и тканевой организации беренцевоморской губки *Halichondria panicea* (Pallas)//Арх. анат., гистол. и эмбриол. Т. 75. № 10. С. 62—72.—1981. Жизненный цикл беренцевоморской губки *Halichondria panicea* (Pallas)//Морфогенезы у губок. Л.: Изд. ЛГУ. С. 59—73.
- Константинов А. С., 1967. Общая гидробиология. М.: Высшая школа. С. 1—431.
- Кусакин О. Г., 1977. Население литорали//Океанол. Биол. океана. Т. 1. Вертикальное распределение жизни в океане. М.: Наука. С. 174—178.—1977а. Литоральные сообщества//Океанол. Биол. океана. Т. 2. Биол. продуктивность океана. М.: Наука. С. 111—133.
- Лимберг Е. Л., 1941. Численность бактерий и бактериальные процессы в прибрежном районе Баренцева моря//Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 7. № 2. С. 221—239.
- Макаров В. П., Шошина Е. В., 1986. Водоросли-макрофиты Баренцева моря//Жизнь и условия ее существования в бентали Баренцева моря. Апатиты. С. 52—67.
- Тиховская З. П., 1948. Сезонные циклы развития фукоидов на Восточном Мурмане//Памяти акад. С. А. Зернова. М.—Л.: Изд-во АН СССР. С. 94—107.
- Хайлов К. М., Завалко С. Е., Кавардаков С. А., Рабинович М. А., 1988. Изготовление и применение гипсовых структур для регистрации физико-химического взаимодействия тела с движущейся водой в мелкомасштабном пространстве//Экол. моря. Т. 30. С. 83—89.
- Широколов В. Н., 1970. Особенности суточных колебаний солености в губах Восточного Мурмана двух типов//Природа и х-во Севера. Мурманск: Мурманск. книж. изд-во. Вып. 4. С. 98—99.—1980. Характеристика прибрежных вод Мурмана//Физ.-хим. условия формирования биол. продуктивности Баренцева моря. Апатиты. С. 3—10.
- Burton M., 1949. Observation on littoral sponges, including supposed swarming of larval, movement and coalescens in mature individuals, longevity and death//Proc. Zool. Soc. London. V. 118. P. 893—915.
- Elvin D., 1976. Seasonal growth and reproduction of an intertidal sponge *Haliclona permolis* (Bow.)//Biol. Bull. V. 151. P. 108—125.—1979. The relationship of seasonal changes in the biochemical components to the reproductive behavior of the intertidal sponge *Haliclona permolis*//Biol. Bull. V. 156. P. 47—61.
- Juniper A. J., Steel R. D., 1969. The intertidal sponges of the Portsmouth area//J. nat. Hist. V. 3. P. 153—163.
- Muss B. J., 1968. A field method for measuring «exposure» by means of plaster balls//Sarsia. V. 34. P. 68—75.
- Orton J. H., 1920. Sea-temperature, breeding and distribution of marine animals//J. Marine Biol. Assoc. U. K. V. 12. P. 339—366.
- Palumbi S. R., 1984. Measuring intertidal wave forces//J. Marine Biol. Ecol. V. 81. P. 171—179.—1984a. Tactics of acclimation: morphological changes of sponges in an unpredictable environment//Science. V. 225. № 4669. P. 1478—1480.—1985. Spatial variation in an alga-sponge commensalism and the evolution of ecological interactions//Amer. Natur. V. 126. № 2. P. 267—274.—1986. How body plans limit acclimation: responses of a demosponge to wave force//Ecology. V. 67. № 1. P. 208—214.

A. V. ERESKOVSKY  
ON THE POPULATION STRUCTURE AND DISTRIBUTION OF SPONGES  
IN THE TIDAL ZONE OF EASTERN MURMAN

*Biological Institute, State University of St.-Petersburg Russia*

S u m m a r y

The results of seasonal observations on sponges from intertidal biocenoses of Eastern Murman are given. 8 species of littoral sponges were found. The force of surf; bottom relief and hydrodynamical activity correlated with the latter, and the size of bottom particles are the most important abiotic factors influencing the distribution of littoral sponges. The maximum index of mean biomass of the sponges ( $322,9 \pm 85,14$  g/m) was noted in hydrological winter, the maximum abundance ( $148,0 \pm 15,09$  sp/m) — in hydrological summer; the minimum indices  $57,28 \pm 27,44$  g/m and  $74,78 \pm 29,17$  sp/m resp.) were observed in hydrological autumn. The close correlation between the seasonal changes in the abundance, biomass, anatomical and histological structure and the peculiarities of life cycles of the sponges as well as the seasonal changes in numerical parameters of intertidal macrophytes was revealed using the example of the most abundant species *Halichondria panicea* and *Leucosolenia complicata*.