

УДК 593.4 : 591

© 1999 г. А.С. ПЛОТКИН, А.В. ЕРЕСКОВСКИЙ, В.В. ХАЛАМАН

**АНАЛИЗ МОДУЛЬНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ PORIFERA  
НА ПРИМЕРЕ БЕЛОМОРСКОЙ ГУБКИ *POLYMASTIA  
MAMMILLARIS* (MÜLLER, 1806) (DEMOSPONGIAE,  
TETRACTINOMORPHA)**

Считается, что модулями у Porifera являются повторяющиеся участки тела, обслуживаемые однооскулумной ирригационной системой и имеющие определенный размер. Проведена проверка этой гипотезы на *Polymastia mammillaris* (Demospongiae, Tetractinomorpha), обитающих в различных экологических условиях Белого моря. Оказалось, что губки одинаковых размеров могут иметь различное число оскулумов. Концентрация оскулумов снижается, а объем тела, приходящийся на один гипотетический модуль, возрастает с увеличением объема всей губки. Обе тенденции не зависят от условий обитания губок. Таким образом, однооскулумная ирригационная система (гипотетический модуль) может обеспечить жизнедеятельность *P. mammillaris* любых размеров.

**ВВЕДЕНИЕ**

В последние десятилетия благодаря конструктивному подходу к изучению организации многоклеточных растений и животных выделяют унитарные и модулярные организмы (Harper et al., 1986; Бигон и др., 1989; Марфенин, 1993). Модулярные организмы в отличие от унитарных (одиночных) состоят из набора основных повторяющихся конструктивных элементов (модулей), количество которых варьирует в течение жизненного цикла. Развитие модулярных организмов не предопределено какой-либо жесткой программой и в значительной степени зависит от их связи со средой (Jackson, 1985; Бигон и др., 1989).

Отличительной чертой Porifera от других Metazoa можно считать высокую пластичность их анатомических и гистологических структур в течение жизненного цикла. Различные дифференцированные клетки губки способны к перемещению, трансдифференцировке и замене одной функции на другую. Как морфогенезы, так и функциональная интеграция губок возможна только на базе мобильности и реорганизации клеток и клеточных популяций. Благодаря такому свойству губка постоянно находится в состоянии реаранжировки всех структур (Ефремова, 1972; Simpson, 1984; Bond, Harris, 1988; Gaino, Burlando, 1990; Bond, 1992) или, по удачному выражению Паван де Секкатти (Pavans de Seccatty, 1979), в состоянии "хронического морфогенеза". Прямая зависимость Porifera от условий внешней среды и от стадии жизненного цикла в сочетании с их пластичностью приводит к тому, что губки непрерывно меняют форму своего тела: постоянно происходят процессы редукции, фрагментации и слияния особей (Burton, 1949; Johnson, 1979; Pansini, Pronzato, 1990; Gaino et al., 1995).

Сложности, возникающие при интерпретации губок с позиций колониальности или индивидуальности, в первую очередь связаны с уникальными особенностями морфофизиологического строения этих организмов, следствием чего является возможность применения к Porifera понятий и терминов, разработанных на высших Metazoa и гомологизации сходных структур.

Проблема трактовки губок с позиций колониальности и индивидуальности на протяжении всей истории спонгиологии была и остается одной из наиболее дискуссионных. Ряд исследователей относили губок вне зависимости от уровня их организации к колониальным организмам, рассматривая в качестве зооидов или особей в составе колонии амебоидные (Carter, 1848; Perty, 1852) или жгутиковые клетки (James-Clark, 1866; Carter, 1872; Kent, 1878), хоаноцитные камеры (Haesckel, 1889, 1896), оскулюм (Schmidt, 1864) и оскулюм с прилежащими участками ирригационной системы (Беклемишев, 1964; Hadzi, 1966; Brien, 1967; Короткова, 1981; Журавлева, Мягкова, 1987). Марфенин (Marfenin, 1997) относит губок к колониальным организмам, состоящим, однако, не из зооидов, а из модулей. Противоположного мнения придерживаются авторы, считающие, что понятие "колониальность" неприменимо к Porifera, поэтому всякая морфологически обособленная губка является индивидом (Dujarden, 1841; Lieberkuhn, 1856; Tuzet et al., 1963; Vorojevic et al., 1967; Hartman, Reising, 1973; Simpson, 1973; Bergquist, 1978; Curtis, 1979; Fry, 1979). По их мнению, образование оскулюмов происходит в результате обычного роста, а не за счет не доведенного до конца бесполого размножения, свойственного образующейся колонии. В.М. Колтун (1988) в качестве индивида рассматривает лишь однооскулюмную губку.

Анализ характера размещения элементов ирригационной системы губок (хоаноцитных камер, приносящих и выносящих каналов, оскулюмов), их количества и объема в сочетании с массой тканей губки и гидродинамическими условиями среды обитания привели Фрая к формулировке понятия "модуль ирригационной системы" (aquiferous module) (Fry, 1970, 1979). Согласно автору, модулем ирригационной системы является определенный объем губки, обслуживаемый системой хоаноцитных камер и водоносных каналов, ассоциированных с одним оскулюмом. Соответственно губка представляет собой не колонию с зооидами и не многооскулюмный индивид, а модулярный организм.

Не затрагивая проблем колониальности и индивидуальности, мы поставили целью настоящей работы выяснить, имеет ли модуль ирригационной системы у губок в трактовке Фрая какое-либо количественное выражение. Для этого необходимо показать: 1) коррелирует ли увеличение числа оскулюмов как маркеров модулей с соответствующим увеличением объема губки; 2) меняется ли концентрация оскулярных папилл на единицу объема с ростом губки; 3) характеризуется ли модуль определенным объемом.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

**Сбор материала.** Материалом для настоящей работы послужили представители яйцекладущей губки *Polymastia mammillaris* (Muller, 1806) (Tetractinomorpha, Hadromerida), собранные в Кандалакшском и Онежском заливах Белого моря. Всего для получения статистических данных было использовано 290 экземпляров. Из них 130 экземпляров были собраны авторами в 1994–1996 гг. в районе губы Чупа Кандалакшского залива с применением легководолазной техники, а 170 экземпляров были взяты из Фондовой коллекции Зоологического института РАН. Коллекционная часть материала включает в себя губок, собранных драгой, тралом и водолазным способом за период с 1900 по 1990 г. Все *P. mammillaris* были собраны в летне-осенний период (май–ноябрь) на глубинах от 4 до 60 м.

Особенности сбора губок с применением легководолазной техники таковы, что мелкие губки с твердых грунтов не были собраны. Поэтому отсутствие данных о больших губках с грунта этого типа следует отнести целиком на счет несовершенства методики сбора.

**Обработка материала.** Основываясь на морфофизиологических особенностях объекта исследования, мы предположили, что оскулярные папиллы могут служить в качестве маркеров гипотетических модулей данной губки. У каждого экземпляра подсчитывали количество оскулярных папилл ( $N$ ), измеряли проекционную площадь ( $S$ ), толщину ( $H$ ) и объем тела ( $V$ ). Определение объема проводили по количеству вытес-

ненной жидкости при погружении губки в мерный цилиндр с водой. Помимо значений объема тела губок мы также использовали величину среднего линейного размера, вычисляемую по формуле:

$$\bar{L} = \sqrt[3]{V}, \quad (1)$$

где  $V$  – объем тела губки. Кроме того, для каждого случая вычисляли концентрацию оскулярных папилл по формуле:

$$C = N/V, \quad (2)$$

где  $N$  – количество оскулярных папилл; объем гипотетического модуля по формуле:

$$V_m = V/N, \quad (3)$$

и линейный размер гипотетического модуля по формуле:

$$L_m = \bar{L} / N. \quad (4)$$

Все измеренные особи были объединены в две группы в зависимости от характера грунта в районах сбора материала. К первой группе были отнесены экземпляры, собранные со скал, валунов и крупных камней (твердые грунты), ко второй – губки, обрastaвшие мелкие камни и древесные остатки, лежавшие в иле или в песке (смешанные грунты). Анализ данных проводили с помощью пакета программ Microsoft Excel и Statistica for Windows.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### 1. Характеристика объекта исследования

*Polymastia mammillaris* – широко распространенный субтропическо-арктический вид, встречающийся в диапазоне глубин от 1,5 до 400 м (Ересковский, 1994, 1995). Тело губки имеет подушковидную или дисковидную форму, достигает 13 см в диаметре при толщине около 2 см и морфологически разделено на эктосому (корковый слой) и хоаносому (основная часть). Поверхность обычно игольчатая или густошетиная, снабженная многочисленными сосковидными выростами эктосомы – папиллами длиной до 1,5 см (рис. 1). Внутри каждой папиллы располагается канал ирригационной системы, а в ее стенках имеются поры, связанные с приводящим каналом. Часть папилл несет также отводящий канал, открывающийся на конце оскулярным отверстием. Оскулярные папиллы в небольшом количестве (в среднем 1–6) обычно локализованы в центре дисковидного тела губки и отличаются несколько большими размерами (рис. 1). Поровые папиллы расположены по всей поверхности тела. Их число у крупных экземпляров может достигать нескольких сотен. Ювенильные *P. mammillaris* имеют единственную папиллу с оскулярным отверстием на конце. Минимальный объем тела исследованных *P. mammillaris* составил 0,003 см<sup>3</sup>, максимальный – 143 см<sup>3</sup>. Максимальное количество оскулярных папилл составило 14.

### 2. Морфометрические особенности губок, обитающих на разных грунтах

Тело *P. mammillaris* в условиях смешанных грунтов погружено в осадочный слой дна, вследствие чего связь с внешней средой осуществляется исключительно посредством папилл. Форма тела *P. mammillaris* существенно зависит от типа грунта: на смешанных грунтах губки бывают преимущественно радиально-симметричными, тогда как на твердых – неправильной формы. Размеры губок также зависят от типа грунта. В условиях смешанных грунтов обитают губки с объемом тела от 0,003 до 70 см<sup>3</sup> (средний объем тела – 5,8 см<sup>3</sup>, рис. 2, а), при этом доминируют однооскулярные особи

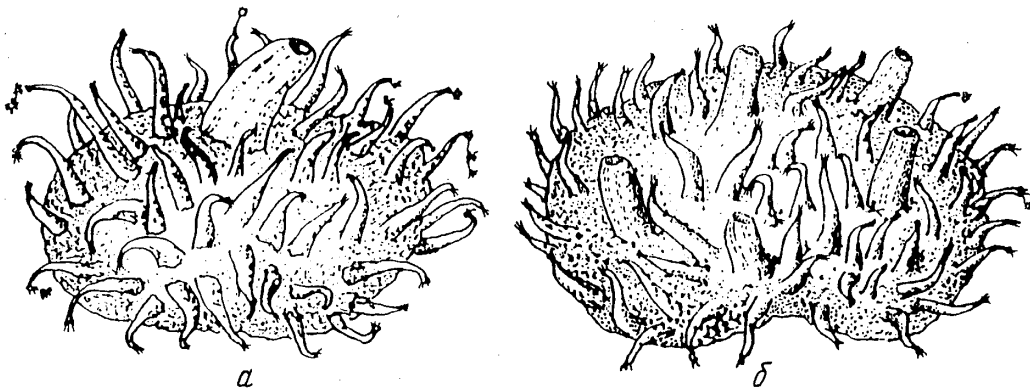


Рис. 1. Внешний вид *Polymastia mammillaris*. а – однооскулюмная губка, б – многооскулюмная губка

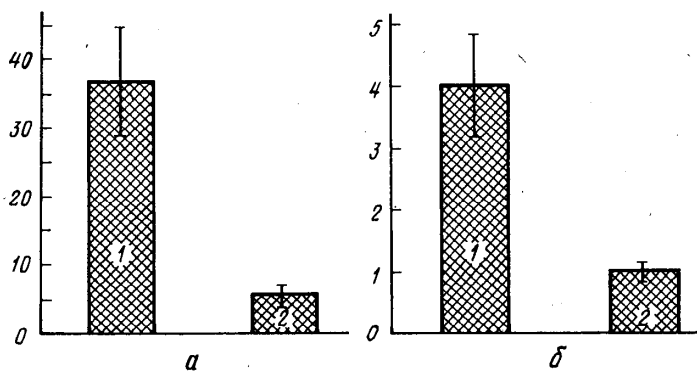


Рис. 2. Морфометрические показатели *P. mammillaris*, обитающих на разных грунтах (1 – на твердых, 2 – на смешанных). а: по оси ординат – объем тела ( $V$ ), см<sup>3</sup>; б: по оси ординат – число оскулярных папилл ( $N$ )

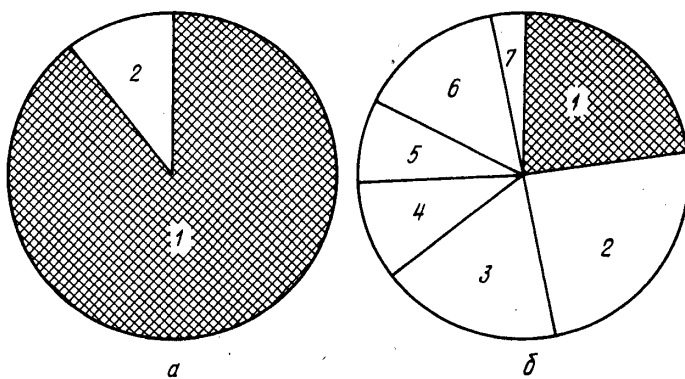


Рис. 3. Долевое соотношение губок с различным числом оскулярных папилл на разных грунтах. а – смешанные грунты: 1 – однооскулюмные, 2 – прочие; б – твердые грунты: 1 – однооскулюмные, 2 – двухоскулюмные, 3 – трехоскулюмные, 4 – четырехоскулюмные, 5 – пятиоскулюмные, 6 – шестиоскулюмные, 7 – прочие

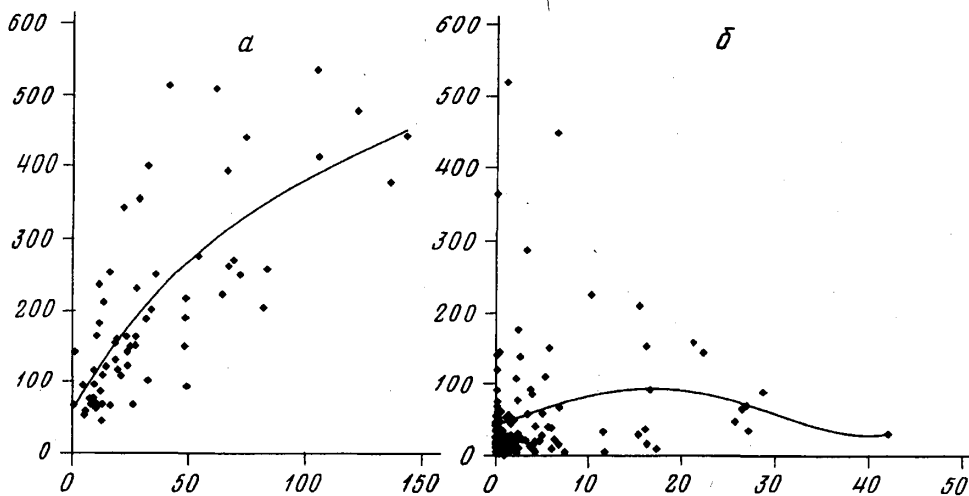


Рис. 4. Зависимость отношения площади тела *P. mammillaris* к его толщине от объема губки. По оси абсцисс – объем тела губки ( $V$ ),  $\text{см}^3$ , по оси ординат – отношение площади тела к толщине ( $S/T$ ),  $\text{см}$ . *a* – твердые грунты; *б* – смешанные грунты

(рис. 2, б, 3, а). Форма тела таких губок обычно правильная, округлая. В то же время на твердых грунтах встречаются более крупные особи – от 0,5 до 147  $\text{см}^3$  (средний объем тела 36,9  $\text{см}^3$ , рис. 2, а). В среднем они имеют 4 оскулярные папиллы (рис. 2, б). Однако важно отметить, что на твердых грунтах губки с разным числом оскулярных папилл встречаются примерно в равном количестве (рис. 3, б). Для животных, обитающих на твердых грунтах, характерна неправильная гантелевидная, подошвообразная и т.п. форма тела (Plotkin, Ereskovsky, 1997).

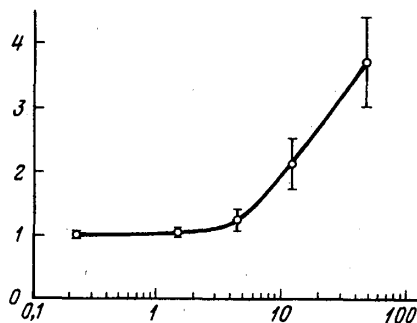
На графике, представленном на рис. 4, а, видно, что для губок с твердых грунтов отношение площади тела к его толщине увеличивается по мере увеличения объема животного. Для их сородичей, обитающих на смешанных грунтах, данное отношение максимально у особей небольшого объема, а у губок крупных размеров отношение площади тела к его толщине не бывает столь высоко (рис. 4, б). Исходя из этого, можно предположить, что на смешанных грунтах губки растут преимущественно в высоту, тогда как на твердых грунтах их рост происходит преимущественно в горизонтальной плоскости. Вероятно, на смешанных грунтах губка прежде всего стремится колонизировать весь доступный ей субстрат, а затем из-за ограниченных размеров данного субстрата вынуждена расти только в толщину, перпендикулярно поверхности субстрата.

### 3. Соотношение количества оскулярных папилл и объема губки

В результате математической обработки собранного нами материала оказалось, что с увеличением объема тела происходит увеличение количества оскулярных папилл (рис. 5). Однако объем губки однозначно не определяет их количества. Так, губки объемом тела от 3 до 50  $\text{см}^3$  могут иметь как одну, так и две, три или даже четыре оскулярные папиллы (рис. 6, а). При этом данная тенденция наблюдается в поселениях губок как на смешанных, так и на твердых грунтах (рис. 6, б, в).

Концентрация оскулярных папилл с увеличением объема тела губок снижается по экспоненте (рис. 7, а). Другими словами, чем крупнее губка, тем больший объем приходится обслуживать одному оскулюму. Представление этой зависимости в логарифмических координатах позволяет вычленить из единой кривой несколько линий, каждая из которых соответствует губкам, имеющим определенное количество оскулярных

Рис. 5. Зависимость среднего числа оскулюмов у *P. mammillaris* от размеров тела. По оси абсцисс – объем тела ( $V$ ), см<sup>3</sup>, по оси ординат – число оскулярных папилл ( $N$ )



папилл, но разный объем (рис. 7, а). Тенденция к снижению концентрации оскулярных папилл с увеличением размеров тела наблюдается у губок независимо от характера грунта в районах их поселений (рис. 7, б, в). Интересно отметить, что второй оскулюм появляется у губок, объем которых не меньше 1,1 см<sup>3</sup>.

Тот же результат получается, если проанализировать зависимость размера гипотетического модуля от объема губки. Графики этой зависимости представляют собой точки, выстраивающиеся в несколько линий, соответствующих группе губок с определенным числом оскулюмов (рис. 8, а, б). Углы наклона у линий различаются. Это связано с тем, что для однооскулюмной губки размер гипотетического модуля соответствует объему всей губки, для двухоскулюмной – половине объема губки и т.д. Такая тенденция наиболее четко проявляется при использовании линейных размеров (рис. 8, б).

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Используя модулярный подход к анализу морфофункциональной организации губок, под термином "модуль" разные авторы подразумевают структуры различного конструктивного уровня. Так, в качестве модуля выделяют хоаноцитные камеры, систему древовидно ветвящихся каналов, объединенных хоаноцитными камерами (Bavestrello et al., 1988; 1995), либо геммулы (Pronzato, Manconi, 1994). Однако в последние годы ряд исследователей вслед за Фраем (Fry, 1970, 1979) аргументированно считают модулем у губок участок тела, связанный с однооскулюмной ирригационной системой (Wood, 1987; Wood et al., 1992; Zhuravlev, 1993).

Результаты проведенной нами математической проверки гипотезы Фрая (Fry, 1979) относительно того, что модулем губки является определенный объем тканей с обслуживающей его ирригационной системой, ассоциированной с одним оскулюмом, оказались неоднозначными. Следуя этой гипотезе, мы должны были бы ожидать коррелятивного увеличения числа оскулюмов как маркеров модулей ирригационной системы с соответствующим увеличением объема тела губки при стабильной концентрации оскулярных папилл.

Однако оказалось, что у исследованного нами вида *P. mammillaris* увеличение размеров тела губки необязательно сопровождается увеличением числа оскулярных папилл. Дифференцированный анализ этой зависимости по типу грунта как интегрального показателя придонной гидродинамики показал, что на смешанных грунтах в отличие от твердых преобладают однооскулюмные губки (рис. 3, а). При этом наиболее широкое варьирование объема тела однооскулюмной губки также отмечено на смешанных грунтах. Вероятно, это связано с тем, что *P. mammillaris*, обитающим в условиях смешанных грунтов, свойственна радиально-симметричная форма тела, характерная для всех Polymastiidae (Колтун, 1966). Именно губки с правильной, главным образом радиально-симметричной, формой тела и четко выраженной апикобазальной осью являются более высоко интегрированными, целостными и инди-

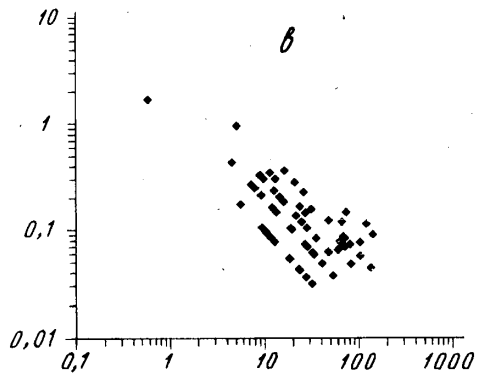
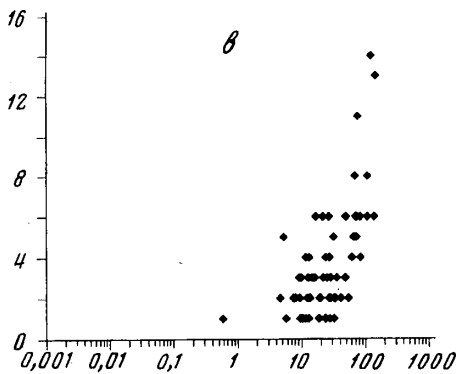
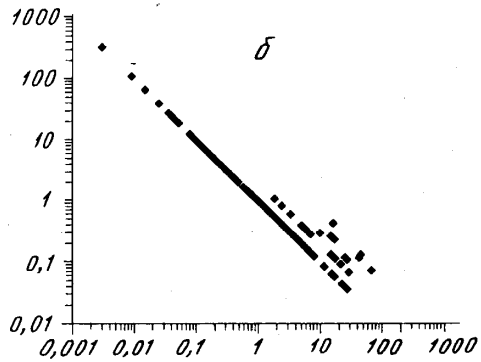
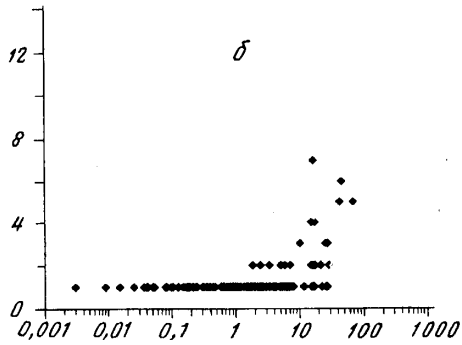
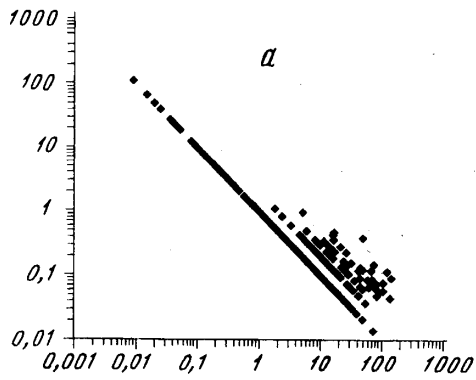
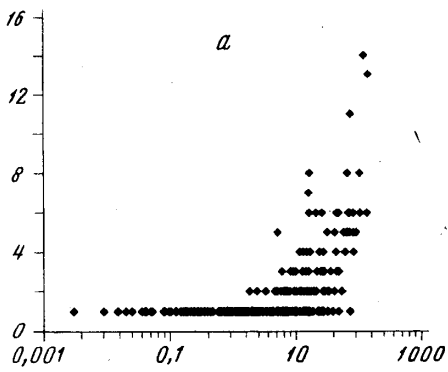


Рис. 6

Рис. 7

Рис. 6. Зависимость числа оскулюмов у *P. mamillaris* от размеров тела. По оси абсцисс – объем тела ( $V$ ),  $\text{см}^3$ , по оси ординат – число оскулярных папилл ( $N$ ). *a* – по всем данным; *б* – на смешанных грунтах; *в* – на твердых грунтах

Рис. 7. Зависимость концентрации оскулюмов у *P. mamillaris* от объема тела. По оси абсцисс – объем тела ( $V$ ),  $\text{см}^3$ , по оси ординат – концентрация оскулярных папилл на  $1 \text{ см}^3$  ( $C$ ). *a* – по всем данным; *б* – на смешанных грунтах; *в* – на твердых грунтах

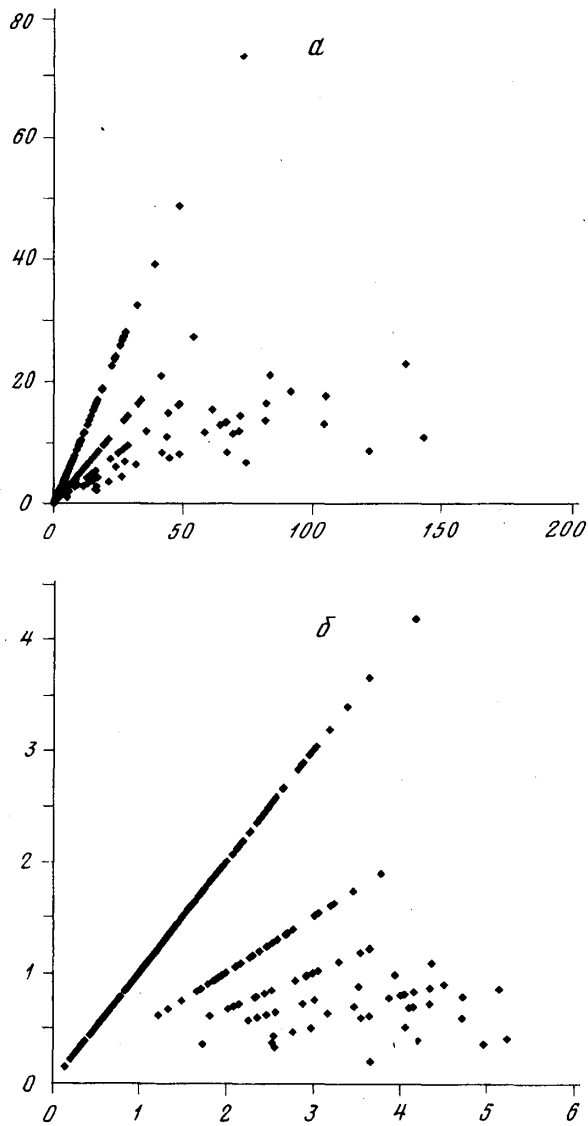


Рис. 8. Зависимость размеров гипотетического модуля от размеров всего тела *P. mammillaris*. а: по оси абсцисс – объем тела ( $V$ ),  $\text{см}^3$ , по оси ординат – объем гипотетического модуля ( $V_m$ ),  $\text{см}^3$ . б: по оси абсцисс – средний линейный размер тела ( $L$ ), см; по оси ординат – линейный размер гипотетического модуля ( $L_m$ ), см

визуализированными (Короткова, 1981; Колтун, 1988). Также не подтвердилось и второе предположение, вытекающее из гипотезы Фрая. Концентрация оскулярных папилл на единицу объема тела не является стабильной величиной, но имеет четко выраженную тенденцию к снижению с увеличением объема тела (рис. 7, а–в).

Итак, характеризуется ли *P. mammillaris* модулярным строением? Ответ на этот вопрос возможен лишь при условии ясного выделения модуля в составе тела губки. Однако в нашем случае модуль не имеет четких размерных характеристик, как у других модулярных организмов. Однооскулярная ирригационная система (гипотетический модуль) *P. mammillaris* может обеспечивать жизнедеятельность у губок любых размеров, а появление новых ирригационных систем не влияет на рост губки. Скла-



дывается впечатление, что *P. mammillaris* в процессе роста может решать задачи внутренней гидродинамики как путем увеличения числа ирригационных модулей, так и совершенствованием ирригационной системы уже существующих модулей. Таким образом, получено еще одно доказательство высокой пластичности, полиморфизма и своеобразия организации губок. Наши результаты согласуются с идеей В.М. Колтуна (1988) о том, что уровень колониальности и индивидуальности в пределах типа Porifera широко варьирует.

В ходе проведения настоящей работы по выявлению количественных характеристик модулей нами были выяснены интересные морфометрические особенности беломорских *P. mammillaris*, обитающих на разных грунтах. Различие в размерах и форме губок с твердых и смешанных грунтов, по нашему мнению, объясняется тем, что в условиях твердых грунтов большая площадь поверхности субстрата (валуны, скалы) не лимитирует рост губки, тогда как на смешанных грунтах субстратом для отдельной губки может служить небольшой камешек, обломок ракушки или гравий, размеры которых существенно ограничивают возможности увеличения размеров тела без риска быть погруженными в осадочный слой. Нельзя также исключать возможность того, что на твердых грунтах в отличие от смешанных увеличение размеров *P. mammillaris* может происходить путем слияния нескольких близко расположенных мелких однооскулюмных особей одного клона. Данное предположение базируется на хорошо известном у различных видов губок феномене слияния нескольких особей одного клона на разных стадиях онтогенеза (Burton, 1949; Borojevic, 1967; Van de Vyver, 1970; Wiessenfels, Streigler, 1979; Ilan, Loya, 1990).

Фондовая коллекция Зоологического института РАН, материалы которой были использованы при проведении настоящей работы, имеет финансовую поддержку ГКНТ Российской Федерации (Рег. № 97-03-16).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беклемишев В.Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Т. 1. М.: Наука, 1964. 432 с.
- Бигон М., Харпер Д., Таусенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. Т. 1. М.: Мир, 1989. 667 с.
- Ересковский А.В. Материалы к познанию фауны губок Белого и Баренцева морей. 2. Биогеографический и сравнительно-фаунистический анализ // Вестн. СПбГУ. Сер. 3. Вып. 1. № 3. 1994. С. 13–26.
- Ересковский А.В. Материалы к познанию фауны губок Белого и Баренцева морей. 4. Вертикальное распределение // Вестн. СПбГУ. Сер. 3. Вып. 1. № 3. 1995. С. 3–17.
- Ефремова С.М. Морфофизиологический анализ развития пресноводных губок *Ephydatia fluviatilis* и *Spongilla lacustris* из диссоциированных клеток // Бесполое размножение, соматический эмбриогенез и регенерация. Л.: Изд-во ЛГУ, 1972. С. 110–154.
- Журавлева И.Т., Мягкова Е.И. Низшие многоклеточные фанерозоя. М.: Наука, 1987. 223 с.
- Колтун В.М. Четырехлучевые губки северных и дальневосточных морей СССР. М.; Л.: Наука, 1966. 112 с.
- Колтун В.М. Развитие индивидуальности и становление индивида у губок // Губки и книдарии. Современное состояние и перспективы исследований. Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1988. С. 24–34.
- Короткова Г.П. Общая характеристика организации губок // Морфогенезы у губок. Л.: Изд-во ЛГУ, 1981. С. 5–91.
- Марфедин Н.Н. Феномен колониальности. М.: Изд-во МГУ, 1993. 237 с.
- Bavestrello G., Burlando B., Sara M. The architecture of the canal system of *Petrosia ficiformis* and *Chondrosia reniformis* studied by corrosion casts (Porifera, Demospongiae) // Zoomorphology. 1988. V. 108. P. 161–166.
- Bavestrello G., Burlando B., Sara M. Corrosion casts reconstruction of the three-dimensional architecture of demosponge canal systems // Body Cavities: Function and Phylogeny: Selected Symposia and Monographs U.Z.I. Modena, 1995. P. 93–110.

- Bergquist P.R. Sponges. Los Angeles: Univ. Press, 1978. 268 p.
- Bond C. Continuous cell movements rearrange anatomical structures in intact sponges // J. Exp. Zool. 1992. V. 263. P. 284-302.
- Bond C., Harris A. Locomotion of sponges and its physical mechanism // J. Exp. Zool. 1988. V. 246. P. 271-284.
- Borojevic R. La ponte et le developpement de *Polymastia robusta* (Demosponges) // Cahiers de Biologie Marine. 1967. T. 8. P. 1-6.
- Borojevic R., Fry W.G., Jones W.C., Levi C., Rasmont R., Sara M., Vacelet J. Mise au point actuelle de la terminologie des eponges // Mus. Nat. Hist. Paris. Bull. Ser 2. 1967. V. 39. P. 1224-1235.
- Brien P. Les Eponges: leur nature metazoaire; leur gastrulation; leur etat colonial // Ann. Soc. Roy. Zool. Belg. 1967. V. 97. P. 197-235.
- Burton M. Observation on the littoral sponges, including the supposed swarming of larvae, movement and coalescence in mature individuals, longevity and death // Proc. Zool. Soc. London. 1949. V. 118. P. 893-915.
- Carter H.J. Notes on the species, structure and animality of the freshwater sponges in the tanks of Bombay // Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 2. 1848. V. 1. P. 303-311.
- Carter H.J. Proposed name for the sponge-animal, viz. "Spongozoon"; also on the origin of thread-cells in the Spongiadae // Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 4. V. 10. 1872. P. 45-51.
- Curtis A.S.G. Individuality and graft rejection in sponges or a cellular basis for individuality in Sponges // Biology and Systematics of Colonial Organisms // Eds Larwood G., Rosen B.R.L.; N.Y.: Acad. Press, 1979. P. 39-48.
- Dujarden F. Histoire naturelle des zoophytes. Infusories, comprenant la physiologie et la classification de ces animaux et la maniere de les etudier a l'aide du microscope // Librairie Encyclopedique de Roret. Paris, 1841. 684 p.
- Fry W.G. The sponge as a population: a biometric approach // Symp. Zool. Soc. London. 1970. № 25. P. 135-162.
- Fry W.G. Taxonomy, the individual and the Sponge // Biology and Systematics of Colonial Organisms / Eds Larwood G., Rosen B.R.L.; N.Y.: Acad. Press, 1979. P. 49-80.
- Gaino E., Burlando B. Sponge cell motility: a model system for the study of morphogenetic processes // Boll. Zool. 1990. V. 57. P. 109-118.
- Gaino E., Manconi R., Pronzato R. Organizational plasticity as a successful conservative tactics in sponges // Anim. Biol. 1995. V. 4. P. 31-43.
- Handzi J. Vprasanje individualitete pro spuzvah // Rozpr. slov. Akad. Znan. 1966. Unef. 4. Hist. 9. P. 165-204.
- Haeckel E. Naturliches Schöpfungs-Geschichte. Berlin: George Reimer, 1889. 832 p.
- Haeckel E. Systematische Phylogenie. Pt 2. Systematische Phylogenie der wibellosen Thiere. Berlin: George Reimer, 1896. 720 p.
- Harper J.L., Rosen B.R., White J. The growth and form of modular organisms // Phill. Trans. Roy. Soc. London. Ser. B. 1986. V. 13. 250 p.
- Hartman W.D., Reiswig H.M. The individuality of sponges // Animal Colonies / Eds Boardman A., Checham N.W., Oliver B. Stroudsburg, Pa: Dowden, Hutchinson & Ross, Inc., 1973. P. 567-584.
- Ilan M., Loya Y. Ontogenetic variation in sponge histocompatibility responses // Biol. Bull. V. 179. № 3. 1990. P. 279-286.
- Jackson J.B.C. Distribution and ecology of clonal and aclonal benthic invertebrates // Population Biology and Evolution of Clonal Organisms / Eds Jackson J.B.C., Buss L.W., Cook R.E. New Haven: Yale Univ. Press, 1985. P. 297-355.
- James-Clark H. Conclusive proofs of the animality of the ciliate sponges and of their affinities with the Infusoria Flagellata // Am. J. Sci. Ser. 2. 1866. V. 42. P. 320-324.
- Johnson M.F. Recruitment, growth and seasonal variations in the calcareous sponges *Clathrina coriacea* (Montagu) and *Clathrina blanca* (Miklucho-Maclay) from Santa Catalina Island, California // Biologie des Spongiaires / Eds Levi C., Boury-Esnault N. Colloq. Internat. CNRS. Paris, 1979. V. 291. P. 325-334.
- Kent W.S. Observations upon Professor Ernst Haeckel's group of the "Physemaria" and on the affinity of the sponges // Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 5. 1878. V. 1. P. 1-17.
- Lieberkuhn N. Zusätze zur Entwicklungsgeschichte der Sponilliden // Arch. Anat. Physiol. 1856. P. 496-514.

- Marfenin N.N. Sponges viewed in the light of up-to-date conception on coloniality // Berliner geowiss. Abh. 1997. Reihe E.B. 20. P. 17–23.
- Pansini M., Pronzato R. Observations on the dynamics of a Mediterranean sponge community // New Perspectives in Sponge Biology / Ed. Rutzler K. Washington, D.C., 1990. P. 404–415.
- Perty J.A.M. Zur Kenntnis kleinster Lebensformen nach Bau, Functionen, Systematik, mit Spezialverzeichnis der in der Schweiz beobachteten. Bern, 1852. 228 s.
- Pavans de Ceccatty M. Cell correlation and integration in sponges // Biologie des Spongiaires / Eds Levi C., Boury-Esnault N. Colloq. Internat. CNRS. Paris, 1979. V. 291. P. 123–136.
- Plotkin A.S., Ereskovsky A.V. Ecological aspects of asexual reproduction of the White Sea Sponge *Polymastia mammillaris* (Demospongiae, Tetractinomorpha) in Kandalaksha Bay // Berliner geowiss. Abh. 1997. Reihe E.B. 20. P. 127–132.
- Pronzato R., Mancoli R. Life history of *Ephydatia fluviatilis* a model for adaptive strategies in discontinuous habitats // Sponges in Time and Space / Eds van Soest R., Van Kempen T., Braekman J.-C. Rotterdam: A.A. Balkema, 1994. P. 327–331.
- Schmidt O. Supplement der Spongien des adriatischen Meeres, enthaltend die Histologie und systematische Ergänzungen. Leipzig: Wilhelm Engelmann, 1864. 48 S.
- Simpson T.L. Coloniality among the Porifera // Animal Colonies / Eds Boardman A., Chectham N.W., Oliver B. Stroudsburg, Pa: Dowden, Hutchinson & Ross, Inc., 1973. P. 549–565.
- Simpson T.L. The Cell Biology of Sponges. N.Y.; B.; Springer-Verlag, 1984. 662 p.
- Tuzet O., Pavans de Ceccatty M., Paris J. Les Eponges sont-elles des colonies? // Arch. de Zool. Exper. et Generale. 1963. T. 102. № 1. P. 14–19.
- Van de Vyver G. La non confluence intraspecificque chez les spongiaires et la notion d'individu // Ann. d'Embryol. et de Morphogen. 1970. V. 3. № 3. P. 251–262.
- Wiessenfels N., Streigler B. Bau und Function des Süßwasserschwamms *Ephydatia fluviatilis* L. (Porifera). VI. Das Individualitätsproblem // Zoomorphologie. 1979. V. 92. P. 49–63.
- Wood R. Biology and revised systematics of some late Mesozoic stromatoporoids // Special Papers in Palaeontology. V. 37. 1987. P. 1–89.
- Wood R., Zhuravlev A.Y., Debrenne F. Functional biology and ecology of Archaeocyatha // Palaios. 1992. V. 7. P. 131–156.
- Zhuravlev A.Y. A functional morphological approach to the biology of the Archaeocyatha // N.Jb. Palaont. Abh. V. 190. 1993. P. 315–327.

С.-Петербургский государственный университет

биолого-почвенный факультет  
кафедра эмбриологии

199034 С.-Петербург, Университетская набережная, 7/9

Поступила в редакцию  
4.II.1998

A.S. PLOTKIN, A.V. ERESKOVSKY, V.V. KHALAMAN

**THE ANALYSIS OF MODULAR ORGANIZATION OF PORIFERA USING  
POLYMASTIA MAMMILLARIS MULLER AS A MODEL**

*Dep. Embryology, Biology and Soil Faculty, St.-Petersburg State University,  
Universitetskaya nab. 7/9, St.-Petersburg 199034, Russia*

The hypothesis of constancy of size characters of irrigation system module in sponges was mathematically tested. Populations of common sublittoral species *Polymastia mammillaris* (Demospongiae, Tetractinomorpha) from ecologically different habitats of White Sea were investigated. It was shown that increase in body size is not always correlated with the increase in number of oscular papillae, that marks hypothetical modules. On mixed grounds in contrast to the solid ones dominate one-osculum individuals. The greatest variability of body volume for one-osculum sponges was observed exactly on mixed ground. The number of oscular papillae for a volume unit is not constant, but clearly decreases while the volume increases. From the other hand, the volume per one osculum (the volume of irrigation system module) grows up with the increase in body size. Thus, one-osculum irrigation system of *P. mammillaris* can provide the vital functions of individual of any size. Hypothetical module of the individual is not clearly characterized by size.