

ЗООЛОГИЯ

УДК 593.4 : 591.5(268.45/46)

А. В. Ересковский

МАТЕРИАЛЫ К ПОЗНАНИЮ ФАУНЫ ГУБОК БЕЛОГО И БАРЕНЦЕВА МОРЕЙ.

4. Вертикальное распределение

В силу особенностей организации и жизнедеятельности губок как неподвижных бентосных организмов их вертикальное распределение определяется главным образом гидродинамическими условиями, преобладающими в том или ином диапазоне глубин, а также скоррелированными с ними рельефом дна, характером грунта и придонным содержанием органического вещества. На особенностях вертикального распределения губок отражается и их биогеографическая природа. Термопатия отдельных видов позволяет им обитать на тех глубинах, которые омываются водами с определенными температурными характеристиками [Ересковский А. В., 1989, 1994б].

Данная работа была проведена с целью изучения приуроченности различных видов губок и их биогеографических групп к тем или иным батиметрическим зонам, а также для выяснения закономерностей количественного распределения спонгиозауны в зависимости от глубин в различных районах Белого и Баренцева морей.

Материалы и методы. Основу имеющегося в нашем распоряжении материала составили обширные коллекции Зоологического института РАН, Мурманского морского биологического института РАН и Беломорской биологической станции МГУ (подробнее см. [Ересковский А. В., 1993]). Основой для описания количественного распространения губок по акватории Баренцева моря послужили материалы бентосной съемки ПИНРО 1968—1970 гг. и собственные сборы автора в 1987—1988 гг. Кроме того, были использованы литературные данные [Зенкевич Л. А., 1927; Филатова З. А., 1938; Броцкая В. А., Зенкевич Л. А., 1939; Лейбсон Р. Г., 1939; Зацепин В. И., 1962; Зацепин В. И., Риттих Л. А., 1968а, б; Пропп М. В., 1966, 1971; Пушкин А. Ф., 1968; Голиков А. Н., Аверинцев В. Г., 1977]. Информация о количественном распределении губок в Белом море была почерпнута из траловых карточек бентосной съемки, проведенной экспедицией ММБИ на НТС «Помор» в 1983 г. и экспедицией ББС МГУ на э/с СЧС-2032 в 1987 г. Дополнительная информация была получена из литературных источников [Зенкевич Л. А., 1927; Гурвич Г. С., 1934; Иванова С. С., 1957; Броцкая В. А. и др., 1963; Кудерский Л. А., 1966; Мягков Г. М., 1975, 1978; Луканин В. В. и др., 1984; Голиков А. Н. и др., 1984, 1985, 1988; Наумов А. Д. и др., 1986а, б, 1987].

С целью сравнительно-экологического анализа в Баренцевом море было выделено пять районов, отличающихся своеобразием гидрологических и физико-химических условий (рис. 1, А) [Ересковский А. В.,

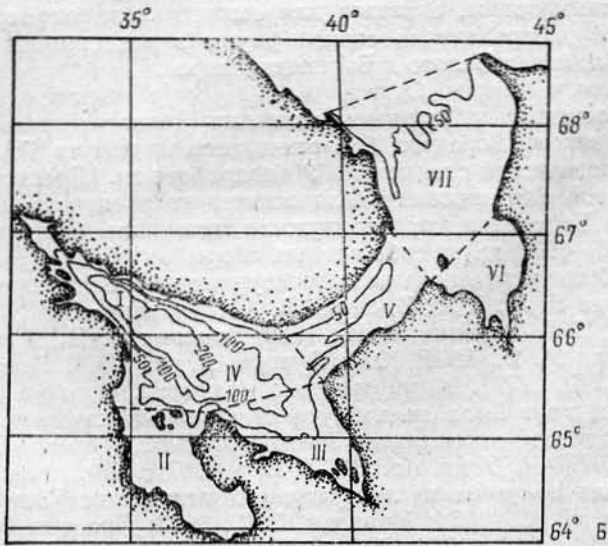
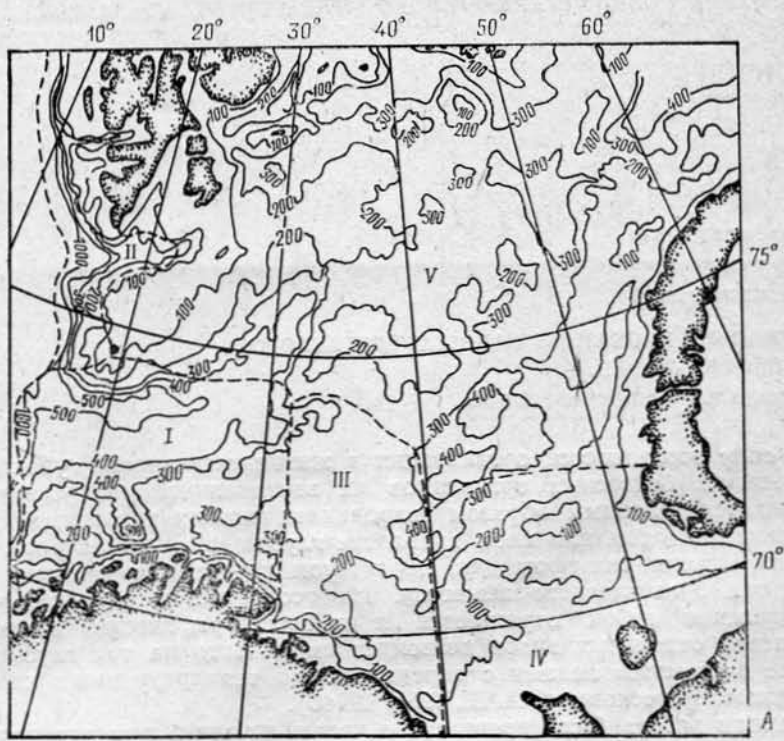


Рис. 1. Батиметрические карты-схемы Баренцева (А) и Белого (Б) морей.

Пунктиром обозначены районы морей, использованные при сравнительно-экологическом анализе. В Баренцевом море: I — юго-западный; II — западно-шпицбергенский; III — восточно-мурманский; IV — юго-восточный; V — северный и северо-восточный районы. В Белом море: I — Кандалякшский з-в; II — Онежский з-в; III — Двинский з-в; IV — Бассейн; V — Гордо; VI — Мезенский з-в; VII — Воронка.

1994а]. В Белом море использовались для сравнения формально выделяемые районы и заливы: Кандалакшский, Онежский, Двинский, Мезенский заливы, Бассейн и Горло (рис. 1, Б).

При оценке сходства фаун различных районов использовались формулы:

Симпсона [Simpson G. G., 1943], позволяющая оценить, насколько фауна, меньшая по объему, включается в большую:

$$I_s = \frac{C}{D_{\min}} \cdot 100\%, \quad (1)$$

Кульчинского [Kulczynski S., 1927], представляющая собой среднее арифметическое из сходства менее разнообразного по видам участка с более разнообразным:

$$I_k = \left(\frac{1}{D_{\min}} + \frac{1}{D_{\max}} \right), \quad (2)$$

где D_{\min} — меньшее, D_{\max} — большее число видов в двух любых сравниваемых выборках, C — число общих видов в этих выборках. Сходство более 50% считалось критерием для объединения выборок. При кластерном анализе сходство состава фаун определялось по формуле (2).

При изучении вертикального распределения губок за основу мы взяли схему деления глубин Мирового океана на вертикальные зоны, предложенную Е. Форбсом и С. Хенли [Forbes E., Hanley S., 1853] и несколько видоизмененную А. Н. Голиковым [1980, 1982]. Принятая схема основывается главным образом на особенностях распределения физико-химических условий в сочетании со специфическими формами растений и животных, а также с учетом расположения водных масс. Учитывая гидрологические и биологические особенности Белого моря, данная схема была частично видоизменена для него рядом авторов [Бабков А. И., Голиков А. Н., 1984; Федяков В. В., 1986]. Принятая схема выглядит следующим образом: 1) литоральная (приливо-отливная) зона [Forbes E., Hanley S., 1853]; 2) циркумлиторальная или ламинариевая зона [Forbes E., Hanley S., 1853] от 0 до 25—27 м. В районе нижней границы этой зоны в весенне-летний период в умеренных водах располагается термоклин. В Белом море в пределах циркумлиторали, занимающей глубины до 12—15 м, размещается верхний слой атлантической высокобореальной водной массы; 3) медианная или кораллиновая зона [Forbes E., Hanley S., 1853] от 25—27 до 55—70 м — нижняя граница летнего прогрева в умеренных водах. В Белом море в пределах медианной зоны на глубинах от 12—15 до 25—35 м располагается нижний слой атлантической высокобореальной водной массы; 4) инфрамедианная или афитальная зона [Forbes E., Hanley S., 1853] от 55—70 до 150—200 м — слой зимнего охлаждения. В Белом море от 25—35 до 150—200 м находится верхний слой беломорской модификации поверхностной арктической водной массы; 5) батимальная зона [Appellöf A., 1912] подразделяется на верхнюю батималь (от 150—200 до 500 м) и нижнюю батималь (от 500 до 1500—2000 м). Для Белого моря выделена зона внутришельфовой депрессии — псевдобатималь [Андрияшев А. П., 1974] — от 150—200 до 340 м.

Все виды губок мы разделили по приуроченности к вертикальным зонам на три группы: 1) стенобатные — обитающие в одной вертикальной зоне; 2) относительно эврибатные — обитающие в двух смежных зонах; 3) эврибатные — обитающие более чем в двух зонах.

Результаты. Ниже мы приводим список видов баренцовоморских губок по батиметрическим зонам.

I. Стенобатные — 35 видов (28%):

а) стенобатные циркумлиторальные виды (0—25/27 м) — 3 (2,4%): *Ectyodoryx olgae*, *Terpios fugax*, *Cliona vastifica*;

б) стенобатные медианные (25/27—55/70 м) — 3 (2,4%): *Hymedesmia raupertas*, *Ectyodoryx olygocantha*, *E. derjugini*;

в) стенобатные инфрамедианные (55/70—150—200 м) — 7 (5,6%): *Latrunculia triloba*, *Tetilla sibirica*, *Hymedesmia procumbens*, *Hymera-phia stellifera*, *Microciona heterotoxa*, *Lissodendoryx fragilis*, *Haliclona ventillabrum*;

г) стенобатные верхнебатнальные (150/200—500 м) — 18 (14,4%): *Asconema setubalense*, *Pachastrella montilifera*, *Axinella vermiculata*, *Raphidotheca arctica*, *Asbestopluma bichamatifera*, *A. infundibulum*, *A. lycopodium*, *Chondrocladia concretescens*, *Coelosphaera appendiculata*, *Cornulum textile*, *Esperiopsis villosa*, *Anchinoe roemeri*, *A. arneseni*, *Lissodendoryx lundbecki*, *Hymedesmia trichoma*, *H. truncata*, *Gellius flagellifer*, *G. primitivus*;

д) стенобатные батнальные (150/200—1500/2000 м) — 4 (3,2%): *Pseudosuberites hyalinus*, *Tetilla infrequens*, *Melonanchora elliptica*, *Lissodendoryx complicata*.

II. Относительно эврибатные — 42 вида (33,6%):

а) литорально-циркумлиторальные (литораль — 25/27 м) — 3 (2,4%): *Hymeniacion caruncula*, *Halisarca dujardini*, *Leucosolenia complicata*;

б) медианно-инфрамедианные (25/27—150/200 м) — 3 (2,4%): *Mycale thamatochela*, *Isodictya palmata*, *Haliclona gracilis*;

в) инфрамедианно-верхнебатнальные (55/70—500 м) — 26 (20,8%): *Oscarella lobularis*, *Sphaerotylus borealis*, *Stryphnus ponderosus*, *Tetilla polyura*, *Axinella ventillabrum*, *Mycale lingua*, *Oxymycale intermedia*, *Asbestopluma cupressiformis*, *Biemna variantia*, *Tyloidesma rosea*, *Esperiopsis forcipula*, *Isodictya flabelliformis*, *Coelosphaera physa*, *Myxilla brunnea*, *M. fimbriata*, *Forcepia fabricans*, *Artemisina appolinus*, *A. foliata*, *Iotrochota rotulancora*, *Hymedesmia similis*, *H. verrucosa*, *Haliclona schmidti*, *Gellius jugosus*, *G. porosus*, *G. varius*, *Spongionella carteri*;

г) инфрамедианно-батнальные (55/70—1200/2000 м) — 10 (8%): *Trichasterina borealis*, *Stylocordyla borealis*, *Stelletta normani*, *Geodia barretti*, *G. macandrevii*, *G. phlegraei*, *Axinella rugosa*, *Asbestopluma pennatula*, *Hamacantha implicans*, *Hymedesmia occulta*.

III. Эврибатные — 48 видов (38,4%):

а) литорально-верхнебатнальные (лит. — 500 м) — 5 (4%): *Halichondria panicea*, *Sycon utriculus*, *S. ciliatum*, *Clathrina blanca*, *Leucandra valida*;

б) циркумлиторально-инфрамедианные (0—150/200 м) — 8 (6,4%): *Mycale lobata*, *Microciona armata*, *Hymedesmia dermatata*, *H. irregularis*, *Hymeniacion assimilis*, *Crellomima imparidens*, *Grantessa kuekenthali*, *Grantia mirabilis*;

в) медианно-верхнебатнальные (25/27—500 м) — 24 (19,2%): *Polymastia grimmaldi*, *P. robusta*, *P. hemisphaericum*, *Vosmaeria crustacea*, *Sphaerotylus schoenus*, *Suberites carnosus*, *S. domuncula ficus*, *S. d. spermatozoon*, *S. montiniger*, *Tethya aurantium*, *Phakellia cribrosa*, *P. arctica*, *P. bowerbanki*, *Esperiopsis typichela*, *Iophon piceus*, *Lissodendoryx diversichela*, *Artemisina arcigera*, *Plocamionida ambigua*, *Grayella pyrula*, *Tedania suctoria*, *Haliclona aqueductus*, *H. cinerea*, *Dysidea fragilis*, *Sycon arcticum*;

г) циркумлиторально-верхнебатнальные (0—500 м) — 6 (4,8%): *Polymastia bursa*, *P. mammillaris*, *Myxilla incrustans*, *Lissodendoryx indistincta*, *Halichondria sitiens*, *Grantessa gracilis*;

д) циркумлиторально-нижнебатнальные (0—1200/2000 м) — 5

(4%): *Polymastia ueberrima*, *Quasilina brevis*, *Tentorium semešuberites*, *Tetilla cranium*, *Thenea muricata*.

Список батиметрических групп беломорских губок:

I. Стенобатные — 8 видов (17%):

а) стенобатные медианные (12/15—25/35 м) — 2 (4,2%): *Hymedesia longurius*, *Aplysilla glacialis*;

б) стенобатные инфрамедианные (25/35—150/200 м) — 6 (12,8%): *Polymastia ueberrima*, *Suberites domuncula spermatozoon*, *Artemisia arcigera*, *Esperiopsis typichela*, *Ectyodoryx derjugini*, *Leucandra valida*.

II. Относительно эврибатные — 8 видов (17%):

а) циркумлиторально-медианные (0—25/35 м) — 2 (4,2%): *Polymastia robusta*, *Clathrina blanca*;

б) медианно-инфрамедианные (12/15—150/200 м) — 6 (12,8%): *Polymastia grimmaldi*, *Suberites montiniger*, *Tethya aurantium*, *Gellius jugosus*, *G. angulatus*, *Dysidea fragilis*.

III. Эврибатные — 31 вид (66%):

а) литорально-медианные (лит — 25/35 м) — 1 (2,1%): *Halisarca dujardini*;

б) литорально-инфрамедианный (лит — 150/200 м) — 1 (2,1%): *Leucosolenia complicata*;

в) циркумлиторально-инфрамедианные (0—150/200 м) — 25 (53,3%): *Polymastia mammillaris*, *Sphaerotylus borealis*, *Vosmaeria crustacea*, *Cliona vastifica*, *Suberites domuncula ficus*, *S. carnosus*, *Terpios fugax*, *Phakellia cribrosa*, *Haliclona gracilis*, *Gellius primitivus*, *Mycale thaumatochela*, *Hymedesia irregularis*, *Humeraphia stellifera*, *Crello-mima imparidens*, *Isodictya palmata*, *Myxilla incrustans*, *M. brunnea*, *Iophon piceus*, *Microciona armata*, *M. heterotoxa*, *Plocamionida ambigua*, *Haliclondria sitiens*, *Sycon ciliatum*, *Grantessa kuekenthali*, *Grantia mirabilis*;

г) литорально-псевдобатинальный (лит — 340 м) — 1 (2,1%): *Haliclondria panicea*;

д) циркумлиторально-псевдобатинальные (0—340 м) — 3 (6,4%): *Haliclona aqueductus*, *H. cinerea*, *Mycale lobata*.

Таким образом, губки Баренцева моря почти поровну делятся на стенобатных (28%), относительно эврибатных (33,6%) и эврибатных (38,4%). Если же основываться на строгом определении эврибатности, то получается, что последние почти втрое превышают по числу видов количество стенобатных губок. В Белом море доля стенобатных видов (17%) значительно уступает эврибатным (66%) видам.

Наиболее предпочтительными для баренцевоморских демоспонгий оказались верхнебатинальная (98 видов) и инфрамедианная (94 вида) вертикальные зоны. Для этих зон также характерно и максимальное количество стенобатных видов (18 и 7 соответственно) (рис. 2, а). Наименее заселенными оказались крайние вертикальные зоны — литораль (8 видов) и нижняя батиналь (19 видов).

Губки Белого моря чаще всего встречаются на глубинах от 10 до 40 м, т. е. в медианной зоне (рис. 2, б). Минимальное количество видов отмечено в псевдобатинали (4 вида) и на литорали (3 вида).

Применение метода кластерного анализа позволило выявить для демоспонгий Баренцева моря два фаунистических комплекса. Первый объединяет виды, обитающие от медианной зоны до нижней батинали, а второй — литоральные и циркумлиторальные виды (рис. 3). Таким образом, для класса Demospongiae граница между двумя комплексами в Баренцевом море проходит на глубинах около 23—30 м. Разрыв на небольших глубинах, т. е. на границе циркумлиторальной и медианной вертикальных зон, можно, вероятно, объяснить наличием на этих глубинах термоклина. С другой стороны, это может быть обусловлено тем,

что на глубинах 25—30 м проходит граница водолазных и корабельных сборов. По данным каталогов, хранящихся в Зоологическом институте РАН, на эти глубины приходится меньше всего бентосных станций в Баренцевом море.

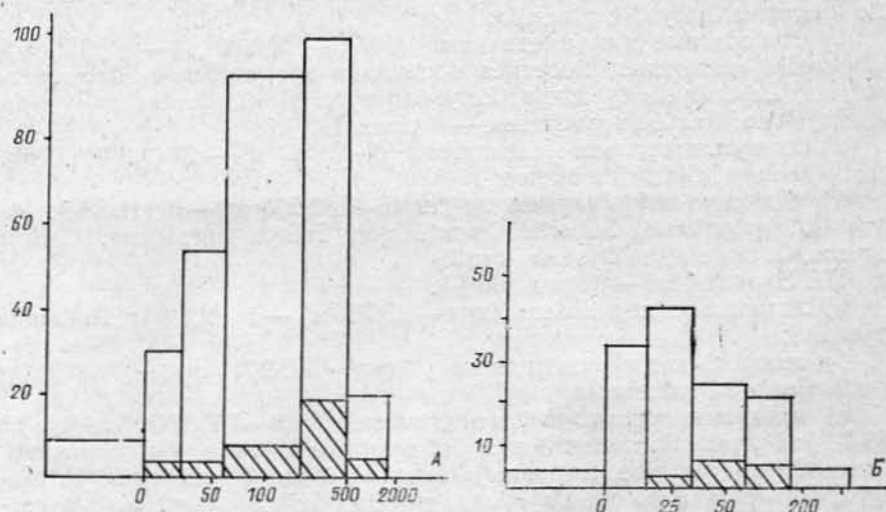


Рис. 2. Распределение видов губок в зависимости от глубины их обитания в Баренцевом (а) и Белом (б) морях.

По оси ординат — число видов; по оси абсцисс — глубина, м (масштаб логарифмический). Штриховкой показано количество специфичных для данного диапазона глубин видов.

Анализ сходства беломорской спонгиофауны различных вертикальных зон выявил крупный фаунистический комплекс, распространяющийся от циркумлиторали до инфрамеднали (таблица). Из расчета по методу включения следует, что виды, входящие в различные вертикальные зоны, полностью или почти полностью входят в состав всех других зон. Следовательно, для большинства беломорских губок нет жесткой привязанности к какой-либо из вертикальных зон, границы между стенобатными и эврибатными видами размыты.

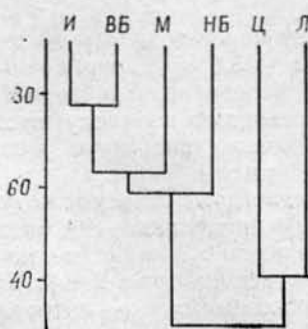


Рис. 3. Дендрограмма сходства (%) состава фауны губок в разных вертикальных зонах Баренцева моря.

По оси ординат — сходство состава видов, %. Л — литораль; Ц — циркумлитораль; М — медналь; И — инфрамедналь; ВБ — верхняя батналь; НБ — нижняя батналь.

Рассмотрим вертикальное распределение основных биогеографических групп губок в различных районах Баренцева моря.

В мелководной слабо заселенной губками юго-восточной части Баренцева моря максимальное их количество приходится на глубины 40—125 м. Бореально-арктические виды, доля которых от общего числа видов губок не бывает ниже 60%, значительно преобладают на всех глубинах этого района

(рис. 4, а). Бореальные виды распространены от медиали до верхней батнали (25—250 м), максимальное их количество приходится на глубины 60—170 м. Наконец, арктические виды, составляющие незначи-

Сходство (I_k) и включение (I_s) видového состава губок различных вертикальных зон Белого моря

I_k	I_s				
	1	2	3	4	5
1	3	100	100	66,7	33,3
2	54	33	100	90,9	100
3	53,1	89,7	41	87,8	100
4	35,4	81,6	87,1	41	100
5	29	56	54,9	54,9	4

Примечание. 1 — литораль, 2 — циркумлитораль, 3 — медиаль, 4 — инфрамедиаль, 5 — псевдобатналь. По диагонали — число видов, отмеченных в вертикальной зоне.

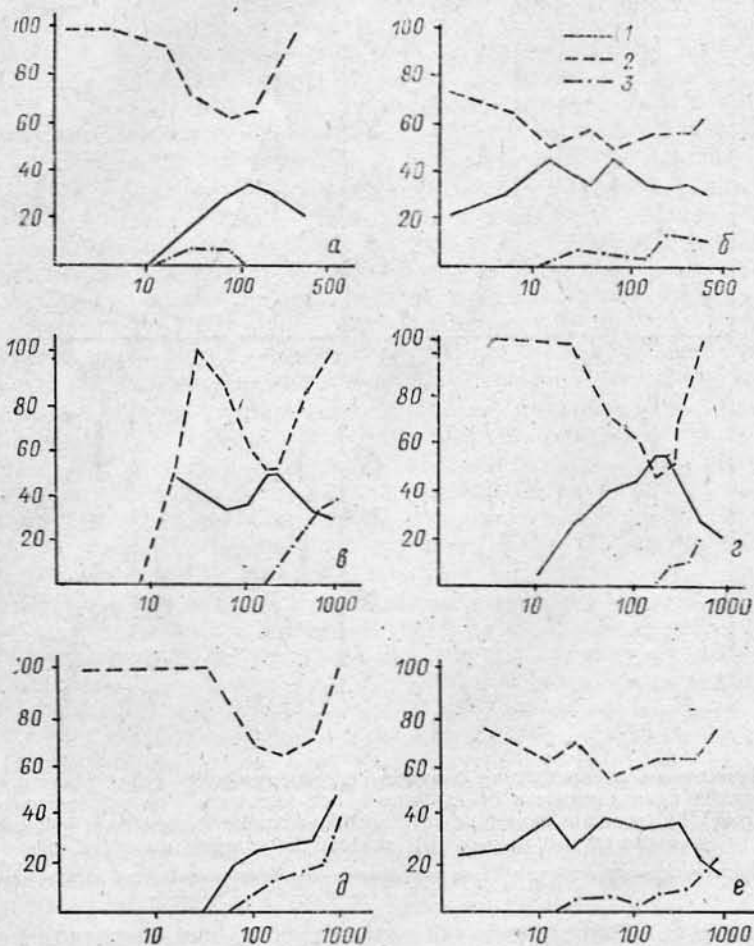


Рис. 4. Зависимость долевого участия (%) губок различной биогеографической природы от глубины в разных районах Баренцева моря.

a — юго-восточный р-н; *б* — восточно-мурманский р-н; *в* — юго-западный р-н; *г* — западно-шпицбергенский р-н; *д* — северный и северо-восточный р-ны; *е* — все Баренцево море. По оси ординат — доля видов, %; по оси абсцисс — глубина, м (масштаб логарифмический). 1 — бореальные виды; 2 — бореально-арктические; 3 — арктические.

тельную долю (8,3%), обитают в узком диапазоне глубин от 30 до 70 м.

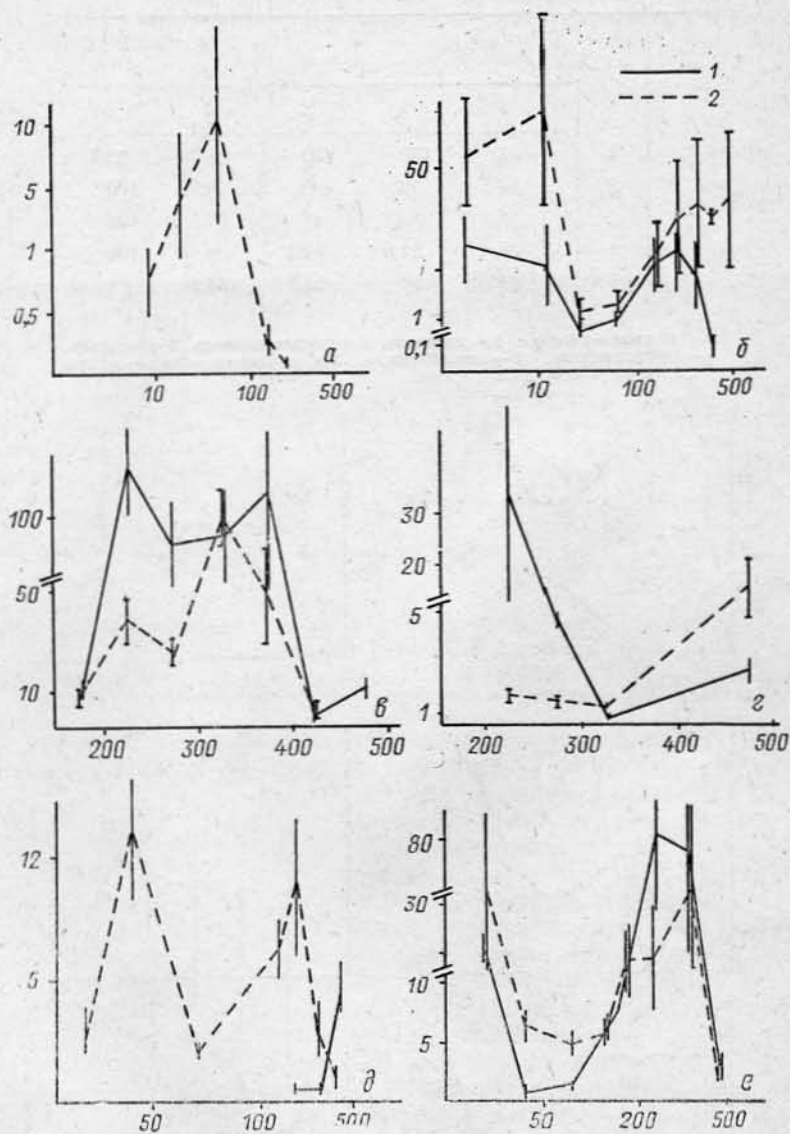


Рис. 5. Зависимость распределения биомассы баренцевоморских губок различной биогеографической принадлежности от глубины в юго-восточном р-не (а), восточно-мурманском р-не (б), юго-западном р-не (в), западно-шпицбергенском р-не (г), северном и северо-восточном р-не (д), во всем Баренцевом море (е).

По оси ординат — биомасса губок, г/м²; по оси абсцисс — глубина, м (масштаб логарифмический). 1 — бореальные виды; 2 — бореально-арктические.

Данные по распределению биомассы губок в юго-восточном районе относятся лишь к бореально-арктическим видам. Максимальная биомасса губок, как и количество видов, отмечена в диапазоне глубин от 35 до 100 м и составляет $9,5 \pm 4,7$ г/м² (рис. 5, а). На этих же глубинах биомасса губок имеет и наибольшую долю в биоценозах — $7,2 \pm 3,6\%$.

Район Восточного Мурмана характеризуется сложным изрезанным рельефом дна, многообразием физико-химических и географических факторов. Для района обычны небольшие глубины от 100 до 170—200 м. Наиболее предпочтительными для губок оказались глубины от 75 до 300 м. Доля бореально-арктических видов, как и в предыдущем районе, преобладает во всех вертикальных зонах до 350 м (рис. 4, б). Бореальные виды также равномерно распределены по глубинам. Виды арктической природы встречаются на глубинах от 27 до 350 м с максимумами в пределах 25—50 м и 150—200 м (рис. 4, б). Довольно высокий процент арктических видов на глубине 25—50 м можно объяснить тем, что почти все они обнаружены в фиордовых губах ковшового типа, характеризующихся постоянными низкими температурами.

Наибольшую роль в биоценозах Восточного Мурмана губки бореально-арктической природы играют в зоне циркумлиторали с максимальными показателями $74,04 \pm 42,4$ г/м², а также в диапазоне глубин от 150 до 350 м ($40,36 \pm 25,9$ г/м²) (рис. 5, б). Уступающие по видовому разнообразию бореальные губки проявляют более низкие показатели биомассы на всех глубинах. Их максимум отмечен в циркумлиторали (19,9 г/м²) и на 100—170 м (17,2 г/м²). В целом же наибольших биомасс губки Восточного Мурмана достигают в пределах глубин 100—150 м и 200—250 м, составляя соответственно 74,0 и 68,9 г/м². Доля биомассы губок в биоценозах начиная с 40 м постепенно возрастает до $29,4 \pm 9,9\%$ на 150—200 м и до $52,5 \pm 13,1\%$ на 300—350 м.

Для юго-западного района Баренцева моря характерны средние глубины от 150 до 300 м. Благодаря проходящему здесь мощному Нордкапскому течению район характеризуется относительно высокой среднегодовой температурой (+4,5°С) и активной динамикой вод. Наибольшее количество видов приходится на глубины 170—420 м. Распределение губок различной биогеографической принадлежности не имеет здесь такого равномерного характера, как в районе Восточного Мурмана. Бореально-арктические виды абсолютно доминируют в медиальной зоне и на глубинах более 700 м; максимальное количество бореальных губок отмечено в циркумлиторали (50%) и на глубинах от 150 до 200 м (50%) (рис. 4, в). Незначительное число видов арктического происхождения (4%) встречается на глубине 240—260 м у западных берегов о-ва Медвежьего, омываемого холодным Медвежье-островским течением, а также на глубинах 600—700 м в районе материкового склона северо-западного побережья Норвегии.

Максимальная биомасса бореально-арктических видов приходится на глубины 280—370 м и составляет 97,02 г/м². Виды бореальной природы, превышающие по биомассе предыдущую группу на всех глубинах, свои наивысшие показатели (179,42 г/м²) имеют в диапазоне глубин от 200 до 270 м и от 330 до 400 м (134,3 г/м²) (рис. 5, в). Что касается доли биомассы губок в биоценозах, то независимо от их биогеографической природы она максимальна на глубинах 330—400 м, составляя в среднем 28,7%.

Район западного Шпицбергена, омываемый теплым Шпицбергенским течением, изобилует перепадами глубин, характеризуется изрезанным дном и пятнистым распределением донных осадков. Наибольшее разнообразие видов отмечено здесь на глубинах от 170 до 370 м и от 700 до 820 м. Количество бореально-арктических видов максимально (100%) в диапазонах глубин от 5 до 30 м и от 300 до 430 м, а бореальных (57%) — от 200 до 300 м (рис. 4, г). Что касается арктических видов, то они отмечены на глубине 220—300 м у юго-западной оконечности Шпицбергена, омываемой холодными водами Зюйдкапского течения, где составляют 8,5%. На материковом склоне на-

против Исфиорда в диапазоне глубин от 730 до 860 м на долю арктических видов приходится 16%.

По биомассе виды бореальной природы доминируют над бореально-арктическими на глубинах 200—320 м с максимальными показателями 32,54 г/м². Начиная с 320 м и до максимальных глубин биомасса губок бореально-арктической природы превалирует над таковой бореальных видов (рис. 5, з). Эта же закономерность касается доли биомассы губок различной биогеографической природы в донных биоценозах.

Обширные северный и северо-восточный районы имеют более спокойный, ровный рельеф дна со средними глубинами 150—250 м. Для района характерны слабая подвижность вод, низкие температуры и илистые грунты. Максимальное количество видов в районе отмечено в диапазоне глубин от 120 до 420 м. Как и в юго-восточном районе моря, здесь на всех глубинах значительно доминируют бореально-арктические виды, доля которых от 5 до 50 м и глубже 650 м составляет 100%. Доля бореальных видов незначительна и колеблется в диапазоне глубин 70—450 м около 21% (рис. 4, д). Почти все губки бореальной природы отмечены у западного побережья Земли Франца-Иосифа и на склонах желоба Франц-Виктория, куда проникают теплые воды мощной ветви Шпицбергенского течения. Количество арктических видов в северной части моря значительно превышает таковое в остальных его районах. Арктические виды отмечены на глубинах от 100 до 670 м с максимумами на 200—300 м (12,5%) и 550—650 м (25%) (рис. 4, д).

Биомасса видов бореально-арктической природы, максимальная в диапазоне глубин от 25 до 50 м (13,18 г/м²) (прибрежье о-ва Виктория), с увеличением глубин постепенно понижается (рис. 5, д). Данными по биомассе губок бореальной природы мы располагаем лишь с глубин 250—400 м. К юго-востоку от Шпицбергена в районе смешивания теплых вод Шпицбергенского и холодных вод Зюйдкапского течения биомасса бореальных видов максимальна (4,9 г/м²). Доля биомассы бореально-арктических губок в биоценозах наибольшее значение имеет на 25—50 м (18,8%) и на 250—300 м (10,3%). Количественными данными по арктическим видам мы не располагаем.

Рассмотрим теперь аналогичные количественные изменения губок в зависимости от глубины в различных районах Белого моря.

В Кандалакшском заливе смена преобладающих по количеству видов различных биогеографических групп происходит дважды (рис. 6, а). Первый раз на глубине 35—40 м, т. е. на границе беломорской модификации атлантической и трансформированной поверхностной арктической водных масс бореальные виды вытесняются бореально-арктическими. Второй раз смена происходит на глубинах 100—120 м, где вновь начинают превалировать бореальные виды. По биомассе бореально-арктические виды доминируют над бореальными на всех глубинах (рис. 7, а).

В Онежском заливе, отличающемся повышенной гидродинамикой и гомотермией вод, число бореальных видов преобладает над бореально-арктическими во всем диапазоне глубин (рис. 6, б). По биомассе бореальные виды превалируют на глубинах от 3 до 12 м, далее на всех глубинах доминируют эврибионтные бореально-арктические виды (рис. 7, б).

В Двинском заливе бореально-арктические виды преобладают до глубин 13—17 м, где они сменяются бореальными, но глубже 30—35 м бореально-арктических вновь становится больше (рис. 6, в). Бореально-арктические виды по биомассе доминируют до глубин 35—40 м (рис. 7, в).

Для Бассейна характерно доминирование на всех глубинах боре-

ально-арктических губок как по числу видов, так и по биомассе (рис. 6, з, 7, з).

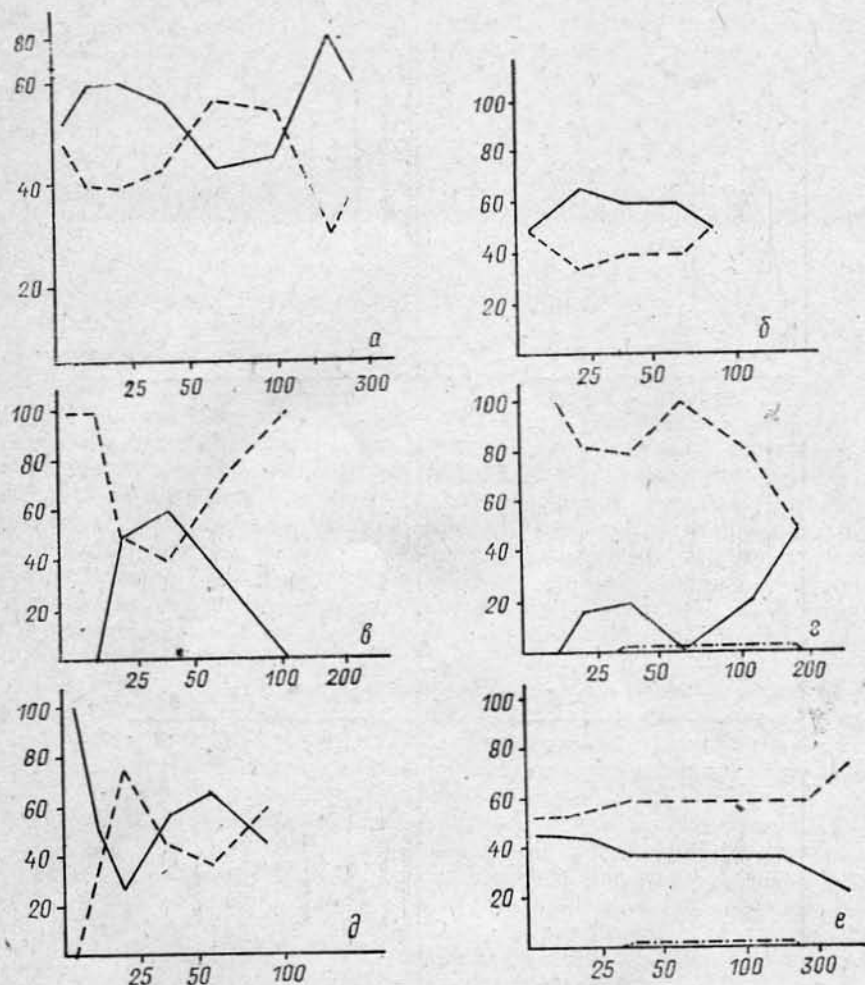


Рис. 6. Зависимость долевого участия (%) губок различной биогеографической принадлежности от глубины в разных районах Белого моря.

а — Кандалакшский з-в; б — Онежский з-в; в — Двинский з-в; г — Бассейн; д — Горло; е — все Белое море. Обозначения те же, что и на рис. 4.

В Горле смена биогеографических групп происходит трижды (рис. 6, д), что несомненно связано со своеобразием гидродинамики придонных вод этого района. Данные по биомассе губок из Горла относятся лишь к бореально-арктическим видам (рис. 7, д). Как видим, наибольшие показатели отмечены в циркумлиторали и на максимальных глубинах.

Для Мезенского залива мы не располагаем достаточным количественным материалом.

Обсуждение. Полученные нами результаты показывают, что наиболее предпочтительными глубинами для губок Баренцева моря оказались 75—370 м, максимальное же количество видов во всех районах, за исключением юго-восточного, с поразительным единообразием наблюдается от 200 до 300 м (рис. 4, е). В этом же диапазоне глубин

отмечена и максимальная биомасса губок (12,02 г/м²) (рис. 5, е). Как показали батиметрические исследования Баренцева моря, именно в

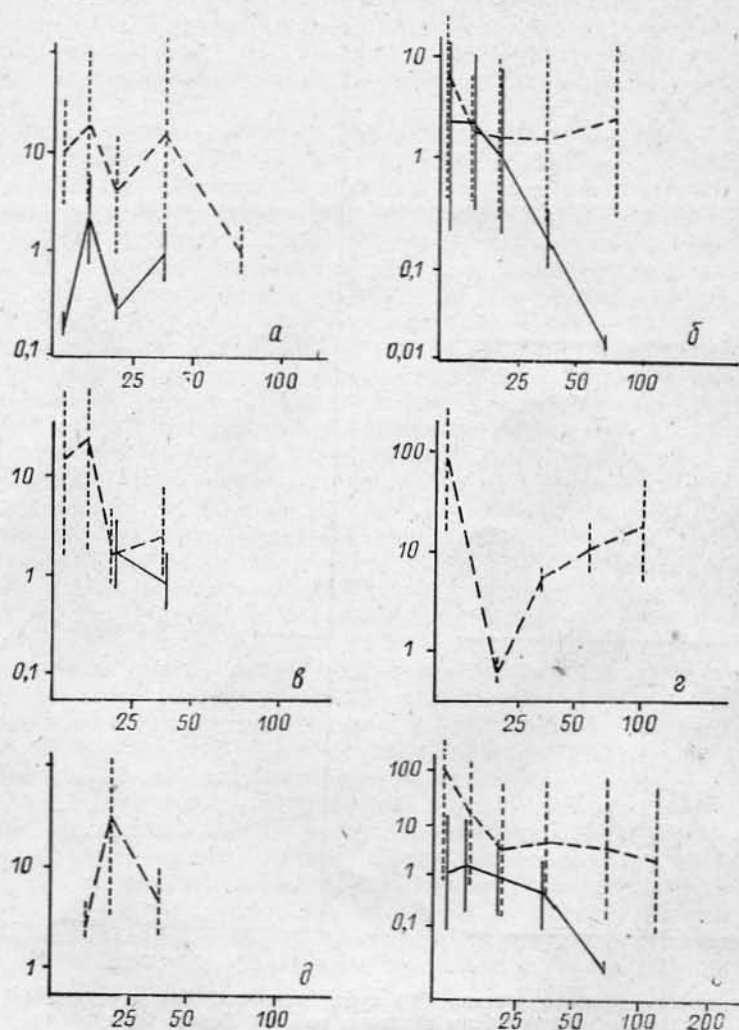


Рис. 7. Зависимость распределения биомассы беломорских губок различной биогеографической принадлежности от глубины в Кандалакшском з-ве (а), Онежском з-ве (б), Двинском з-ве (в), Бассейне (г), Горле (д), во всем Белом море (е).

Обозначения те же, что и на рис. 5.

диапазоне этих глубин находится большая часть подводных банок и возвышенностей [Кленова М. В., 1960; Атлас океанов, 1980, и др.]. На их склонах, особенно обращенных к течению, пышно развиваются сообщества губок. Кроме того, именно глубины от 200 до 300 м занимают наибольшую по площади часть дна Баренцева моря — 36,6% [Зенкевич Л. А., 1947].

Как было показано ранее, вертикальное распределение губок различной биогеографической природы в значительной мере зависит от температуры воды [Ересковский А. В., 1989, 1994а, б]. Наиболее мно-

гочисленные высокобореально- и бореально-арктические виды преобладают на всех глубинах, достигая своего максимума в диапазонах глубин от 0 до 50 м и от 400 до 650 м (рис. 4, е). Количество тепловодных высокобореальных, бореальных и субтропическо-бореальных видов от циркумлиторали до нижней батии колеблется в небольших пределах (около 34%). Если более дифференцированно рассмотреть эту группу, то окажется, что относительно высокий процент тепловодных губок в циркумлиторали Баренцева моря достигается за счет только субтропическо-бореальных видов. Количество арктических видов, появляющихся в пределах медианной зоны в юго-восточном и восточно-мурманском районах, с увеличением глубин постепенно увеличивается, достигая максимальных значений (23%) глубже 650 м.

По биомассе бореально-арктические виды доминируют в диапазоне глубин от 0 до 170 м, достигая 34,88 г/м², тогда как виды бореальной природы преобладают со 170 м до максимальных глубин с наибольшим показателем биомассы (80,8 г/м²) на 200—250 м (рис. 5, е).

Представители беломорских тепловодных субтропическо-бореальных, бореальных и высокобореальных видов предпочтительно обитают на глубинах до 35—50 м, а бореально-арктические и высокобореально-арктические — на больших глубинах (рис. 6, е). Такое вертикальное распределение беломорских губок, как было показано ранее [Ересковский А. В., 1989, 1994а], в значительной степени связано с водными массами моря. Атлантическая высокобореальная водная масса, распространяющаяся до глубин 35—50 м и характеризующаяся температурами от 4 до 11°С и соленостью 25—27‰, более благоприятна для комплекса тепловодных бореальных видов. Группа видов, заходящих в арктическую биогеографическую область, предпочитает беломорскую модификацию поверхностной арктической водной массы, залегающую ниже 40 м. Для нее характерны температуры ниже +2,5°С и соленость 28—30‰ [Бабков А. И., Голиков А. Н., 1984].

Показатели биомассы беломорских губок подвержены закономерным колебаниям в зависимости от глубины (рис. 7, е). Она имеет два пика: первый — в зоне циркумлиторали (31,5±17,1 г/м²), а второй — в диапазоне глубин от 27 до 37 м, т. е. в зоне смешения двух водных масс (10,3±6,8 г/м²).

Полученные нами закономерности распределения губок Белого и Баренцева морей в зависимости от глубины подтверждают показанную на других группах бентоса зависимость их вертикального распространения от характера водных масс [Golikov A. N., Scarlato O. A., 1968; Беклемишев К. В. и др., 1980; Семенова Н. Л., 1977; Голиков А. Н., 1980; Федяков В. В., 1986, и др.].

Статья рекомендована проф. А. К. Дондуа.

Summary

A. V. Ereskovsky, Materials to the faunistic study of the White Sea and Barents Sea sponges. 4. Vertical distribution.

The White and Barents sea sponges are mostly eurybathic. The Barents sea sponge fauna consists of 28%, stenobathic species, 33,6% comparatively eurybathic (those inhabiting two adjacent vertical zones) and 38,4% eurybathic. For the White sea this relation is 17%, 17 and 66% respectively. The mostly preferable zones for Barents species are upperbathial zone (150/200—500 m) with 78,4% species and inframedial zone (50/70—150/200 m) with 75,2% species. The poorest zones are littoral (6,4%) and the lower bathyal ones (13,9%). The maximal biomasses of Barents sea sponges (12,2 g/m²) are characteristic of the depth of 200 to 300 m. The main quantity of White sea sponges (87,2%) is founded in medial zone (12/15—25/35 m). The lowest sponges quantity was found for littoral (6,4%) and pseudobathyal (8,4%) zones. Maximal biomasses of White sea sponges (31,5 g/m²) were found in the circumlittoral zone. Vertical distribution of sponges of different biogeographical accessories does not depend on water temperature.

- Андрияшев А. П. Некоторые добавления к системе вертикальной зональности морской донной фауны // Гидробиология и биогеография шельфов холодных и умеренных вод Мирового океана. Л., 1974. С. 6—7. — Атлас океанов. Северный Ледовитый океан. Т. 3. М., 1980. 184 с. — Бабков А. И., Голиков А. Н. Гидробиокомплексы Белого моря. Л., 1984. 103 с. — Беклемишев К. В., Пантюлин А. Н., Семенова Н. Л. Биологическая структура Белого моря. II. Новые данные о вертикальной зональности Белого моря // Труды Беломорск. ст. МГУ. М., 1980. Вып. 5. С. 20—28. — Броцкая В. А., Жданова Н. Н., Семенова Н. Л. Донная фауна Великой Салмы и прилежащих районов Кандалакшского залива Белого моря // Труды Кандалакш. гос. заповедн. 1963. Т. 4. С. 159—182. — Броцкая В. А., Зенкевич Л. А. Количественный учет донной фауны Баренцева моря // Труды ВНИИРО. 1939. Т. 4. С. 5—126. — Голиков А. Н. Моллюски Виссипида Мирового океана. Л., 1980. 508 с. — Голиков А. Н. О принципах районирования и унификации терминов в морской биогеографии // Морская биогеография. М., 1982. С. 94—98. — Голиков А. Н., Аверинцев В. Г. Биоценозы верхних отделов шельфа архипелага Земля Франца-Иосифа и некоторые закономерности их распределения // Исследования фауны морей. Т. 14(22). Л., 1977. С. 5—54. — Голиков А. Н., Бабков А. И., Голиков А. А., Новиков О. К., Шереметевский А. А. Экосистемы Онежского залива и сопредельных участков Бассейна Белого моря // Экосистемы Онежского залива Белого моря. Л., 1985. С. 20—87. — Голиков А. Н., Сиренко Б. И., Гальцова В. В. и др. Экосистемы юго-восточной части Кандалакшского залива Белого моря в районе Сонострова // Исследования фауны морей. Т. 40(48). Л., 1988. С. 3—133. — Голиков А. Н., Скарлато О. А., Гальцова В. В., Меншуткина Т. В. Экосистемы губы Чупа Белого моря и их сезонная динамика // Исследования фауны морей. Т. 31(39). Л., 1984. С. 5—83. — Гурвич Г. С. Распространение животных на литорали и сублиторали Бабыего моря // Работы Беломорск. метод. ст. ГГИ. 1934. № 2. С. 15—32. — Ересковский А. В. Состав, распределение и биогеографическая структура губок (Porifera) Белого моря // Труды Зоол. ин-та АН СССР. Т. 192. 1989. С. 5—24. — Ересковский А. В. Материалы к познанию фауны губок Белого и Баренцева морей. I. Систематический состав // Вестн. С.-Петербург. ун-та. Сер. 3. 1993. Вып. 3 (№ 17). С. 19—28. — Ересковский А. В. То же. 2. Биогеографический и сравнительно-фаунистический анализ // Вестн. С.-Петербург. ун-та. Сер. 3. 1994а. Вып. 1 (№ 3). С. 13—26. — Ересковский А. В. То же. 3. Зависимость распределения губок от температуры и солености // Вестн. С.-Петербург. ун-та. Сер. 3. 1994б. Вып. 3 (№ 17). С. 3—10. — Зацепин В. И. Сообщества фауны донных беспозвоночных Мурманского побережья Баренцева моря и их связь с сообществами Северной Атлантики. Ч. 1 // Труды ВГБО. 1962. Т. 12. С. 245—344. — Зацепин В. И., Риттих Л. А. Количественное распределение донной фауны и различных ее экологических групп в районе Мурманского побережья Баренцева моря // Труды Моск. об-ва естествоисп. природы. 1968а. Т. 30. С. 49—82. — Зацепин В. И., Риттих Л. А. Количественное распределение основных трофических групп донных беспозвоночных в Баренцевом море // Труды ПИНРО. 1968б. Вып. 23. С. 527—545. — Зенкевич Л. А. Количественный учет донной фауны Печерского района Баренцева моря и Белого моря. М., 1927. 64 с. — Зенкевич Л. А. Фауна и биологическая продуктивность моря. Т. II. М., 1947. 588 с. — Иванова С. С. Качественная и количественная характеристики бентоса Онежского залива Белого моря // Матер. по комплексн. изуч. Белого моря. 1957. Т. 1. С. 355—380. — Кленова М. В. Геология Баренцева моря. М., 1960. 366 с. — Кудерский Л. А. Донная фауна Онежского залива Белого моря // Труды Карельск. отд. ГосНИОРХ. 1966. Т. 4. № 2. С. 204—371. — Лейбсон Р. Г. Количественный учет донной фауны Мотовского залива // Труды ВНИИРО. 1939. Т. 4. С. 127—200. — Луканин В. В., Наумов А. Д., Федяков В. В. Количественное распределение бентоса в Горле Белого моря // Природная среда и биологические ресурсы морей и океанов. Л., 1984. С. 120—121. — Мягков Г. М. Состав и распределение фауны в биоценозах *Laminaria saccharina* губы Чупа (Белое море) // Гидробиол. журн. 1975. Т. 11. № 5. С. 42—48. — Мягков Г. М. К характеристике ламинариевых биоценозов Белого моря // Закономерности распределения и экологии прибрежных биоценозов. Л., 1978. С. 75—77. — Наумов А. Д., Бабков А. И., Луканин В. В., Федяков В. В. Гидрологическая и биоценологическая характеристики Мезенского залива Белого моря // Экологические исследования донных организмов Белого моря. Л., 1986а. С. 64—90. — Наумов А. Д., Бабков А. И., Федяков В. В. Биоценозы губы Колвица Кандалакшского залива Белого моря // Там же. 1986б. С. 91—122. — Наумов А. Д., Луканин В. В., Федяков В. В. Донные сообщества Бассейна Белого моря в районе Терского берега // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. Кандалакша, 1987. С. 204—206. — Пропп М. В. Донные сообщества ламинарий и литотамния в верхней сублиторали Восточного Мурмана // Труды ММБИ. 1966. Вып. 11. С. 92—114. — Пропп М. В. Экология прибрежных донных сообществ Мурманского по-

бережья Баренцева моря. Л., 1971. 128 с.— Пушкин А. Ф. Донные сообщества Чешской губы // Труды ММБИ. 1968. Вып. 17(21). С. 48—57.— Семенова Н. Л. Влияние водных масс и донных осадков на распределение донных животных Белого моря // 1-й съезд советских океанологов. Вып. 2. М., 1977. С. 63—64.— Федяков В. В. Закономерности распределения моллюсков Белого моря. Л., 1986. 126 с.— Филатова З. А. Количественный учет донной фауны юго-западной части Баренцева моря // Труды ПИНРО. 1938. Вып. 2. С. 3—58.— Appellöf A. Invertebrate bottom fauna of the Norwegian Sea and North Atlantic // Depth of the Ocean. London, 1912. P. 457—560.— Forbes E., Hanley S. History of British Mollusca and their shells. Vol. 4. London, 1853. 270 p.— Golikov A. N., Scarlato O. A. Vertical and horizontal distribution of biocenoses in the upper zones of the Japan and Okhotsk Seas and their dependence on the hydrological system // Sarsia. 1968. Vol. 34. P. 109—116.— Kulczynski S. Zespoły roślin w Pienach // Bull. int. acad. Pol. sci. Ser. B. 1927. Suppl. 2. P. 57—203.— Simpson G. G. Mammals and the nature of continents // Amer. J. Sci. 1943. Vol. 241, N 1. P. 1—31.

Статья поступила в редакцию 1 марта 1993 г.

УДК 577.47 : 599.323.4

Вестник СПбГУ. Сер. 3, 1995, вып. 1 (№ 3)

А. Д. Миронов, В. С. Кожевников

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ТЕРРИТОРИИ СЕРЫМИ ПОЛЕВКАМИ (*Microtus*, Cricetidae, Rodentia)

Закономерности пространственного распределения млекопитающих уже много лет привлекают внимание ученых. Большой фактологический материал собран при изучении пространственной организации грызунов — самой многочисленной и одной из самых важных в практическом отношении групп. Простая констатация форм использования территории и узкоприкладной характер исследований постепенно сменялись стремлением к обобщению данных, решению экологических проблем емкости пространства, территориальной достаточности, созданию целостного представления об оптимизации популяционных структур.

Род *Microtus* (Cricetidae, Rodentia) насчитывает около 80 видов полевок, степень изученности которых различна и связана с их практической значимостью, особым географическим распространением, экологической пластичностью вида, доступностью для изучения. Нашей задачей было не столько оценить объем имеющейся информации, сколько обсудить проблемы его систематизации и перспективы восполнения пробелов.

Процесс обобщения и систематизации наших знаний о территориальном поведении постоянно тормозится из-за крайней неоднородности собранной информации. В большом массиве отечественной и зарубежной литературы по «территориальным» проблемам крупные таксономические группы (и экологические типы) грызунов представлены разработками, посвященными лишь некоторым сторонам жизненного цикла отдельных видов, или же общими сводками, до предела нивелирующими видовые особенности. Именно четкость критериев получаемой информации — это та проблема, с которой нам постоянно приходилось сталкиваться в процессе собственных многолетних исследований. Последнее обстоятельство и обусловило появление данной статьи.

Методы изучения использования территории грызунами. Несмотря на различие целевых установок исследователей, методы, применяемые при исследованиях структуры участков обитания и использования территории грызунами, сводятся практически к трем основным приемам: мечение и повторные отловы; мечение и наблюдения (радиометрия,

© А. Д. Миронов, В. С. Кожевников, 1995.