

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ОРДЕНА ЛЕНИНА КОЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ им. С. М. КИРОВА
МУРМАНСКИЙ МОРСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

ЖИЗНЬ И УСЛОВИЯ
ЕЕ СУЩЕСТВОВАНИЯ
В БЕНТАЛИ
БАРЕНЦЕВА МОРЯ

Апатиты
1986

(Колтун, 1964), гидроидов, возможно, *Sertularia cupressina*, среди ракообразных - мизиды *Boreomysis arctica* и *B. nobilis*, амфиподы - *Phippsiella similis*, *Pardalisca abyssii* (Гурьянова, 1936). Все еще под вопросом остается эндемизм "субарктической" батимальной фауны западного склона баренцевоморской платформы.

Перспективно направление динамической биогеографии, развиваемое в исследованиях Ю.И.Галкина. Получены результаты, которые находятся в кажущемся противоречии с нарисованной выше статичной картиной. В действительности стабильным или квазистатическим является лишь общий каркас биогеографической структуры (например, положение границы между Бореальной атлантической и Арктической областями в Баренцевом море за 50 лет практически не изменилось), а распространение отдельных определяющих эту структуру видов может изменяться в пределах переходного Баренцева региона почти скачкообразно в течение нескольких лет.

Тип *Spongia* - губки*

Первыми публикациями по фауне губок Баренцева моря можно считать две небольшие статьи Н.Н.Миклухо-Маклая (*Miclucho-Maclay*, 1870а, б), в которых он дает описание четырех наиболее обычных видов. Позднее Л.Л.Брейтфус опубликовал ряд статей по известковым губкам северных морей. В обобщающей работе 1898 года (*Breitfus*, 1898) он отмечает для Баренцева моря 30 видов *Calcispongiae*.

Несколько новых видов добавил Б.А.Сварчевский (1906), подытожив результаты предшествующих исследований. В последующих работах Брейтфуса (1911, 1912) отмечается уже 84 вида губок.

Значительный вклад в изучение губок Баренцева моря сделал П.Д.Резвой (1928, 1931). В первой из его работ содержится перечень 45 видов, во второй даются диагнозы 24 видов губок, обитающих в Карском и Баренцевом морях. Нельзя не отметить фундаментальную сводку Э.Гентшеля (*Hentschel*, 1929) по губкам Арктики. В ней по литературным данным приводятся диагнозы 46 видов баренцевоморских *Demospongiae*.

Наконец, в современный период наши знания о спонгиозауне арктического бассейна значительно расширились благодаря работам В.М.Колтуна (1959, 1964, 1966, 1967, 1970 и др.), в которых помимо систематического и фаунистического описания проведена ревизия фауны губок. Ныне в Баренцевом море насчитывается около 132 видов, которые составляют 65 родов, 30 семейств, 4 отряда и 3 класса.

Начиная с конца 50-х годов и до середины 70-х, на базе ММБИ Кольского филиала АН СССР сотрудниками кафедры эмбриологии ЛГУ под общим руководством профессора Г.П.Коротковой проводились исследования восстановительных морфогенезов, гаметогенеза и эмбрионального развития некоторых мелководных губок Баренцева моря, результаты опубликованы в более чем 40 статьях.

По сравнению с другими морями СССР спонгиозауна Баренцева моря является наиболее изученной. Основную массу составляют обыкновенные губки (класс *Demospongiae*), которые представлены 123 видами: из них 45% составляют бореальные, 21% арктические и 34% арктическо-бореальные виды. Известковые губки (класс *Calcispongiae*) по неопубликованным данным В.М.Колтуна имеют в своем составе семь видов. Наконец, фауна стеклянных губок (класс *Hyalospongiae*) ограничена лишь двумя близкородственными видами, эндемичными для Северного Ледовитого океана.

* Настоящий раздел представляет собой реферативный обзор работ отечественных исследователей по губкам, главным образом В.М.Колтуна и сотрудников кафедры эмбриологии ЛГУ.

Наиболее обильными для Баренцева моря являются роды: *Tetilla* O.Schmidt, 1868 (4 вида), *Polymastia* Bowerbank, 1866 (7 видов), *Geodia* Lamarck, 1815 (4 вида), *Mysale* Gray, 1867 (3 вида), *Asbestopluma* Norman, 1882 (6 видов), *Muxilla* O.Schmidt, 1862 (5 видов), *Lissodendoryx* Topsent, 1892 (4 вида), *Hymedesmia* Bowerbank, 1864 (9 видов), *Ectodoryx* Lundbeck, 1909 (6 видов), *Gellius* Gray, 1841 (5 видов) и род *Haliclona* Grant, 1841 (7 видов). Довольно обычны для верхних участков шельфа Баренцева моря известковые губки родов *Leucosolenia* Bowerbank, 1861, *Clathrina* Gray, 1864, *Sycon* Risso, 1826, *Leucandra* Haeckel, 1872, *Grantessa* Row, 1909.

Среди губок Арктики можно выделить около 60 видов, общих с северной частью Тихого океана, и около 80 видов, общих с Атлантическим океаном, которые составляют большую группу широко распространенных бореально-арктических видов. Сюда относятся: *Mysale lingua* Bowerbank, *Muxilla incrustans* Johnston, *Iophon piceus* Vosmaer, *Phakellia cribrosa* Miclucho-Maclay, *Halichondria ranicea* Pallas, *Hymeniacidon assimilis* Levinsen, *Haliclona gracilis* Miclucho-Maclay, *Tenea muricata* Bowerbank, *Tetilla cranium* Müller, *Suberites domuncula* Olivi, *Halisarca dujardini* Johnston и др.

Наличие бореальных атлантических видов, тесно связанных с теплыми водами Северо-Атлантического течения, очень характерно для арктического бассейна. В основном они сосредоточены в юго-западной части Баренцева моря; эти виды могут проникать с теплым течением даже в район к северу от Шпицбергена. Большая их часть в других наших северных морях, кроме Баренцева и Белого, не встречается. Это виды: *Tethia aurantium* Pallas, *Polymastia bursa* Müller, *P.robusta* Bowerbank, *P.uberrima* O.Schmidt, *Geodia macandrewii* Bowerbank, *G.barretti* Bowerbank, *Vosmaeria crustacea* Fristedt, *Anchince dendyi* Topsent, *Muxilla fimbriata* Bowerbank, *Clathria dichotoma* Esper и др.

В юго-восточном районе Баренцева моря, куда в настоящее время не заходят ветви Северо-Атлантического течения, отмечены популяции отдельных бореальных видов (*Muxilla fimbriata*, *Esperiopsis villosa*). Для объяснения этого факта, как считает В.М.Колтун (1959), надо обратиться к геологическому прошлому данного водоема, когда теплые атлантические воды более интенсивно внедрялись в Арктику и юго-восточные участки Баренцева моря находились под их прямым воздействием.

Типичные арктические виды сконцентрированы в более глубоководной зоне Баренцева моря. Они представлены небольшим числом эндемичных форм, произошедших от тихоокеанских и атлантических видов, мигрировавших сюда в четвертичном периоде. К этой группе можно отнести *Geodia mesotriaena* Hentschel, *Polymastia tielei* Koltun, *Rhaphidotheca arctica* Hentschel. Их бореальными родичами являются соответственно *G.barretti*, *P.uberrima*, *Rh.marshallhalli* Kent.

Известковые губки, обитающие в основном в литоральной и сублиторальной зонах, по мнению В.М.Колтуна (1964), имеют явно тихоокеанское происхождение. Проникновение их в Арктику происходило в периоды потеплений, когда на востоке тихоокеанские воды внедрялись в Северный Ледовитый океан более интенсивно, чем сейчас. Последующее охлаждение арктического бассейна привело к формированию там группировок бореально-низкоарктических видов. К ним относятся: *Leucosolenia complicata* Montagu, *Clathrina blanca* Miclucho-Maclay, *Leucandra valida* Lambe, *Sycon utriculus* Haeckel, *Grantessa küchenthali* Breitfus, *Ampboriscus glacialis* Haeckel.

Из стеклянных губок, как уже указывалось, в Баренцевом море известны лишь два вида. Это *Trichasterina borealis* Schulze, нижнесублиторально-батиальный вид, обитающий на глубинах 134-1447 метров в северных районах моря,

и бли
в се
(
обита
ны дл
Swarc
и ант

Норве
бинах
Барен
море
распр
видов

ный с
ются
люски
бесп
Нерел
молль
симво

морск
ние,
рани

подр
Боль
бий
к оп
sen
Lund
+2.4
rove

явля
ракс
боем
элас
нен
чаще
води
дли
фил
отку
кач

при

* Д

Schmidt,
1815
идов),
да), Ну-
в), Gel-
льно
родов
6, Leu-

рной час-
которые
ких ви-
ston,
ria ра-
clucho-
domun-

ми вода-
бассейна.
ми виды
на. Боль-
, не
ler,
ank,
Тор-

не захо-
их боре-
ния этого
ому про-
ивно внед-
под их

ой зоне
произо-
четвер-
schel,
альными
thalli

оральной
ождение.
на восто-
нтенсив-
о к форми-
осятся:
Leucandra
us, Am-

вестны
ьно-ба-
онах моря,

и близкородственный ему бореальный вид *Asconema setubalense* Kent, отмеченный в северо-восточной и юго-западной частях моря.

Особый интерес представляют три биполярных вида (Koltun, 1970), которые обитают в Арктике* и в водах, омывающих Антарктиду, причем все они характерны для Баренцева моря. К ним относятся *Sphaerotylus schoenus*, *Sph.borealis* Swarczewsky и *Asbestopluma infundibulum* Levinsen. Представители арктических и антарктических популяций этих губок морфологически почти идентичны.

Sphaerotylus schoenus обитает в юго-западной части Баренцева моря, в Норвежском и Северном морях, а также у атлантических берегов Канады на глубинах 50-440 метров. Другой вид этого рода *Sph.borealis* обнаружен в Белом и Баренцевом морях, в батимальных водах арктического бассейна и в Норвежском море на глубинах 73-500 метров. Третий вид *Asbestopluma infundibulum* широко распространен в Арктике на глубинах 91-710 метров. Южные представители этих видов обнаружены не глубже 450 метров.

Благодаря тому, что многие губки содержат токсичные вещества и минеральный скелет, их тело редко служит пищей для других животных, однако встречаются исключения. Так, на теле *H.panicea* иногда паразитируют головоногие моллюски, поедающие губку. Гораздо чаще тело губок служит убежищем для многих беспозвоночных, таких как полихеты, немертины, ракообразные, офиуры и др. Нередко внутри губок можно найти яйца, отложенные полихетами, головоногими моллюсками, рыбами и др. Подавляющее большинство демоспонгий находится в симбиотических взаимоотношениях с одноклеточными водорослями.

Значительная часть баренцевоморских губок обитает в воде с нормальной морской соленостью, но есть формы, способные переносить некоторое опреснение, например, в эстуариях рек Печора и Тулома (*Myscale lobata* и *Halichondria panicea*).

По отношению к температуре губки рассматриваемого водоема могут быть подразделены на эвритермные и стенотермные, тепловодные и холодноводные. Большинство губок эвритермные и скорее тепловодные, чем холодноводные. Особый интерес представляют стенотермные виды, приуроченные в своем обитании к определенным низким температурам. Так, *Asbestopluma infundibulum* Levinsen известна при температуре от -1.45 до -0.4°C , *Cladorchiza tenuisigma* Lundbeck от -1.1 до -0.3°C , *Eспериopsis forcipula* Lundbeck от -1.3 до $+2.4^{\circ}\text{C}$, *Homeoductya flabelliformis* Hansen от $+1.16$ до $+4.3^{\circ}\text{C}$, *Tylodesma rosea* Fristedt от $+1.1$ до $+3.2^{\circ}\text{C}$ и т.д.

Для губок, как сидячих и неподвижных животных, существенным фактором является грунт. Губки прочно прирастают к субстрату, в основном к камням, раковинам и проч. Надежное прикрепление необходимо в связи с волнением, прибоем и сильными течениями, в этих условиях обитают корковые, подушковидные и эластичные их формы. На большой глубине, где преобладают илистые грунты, жизненные формы губок приспособлены к рыхлому субстрату: имеют дисковидное или чашевидное тело, у некоторых - ризоиды или длинные папиллы с вводными или выводными порами и устьями на концах (сем. *Polymastidae*), другие растут на длинной прочной ножке (роды *Asbestopluma*, *Stylocordila*). Будучи активными фильтраторами, губки и сами могут участвовать в процессах осадконакопления, откладывая на дне остатки скелета (спикулы) после своей гибели, а также в качестве биоседиментаторов.

Сроки репродуктивной активности известны лишь для литоральных форм, они приходится на август-ноябрь. Подробное исследование различных этапов онтоге-

* Два первых вида встречаются также в высокобореальных районах Атлантики.

неза проведено лишь на мелководных представителях *Leucosolenia complicata* Montagu - (Анакина, 1981), *Halichondria papirsea* Pallas - (Иванова, 1981) и *Halisarca dujardini* Johnston - (Короткова, Апалькова, 1975; Короткова, Айзенштадт, 1976). Гаметогенез *L. complicata* начинается приблизительно с конца августа и продолжается до трех месяцев. Первые зиготы и дробящиеся зародыши появляются лишь в ноябре. Развитие личинок происходит в теле материнской колонии. Выход зрелых амфибластул наблюдается в конце декабря.

L. complicata является гермафродитом с одновременным созреванием мужских и женских половых клеток.

Эмбриогенез и выход личинок не сопровождается глубокими деструктивными изменениями в хоанодерме и мезохиле всей колонии. В связи с этим колония не отмирает в пострепродуктивный период и может вновь приступить к вегетативной фазе жизненного цикла, а затем и к новой половой репродукции.

Жизненный цикл литоральных представителей *Halichondria papirsea* подробно исследовала Л.В.Иванова (1981). Автор выделяет несколько периодов, в течение которых губки характеризуются особой анатомической и тканевой организацией: период свободной личиночной жизни и метаморфоза завершается формированием молодой губки; период роста, предшествующий началу гаметогенеза; период половой репродукции (гаметогенез и эмбриогенез), заканчивающийся выходом личинок из тела губки; период пострепродуктивного восстановительного морфогенеза, завершающийся восстановлением нормальной тканевой организации. В разгар репродуктивного процесса (сентябрь) тело губки заполнено половыми клетками и эмбрионами на разных стадиях развития, между которыми сохраняются лишь небольшие участки материнских тканей. После того, как личинки покидают материнский организм, тело последнего представляет собой анархизированную массу клеток. Полная деструкция всей ирригационной системы происходит в течение октября-ноября. Оскулумы исчезают, часть губки разрушается и погибает. Оставшаяся после выхода личинок клеточная масса распадается на отдельные фрагменты, содержащие большое число спикул и покрыты пинакодермой.

В дальнейшем (декабрь-январь) каждый такой фрагмент приступает к физиологической реконструкции, т.е. развивается в новую начинающую рост колонию. Таким образом, здесь имеет место нормальное бесполое размножение по типу соматического эмбриогенеза. Период пострепродуктивного восстановительного морфогенеза совпадает с периодом личиночной жизни и метаморфоза.

Личинки *H. papirsea* - оранжевые паренхимулы. Они ведут придонный образ жизни, который продолжается от нескольких дней до нескольких недель. Большинство колоний *H. papirsea* раздельнополо, но встречаются и гермафродитные экземпляры. Возможно, что отмеченные случаи гермафродитизма оказываются результатом начинающейся смены полов.

Данные по эмбриональному развитию *Halisarca dujardini* ограничены лишь исследованием оогенеза (Короткова, Апалькова, 1975; Короткова, Айзенштадт, 1976). Размножаются губки в летнее время (конец июня-сентябрь). Источником женских половых клеток служат хоаноциты жгутиковых камер. Интересной особенностью баренцевоморской популяции *H. dujardini* является то, что в ней не обнаружено мужских колоний. Таким образом, развитие губки, вероятно, происходит партеногенетически.

На литоральных баренцевоморских губках *Leucosolenia complicata*, *Sycon ciliatum*, *Halichondria papirsea*, *Halisarca dujardini* были проведены многочисленные исследования восстановительных процессов (см. Короткова, 1963; Короткова, 1972; Волкова, Золотарева, 1981). У одиночных, более интегрированных губок (*Sycon ciliatum*), при одних и тех же оперативных вмешательствах преобладают регенерационные процессы, в то время как у колониальных, менее инте-

грир
руют
поло
проц

вом
Geod
полу

И.И.
мор:
Thon
1916
мент
дени
мейс
ской
(192
1925
экср
идог
ными

чая
идан
СССР
Бар
расп
меду
licl
лы
Иос

отно
Нуд
ства
пан
в п

груп
реа
мой
ные

чав
ко
отм
Sch
в а
щем

ла
) и
Изен-
ав-
ни по-
оло-
ж-
ыми
не
в-
обно
ение
ей:
ем
поло-
инок
,
ре-
и
е-
е-
осу
е
став-
мен-
изио-
ию.
о
з
ьшин-
к-
зуль-
шь
т,
ом
бен-
об-
хо-
оп
очис-
рот-
ых
еоб-
те-

грированных губок (*Leucosolenia complicata*, *H. panicea*, *H. dujardini*) доминируют процессы соматического эмбриогенеза, сходные с тем или иным типом бесполого размножения. Изменяя условия опыта, можно менять соотношение этих процессов.

Наиболее многочисленными и часто встречающимися видами губок в Баренцевом море являются *Halichondria panicea*, *Iophon piceus*, *Thenea murricata*, *Geodia barreti*. Они характеризуются как широким распространением в северном полушарии, так и большой эврибатностью.

Тип Coelenterata - кишечнополостные,
класс Hydrozoa - гидрозои

Изучение Hydrozoa евразийских арктических морей было начато академиком И.И.Лепехиным (1772, 1780). Заметное количество работ по гидроидам Баренцева моря появилось к концу XIX - началу XX веков (M.Sars, 1863; G.O.Sars, 1873; Thompson, D'Arcy, 1884; Hartlaub, 1900; Jäderholm, 1908, 1909; Broch, 1910, 1916, 1918; Книпович, 1901; Линко, 1903, 1904; Держгин, 1915 и др.). Фундаментальные сводки А.К.Линко (1911, 1912) и Н.В.Куделина (1914) содержат сведения о распространении гидроидов, с детальным описанием видов, родов, семейств. Коллекции Русской экспедиции на Шпицберген (1899-1901 гг.), Мурманской биологической станции (1921, 1926 гг.) и экспедиций ПЛАВМОРНИНА (1921 г.) дополняют существующие данные по гидроидам Баренцева моря (Рылов, 1923, 1924, 1927; Спасский, 1929). По материалам, собранным некоторыми из экспедиций 20-30-х годов, П.В.Ушаков (1937) сделал глубокий анализ фауны гидроидов евразийских арктических морей. Ему же принадлежат наблюдения за сезонными изменениями фауны на литорали Кольского залива (Ушаков, 1925).

В 50-е годы Д.В.Наумов начал изучать Hydrozoa отечественных вод, включая Арктику. Результаты исследований опубликованы в обширной сводке по гидроидам и гидромедузам (Наумов, 1960), вышедшей в серии "Определители по фауне СССР". Позднее опубликован обзор сифонофор морей СССР - 3 вида отмечены для Баренцева моря (Степаньянц, 1967). Опубликован также ряд работ, посвященных распределению, росту и питанию баренцевоморского зоопланктона, включая гидромедуз и сифонофор (Зеликман, 1961, 1966, 1969; Зеликман, Камшилов, 1960; Zelickman, Gelfand, Shifrin, 1969; Zelickman, Golovkin, 1972). Новые материалы получены экспедициями Зоологического института в районе Земли Франца-Иосифа (Голиков, Аверинцев, 1977).

Всего в Баренцевом море известно 125 видов класса Hydrozoa: 122 вида, относящиеся к 64 родам, 24 семействам, представляют все 6 отрядов подкласса Hydrozoa и 3 вида, относящиеся к 3 родам и 3 семействам, представляют единственный отряд подкласса Siphonophora. Список видов приводится в статье Степаньянц, касающейся Hydrozoa евразийских арктических морей (Stepanjants, в печати).

Все баренцевоморские виды Hydrozoa подразделяются на 8 биогеографических групп; условные эндемы (неясной биогеографической природы), арктические, бореально-арктические, субтропическо-арктические (по терминологии, употребляемой А.Н.Голиковым и В.Г.Аверинцевым, 1977), бореальные, широко распространенные тепловодные, биполярные и космополиты.

Условные эндемы. В эту группу включены виды, не встречавшиеся вне изучаемого водоема и найденные здесь всего лишь 1-2 раза. Только в Баренцевом море и сопредельных водах Центрального полярного бассейна отмечены *Plumularia fragilis* (гл. 270 м), *Aglaophenopsis compressa* (220 м), *Schizotricha variabilis* (349 м) и *Sch.polaris* (175, 196 м). Это - живущие в атлантической воде при температуре выше 0° (+1/+4°C) представители в общем тепловодного семейства Plumulariidae. Возможность их обнаружения в Се-