

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
КОЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
МУРМАНСКИЙ МОРСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

Н. В. Денисенко

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ
И ЭКОЛОГИЯ
МШАНОК
БАРЕНЦЕВА МОРЯ

Апатиты
1990

Печатается по постановлению Президиума ордена Ленина
Кольского научного центра им.С.М.Кирова АН СССР

УДК 594.7(591.9+574.4)268.45

Н.В.Денисенко. Распределение и экология мшанок Баренцева моря. Апатиты, изд.КНЦ АН СССР, 1989. Ил. - 41, табл. - II, библиогр. - 291 назв.

В книге представлены сведения о таксономической структуре и биогеографическом составе мшанок Баренцева моря. Проведено биогеографическое районирование моря по данной группе животных, проанализированы особенности их распределения в зависимости от глубины, температуры, солености, типа донных осадков; рассмотрены количественная представленность и роль в донных биоценозах, продукционные и энергетические характеристики отдельных представителей группы.

Книга предназначена для гидробиологов, зоологов, студентов биологических специальностей.

О т в е т с т в е н н ы й р е д а к т о р
доктор биол.наук А.Н.Голиков

Р е ц е н з е н т ы :

канд.биол.наук В.И.Гонтарь, канд.биол.наук В.Н.Макаров

(£) Кольский научный центр АН СССР, 1990

ВВЕДЕНИЕ

Решение проблемы рационального и наиболее полного использования биологических ресурсов Баренцева моря невозможно без точных и глубоких знаний о составе, распределении и особенностях экологии фонообразующих групп донного населения. Мшанки – одна из наиболее распространенных и обильных по численности и биомассе таксономических групп морских животных, во многих биоценозах им принадлежит руководящая роль, поэтому, несмотря на то, что мшанки не относятся к объектам промысла, изучение их экологии представляет немалый интерес как с теоретической, так и с практической точки зрения.

Неординарна роль мшанок при проведении биогеографического районирования Баренцева моря. Поскольку эти животные ведут прикрепленный образ жизни, по их распределению легко проследить изменение под влиянием многолетних климатических флуктуаций положения границы между Атлантической бореальной и Арктической биогеографическими областями. Большинство представителей этой группы хорошо переносит изменения различных факторов среды, однако стенобионтные виды могут служить хорошими индикаторами структуры донных осадков, интенсивности придонных течений и некоторых других факторов среды.

Несомненна значимость мшанок для палеонтологов. Хорошая сохранность зоариев в ископаемом состоянии обуславливает руководящую роль этой группы в стратиграфических исследованиях, необходимых при поиске полезных ископаемых и нефти. В настоящее время значение мшанок в осадкообразовательных процессах также существенно, и их колонии часто встречаются в скоплениях ракуши, а в юго-западной части моря, по утверждению З.А.Филатовой (1938), образуют мшанковые пески.

Мшанки не принадлежат к промысловым животным, но их колонии служат хорошим убежищем и субстратом для многих видов беспозвоночных, определяемых в совокупности термином "кормовой бентос" (Пергамент, 1957), а также представители этой группы входят в состав рациона некоторых промысловых рыб, таких как зубатка, пикша, и, таким образом, представ-

ляют собой одно из звеньев пищевых цепей в донных сообществах Баренцева моря.

Важная роль принадлежит мшанкам при формировании биоценозов обрастания. Сукцессия этих сообществ имеет свои закономерности и проявляется в последовательной смене одних сообществ другими. Мшанки в числе первых заселяют поверхности субстратов, и темпы их развития и роста в значительной степени могут оказывать влияние на дальнейшее развитие обрастания.

Результаты выполненной работы дополняют имеющиеся сведения об экологии массовых видов донных беспозвоночных Баренцева моря и могут быть использованы и полезны при изучении закономерностей формирования и функционирования систем популяционного и биоценотического уровня. Исследования имеют важное значение для понимания природы колоний, которые, судя по особенностям обмена и роста, представляют собой организм второго порядка. Сведения о количественном развитии и росте мшанок Баренцева моря важны для дальнейшего развития биопродукционной теории и могут быть использованы при решении задач рациональной эксплуатации ресурсов, разработке теории сукцессии обрастаний и организаций мероприятий по борьбе с ними, а также при выборе индикаторов среды, подверженной антропогенному воздействию.

Глава I. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ МШАНОК

В изучении мшанок Баренцева моря можно выделить три основных направления. Исследованиям фауны и систематике мшанок, содержащим их описание и данные о нахождении в различных районах моря, посвящено наибольшее число публикаций. Первые материалы по мшанкам Баренцева моря были опубликованы Г.Буском (**Busk**, 1856). В его работе имеются сведения о мшанках, собранных английскими экспедициями в районе финмаркенского мелководья и побережья северной Норвегии. Несколько позднее рядом шведских экспедиций, обследовавших северо-восточное и восточное побережье Норвегии, Кольский залив, побережье Восточного Мурмана и Новой Земли, были представлены материалы Ф.Смитту, который в течение 10 лет опубликовал серию фаунистических работ по мшанкам (Smitt, 1868, 1879а, б).

Семидесятые годы XIX столетия характеризуются началом сбора материалов по мшанкам открытых участков моря. В 1880 году вышла из печати сводка В.Урбана (**Urban**, 1880) по видам, обитающим южнее о.Медвежий, в центральной и юго-восточной частях моря. Почти одновременно В.Вергелиус (**Vergelius**, 1884) опубликовал сведения о мшанках, собранных голландской экспедицией на судне "Вильям Баренц" у о.Медвежий, в юго-восточной части моря и у островов Новой Земли. Эти экспедиции не имели целью планомерное изучение моря, и поэтому представленные ими фаунистические материалы носят разрозненный характер, а каждый из списков видов не превышает 30-40 названий.

Большой вклад в изучение мшанок Баренцева моря внес известный шведский зоолог Ф.Нордгаард. Его ранние работы (Hordgaard, 1894-1896) содержат описание и сведения о место-

нахождении мшанок у берегов северной Норвегии в районе мыса Нордкап. Последующие статьи (**Nordgaard**, 1900, 1905, 1907) посвящены описанию фауны мшанок, найденных в водах Западного (Медвежинского) желоба и на Центральном плато. В трудах, вышедших из печати в 20-е годы (**Nordgaard**, 1918, 1923), помещены списки мшанок, обитающих в прибрежье Западного Шпицбергена и в проливе Маточкин Шар.

Кроме перечисленных работ в конце XIX и начале XX веков по материалам ряда морских экспедиций, обследовавших южную часть моря, также опубликовано несколько статей (**Norman**, 1903a; **Bidencap**, 1900a,b и др.). Однако и эти исследования имели поверхностный характер и добавили немного информации к сведениям о фауне мшанок Баренцева моря.

Планомерное исследование фауны этой группы в Баренцевом море началось с момента организации Мурманской биологической станции Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей, расположившейся в одной из губ у входа в Кольский залив, где был основан первый город на Кольском полуострове — Александровск (ныне г.Полярный). Результаты обработки материалов, которые были собраны в течение пяти сезонов (в 1899, 1903–1904 и 1908–1909 гг.) под руководством К.М.Дерюгина, позволили выдающемуся русскому бризоологу профессору Г.А.Клюге составить достаточно полный список, включающий 146 видов мшанок Кольского залива (Дерюгин, 1915).

Важным этапом в изучении фауны мшанок Баренцева моря были исследования, выполненные в 1899–1903 гг. Мурманской научно-промысловой экспедицией, работу которой возглавлял известный русский ученый академик К.М.Книпович. Основной задачей исследований было не только выявление важнейших районов промысла, но и изучение факторов среды, влияющих на образование скоплений рыбы. Работы экспедиции охватывали в основном южную часть моря (к югу от 76° с.ш.НВизе, 1939). Мшанки в ходе этих исследований были обнаружены более чем на 150 станциях. Обработка материалов велась в течение длительного времени, и полученные сведения о видовом составе мшанок вошли в определитель "Мшанки Северных морей СССР" (Клюге, 1962), изданный уже после смерти Г.А.Клюге.

Изучением фауны мшанок северной и северо-восточной частей моря, у архипелага Земля Франца-Иосифа занимались как зарубежные, так и отечественные исследователи. У острова Надежды работала английская экспедиция, по материалам которой А.Грейгом (**Grieg, 1925**) были описаны мшанки. О.Биденкапом (**Bidencap, 1900a, Ъ**) составлен список видов этой группы из района восточного побережья о.Западный Шпицберген. Русским ледокольным судном "Ермак", работавшим в высоких широтах в **1899** и **1900** гг., собраны коллекции мшанок и других беспозвоночных в северо-восточной части моря и у западных берегов северного острова Новой Земли.

Последующие фаунистические сборы по мшанкам Баренцева моря были возобновлены после установления советской власти. И, как уже упоминалось выше, огромная роль в их исследовании принадлежала Г.А.Клюге. Именно им была проведена идентификация мшанок, списки которых включены в работы К.М.Дерюгина (**1924**), П.В.Ушакова (**1948**) и других советских исследователей.

Кроме Г.А.Клюге изучением фауны мшанок Баренцева моря длительное время занималась его ученица М.Г.Гостиловская – сотрудница Мурманского морского биологического института Кольского филиала АН СССР. Ею, после смерти Г.А.Клюге, была продолжена обработка материалов, хранящихся в коллекционных фондах Зоологического института АН СССР (Гостиловская, 1962), а также сборов экспедиций Мурманской биологической станции, впоследствии Мурманского морского биологического института.

Исследования МБС и ММБИ, проводившиеся в 50-х годах на судах "Диана" и "Проф.Дерюгин", охватывали побережье Восточного Мурмана и юго-восточную часть моря. На основании этих материалов были опубликованы работы о видовом составе мшанок (Гостиловская, 1976, 1984). Комплексная экспедиция в Тёшскую губу в 1966 г. позволила изучить фауну **Bryozoa** этого своеобразного залива (Гостиловская, 1968). В 70-х годах на основании характеристик, приведенных в монографии Г.А.Клюге (1962), в общем виде был проанализирован биогеографический состав мшанок Баренцева моря и других арктических морей СССР (Гостиловская, 1973). Характерно, что почти во всех перечисленных работах не проводилось сравнения

фауны мшанок из различных районов моря. Даже Г.А.Клюге, представляя сведения о распространении мшанок в Мировом океане, не затрагивал распределения этой группы в пределах Баренцева моря.

Особо следует отметить изучение фауны мшанок у архипелага Земля Франца-Иосифа. Исследования начались с момента организации полярных экспедиций шведских и норвежских ученых в начале нашего столетия. По собранным материалам было опубликовано несколько работ, описание фауны мшанок в которых занимает не последнее место (Andersson, 1901; Waters, 1900, 1904). В 20–30-х годах исследование высокой Арктики возобновилось советскими экспедициями, проводившимися на ледокольных судах "Седов" (экспедиция 1930 г.) и "Ермак" (в 1935 г.). Материалы по мшанкам были обработаны Г.А.Клюге, но опубликованы уже после его смерти (Клюге, 1964). Список видов из этого района, составленный с учетом материалов предыдущих экспедиций, весьма обширен и насчитывает 149 названий. Спустя более чем 40 лет исследования по фауне мшанок были вновь возобновлены при организации Зоологическим институтом АН СССР ряда прибрежных высокоширотных экспедиций. Кроме самого архипелага Земля Франца-Иосифа, одной из первых экспедиций обследовались прибрежные воды о.Виктория (Андросова, 1977). Обработка материалов последней экспедиции, состоявшейся в 1980 г., и сравнение данных с уже имеющимися позволили составить наиболее полный список видов Bryozoa идя этого района, который насчитывает около 200 названий (Денисенко, Пантелеева, 1985).

Второе направление в изучении как всего бентоса Баренцева моря, так и мшанок в частности стало возможным лишь с применением количественных орудий лова. Первые сведения о биомассе бентоса представлены в работе Л.А.Зенкевича (1927), посвященной исследованию Печорского моря. Вслед за данной публикацией вышли в свет крупные работы М.Идельсона (1931), З.А.Филатовой (1938), В.А.Броцкой и Л.А.Зенкевича (1939), Р.Г.Лейбсон (1939) и др. В них собраны сведения о количественной представленности мшанок в разных районах моря. Следует, однако, заметить, что в большинстве этих работ количественные характеристики даны только для свободно растущих форм и упущены из вида корковые мшанки. К сожалению, этим страдают и многие другие труды, посвященные количественному распределению бентоса.

Третьим важным направлением стало исследование экологии и жизненных циклов мшанок Баренцева моря. Проблеме посвящены только две работы (Кузнецов, 1941, 1963); в них приведены сведения о цикле размножения, температурных условиях обитания ряда видов из побережья Восточного Мурмана. Дальнейшего расширения и углубления исследований на Баренцевом море, к сожалению, не последовало. Работы были возобновлены лишь в начале 80-х годов (Денисенко, 1988а,б). Кроме того, следует отметить, что самые доступные для наблюдений мшанки приливно-отливной полосы оставались наиболее слабо изученными до недавнего времени. Отдельные упоминания о мшанках, населяющих литораль, имелись в классических работах Е.Ф.Гурьяновой, И.П.Закса, П.В.Ушакова (1928-1930), а также в статье В.В.Кузнецова и Т.А.Матвеевой (1948). Детальное исследование фауны и экологии мшанок осушной полосы было проведено лишь в конце 70-х годов (Денисенко, 1983а,б,1984).

Весьма скудна информация и о роли мшанок Баренцева моря в формировании сообществ обрастания. Наблюдения за биообрастанием различных материалов, проводившиеся Институтом океанологии АН СССР, не ставили своей целью изучение его сукцессии. Основной задачей указанных исследований было испытание протвообрастающих покрытий (Кузнецова, 1967; Кузнецова, Искра, 1981; Зевина, Кузнецова, 1978).

Несмотря на почти Бековую историю изучения данные о распределении мшанок в пределах акватории моря до сих пор не обобщены. Отсутствуют сведения о закономерностях распределения мшанок в зависимости от состава донных осадков, глубины и других факторов среды. Очень мало известно о жизненных циклах видов. Наиболее изученными для некоторых форм оказались сроки оседания личинок, а также сроки размножения. В то же время рост, продукционные характеристики и энергетический обмен баренцевоморских мшанок никем не изучались. В связи с этим целью нашей работы является анализ и обобщение уже известных сведений, а также собственных данных по экологии и распределению мшанок Баренцева моря, выявлению их роли в донных биоценозах.

Глава 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Основой для написания настоящей работы послужили многочисленные фаунистические коллекции мшанок, хранящиеся в Зоологическом институте АН СССР и Мурманском морском биологическом институте КНЦ АН СССР. Коллекционный материал по фауне мшанок Баренцева моря весьма обширен. Как уже упоминалось, первые сборы были проведены в начале нашего столетия на судне "А.Ковалевский" в Кольском заливе под руководством К.М.Дерюгина. В это же время сбор материала осуществлялся и на открытых участках моря на судах "А.Первозванный", "Наездник" и "Пахтусов" под руководством Н.М.Книповича. Позднее коллекции ЗИН АН СССР пополнились материалами, собранными на ледокольных судах "Ермак", "Заря", "Малыгин" (рис.1).

Обширные коллекции мшанок из юго-восточной части моря и Мурманского побережья собраны сотрудниками Мурманского морского биологического института. Часть этого материала поступила в фонды Зоологического института, а часть хранится в ММБИ. Весьма значительный материал поступил в ЗИН после комплексной бентосной съемки Баренцева моря, проводившейся Полярным научно-исследовательским институтом морского рыбного хозяйства и океанографии им.Н.М.Книповича (ПИНРО) в 1968-1970 гг. на судах "Маслов" и "Водник". Съемка охватывала равномерной сеткой станций всю акваторию моря до 78° с.ш., а также включала примыкающие участки шельфа Норвежского моря (рис.2). Кроме указанных материалов, нами были просмотрены и идентифицированы мшанки из коллекций, собранных в 1979-1983 гг. экспедициями, проводившимися на судах ММБИ в западной части моря (2-, 18-, 24-й рейсы НИС "Дальние Зеленцы") и в побережье Восточного Мурмана (рейсы э/с "Торос"), а также 1У Высокоширотной экспе-

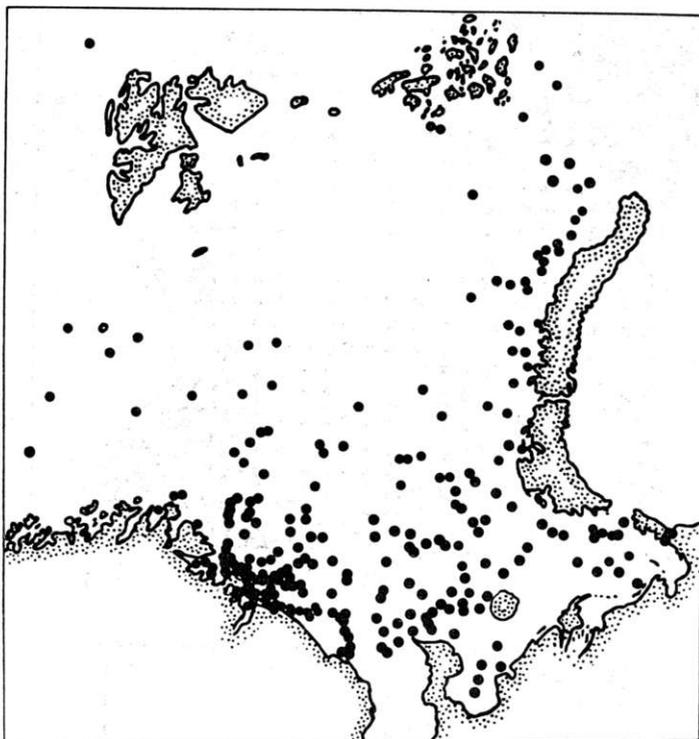


Рис.1. Сетка станций, выполненных русскими экспедициями в Баренцевом море в конце XIX-начале XX вв.

дицией ЗИН АН СССР в районе Земли Франца-Иосифа. Непосредственно автором собраны пробы мшанок на литорали губ Восточного Мурмана (Дальнезеленецкой, Захребетной, Западной Щербинихе, ИваноЕке) и в прибрежье Семи Островов (Восточный Мурман).

Всего в Баренцевом море собрано около 1500 проб, содержащих фаунистический материал по исследуемой группе беспозвоночных. Сублиторальные пробы получены с помощью традиционных орудий лова: драги или трала Сигсби, литоральные — с помощью рамок 0.1 и 1.0 м². Количественные пробы в зависимости от глубины исследуемого района отбирались большей

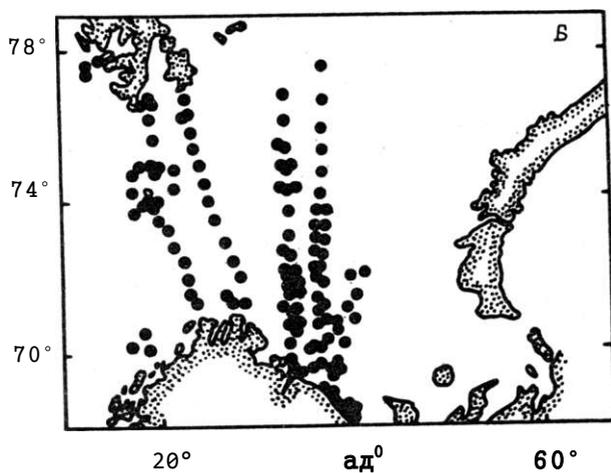
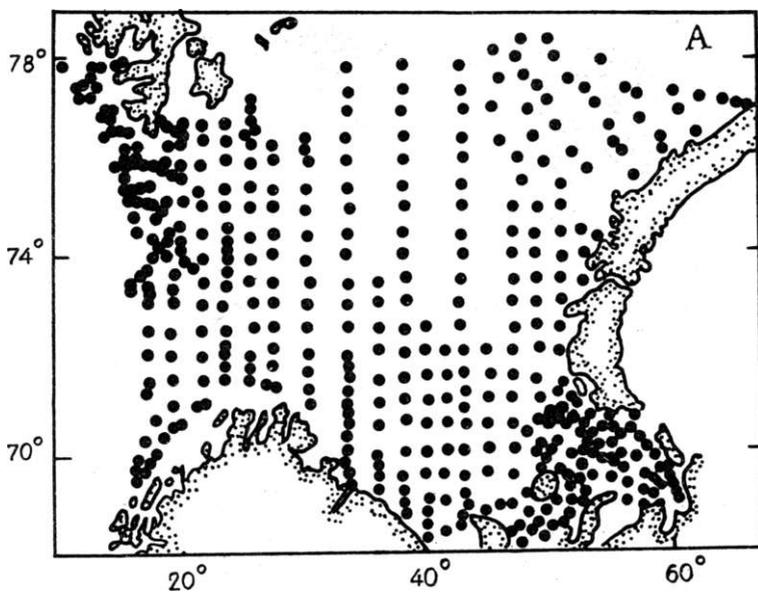


Рис.2. Сетка станций, выполненная экспедициями ПИНРО в 1968-1970 гг. (А) и экспедициями ММБИ в 1979-1983 гг. (Б).

моделью дночерпателя "Океан-50", ручными водолазными дночерпателями с площадью захвата 0.1 м^2 или рамками указанных Еше размеров.

Собранный материал разбирали по видам. У вертикально растущих форм определялись размеры, вес, у корковых – максимальные линейные размеры, площадь колоний и вес. Для видов, колонии которых с трудом отделялись от субстрата, была разработана специальная методика (Денисенко, 1983а), позволяющая с помощью уравнений регрессии рассчитать вес колоний по ее площади. Связь между указанными параметрами статистически не отличается от параболической функции и может быть вполне удовлетворительно описана уравнением:

$$w = c S^q, \quad (I)$$

где s – площадь колоний;

w – вес колонии;

c, q – коэффициенты уравнений регрессии, определяемые по общепринятым статистическим формулам.

Измерение линейных параметров проводили с точностью до 0.01 мм , а взвешивание осуществляли на торсионных весах с точностью до 0.01 мг . Всего промерено и взвешено более 8000 экз. колоний.

Наблюдения за ростом колоний проводили в природных условиях и по количественным пробам, хранящимся в коллекциях Зоологического и Мурманского морского биологического институтов. Наблюдения в природе вели, еженедельно измеряя маркированные колонии (площадь, максимальные линейные размеры, число зооидов), на маркированных площадках или при использовании искусственных субстратов. Результаты наблюдений сравнивали с данными, полученными при анализе массовых выборок тех же видов.

Большинство мшанок не имеет регистрирующих возрастных структур, поэтому для выделения возрастных групп (когорт) проводили анализ частотно-размерной структуры колоний. Этот метод известен с начала XX столетия (Petersen, 1911). В 40–50-е годы он был несколько усовершенствован за счет применения вероятностной бумаги, на которую наносятся точки, соответствующие накопленным частотам численности колоний определенных размеров (Harding, 1949 и др.) в При использова-

нии этого метода для выделения Возрастных когорт необходимо учитывать, что у мшанок, как и у других животных (Голиков, Меншуткин, 1971), наблюдается в течение года не одно, а два или три поколения (Marcus, 1926; Кузнецов, 1941). Обычно у таких видов размерная дискретность возрастных групп выражена плохо (Голиков, 1976). Однако у мшанок, которые имеют два и более поколений, колонии осеннего и зимнего оседания растут и развиваются значительно медленнее и погибают значительно быстрее, поэтому генеративная структура их популяций обычно выявляется.

Знание возрастной структуры популяции позволяет исследовать характер линейного и весового роста составляющих ее колоний. Данная структура, оцененная по единовременной выборке (Голиков, 1970), использована для построения графиков группового роста колоний мшанок. Уравнения Берталанфи и уравнение параболической функции, широко применяемые для математического описания роста животных (Шмальгаузен, 1935; Мина, Клавезаль, 1976 и др.), оказались непригодными для математической аппроксимации роста данной систематической группы ЖИВОТНЫХ. Наиболее точно отражает рост мшанок уравнение экспоненциальной функции, выведенное для расчета изменения численности популяции (Chapman, 1934; Пианка, 1981):

$$L_t = L_0 e^{gt} \quad (2)$$

где L_0 — размеры колоний в возрасте $t=0$;
 L_t — размеры организма в возрасте t ;
 e — основание натурального логарифма;
 g — удельная скорость роста.

Подтверждением возможности использования уравнения экспоненты для описания линейного роста мшанок служит прямолинейная зависимость между возрастом и размерами их колоний в полул로그арифмическом масштабе (рис.3).

Для выявления особенностей весового роста у каждого вида мшанок были рассчитаны размерно-весовые характеристики, которые, как показано на многих группах животных (Вжнберг, 1960; Алимов, Голиков, 1974 и др.), имеют следу **ЩЕЙ ВИД**:

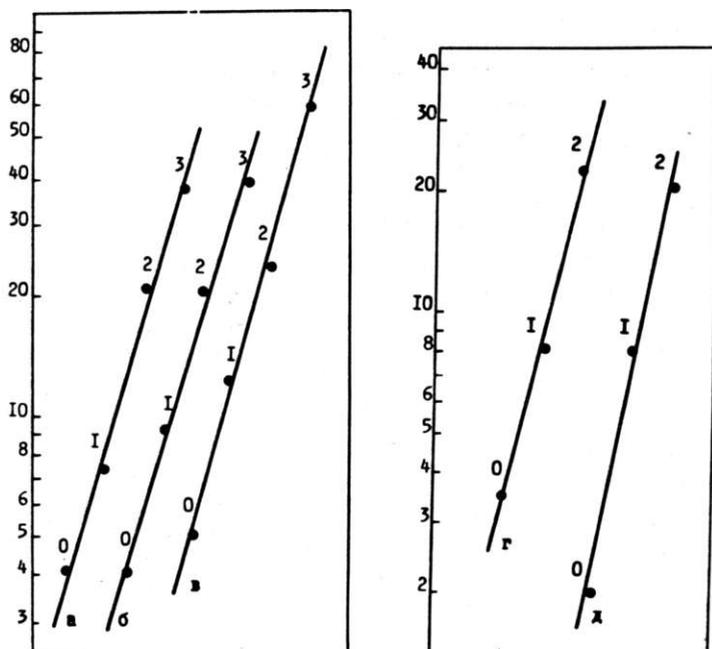


Рис.3. Зависимость линейных размеров колоний от возраста в полулогарифмическом масштабе.

а - *Cauloramphus spiniferum*, б - *Cribrilina punctata*, в - *Alcyonidium hirsutum*, г - *A.disciforme*, д - *Flustrellidra hispida*. По оси ординат - средние линейные размеры (мм), цифрами на графиках обозначен возраст (годы).

$$W = \alpha L^\beta, \quad (3)$$

где α - вес колоний размером $\beta=1$;

β - показатель степени.

Расчет продукции вели также по одноразовой количественной выборке, выделяя в ней возрастные классы путем анализа размерной структуры популяции. Математическая запись расчета продукции имеет следующий вид:

$$P = W_0 N_0 + \sum_{t=1}^n \frac{1}{2} (N_t + N_{t+1}) (\bar{W}_{t+1} - \bar{W}_t),$$

где Р - продукция:

$\sum W_o N_o$ - сумма биомассы сеголеток;

N_{t+1} , N_t - средняя численность колоний данной размерно-возрастной группы в течение года;

$(\bar{W}_{t+1} - \bar{W}_t)$ - весовой прирост колоний за год к моменту наблюдений.

Другой составляющей, необходимой для подсчета потока энергии в популяции, являются траты на обмен. Многочисленные исследования (Винберг, 1955, 1968; **Неттувзеп**, 1960; Алимов, 1981; Ивлева, 1983 и др.) показали, что энергетические траты на обмен могут быть найдены по скорости потребления кислорода (\dot{V}), связанной с массой тела:

$$R = A W^k, \quad (5)$$

где у - вес особей;

A и **k** - коэффициенты.

В литературе значения показателя степени k равны 0.75 или близки к этому значению. Для морских мшанок, обитающих в приполярных водах, сведений об интенсивности обмена в литературе не встречено. Поэтому нами проведено несколько серий опытов для определения обмена у трех массовых, корковых и вертикально растущих мшанок. Интенсивность потребления кислорода определяли методом замкнутых сосудов. Перед помещением в респирометры колонии свободно растущих мшанок осторожно отделяли от субстрата вместе с кенозоидами. Корковые виды снимали с водорослей, поскольку при отделении их от камней почти всегда повреждались зооиды. Колонии не отслаивали, а срезали с водорослей, оставляя у основания как можно более тонкий слой таллома, чтобы уменьшить фоновое влияние газообмена субстрата на результаты эксперимента. Все опытные склянки держали в затемненных сосудах, которые заполняли проточной водой для поддержания в респирометрах постоянной температуры (7°C), к которой акклимированы опытные колонии. Воду для опытов предварительно очищали от фито- и бактериопланктона, отфильтровывая через мембранные фильтры типа "Синпор". Время экспозиции подбирали опытным путем с таким расчетом, чтобы изменение концентрации кисло-

рода в склянках не превышало 10–15\$. В нашем случае опыты продолжались 4 ч. Параллельно с опытом вели наблюдения за изменением содержания кислорода в контрольных респирометрах. После опыта животных взвешивали. Поток энергии через популяцию определяли как сумму продукции и трат на обмен по формуле:

$$A = P + H. \quad (6)$$

Другим важным разделом наших исследований, необходимым для наиболее полной характеристики данной группы животных, было изучение особенностей распространения мшанок на акватории Баренцева моря в зависимости от их биогеографической природы. Биогеографические характеристики видов мшанок (Клюге, 1962), составленные только на основании термопатии, нами пересмотрены. Согласно Г.А.Клюге, среди мшанок северных морей присутствуют представители следующих биогеографических групп: высокоарктические и арктические, бореально-арктические и арктическо-бореальные, бореальные и амфибореальные. Первые ДЕе группы видов обитают только при отрицательных температурах – от -1.8 до -0.2°C , а бореальные не заходят в районы, где температура воды ниже 6.0°C .

Нами при составлении биогеографической характеристики каждого вида баренцевоморских мшанок учитывалась как их термопатия, так и степень провинциальности (приуроченность к геологическим щитам и районам океана), а также история происхождения на основе анализа распространения видов в Мировом океане. Полученные данные сопоставлялись с биогеографическими схемами Мирового океана, предложенными другими авторами (Ekman, 1953; Гурьянова, 1939, 1951, 1957, 1972; Филатова, 1957; Голиков, 1980; Василенко, 1974; Цветкова, 1975; Кусакин, 1979; Скарлато, 1981; Несис, 1982 и др.). Согласно этим схемам, биогеографические области располагаются следующим образом.

I. Между Арктической и Бореальными областями:

а) в Атлантике: от о.Ньюфаундленд, через юго-восток Гренландии (у западных берегов граница поднимается почти до 75° с.ш.), Исландию, севернее Фарерских островов к юго-западному Шпицбергену, через южную часть Баренцева моря:

б) **Е** Тихом океане: от мыса Барроу к мысу Дежнева в Чукотском море (по ракообразным, двустворчатым моллюскам, рыбам) и по югу Анадырского залива до Нортон-Саунда (по брюхоногим моллюскам);

2. Между высокобореальной и низкобореальной подобластями:

а) **Е** Северной Атлантике: от мыса Кейп-Код у Северной Америки до северо-восточной Ирландии и западной Норвегии в Европе;

б) **Е** Тихоокеанской бореальной области: **Е** районе Курильских островов по широте средней части о.Итуруп, у о.Сахалин – по широте мыса Терпения (мелководье до 30 м);

3. Между Атлантической и Тихоокеанской бореальными биогеографическими областями и субтропическими подразделениями царства тропических вод:

а) в Атлантической бореальной области: от мыса Гаттерас к южной части пролива Ла-Манш;

б) **Е** Тихоокеанской бореальной области: у берегов Азии – в районе 38° с.ш., у берегов Кореи, у берегов Японии – через о.Хонсю севернее полуостровов Ното и Босо и у мыса Монтерей – у берегов Америки.

Эти границы приняты нами за исходные при определении биогеографических характеристик **ВИДОВ**. При классификации ареалов в первую очередь учитывали приуроченность видов к участкам континентов и океанов, к широтным зонам и подзонам и к районам происхождения, выявленных по наибольшему разнообразию и эндемизму. Первые две характеристики соответствуют таким принципам биогеографического районирования, как проинципальный и зональный (Гурьянова, 1972; Голиков, 1982). Третья характеристика отражает историко-генетические корни фауны (Гурьянова, 1939, 1957) и помогает выяснить основу происхождения таксона.

С целью уточнения биогеографического районирования Баренцева моря в пределах его акватории было выделено шесть выделов, которые отличаются своеобразием **УСЛОВИЙ** среды: термическим режимом, соленостью, длительностью ледостава, гидродинамической активностью (Лощия Баренцева моря, 1939; Кондрацова, 1957, 1960–, Танцюра, 1959; Бойцов, 1985; Потанин и др., 1985; Атлас океанов, 1980 и др.). При

сопоставлении выделов использовались индексы сходства (общности) сравниваемых флор и фаун.

Основным показателем для сравнения выборок является индекс Жаккара (Жаккара, 1901, 1911), отражающий сходство между двумя любыми выборками с более **высокой** оценкой сходства большей выборки с меньшей и рассчитывается по формуле:

$$I_j = \frac{C}{D_i + D_{i+n} - C} \cdot 100\%,$$

где C — количество общих видов,

D_i и D_{i+n} — количество видов в каждом из сравниваемых списков.

Мера включения (Simpson, 1949) позволяет оценить, насколько меньшая по объему (по числу видов) фауна исключается **Е** большей. Этот показатель математически может быть представлен **В** виде:

$$I_s = \frac{C}{D_{\min}} \cdot 100\%,$$

где D_{\min} — количество видов в меньшей выборке.

Близкую средней оценке между первыми двумя индексами выражают через коэффициент Серенсена (Серенсен, 1948):

$$I_s = \frac{2C}{D_i + D_{i+n}} \cdot 100\%,$$

где обозначения те же, что и **Е** формуле (7). Коэффициенты сходства, рассчитанные данным способом, — применяли для построения дендрограмм методом иерархического кластерного анализа (Андреев, 1979; Песенко, 1982).

И, наконец, четвертый коэффициент, который мы применяли, — биогеографическая формула Экмана (Экман, 1940). Она используется при проведении биогеографических исследований и показывает, насколько отличны две сравниваемые **выборки**, т.е. насколько один район по фауне специфичен по отношению к другому. Этот показатель можно рассчитать по формуле:

$$I_{ek} = \frac{K}{C} \cdot 100\%,$$

где K – число несовпадающих видов.

Сравниваемые множества относятся к разным группам, если $l_{ek} > 100\%$, т.е. различие между фаунами по видам составляет более 50%. При $l_{ek}=100\%$ наблюдается равновесное состояние, при $l_{ek} < 100\%$ – малая специфичность районов.

Наряду с биогеографическим районированием нами проводилось ландшафтно-географическое, которое, в отличие от первого, основанного на качественном сравнении видов, предполагает анализ количественного преобладания определенных жизненных форм, создающих специфический фон участка донного ландшафта (Голиков, Скарлато, 1979; Бабков, Голиков, 1985).

При исследовании особенностей распределения по грунтам и глубинам использовались оригинальные данные с этикеток, а также сведения из литературных источников о пространственном распределении видов. Информация о составе донных осадков Баренцева моря получена из книги М.В.Кленовой (1960).

Вертикальное распределение мшанок рассматривалось в связи с распределением водных масс как по видовому богатству, так и по биогеографическому составу фауны. Распределение водных масс принято в соответствии с литературными данными (Добровольский, Залогин, 1983; ЦехоЕская, 1985; Суховай, 1985). Кроме того, проведено ландшафтно-географическое вертикальное районирование, при котором определяли приуроченность фаунистических группировок к определенному рельефу. Приуроченность видов к той или иной глубине соотносена с вертикальной стратификацией моря. Наиболее обычна градация моря по профилю морского дна, при этом выделяются следующие зоны:

1. Шельф, включающий осушную полосу – литораль (**Forbes**, 1840) и сублитораль (**Lorenz**, 1863). Глубины последней от 0 до 200 м:

2. Батиаль (континентальный склон) (**Apellöff**, 1912). Глубины от 200 до 2000 м:

3. Псевдобатиаль (Анцрияшев, 1974), область дна, соответствующая депрессии шельфа с глубинами более 200 м, сформировавшаяся в результате ледникового воздействия (Матишов, 1980):

4. Абиссаль, или ложе Мирового океана с глубинами свыше **2000 м (Forbes, Hunley, 1863):**

5. Псевдоабиссаль - депрессия континентальной ступени, изолированная от ложа Мирового океана (Дерюгин, 1915; Андрияшев, 1974).

Помимо изложенной зональности существует еще ряд градаций, обусловленных особенностями физико-химических и биологических условий на разных глубинах. Среди них выделяют этажи (ступени), зоны, пояса или горизонты (Петров, 1974; Гурьева и др., 1976). Этажи представляют собой участки, характеризующиеся специфичными по отношению к другим и сходными между собой физико-химическими условиями или составом биоты. Поясам свойственны главным образом однообразные фации, а зоны занимают определенные формации. Зона - понятие более широкое, оно включает в себя два предыдущих. Согласно Э.Форбсу и С.Ханлею (**Forbes, Hunley, 1853**), шельф моря можно разделить на зоны: литораль (выше 0 м), циркумлитораль (0-30 м), которая соответствует распространению ламинарии, медиаль (или коралиновая зона) - распространяется до глубины 70 м, инфрамедиадь - занимает внешнюю часть шельфа.

Наиболее новой классификацией моря, связанной с вертикальным распределением животных, следует считать поясное разделение с учетом положения водных масс (Голиков, Скарлато, 1970; Беклемишев и др., 1975, 1980; Голиков, 1985). В соответствии с этой классификацией выделена зона наибольшего перемешивания вод - адлиторальный пояс, расположенный на глубине 0-5, до 15 м, в зависимости от степени гидродинамики (Голиков, 1980). Этот пояс ограничивается верхним слоем поверхностной водной толщи (Степанов, 1984; Голиков, 1985), которая спускается до глубины 200 м. Промежуточная водная толща расположена на глубинах 200-1000 м. Медианная зона соответствует среднему слою поверхностной водной толщи, а инфрамедиадь, которая аналогична элиторали (**Kjellman, 1977**), ее нижнему слою. В Баренцевом море, где циркуляция вод весьма интенсивна (Танцюра, 1959), расположение водных масс весьма своеобразно. Поскольку всякую водную массу характеризуют определенные значения температуры и солености, то для Баренцева моря выделяют следующие водные массы

(Добровольский, Залогин, 1983; ЦехоЕская, 1985):

1. Атлантические воды. Поступают в море с запада и характеризуются высокими температурой и соленостью;

2. Арктические воды. Поступают с поверхностными течениями с северо-востока. Имеют низкие температуру и соленость;

3. Баренцевоморские воды. Образуются в результате трансформации атлантических и арктических вод. Характеризуются пониженной температурой и высокой соленостью;

4. Баренцевоморские прибрежные воды. Образуются в результате распреснения атлантических вод под влиянием берегового стока. Отличаются высокой температурой и пониженной соленостью летом и низкой температурой и нормальной соленостью зимой.

При анализе распределения мшанок в зависимости от температуры вод, кроме оригинальных наблюдений, данных систематических каталогов и карточек разбора проб, использованы литературные сведения о гидрологическом режиме моря. На основе Есех этих данных можно составить достаточно полное представление о сезонных изменениях как температуры, солености, так и других факторов среды.

Для определения оптимальных температур обитания баренцевоморских мшанок нами использован метод А.Н.Голикова и О.А.Скарлато (1972), установивших, что температурный оптимум обитания животных близок к температурам их нереста. Оптимальные температуры обитания видов определены Е результате анализа сезонных температур по краям их ареала (рис.4). Так, для баренцеЕоморских мшанок оптимальный температурный диапазон находится между максимальными значениями Е летнее время у северных границ ареала и минимальными значениями в зимнее время у южных границ.

Для изучения видового разнообразия в сообществах обрастания применяли коэффициент Шеннона-УиЕера (**Shannon-Weaver, 1963**):

$$H = - \sum_{i=1}^n \frac{N_i}{N} \log_2 \frac{N_i}{N}$$

π



Рис.4. Предельные температуры переживания и диапазоны температур размножения видов в умеренных широтах северного полушария.

где p – участие поселений 1-го вида E общей плотности поселений всех видов, развившихся на исследуемой площади.

Наибольшая индивидуальная представленность йри небольшом разнообразии видов снижает коэффициент i , наоборот, при большом количестве видов и их невысокой численности в поселении видовое разнообразие высокое.

Глава 3. СОСТАВ И ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ФАУНЫ МШАНОК

3.1. Видовой состав мшанок

Мшанки в Баренцевом море – одна из наиболее богатых видами систематических групп (Брызгин и др., 1981). Описанию фауны **Вгуюгоа** посвящено большое количество работ, и это позволяет считать изученность **ВИДОВОГО** состава достаточно полной. Последнее подтверждается и анализом материалов, собранных за последние 20 лет. В целом можно считать, что список видов, представленных в монографии Г.А.Клюге (1962), дает исчерпывающую информацию о богатстве видов мшанок на исследуемой акватории. Принимая его за основу, мы внесли ряд изменений в соответствии с современными представлениями о таксономической принадлежности мшанок и о систематическом положении ряда таксонов группы. По принятой некоторыми советскими зоологами системе, мшанки вместе с форонидами и брахиоподами относятся к типу Tentaculata (Андросова, 1974; Иванова-Казас, 1986 и др.). Однако вопрос о их систематической принадлежности до сих пор остается дискуссионным. И.П.Морозовой и Л.А.ВИСКОВОЙ (Морозова, 1984; Вискова, Морозова, 1988) проведено сравнение всех имеющихся систем данной группы, в результате чего они пришли к выводу о необходимости выделения мшанок в тип, в котором объединены две группы в ранге класса или надкласса – **Hymanolaeina** и **Polycladoclaena**. Морские мшанки относятся к первому. Мы придерживаемся такой же точки зрения. Названия некоторых более мелких таксонов группы изменены согласно проведенным ранее ревизиям (табл.1).

Некоторые таксоны баренцеьоморских мшанок согласно
литературным данным

Название в нашей работе	i j i Название таксона по Г.А.Кшогге (1962)	i j Изменено по данным
I	2	3
Flustrellidra	Flustrella	P.Cook (1964)
Terminoflustra		
Chartella	Plus tra	Sh.Mawatari,
Securiilustra		Sh.Mawatari (1979)
Saraiflustra		
Parasmittina	Smittina	R.C.Osburn (1952)
Pachyegis		
Cystisella	Porella	R.C.Osburn (1952)
Porelloides		
Buffonellaria	Schizoporella	P.J.Hayward, J.S. Ryland (1979)
Myriozoella		
Escharina	Schizoporella	R.C.Osburn (1952)
Schizomavella		
Schizobranchiella		
Hippoporina	Hippodiplosia	S.F.Harmer (1957)
Iflyriapora	Leieschara	P.J.Hayward, J.S.Ryland (1979)
Haplopoma	Microporella	R.C.Osburn (1952)
Fhydolopora	Retepora	K.Hansen (1962)
Sertella	Retepora	J.S.Ryland (1969)
Celleporina	Cell ep ora	J.S.Ryland (1963)
Turbicellepora	Cellepora	J.S.Ryland (1963)
Cheiloporina	Cheilopora	J.S.Ryland (1963)
Myriaporidae	ifyriazoidae	J.S.Ryland (1969)

1	2	3
Hagionula	Escharopsis	J.S.Ryland (1969)
Electra arctica	Electra crustulenta var.arctica	Powell H.A. (1969)
Tricellaria peachi	Bugulopsis peachi	J.S.Ryland, P.J. Hayward (1977)
Porelia concinna	Smittina conciima	P.J.Hayward, J.S. Ryland (1979)
P. conciima var. belli	S.concinna var. belli	P.J.Hayward, J.S. Ryland (1979)
P.obesa	Hippodiplosia obesa	R. C. Osburn (1952)
Amphyblestrum solodura	Amphyblestrum tri- folium	R.J.Hayward, J.S. Ryland (1979)
Pachyegis groen- landica	Porella groenlan- dica	V.I.Gontar, N.V. Denisenko
P.producta	P.princeps	R. C. Osburn (1952)
Stomachetosella limbata	Schizoporella limbata	R.C.Osburn (1952)
S.magniporata	Sch.magniporata	V.I. Gontar, N.V. Denisenko
Escharopsis lobata	Escharopsis sarsi	J.S.Ryland (1969)
Celleporina inc- rassata	Cellepora surcu- laris	P.J.Hayward, J.S. Ryland (1979)

Чтобы предотвратить возможное недоумение по поводу использования в нашем списке названий родовых групп, опубликованных в работах 50-х годов (Osburn, 1954; Harmer, 1957 и др.), но не включенных в монографию Г.А.Клюге (1962), отметим, что книга была опубликована спустя 5 лет после кончины выдающегося ученого, и он, по-видимому, не успел ознакомиться с этими работами. Они не упоминаются и в списке литературы. С другой стороны, возможно, Г.А.Клюге ос-тался бы приверженцем старой номенклатуры.

Учитывая изменения, приведенные в табл.1, констатируем что в Баренцевом море морские мшанки представлены тремя отрядами (Cyclostomata, Stenostomata, Cheilostomata), 37 семействами, 99 родами. Всего на акватории зарегистриро-

вано 248 **ВИДОВ** и 31 подвид* , что составляет около **86%** общего числа видов, известных для Северного Ледовитого океана (Гонтарь, Денисенко, 1986). Новых для науки видов не выявлено, однако в районе Земли Франца-Иосифа 36 видов отмечено впервые. Фаунистический состав группы и видовая представленность в различных районах моря отражены в табл.2.

Таблица 2

Фаунистический состав мшанок и их видовая представленность в различных районах Баренцева моря

Таксон	Северный район			Юго-западный район		Печорское море	Северный район	Арктическая Земля Франца-Иосифа
	1	2	3	4	5			
I	i	2	3	4	5	6	7	

Тип **Bryozoa Ehrenberg, 1831**

Класс **Gymnolaemata Allman, 1856**

Отряд **Cyclostomata Busk, 1852**

Сем. **Tubuliporidae Johnston, 1838**

Род **Stomatopora Bronn, 1825**

S.granulate (Milne-Edwards, 1838)

+ + 4- - - ++

Род **Proboscina Audouin, 1826**

P.gracilis (Kluge, 1915)

P.major (Johnston, 1847)

+ + +

В данном случае "подвидом" называются формы, отличные по морфологическим признакам и образующие характерные поселения.

Proboscina incrassata (Smitt, 1866) 2L Cm/. O^oaM^UcJiUuc		+	-	-	-	-	-	-
Род Oncousoecia (Norman, 1869)								
O.diastoporides (Norman, 1869)		+	-	+	-	-	+	+
O.polygonalis (Kluge, 1915)		-	+	-	-	-	-	+
O.canadensis Osburn, 1933		+	+	+	-	+	+	+
Род Tubulipora Lamark, 1816								
T.flabellaris (Pabricius,1780)		+	+	+	-	+	+	+
T.dilatans (Johnston, 1847)		+	+	+	-	-	-	-
T.smitti Kluge, 1962			+	-	-	-	-	-
T.uniformis Gostilovskaja, 1955		-	-	+	-	-	-	-
T.minuta (Kluge, 1915)				+				
T.liliacea (Pallas, 1766)		+	+	+	-	-	-	-
T.murmanica Kluge, 1915		-	+	-	-	-	-	-
T.ventricosa Busk, 1855		+	+	+	-	+	+	+
T.soluta Kluge, 1946		+		-	-	+	+	+
T.penicillata (Pabricius, 1780)		-	+	+	-	-	-	-
T.fruticosa Kluge, 1946		+	+	+	-	+	+	+
Сам. Idmoneidne Buak, -1-639								
Род Idmonea Lamouroux, 1821								
I.atlantica Porbes, 1847		+	+	+	-	+	+	+
I.atlantica var.gracillima Brmk, 1875		+		-	-	+	+	+
I«fenestrate Busk, 1859		**	+	+	-	+	+	+
I*tumida (Smitt, 1872)		+		-	-	-	+	-
I.bidenkapi Kluge, 1955			+	-	-	-	-	-
Род Idmoneoides Kluge, 1955								
I.arctoflabellaris (Kluge, 1946)		+		-	-	-	+	-
I.simplex Kluge, 1955				:	-	-	+	-
Род Entalophora Lamouroux, 1821								
E.clavata Busk, 1859		+	+	+	-	+	+	+
E.harmeri (Osburn, 1933)		-	-	+	-	+	+	+

	1	2	3	4	5	6	7
ЖѢ Сем. Diaetoporidae Busk, 1859							
Род Diplosolen Canu, 1918							
D.obelia (Johnston, 1838)	-	+	-	-	-	++	
D.o.var.arctica (Waters, 1904)	+	+	+	+	+	+	
D.int^car^Smitt., ^)	+	+	+	-	+	+	
- Род Berenicea Lamouroux, 1821							
B.arctica Kluge, 1946	-	-	+	-	+	++	
B.oblonge Kluge WfyfclsQo	-	-	-	-	-	+	
Г Сем. Smitt, 1867							
Род шй£»йа Вгопп/ЧЗЙ							
D.lucernaria M.Sars, 1851	+	+	+	-	+	++	
D.l.Tar.prolifera Kluge, 1946	-	+	-	-	-	-	
√ Сем. Crisiidae Johnston, 1838							
Род Filicrisia D'Orbigny, 1853							
P«genloulata (Milne-Edwards, 1838)	-	-	-	-	+	-	
F.smitti (Kluge, 1946)	+	+	-	-	-	++	
РОД Crieidia Milne-Edwarde, 1838							
C.cornuta (L., 1758)	-	+	+	-	+	-	
Род Crisiella Borg, 1924							
C.diverse (Kluge, 1955) "			-	+	-	++	
C.producta (Smitt, 1865J	+	+	+	-	-	-	
C.complecta (Kluge, 1955)	-	-	+	-	-	-	
Род Crista LamouTouz, 1812							
C.aculeata Hassell, 1841	+	+	-	-	-	-	
C.eburnea (L.: 1758)	+	-к	+	-	-	+	
C.eburnea-dentioulata Smitt, 1865	+	+	+	-	+	+	
C.denticulata var.borgi Kluge, 1962	+	+	+	-	+	+	
C.denticulata var.arctica M.Sars,1863	-	-	-	-	+	+	
§ Сем. Homeridae Smitt, 1867							
Род Stegohornera Borg, 1944							
S.violacea (M.Sars, 1863)	+	+	-	-	-	-	
S.arctica (Kluge, 1946)	-	-	-	-	+	-	
S. lichenoides (L., 1758)	+	+	+	-	+	++	
Сем. Lichenoporidae Smitt, 1867							

j

I	2	3	4	5	6	7
^ РОД^Б^сб(Морора Defrancee, 1823						
L.verrucaria (Fabricius, 1780)	+	+	+	-	+	++
L.hispida (Fleming, 1828)	+	+	+	-	+	+
^crassj^Q^a^Smitt, 1867	+	+	+	+	+	+
Отрядeteñostomata Busk, 1852						
Сем. Alcyonidiidae Johnston, 1837						
Род Alcyonidium Lamouroux, 1813						
A.gelatinosum (L., 1767)	+	+	+	+	+	+
A.g.var.diaphanum (Parre, 1837)	+	-	-	-	+	-
A»g.var.anderesoni Abrikossov, 1932	+	+	-	+	+	+
A.g.var.pachydermatum Kluge, 1962	-	-	-	-	-	+
A.radicellatum Kluge, 1946	+	-	-	-	+	-
A.excavatum Hincks, 1880	-	-	-	-	+	-
A.hirsutum (Fleming, 1828)	+	+	+	-	-	-
A.mytili Dalyell, 1847	+	+	+	+	-	+
A.irreguläre Kluge, 1962	-	-	+	-	-	-
A.mamillatum Alder, 1857	+	+	+	+	-	-
A.m.var.erectum Andersson, 1902	+	+	-	-	+	+
A.proboscideum Kluge, 1962	-	-	+	-	-	-
A.albidum Alder, 1857	+	+	-	-	+	-
A.disciforme Smitt, 1872	+	+	+	+	+	+
Сем. Flustrellidridae Bassler, 1953						
Род Flustrellidra Bassler, 1953						
P.hispida (Fabricius, 1780)	-	+	+	-	-	-
P.corniculata (Smitt, 1872)	+	+	+	-	-	-
Сем. Arachnidiidae Hincks, 1880						
Род Arachidium Hincks, 1859						
A.clavatum Hincks, 1877	+	+	-	-	-	-
A.hippothoides Hincks, 1862	+	-	-	-	-	-
A.simplex Hincks, 1880	-	-	+	-	-	-
Род Arachnoidea Y.Moore, 1903						
A.barentsia Kluge, 1962	-	-	+	-	-	-
Сем. Nolellidae Harmer, 1915						
Род Nolella Gosse, 1855						

I	2	3	4	5	6	7
Nolelle dilatata (Hincks, 1860)	+	+	-	-	-	+
Сем. Vesiculeriidae Johnston, 1838						
Род Bowerbankia Farre, 1837						
v B.pustulosa (Ellis et Solander, 1786)	+	-	-	-	-	-
B.imbricete (Adams, 1800)	-	+	+	-	-	
B.erctice Busk, 1880	+	+	+	-	+	+
B.ceudete (Hincks, 1877)	-	+	+	-	-	++
B.composite Kluge, 1955	+	-	-	-	-	-
Сем. Valkeriidae Hincks, 1877						
Род Valkeria Fleming, 1823						
V.uva (L., 1767)	-	+	-	-	-	-
Сем. Triticellidae G.O.Sars, 1874						
Род Triticella Dalyell, 1848						
T.pedicellate (Alder, 1857)						
Сем. Buskiidae Hincks, 1880						
РОД Buskie Alder, 1857						
B. nitens Alder, 1857	-	+	+	-	+	+
Отряд Cheilostomate Busk, 1852						
£ Сем. J3emja^L Busk, 1852						
Род Sicree Lemouroux, 1812						
E.loricata (L., 1758)	+	+	+	+	+	+
B.l*ver.erctice (Kluge, 1915)	+	-	+	-	+	+
Z Сем. Membreniporidee Busk, 1854						
Род Membrenipore de Bleinville, 1830						
M.membrenacee (L., 1767)	-	+	+	-	-	-
Ь Род ÆcftreLemoWoux , 1816						
B.pilose (L., 1768)	-	+	+	-	-	-
E.pilose ver.dentete (Ellis et Solander, 1786)	-	+	+	-	-	-
E.crustulente ver.beltice Borg, 1931	-	+	+	-	-	-
E.crustulente ver.cetenulerie-similis Kluge, 1962	+	+	+	-	-	++
V Род Tegelle Levinsen, 1909	+	-	+	+	-	+

I	2	3	4	5	6	7
<i>T.armifera</i> (Hincks, 1880)	+	+	+	+	-	++
<i>T.unicornis</i> (Fleming, 1828)	-	+	+	-	-	-
<i>T.kildinensis</i> Kluge, 1955	-	+	-	-	-	-
<i>T.Spitzbergensis</i> (Bidenkap, 1897)	+	+	+	-	+	+
<i>T.arctica</i> (d*Orbigny, 1850-1852)	+	+	+	-	+	+
<i>T.a.var.retroversa</i> Kluge, 1952		+	-	+	-	+
<i>T.иigrans</i> (Hincks, 1882)	+	-	+	-	-	+
Род <i>Callopora</i> Grey, 1848						
<i>C.lineata</i> (L., 1767)	+	+	+	+	+	+
<i>C.craticuJa var.sedovi</i> Kluge, 1962	-	-	-	-	-	+
<i>C.craticula</i> (Alder, 1857)	+	+	+	+	+	+
<i>C.aurita</i> (Hincks, 1877)	-	-	+	-	-	++
<i>C.smitti</i> Kluge, 1946	+	+	+	-	-	+
<i>C.whiteavesi</i> Norman, 1903	+	+	+	-	+	++
<i>C.lata</i> (Kluge, 1907)	+	-	+	-	+	+
<i>C.derjugini</i> (Kluge, 1915)		+	-	-	-	-
Род <i>Cauloramphus</i> Norman, 1903						
<i>C.spiniferum</i> (Johnston, 1832)	-	+	+	-	-	-
<i>C.intermedium</i> Kluge, 1962	+	-	+	-	-	+
<i>C.cymbaefcrmis</i> (Hincks, 1877)	+	+	+	-	+	+
Род <i>Ramphonotus</i> Norman, 1894						
(<i>R.minax</i> (Busk, 1860)	+	+	-	-	-	-
Род <i>Amphiblestrum</i> Gray, 1848						
<i>A.flemingii</i> (Busk, 1859)	-	+	-	-	-	-
<i>A.septentrionalis</i> (Kluge, 1906)	+	+	+	-	-	+
<i>A.solidum</i> (S.Wood, 1844)	+	+	-	-	-	+
<i>A.s.var.quadrata</i> (Hincks, 1880)	+	-	-	-	-	+
Род <i>Lamacicus</i> Norman, 1903						
<i>L.corniger</i> (Busk, 1859)	-	+	-	-	-	-
Род <i>Megapora</i> Hincks, 1877						
<i>Moringens</i> (Busk, 1859)	-	+	-	-	-	-
Род <i>Doryporella</i> Norman, 1903						
<i>D.spathulifera</i> (Smitt, 1868)	+	+	+	+	+	+
* Род <i>fteussina</i> Kluge, 1962						
<i>R.impressa</i> (Reuss, 1846)	+	-	-	-	-	-
^∧∂∂ \Ш*Л \ CA ;f_v.						

	<u>1</u>	<u>2</u>	<u>3</u>	<u>4</u>	<u>5</u>	<u>6</u>	<u>7</u>
£ Сем. Flustridae Smitt, 1868							
Род Garbacea Gray, 1848							
C.carbacea (Ellis et Solander, 1786)				+	-		
Род Terminoflustra Osburn, 1950							
T.membranaceo-truncata (Smitt, 1868)				+	-	+	+
Род Flustra L., 1767							
F.serrulata Busk, 1880		+	-	+	-		
F.follacea (L., 1758)				+	-		
Род Chartella Grey, 1848							
Ch.barleei (Busk, 1860)							
Род Securiflustra Silen, 1941							
S.securifrons (Pallas, 1766)				+	-	+	+
РОД Sarsiflustra Jullien, 1903							
S.abysmicola (G.O.Sars, 1872)				+	-	+	-
Сем. Microporidae Gray, 1848							
Род Microporina Levinsen, 1909							
M«articulate (Pabricius, 1821)		+	-	-	-	-	-
3 Сем. 1852							
Род Dendrobeania Levinsen, 1909							
D.murrayana (Johnston, 1847)		+	-	+	-	-	+
D.pseudomurrayana Kluge, 1955		+	-	•+	•-	-	++
D.p.var.tenuis Kluge, 1955		-	+	-	-	-	+
D.p.var.fessa Kluge, 1955		+	+	+	-	+	+
D#fruticosa (Packard, 1863)		+	+	+	+	+	+
D.f.var.quadridentata (Loven, 1834)		+	+	+	-	-	-
D.f.var.frigida (Waters, 1900)		+			-	+	+
D.levinensi (Kluge, 1929)		-	-	+	-	+	++
D.murmanica (Kluge, 1915)			-	+	+	-	-
РОД Bugula Oken, 1815							
B.harmsworthi Waters, 1900		+	+	+	-	-	+
B.tricuspis Kluge, 1915			+	-	+	-	-
B.fastigiata Dalyell, 1847		+	-	+	-	-	-
B.elongata Nordgaard, 1906		-	+	+	-	-	+

	2	3	4	5	6	7
Род <i>Klnetoskias</i> Danielssen, 1868						
<i>K.arborescens</i> Danielssen, 1868	+	+	+	-	-	+
<i>K.smitti</i> Danielssen, 1868	+	-	-	-	-	-
Род <i>Bicellarina</i> Levinsen, 1909						
<i>B.alderi</i> (Busk, 1859)	-	+	-	-	-	+
Род <i>Corynoporella</i> , Hincks, 1888						
<i>C.tenuis</i> Hincks, 1888	-	-	+	-	-	+
Род <i>Semibugula</i> Kluge, 1929						
Сем. <i>S^jpo^l^fi^dae</i> Levinsen, 1909						
Род <i>Notoplites</i> Harmer, 1923						
<i>N.^effreysii</i> (Norman, 1868)	-	+	-	-	-	-
<i>N.sibirica</i> (Kluge, 1929)	+	-	+	-	-	+
<i>N.smitti</i> (Norman, 1868)	+	-	-	-	+	+
<i>N.normani</i> (Nordgaard, 1900)	+	+	-	-	-	-
Род <i>Tricellaria</i> Fleming, 1828						
<i>T.peachi</i> (Busk, 1851)	+	+	+	+	+	+
<i>T.ternata</i> (Ellis et Solander, 1786)	+	+	+	+	+	+
<i>T.gracilis</i> (Van Beneden, 1848)	+	+	+	+	+	+
<i>T.g.var. inermis</i> Kluge, 1962	+	-	+	-	-	+
Род <i>Scrupocellaria</i> Van Beneden, 1845						
<i>S.intermedia</i> Norman, 1893	-	+	-	-	-	-
<i>S.scabra</i> (Van Beneden, 1848)	+	+	+	-	-	+
<i>S.s.var.paenulata</i> Norman, 1903	+	+	+	-	+	+
<i>S.arctica</i> (Smitt, 1868)	+	+	-	-	-	+
<i>S.minor</i> Kluge, 1915	+	+	+-	-	+	
Род <i>Caberea</i> Lamouroux, 1816						
<i>C.ellisi</i> (Fleming, 1816)	+	+	+	-	-	+
// Сем. <i>Cribriliniidae</i> Hincks, 1880						
Род <i>Membraniporella</i> Smitt, 1873						
<i>M.nitida</i> (Johnston, 1838)	-	+	-	-	-	-
Род <i>Gephyrotetes</i> Norman, 1903						
<i>G.nitido punctata</i> (Smitt, 1868)	-	+	-	-	-	-

I	2	3	4	5	6	7
P°Д Cribrilina Gray, 1848						
C.annulata (Fabricius, 1780)	+	+	Π-	-	-	++
C.spitzbergensis Norman, 1903	+	+	-	-	+	+
C.punctata (Hassall, 1841)	-	+				
C.cryptooecium Norman, 1903.	-	+	+	-	-	-
C.watersi Andersson, 1902	+	+	+	«	-	+
/i_ Сем. Escharellidae Levinsen, 1909						
Род Escharella Gray, 1848						
E.immersa (Fleming, 1828)	+	+	+	-	-	+
E.Ventricosa (Hassall, 1848)	+	+	+	-	-	+
E.v.var.periStomata Kluge, 1962	+	-	-	-	-	+
E.dijmphnae (Kluge, 1929)	+	-	+	+	+	+
E.indivisa Levinsen, 1916	-	-	«	-	-	+
E.laqueata (Norman, 1864)	+	+	+	-	-	+
E.abysicola (Norman, 1869)	+	+	+	-	-	+
E.microstoma (Norman, 1864)	-	+	-	-	-	-
E.octodentata (Hincks, 1880)	-	+	-	-	-	-
E.latodonta Kluge, 1962	-	+	-	-	-	-
Род Escharelloides Kluge, 1962						
E.spinulifera (Hincks, 1889)	+	+	+	-	-	+
E.cancellatum (Smitt, 1868)	+	-	-	-	-	++
E.stenostoma (Smitt, 1872)		+	-	-	-	
Род Hemicyclopora Norman, 1894						
.						
L.nordlandica (Nordgaard, 1905)	+	+	+	-		
Род Phylactella Hincks, 1880						
Fh. labiata (Boeck) in MS.Smitt, 1868	+	+	+	-	+	+
Сем. Smittinidae Levinsen, 1909						
Род Smittina Norman, 1903						
S.reticulata (MacGillivray, 1842)	+	+	-	-	-	-
S.majuscula (Smitt, 1868)	+	+	+	+	+	+
S.minuscula (Smitt, 1868)	+	+	+	-	-	+
S.peristomata (Nordgaard, 1905)	+	+	+	-	+	+
S.glaciata (Waters, 1900)	-	-	-	-	+	+

I	2	3	4	5	6	7
<i>Smittina rigida</i> Lorenz, 1886	+	+	+	+	+	+
<i>S.mucronata</i> (Smitt, 1868)	+	+	+	-	-	+
<i>S.pseudoacutirostris</i> Gostilovskaya, 1957-	-	-	+	-	+	+
<i>S.smitti</i> (Kirchenpauer, 1874)	+	+	+	-	+	+
Род <i>Parasmittina</i> Osburn, 1952						
<i>P.trispinosa</i> (Johnston, 1838)	+	+	+	-	-	-
<i>P.jeffreysi</i> Norman, 1903	+	+	+	-	-	+
Род <i>Pseudoflustra</i> Bidekap, 1897						
<i>P.solida</i> (Stimpson, 1854)	+	+	+	-	+	+
<i>P.hincksi</i> Kitige, 1915	+	+	-	-	+	+
<i>P.anderesoni</i> Kluge, 1946	+	+	-	-	+	+
<i>P.sinuosa</i> (Andersson, 1902)	+	+	+	-	+	+
	+	-	-	-	+	+
<i>P.compressa</i> (Sowerby, 1806)	+	+	+	-	+	+
<i>P.aperta</i> (Boeck, 1862)	+	+	-	-	-	+
<i>P.acutirostris</i> Smitt, 1868	+	+	+	+	+	++
<i>P.minuta</i> (Norman, 1869)	+	+	+	-	-	-
<i>P.smitti</i> Kluge, 1962	-	+	+	-	-	+
<i>P.concinna</i> (Busk, 1854)	+	+	+	+	+	+
<i>P.c.var.belli</i> (Dawson, 1859)	+	+	+	-	+	+
<i>P.proboscida</i> Hincks, 1888	+	+	+	-	+	+
<i>P.plana</i> (Hincks, 1888)	+	+	+	-	-	+
<i>P.fragilis</i> Levinsen, 1914	+	-	+	-	-	-
<i>P#obesa</i> Waters, 1900	+	+	+	+	+	+
Род <i>Porelloides</i> Hayward, 1979						
<i>P.struma</i> (Norman, 1868)	+	+	+	-	+	-
<i>P.laevis</i> (Fleming, 1828)		+				
Род <i>Pachyegis</i> Osburn, 1952						
<i>P.groenlandica</i> (Norman, 1894)	+	+	+	-	-	+
<i>P.ргжнцр*</i> Norman, 1903	+	+	+	-	+	-
Род <i>Cystisella</i> Canu et Bassler, 1917						
<i>C.saccata</i> (Busk, 1856)	+	+	+	-	+	+

	Род <i>Palmicellaria</i> Alder, 1864						
	<i>P.skenei</i> (Ellis et Solander, 1786)	-	+	-	-	-	-
	<i>P.s.var.tridens</i> (Busk, 1856)	+	+	+	-	+	+
	<i>P.s.var.bicornis</i> (Busk, 1859)	+	+	-	-	-	-
	Род <i>Umbonula</i> Hincks, 1880						
Г	<i>U.patens</i> (Smitt, 1868)	+	+	-	-	-	-
	<i>U.arctica</i> (M.Sars, 1851)	+	+	+	+	+	+v
/ f	Сем. Schizoporellidae Jullien, 1903						
	Род <i>Buffonellaria</i> Canu et Bassler, 1917						
	<i>B.biaperta</i> (Michelin, 1841-1842)	+	-	+	-	+	++
	Род <i>Myrriozoella</i> Levinsen, 1909						
	<i>M.crustacea</i> (Smitt, 1868)	+	+	+	+	-	+
	Род <i>Schizoporella</i> Hincks, 1877						
	<i>Sch.costata</i> Kluge, 1962	+	-	-	-	-	++
	<i>Sch. bispinosa</i> Nordgaard, 1906	-	-	+	-	-	++
	<i>Sch. elmwoodiae</i> Waters, 1900	+	+	+	-	-	+
	<i>Sch.e.var. mamillata</i> Kluge, 1962	+	-	-	-	-	-
	<i>Sclttpachystega</i> Kluge, 1929	+	+	+	+	-	+
	<i>Sch. incerta</i> Kluge, 1929	+	-	+	-	-	-
	<i>Sch.hexagona</i> Nordgaard, 1905	-	+	+	-	-	-
	<i>Sch. smitti</i> Klugej 1962	-	+	-	-	-	-
	Род <i>Escharina</i> Milne-Edwards, 1838						
.	<i>E.alderi</i> (Buak, 1856)^.	+	+	-	-	-	-
tip	Род <i>Sciifzom^velia</i> Canu et Bassler, 1920						
	<i>Sch.auriculata var.lineata</i> (Nordgaard, 1896)	+	+	+	+	-	+
	<i>Sch.porifera</i> (Smitt, 1868)	+	+	+	-	-	+
	Род <i>Schizobranchiella</i> Canu et Bassler, 1920						
	<i>Sch.stylifejra</i> (Leganseg^887)	+	-	-	-	-	+
	^ o д ^ ш ^ п ^ б ^ ы ^ я ^ ^ ^ 1895						4r 4-
	<i>H.reticulata punctata</i> (Hincks, 1877)	+	+	+	+	-	+
	<i>H.propinqua</i> (Smitt, 1868)	+	+	+	-	-	+
	<i>H.ussowi</i> (Kluge, 1908)	-	-	+	-	-	-

	I	2	3	4	5	6	7
	Род Hippodiplosia Cairn, 1916						
	H.borealis (Waters, 1900)	+	+	-	-	-	+
	H.harmsworthi (Waters, 1900)	+	+	-	-	+	+
	Сем. Stomachetosellidae Canu et Bassler, 1917						
	/-Род Stomachetosella Canu et Bassler, 1917						
	^sinuosa^^uSi^ 1860)	+	+	+			
	S.producta (Packard, 1863)	+	-	+	-	+	+
	S.cruenta (Busk, 1854)	+	+	+	+	-	+
	S.magniporata (Nordgaard, 1906)	-	+	-	-	-	-
	^ S.limbata Lorenz, 1886	+	+	+	-	-	+
I *	Сем. Myriopoidae Smitt, 1868						
	Род Myriapora Gray, 1848						
	M.coarctata (M.Sars, 1863)	+	+	+	-	-	+
	M.subgracilis (D*Orbigny, 1852)	+	+	+	+	+	+
/*	Сем. Hippothoidae Levinsen, 1909						
	Род Hippothoa Lamouroux, 1821						
	H.hyalina (L., 1767)	+	+	+	-	-	+
	H.divaricata var.arctica Kluge, 1906	+	-	+	+	-	+
<	Q H.exp^ba	+	-	+	-	-	+
	Род Harmeria Norman, 1903						
	H.scutulata (Busk, 1855)	+	+	+	-	-	+
2j	Сем. Microporellidae Hincks, 1880						
	Род Microporella Hincks, 1877						
	M.ciliata (Pallas, 1766)	+	+				
	M.c.var.arctica Norman, 1903	+	+	+	-	+	+
	Род Haplopoma Levinsen, 1909						
	H.impressa (Audouin, 1826)	+	+	-	-	-	-
U_	Сем. Tessaradomidae Jullien, 1903						
	Род Tessaradoma Norman, 1869						
	T.gracile (M.Sars, 1851)						
IS	PoM^liiSripoiefla Hincks, 1877						
	C.tubulosa (Norman, 1868)						
	CeM.fietjig^ri4ae .Sgitt, 1868						

	I	2	3	4	5	6	7
	Род <i>Sertella</i> Harmer, 1933						
	<i>S.septentrionalis</i> Julien, 1903	+	+	+	-	+	+
	<i>S.beaniana</i> (King, 1846)	+	+	+	-	+	+
	<i>R.b.var.watersi</i> (Nordgaard, 1907)	+	-	-	-	-	+
	Род <i>Phydolopora</i> Gabb et Horn, 1862						
	<i>Ph.elongatp</i> (Smi [^] t,	+	+	+	-	+	+
ГТ	Сем. <i>H[^]SjSifillidae</i> Kluge, 1962						
	Род <i>Hippoconella</i> Canu et Bassler, 1920						
	<i>H.hippopus</i> (Smitt, 1868)	+	+	+	+	+	+
	Род <i>Lepraliella</i> Levinsen, 1916						
	<i>L.contigua</i> (Smitt, 1868)	+	+	+	-	-	-
	Сем. <i>Rhamphostomellidae</i> Kluge, 1962						
	Род <i>Rhamphostomella</i> Lorenz, 1886						
	<i>Rh.scabra</i> (Fabricius, 1780)	+	+	+	-	+	+
	<i>Rh.costata</i> Lorenz, 1886	+	+	+	-	-	+
	<i>Rh. c.var.cristata</i> Hincks, 1889	+	-	+	-	-	+
	<i>Rh.ovata</i> (Smitt, 1868)	+	+	+	-	+	+
	<i>Rh.spinigera</i> Lorenz, 1886	+	-	+	-	+	+
	<i>Rh.radiatula</i> (Hincks, 1877)	+	+	+	+	-	+
	<i>Rh.plicata</i> (Smitt, 1868)	+	+	+	-	-	+
	<i>Rh.bilaminata</i> (Hincks, 1877)	4-	+	+	-	+	-
	<i>Rh.b.var.sibirica</i> Kluge, 1929	-	-	+	-	-	+
	<i>Rh.hincksi</i> Nordgaard, 1896	+	+	+	-		+
2С	Род <i>Escharopsis</i> Verrill, 1880						
		+	+	+	+	-	+
	Сем <i>MVRagonula</i> Osburn, 1952						
	<i>R.rosacea</i> (Busk, 1856)	+	+	+	+	-	+
LP	Сем. <i>Celleporidae</i> Busk, 1854						
	Род <i>Cellepora</i> L., 1767						
	<i>C.nodulosa</i> Lorenz, 1886	+	+	+	-	+	+
	<i>C.pumicosa</i> Linnaeus, 1767	-	+	-	-	-	-
	<i>C.canaliculata</i> Busk, 1886	+	+	+	-	+	+
	Род <i>Celleporina</i> Gray, 1848						
	<i>C.ventricosa</i> Lorenz, 1886	+	+	+	+	-	+
	<i>C.incrassata</i> (Lamark, 1789)	+	+	+	-	-	+

каждого ранга лимитирована на каждом уровне развития группы, можно ожидать, что такая зависимость будет аппроксимироваться экспоненциальной функцией, как это отмечено для других систематических групп (Голиков, 19766).

На первых этапах, согласно предположению А.Н.Голикова (19766), на уровнях классов, отрядов, семейств идет формирование основных признаков этих таксонов как результат приспособления организмов к определенным условиям (типам ландшафтов, типам питания). У мшанок это выражено в приуроченности к районам с интенсивной гидродинамикой, поскольку именно эти участки дна характеризуются преимущественно жесткими субстратами, необходимыми для прикрепления сидячих животных. С другой стороны, неподвижный образ жизни обусловил переход к пассивному типу питания – улавливанию сестона щупальцевым аппаратом и развитию различий в его строении (**Jebram, 1973; Winston, 1978**). Нарастание дивергенции у мшанок на уровнях родов, как и у других животных, проявляется в приспособлении каждой таксономической группы к определенным экосистемам. Так, при существовании в сообществах сестонофагов для мшанок выгодно приподнимать или часть зоария, или всю колонию, за исключением кензооидов, над поверхностью субстрата с целью захвата большего количества пищи при наличии пищевых конкурентов. Образование свободно растущей формы колонии также выгодно при заилении субстрата, что предотвращает гибель зоариев. Хищники и загрязнение вызывают необходимость защиты и очистки колоний. Это привело к образованию авикуляриев и вибракуляриев – гетерозооидов, которые выполняют оборонительную и санитарную функции (**Hincks, 1880–, Winston, 1985, 1986** и др.).

Рассмотрим в общих чертах критерии выделения отрядов и более мелких таксонов среди морских мшанок, поскольку детальная разработка этого вопроса является предметом специальных исследований и более широко представлена в трудах таких крупных систематиков, как Г.А.Клюге (1962), Т.Хинкс (**Hincks, 1880**), Дж.Райленд (**Ryland, 1969** и др.) и многих других исследователей. Выделение таксонов мшанок как у современных, так и у ископаемых форм основано на морфологии скелета колоний. Этот принцип сложился исторически, но не является единственным, хотя и занимает преимущественное

положение. В последнее время при выделении новых таксонов, в частности видов, стали учитывать и экологические характеристики их обитания (Powell, 1968). А.А.Кубаниным (1976) была предпринята попытка систематизировать жизненные формы мшанок. Однако большинство бризоологов по-прежнему пользуются традиционной терминологией и принимают подразделение на вертикально растущие, корковые и ползающие формы. При определении ранга таксона исследователями большое внимание уделяется условиям обитания форм.

Подкласс **stenolaemata** включает один отряд современных мшанок (отр. **Cylostomata**). Характерным признаком его является наличие полиэмбрионии в колониях и круглого отверстия в известковом скелете зооида, через которое полипид общается с внешней средой. Это отверстие затянуто хитиновой перепонкой. В подклассе **Euristomata** представлены два отряда современных мшанок. Основным критерием разделения на отряды в этом подклассе служит наличие (отр. **Cheilostomata**) или отсутствие (отр. **ctenostomata**) известкового скелета. Кроме того, у ряда представителей отряда **ctenostomata** имеется жевательный желудок. Два последних отряда также отличаются по способу замыкания отверстия зооида при сокращенном полипиде. Если зоиды в колониях хейлостомат закрываются при помощи губовидной крышечки (оперкулула), то в колониях ктеностомат отверстие зооида затягивается складчатой хитиновой перепонкой — колларом.

Признаки, которые используются для выделения подотрядов в разных отрядах мшанок, неравнозначны. В отряде **Cyclostomata** определяющим признаком при выявлении принадлежности к подотряду служит форма колонии. Например, в подотряде **Isoporina** зоории головчатые или грибовидные, в подотряде **Calyptostega** — бородавчатые, в подотряде **Ttibuliporina** — стелящиеся веерообразные и т.д. Меньшее значение в диагнозах подотрядов этого отряда имеет характер и порядок соединения зооидов друг с другом. При разделении на подотряды отряда **ctenostomata**, напротив, в первую очередь учитывается способ соединения зооидов: примыкают ли они плотно друг к другу» как это наблюдается в подотряде **Carnosa**, или образуют сетчатую структуру, срастаясь только проксимальными частями (подотряд **Paludicellea**), или образуют колонию,

прикрепляясь каждый в отдельности к общему столону (подотряд **Stolonifera**). В наиболее обширном отряде **Cheilostomata** вычленение подотрядов обусловлено прежде всего особенностями строения фронтальной поверхности зооида и в связи с этим наличием (подотряд **Ascophora**) или отсутствием (подотряд **Afiasca**) компенсационного мешка в зооидах.

Следует отметить, что при составлении диагноза подотряда во всех отрядах кл. **Gymnolaemata** обязательно приводятся указания на степень полиморфизма. Присутствие и расположение **E** колониях гетерозооидов (кенозооидов, гонозооидов, авикулярий, вибракулярий, овицелл), выполняющих разные функции, используется в качестве одного из признаков разделения отр. **Cheilostomata** и **Ctenostomata** на семейства **I** и **B** отр. **Cyclostomata** – при описании родов. Кроме этого признака, в характеристиках семейств хейлостомных мшанок обязательно упоминается форма колоний (кустистые, корковые и др.), а в подотряде **Ascophora** – расположение и строение вторичного отверстия зооида.

На различиях внутреннего строения зооидов построено разделение подотряда **Stolonifera** (отр. **Ctenostomata**) на семейства, хотя в других подотрядах этого отряда выделение семейств базируется на внешних признаках колонии или способе прикрепления зооидов к субстрату. Диагноз рода складывается из морфологических признаков зооидов, дающих более полное представление о внешнем и внутреннем строении колонии мшанок. Разделение родов на виды основано на изменении количественных характеристик родовых признаков. Все чаще бризоологи используют статистический анализ количественных характеристик с применением вычислительной техники.

Однако на основании проанализированного материала следует отметить неравнозначность критериев, применяемых при составлении диагнозов таксонов одного порядка. По-видимому систему мшанок нельзя считать окончательно устоявшейся. Ее искусственность заключается в отсутствии универсальной схемы (Сили универсальных признаков), применимой для разных таксонов одного ранга.

Не так давно была предпринята попытка (D>Hondt, 1985, 1986) обсудить и обобщить таксономические принципы, разработанные на основе биосистематики, с помощью которых возможна рациональная классификация внутри **Bryozoa**, и определить их положение в системе **Metazoa**. Однако эта проблема

остается неразрешенной, поэтому изложенная в нашей работе таксономическая структура мшанок Баренцева моря может корректироваться с изменением самой структуры исследуемой группы.

Глава 4. ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ МШАНОК И БИОГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАЙОНИРОВАНИЕ БАРЕНЦЕВА МОРЯ НА ИХ ОСНОВЕ

Пространственное распределение животных обусловлено происхождением видов и условиями их обитания. Баренцево море находится в зоне контакта арктической и бореальной фауны. Здесь присутствуют представители разных биогеографических групп, причем их распределение в пределах моря не остается стабильным из-за постоянного смещения фронтальной зоны под влиянием многолетних климатических флуктуации. Это создает определенные трудности для районирования моря на основании многолетних данных об ареалах **ВИДОВ**.

Ниже рассматриваются результаты биогеографического районирования Баренцева моря по фауне мшанок. Данные по их распространению собраны при съемках бентоса ММБИ (МБС) в 1954–1959 и 1979–1982 гг., а также ПИНРО в 1968–1970 гг. Для составления общей характеристики ареалов и биогеографической принадлежности видов рассмотрено их распространение в Мировом океане. При этом использовали сведения о находках, распределении, экологии видов из работ отечественных и зарубежных авторов (Абрикосов, 1960; Андросова, 1958, 1962, 1971, 1977; Брайко, 1960, 1973; Гонтарь, 1978; Гонтарь, Денисенко, 1986; Гостиловская, 1978; Клгоге, 1958, 1961, 1962, 1964; **Borg**, 1930; **Hincks**, 1880; **Hayward, Ryland**, 1979; **Kramp**, 1939; **Long, Rucher**, 1970; **Marcus**, 1940; **Mawatari**, 1973a,b; **Osbum**, 1913, 1932, 1950, 1952, 1953, 1955; **Pinter**, 1973; **Ryland, Hayward**, 1977; **Soule**, 1960 и др.).

На основании классификации видовых ареалов в результате сопоставления с вышеуказанными границами биогеографических областей выделено 17 группировок (см. гл.2).

Арктические элементы фауны. I. Арктические циркумполярные виды (33): *Oncousoecia canadensis*, *O.polygonalis*, *Diplosolen intricarius*, *Crisia eburneo-denticulata*, *C.denticulata var.borgi*, *C.d.var.arctica*, *Lichenopora crassiuscula*, *Alcyonidium mammilatum var.erectum*, *A.disciforme*, *Flustrellidra corniculata*, *Bowerbankia arctica*, *Eucratea loricata var. arctica*, *Callopora smitti*, *C.whiteavesi*, *C.lata*, *Flustra serrulata*, *Notoplites smitti*, *Tricellaria gracilis var.inermis*, *Smittina smitti*, *Pseudoflustra anderssoni*, *P.sinuosa*, *Porella proboscidea*, *Pseudoflustra hincksi*, *Porella plana*, *Palmicellaria skenei var.tridens*, *Hippoporina harmsworthi*, *Harmeria scutulata*, *Microporella ciliata var. arctica*, *Rhamphostomella eostata var.cristata*, *Rh.spinigera*, *Rh.bilaminata*, *Celleporina nodulosa*, *Escharoides jacksoni*. Населяют весь Арктический бассейн.

2. Арктические евразийские виды (28): *Tubulipora minuta*, *T.soluta*, *T.fruticosa*, *Idmonea tumida*, *I.bidencapi*, *I.arctoflabellaris*, *I.simplex*, *Berenicea arctica*, *B.oblonga*, *Crisiella diversa*, *C.complecta*, *Stegohornera arctica*, *Alcyonidium gelatinosum var.anderssoni*, *A.g.var.pachydermatum*, *A.radicellatum*, *Callopora craticula var.sedovi*, *Dendrobeatia fruticosa var.frigida*, *Bugula tricuspis*, *Notoplites sibirica*, *N.normani*, *Cribrilina spitzbergensis*, *Escharella ventricosa var.peristomata*, *Escharelloides cancellatum*, *Smittina glaciata*, *Pseudoflustra birulai*, *Schizoporella elmwoodiae var.mammilata*, *Retepora beaniana var.watersi*, *Escharoides bidenkapi*. Встречаются в евразийском секторе Арктики, населяют северо-восточную часть Баренцева моря.

3. Арктические амеразийские виды (4): *Idmonea fenestrata*, *Dendrobeatia levinseni*, *Bugula harmsworthi*, *Escharella indivisa*. Не встречаются в европейских арктических морях, но в Баренцево море заходят со стороны Карского.

4. Арктические евро-американские виды (6): *Escharelloides spinulifera*, *E.stenostoma*, *Hemicyclopora emucronata*, *Schizoporella bispinosa*, *Sch. elmwoodiae*, *Cellepora canali-*

culata« Граница распространения этих видов на востоке проходит в районе Новосибирских островов, разделяющих море Лаптевых и Восточно-Сибирское море.

Бореально-арктические элементы фауны. 5. Бореально-арктические широко распространенные виды (65): *Tubulipora flabellaris*, *Diplosolen obelia* var. *aretica*, *Crisia eburnea*, *Lichenopora verrucaria*, *L.hispida*, *Alcyonidium gelatinosum*, *A.mutili*, *Buskia nitens*, *Eucratea loricata*, *Electra aretica*, *Tegella armifera*, *T.spitzbergensis*, *T.arctica*, *T.nigrans*, *Callopora lineata*, *C.caticula*, *Cauloramphus cymbaeformis*, *Doryporella spathulifera*, *Carbacea carbacea*, *Terminoflustra membranaceo-truncata*, *Dendrobeatia murrayana*, *D.pseudomurrayana*, *D.p.var.fessa*, *D.fruticosa*, *D.f.var.quadridentata*, *Tricellaria peachi*, *T.ternata*, *T.gracilis*, *Scrupocellaria scabra*, *S.s.var.paenulata*, *S.arctica*, *Caberea ellisi*, *Cribrilina amiulata*, *Escharella ventricosa*, *E.inmersa*, *Smittina majuscula*, *S.minuscula*, *S.rigida*, *Porella concinna*, *P.c.var.belli*, *Parasmittina jeffreysi*, *Porella compressa*, *P.acutirostris*, *P.smitti*, *Cystisella saccata*, *Umbonula patens*, *Buffonellaria biaperta*, *byrriozoeella crustacea*, *Schizomavella auriculata* var. *lineata*, *Sch.porifera*, *Schizoporella incerta*, *Stomachetosella cruenta*, *S.sinuosa*, *Hippoporina propinqua*, *Myriapora coarctata*, *Hipbothoa divaricata* var. *aretica*, *H.hyalina*, *Hippoonella hippopus*, *Rhamphostornelia scabra*, *Rh.eosata*, *Rh.ovata*, *Rh.radiatula*, *Ragionula rosacea*, *Escharopsis lobata*.*Распространены в Арктическом бассейне и в прилегающих умеренных водах Тихого и Атлантического океанов.

6. Атлантические циркумполярные бореально-арктические виды (25): *stomatopora granulata*, *Proboscina incrassata*, *Oncosuoecia diastoporides*, *O.canadensis*, *o.polygonalis*, *Tubulipora ventricosa*, *Idmonea atlantica*, *Entalophora clavata*, *E.harmeri*, *Defrancia lucernaria*, *Stegohornera lichenoides*, *Alcyonidium mamillatum*, *Uolella dilatata*, *Electra pilosa*, *Amphiblestrum septentrionalis*, *A.trifolium* var. *quadrate*, *Securiflustra securifrons*, *Sarsiflustra abyssicola*, *Bugula elongata*, *Kinetoskias arborescens*, *K.smitti*, *Lepra lioides nordlandica*, *Pachyegis groenlandica*, *Stomachetosella producta*, *Sertella septentrionalis*. Обитают практически во всех морях Арктики, широко представлены в водах Атлантической бореальной области.

ставимо. В остальных районах бореальные виды представлены единично. Помимо обеднения состава высокобореальной фауны здесь происходит сокращение числа бореальных широкораспространенных и субтропическо-бореальных мшанок. Наиболее бедны ими Печорский и северо-восточный районы.

Таблица 3
Распределение бореальных и субтропическо-бореальных видов мшанок в Баренцевом море

Район	W \$	Ст-б шр	W 	Ст-б ат	Б шр }	ВЕ АмБ ¹ ?	Всего
Юго-западный		2		6		8 31	8 55
Юго-восточный		.		5		5 8	8 26
Северо-западный		.		5		4 6	4 19
Северо-восточный		.		I		I I	I 4
Архипелаг Земля Франца-Иосифа		-		I		I 4	4 10
Печорское море		.		.		I .	. I
Всего в Баренцевом море		2		6		8 33	8 57

ПРИМЕЧАНИЕ. Ст-б шр - субтропическо-бореальные широко распространённые; Ст-б ат - субтропическо-бореальные атлантические; Б шр - бореальные широко распространённые; ВБ - высокобореальные; АмБ - амфибореальные,

В распространении арктических форм наблюдается обратная зависимость (табл.4): в юго-западной части моря отмечено наименьшее число арктических видов, причем здесь, так же как и в других районах моря, большинство мшанок принадлежит к арктическим циркумполярным формам. Возрастание числа арктических элементов в северных районах моря происходит за счет арктических евразийских форм, а в прибрежье Земли Франца-Иосифа - в незначительной степени и за счет арктических амеразийских видов. Сопоставление таблиц 3 и 4 показывает, что наиболее резкая смена бореальных видов арктическими происходит на границе юго-западной части моря с другими районами.

Имеется несколько мнений о положении границы между бореальной Атлантической и Арктической областями. Одни авторы (Кусакин, 1971; Голиков, 1980) проводят ее по крайнему

Распределение арктических видов в районах
Баренцева моря

Район	W	Циркум- поляр- ные	Евоа- (ЗИИ-)ские	Амер- азий-)ские	Буро- амери- канские	Всего
Юго-западный		26	6	1	5	38
Юго-восточный		28	9	3	4	44
Северо-западный		34	18	2	4	58
Архипелаг Земля Франца-Иосифа		30	17	4	4	55
Северо-восточный		24	14	3	1	42
Печорский		2	-	1	1	4
Всего в Баренцевом море		34	29	4	6	71

проникновению бореальных видов на восток, другие (Брызгин, 1973) считают, что за границу между биогеографическими областями следует принять линию, оконтуривающую максимальное проникновение арктических видов на запад. Однако более широко используется для проведения границы метод А.А.Шорыгина (1928), согласно которому, она должна проходить через станции, где соотношение бореальных и арктических видов одинаково.

Граница, определенная нами этим методом при постановном сравнении видовых списков мшанок съемки 1968-1970 гг. имеет следующее положение: на западе проходит по $74^{\circ}20'$ с.ш. дальше, отклоняясь на юго-восток, пересекает на две части побережье о.Медвежий, затем почти перпендикулярно поворачивает на юг и, образуя небольшой изгиб в юго-западном направлении, начинает плавно спускаться на юго-восток к 35° в.д. (рис.8).

Граница максимального проникновения бореальных форм на восток проходит в западной части моря несколько севернее границы 50° -го соотношения арктических и бореальных видов и захватывает прибрежные воды западной части Шпицбергена. Огибая с запада Северо-Западный желоб, она идет на юг почти параллельно линии 50° -го соотношения. В юго-восточ-

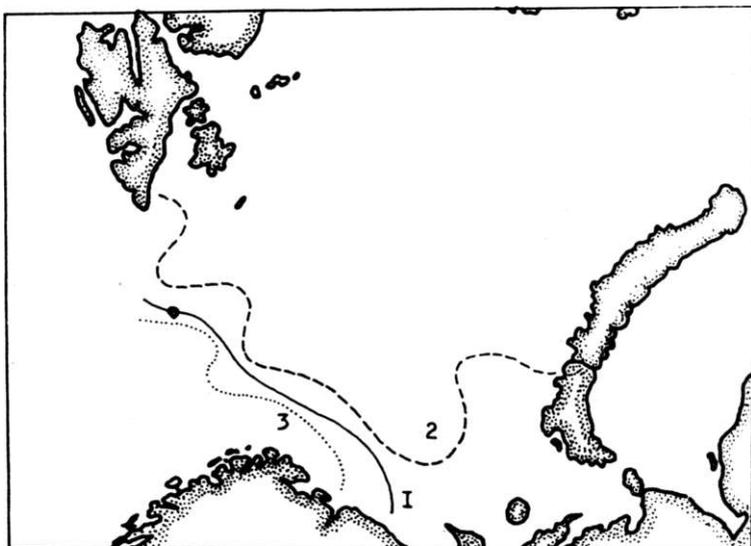


Рис. 8. Граница между Арктической и Атлантической бореальной биогеографическими областями.

I — условная граница, соответствующая 50%-му соотношению бореальных и арктических видов мшанок; 2 — граница максимального проникновения бореальных видов мшанок на восток; 3 — граница максимального проникновения арктических видов мшанок на запад.

ной части моря бореальные формы распространяются до пролива Маточкин Шар.

С другой стороны границу проникновения арктических видов на запад в пределах Баренцева моря провести невозможно, поскольку некоторые виды доходят до Лофотенских островов вдоль побережья Норвегии, оставаясь главным образом в фиордах. С аналогичными затруднениями столкнулся и А.А.Шорыгин (1928) при изучении распределения иглокожих, арктические формы которых значительно продвигаются на запад вдоль берегов Северной Европы.

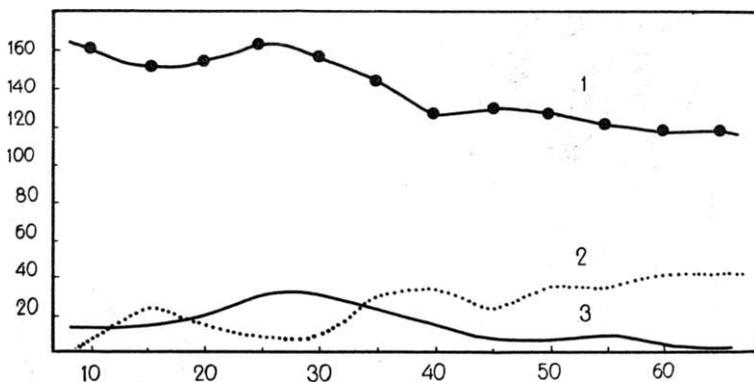


Рис.9. Изменение числа видов различных биогеографических групп в Баренцевом море в зависимости от долготы.

1 - бореально-арктические, 2 - арктические; 3 - бореальные. По оси абсцисс - долгота, по оси ординат - число видов.

Изменение соотношения бореальных и арктических элементов баренцевоморской фауны мшанок в зависимости от долготы и широты представлено на рисунках 9 и 10. Доминирование бореальных видов по широте распространения наблюдается в районе от 69 до 74°30'с.ш., причем на 73° с.ш. отмечено примерное равенство числа бореальных (включая бореально-субтропические) и арктических форм. Распределение бореальных форм по долготе характеризуется их преобладанием на крайнем юго-западе моря до 10° в.д., а также в секторе между 19°30' и 34°30'в.д. Если сопоставить значения долгот и широт, в пределах которых наблюдается преобладание бореальных форм, то окажется, что соответствующие им районы приходятся на юго-западную часть моря, а точки пересечения линий 2 и 3 на рис.9 и 10 располагаются на границе 50%-го соотношения (рис.8).

Несмотря на многочисленные исследования, единого мнения о биогеографической природе Баренцева моря пока не существует. Дискуссия по этому вопросу была начата еще К.М. Дерюгиным (1915). Одни авторы относили все море к арктической области (Sara, 1879), другие считали его западную

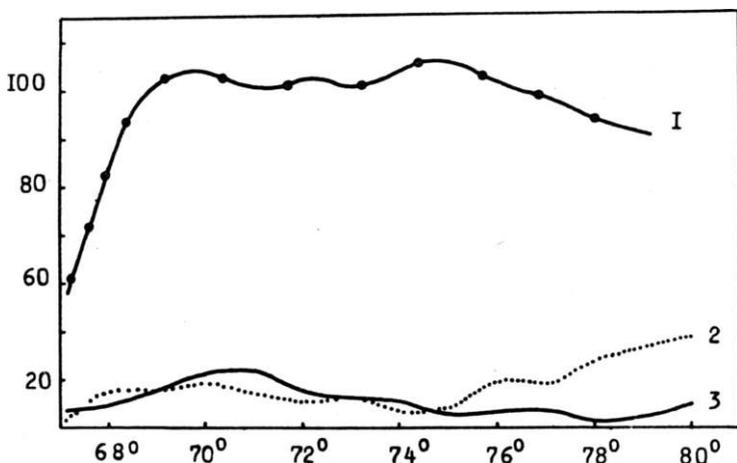


Рис.10. Изменение числа видов мшанок различных биогеографических групп в Баренцевом море в зависимости от широты.

I - бореально-арктические; 2 - арктические; 3 - бореальные. По оси абсцисс - широта, по оси ординат - число видов.

часть переходной зоной между Арктической и бореальной Атлантической областями (Шидловский, 1901; Hofsterl, 1915). И, наконец, третьи (к ним принадлежат все современные исследователи) причисляют юго-западную часть к бореальной области (Дерюгин, 1915; Шорыгин, 1928; Гурьянова, 1939; Голиков, 1980 и др.).

Если в начале нашего столетия дискуссия шла о биогеографической принадлежности юго-западной части Баренцева моря, то в настоящее время существуют разногласия по поводу биогеографического статуса всей остальной его акватории. Одни считают ее, за исключением архипелага Земля Франца-Иосифа, переходной зоной (Жирков, 1984), другие выделяют этот обширный район в низкоарктическую подобласть (Филатова, 1957; Гурьянова, 1951; Антипова, 1978).

С целью уточнения биогеографического статуса Баренцева моря и сравнения его различных частей нами ограничено несколько выделов, отличающихся как по условиям среды, так и по видовому составу мшанок.

1. Юго-западный выдел расположен южнее 74° с.ш., а на востоке его граница проходит до 35° в.д. Этот район наиболее богат в видовом отношении. Соотношение форм различной биогеографической природы свидетельствует, что доля бореальных видов в этой части моря несколько больше, чем арктических, число условно эндемичных форм достаточно велико (3%).

2. Северо-западная часть моря и Западный Шпицберген. Граница выдела на юге проходит по 74° с.ш., на востоке — по 35° в.д. Этот район моря, как и предыдущий, населен значительным числом видов мшанок. Из 199 видов арктические составляют 28%, бореальные не превышают 10%. Доля последних более чем в 2 раза ниже по сравнению с юго-западной частью моря. Количество условно эндемичных форм превышает 1%.

3. Юго-восточный выдел охватывает акваторию к югу от 74° с.ш. и к востоку от 35° в.д., исключая Печорское море. Фауна мшанок этого района еще менее разнообразна. Доля бореальных форм здесь немного больше, чем в предыдущем районе, — 13.8%, а арктических, наоборот, меньше — 2.2%. Условно эндемичные виды составляют около 3%.

4. Прибрежье Земли Франца-Иосифа населяет достаточно богатая фауна мшанок, насчитывающая 180 видов. Благодаря подходу с севера атлантической промежуточной водной массы с положительными температурами бореальные формы составляют здесь около 8% всех встреченных в районе. Однако арктические виды несомненно доминируют над бореальными. Их около 31% от общего числа мшанок. Эндемичные формы отсутствуют.

5. Самая восточная часть моря, именуемая Печорским морем (Постановление ЦИК СССР от 21.II.35 г.), простирается к востоку от о.Колгуев до юго-западной оконечности южного острова Новой Земли и далее к югу до пролива Югорский Шар через о.Вайгач. Этот район характеризуется сильным обеднением фауны мшанок. Из 37 видов 11% относится к арктическим формам, 3% — к бореальным, эндемичных видов не встречено.

6. Северо-восточная часть моря – наиболее обширная. Этот район, включая Центральную впадину, Центральную возвышенность, возвышенность Персея, характеризуется значительным обеднением фауны **Bryozoa**. Зарегистрировано **104** вида, что почти в 2 раза меньше, чем на юго-востоке и у Земли Франца-Иосифа. На долю арктических приходится 44% видов, в то время как на долю бореальных только 3%. Кроме бореальной фауны, здесь заметно обеднена и бореально-арктическая, что обусловлено круглогодичным воздействием на биоту преимущественно отрицательных температур, характерных для арктических и баренцевоморских водных масс.

Результаты сравнения видового состава мшанок перечисленных районов по коэффициенту сходства Жаккара (**Jaccard, 1901, 1911**), по включению меньшей фауны в большую (**Simpson, 1949**), по коэффициенту Серенсена (**Stfrensen, 1948**) и по биогеографическому коэффициенту Экмана (**Ekman, 1940**) приведены в таблицах 5 и 6. Из этих таблиц следует, что при продвижении с юго-запада на север, восток и северо-восток происходит обеднение фауны мшанок. Это связано с уменьшением представленности как бореальных, так и бореально-арктических видов. С другой стороны, в этих направлениях возрастает количество арктических элементов.

Сопоставление фауны северо-западного района с фауной Карского моря выявило наибольшее сходство по коэффициентам Жаккара (69.6%) и Серенсена (82.0%). Объединить эти два района в один позволяет как высокая мера включения (87.6%), так и коэффициент Экмана, который составляет менее 100%, что свидетельствует о сходстве фаун. Эту группу можно объединить с районом Земли Франца-Иосифа, поскольку уровень сходства между ними почти одинаков и немногим меньше, чем между двумя первыми (67.0 и 67.75%). Аналогичные результаты получены и при расчетах коэффициента Серенсена. Уровень сходства северо-западного района с побережьем Земли Франца-Иосифа и Карским морем составляет соответственно 80.2 и 80.9%. Мера включения фауны мшанок из района Земли Франца-Иосифа в фауну северо-восточного района также высока – 84.4%, в фауну Карского моря – 78.4%. Не противоречит объединению и коэффициент Экмана.

Сходство фауны мшанок различных частей Баренцева моря и сопредельных районов, по Жаккару, и мера включения меньшей фауны в большую, по Симпсону, %

	Баренцево море							Кар.:	Лап.
	Норв.						ЗФИ:		
	<u>Ж</u>	<u>Ж</u>	ЮЗ	СЗ	ЮВ	СВ	ЗФИ:	Печ.	
Норв.	187	79.1	61.5	57.8	44.4	52.7	62.2	46.2	48.9
ЮЗ	54.9	205	77.4	79.4	75.0	75.0	94.6	75.8	76.0
СЗ	42.3	61.6	199	80.4	86.5	84.4	100.0	87.6	90.6
ЮВ	44.1	61.5	64.4	189	78.8	78.9	97.3	83.3	81.2
св	18.8	33.8	42.3	38.9	104	84.6	54.8	94.4	63.5
ЗФИ	34.9	54.0	67.0	62.6	44.9	180	97.2	78.4	86.5
Печ.	11.4	14.5	15.6	18.9	16.5	19.9	37	100.0	70.3
Кар.	29.9	56.4	69.6	66.7	48.0	67.7	20.0	186	96.9
Лап.	19.9	32.0	41.8	37.6	43.0	44.2	24.3	49.2	106

ПРИМЕЧАНИЕ. Верхняя от диагонали часть таблицы отражает меру включения меньшей фауны в большую, нижняя – степень сходства, по Жаккару. Здесь и в табл.6: ЮВ – юго-западная часть моря, СЗ – северо-западная, ЮВ – юго-восточная, СВ – северо-восточная, ЗФИ – район Земли Франца-Иосифа, Печ. – Печорское море, Норв. – прибрежные воды северной Норвегии, Кар. – Карское море, Лап. – море Лаптевых. Подчеркнутые цифры отражают число видов мшанок в каждом районе.

С другой стороны, фауна мшанок Карского моря проявляет высокую степень сходства с фауной этой группы юго-восточной части Баренцева моря. Столь же высоко сходство юго-восточного с северо-восточными районами побережья ЗФИ. Мера включения и коэффициент Экмана не свидетельствуют об обособленности юго-восточной части моря относительно этих районов.

Печорское море, несмотря на низкие значения коэффициентов сходства со всеми остальными районами (табл.5 и 6), очевидно, входит в состав комплекса, объединяющего Карское море, северо-запад, юго-восток Баренцева моря и Землю Франца-Иосифа. Фауна его включается в перечисленные районы. Небольшое сходство этого района с другими можно объяснить следующими причинами:

Сходство фауны мшанок различных частей Баренцева моря и сопредельных районов, по Серенсену и Экману.

	}Норв.	Баренцево море						?Кар.	Лап.
		В	1	СЗ	: ЮВ	{	св I		
Норв.	<u>187</u>	75.9	135.6	148.1	430.4	189.4	733,9	233,	406.2
ЕВ	70.9	<u>205</u>	25.9	62.7	196.2	85.2	491,2	77.	226.0
СЗ	59.6	76.2	<u>199</u>	55.3	136.7	49.3	437.8	42.	150.6
ЮВ	57.4	76.1	76.4	189	157.3	59.9	427.8	41.	178.4
СВ	31.7	50.5	59.4	55.9	<u>104</u>	122.0	505.0	108.	142.0
ЗФИ	51.7	70.1	80.2	77.0	62.0	<u>180</u>	402.8	45.	144.6
Печ.	21.9	28.9	31.3	31.9	28.4	33.2	37	402,	426.9
Кар.	46.1	72.1	82.0	80.0	64.8	80.9	33.2	186	ИЗ.2
Л ал.	32.7	46.9	57.0	52.0	58.3	58.0	36.0	63.	106

ПРИМЕЧАНИЕ. Верхняя от диагонали часть таблицы отражает сходство каждой пары сравниваемых районов по Экману, нижняя – уровень сходства по Серенсену.

1. Обеднение фауны в результате значительного распределения за счет мощного берегового стока–,
2. Сокращение видового богатства под влиянием более низких, чем в других районах, температур–,
3. Малой пригодностью донных осадков Печорского моря для оседания и развития колоний **Вгуюгоа**.

Северо-восточный район Баренцева моря, судя по коэффициентам сходства Жаккара и Серенсена, незначительно связан с вышерассмотренными районами. Его специфичность подтверждают высокие значения коэффициента Экмана (превышающие 100/?), а также сравнительно низкая мера включения в фауны юго-западного района Баренцева моря, Норвежского побережья и моря Лаптевых. В то же время сходства этого района с морем Лаптевых вполне достаточно для объединения этих районов в один.

Видовой состав мшанок юго-западной части моря почти в равной степени сходен с фауной северо-западного и юго-восточного районов, а также с фауной мшанок из побережья Нор–

вегии. Тем не менее, как уже было показано, эта часть моря наиболее близка к бореальной Атлантической области, и ее следует отнести к Норвежской провинции этой области. В то же время коэффициенты Экмана и мера включения позволяют выделить юго-западную часть Баренцева моря в Южнобаренцевоморский переходный округ Норвежской провинции. Это оправдывается и наличием здесь условно эндемичных форм.

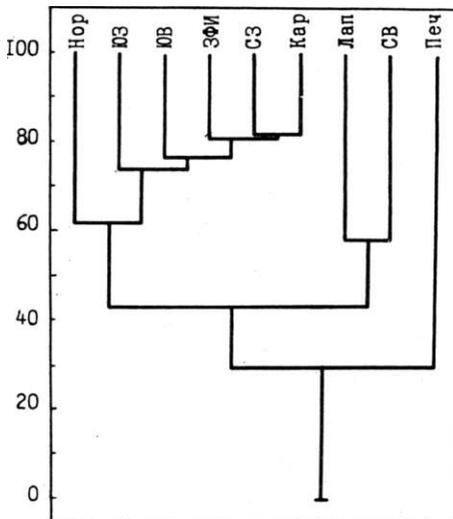


Рис. 11. Дендрограмма сходства фауны мшанок евразийских морей Северного Ледовитого океана, построенная с применением коэффициента Серенсена. Обозначения районов см. таблицы 4 и 5.

ами Арктической области проходит через Новосибирские острова (Гурьянова, 1939 и др.), то северо-восточный район Баренцева моря, судя по коэффициентам сходства и мере включения, следует отнести к Западно-Сибирской провинции, выделив его в Восточнoбаренцевоморский округ. Как и в юго-западной части моря, уровень условно эндемичных форм здесь довольно высок.

Остальные районы Баренцева моря объединяются в одну группировку, свидетельствующую о непричастности их к Запад-

Применение метода кластерного анализа (Андреев, 1979) позволяет с помощью дендрограммы сходства продемонстрировать наличие двух фаунистических группировок (рис. 11). Первая объединяет северо-восточный район Баренцева моря с морем Лаптевых, вторая - все остальные районы Баренцева моря, Карское море и побережье Норвегии. Поскольку граница между Восточно-Сибирской и Западно-Сибирской провинци-

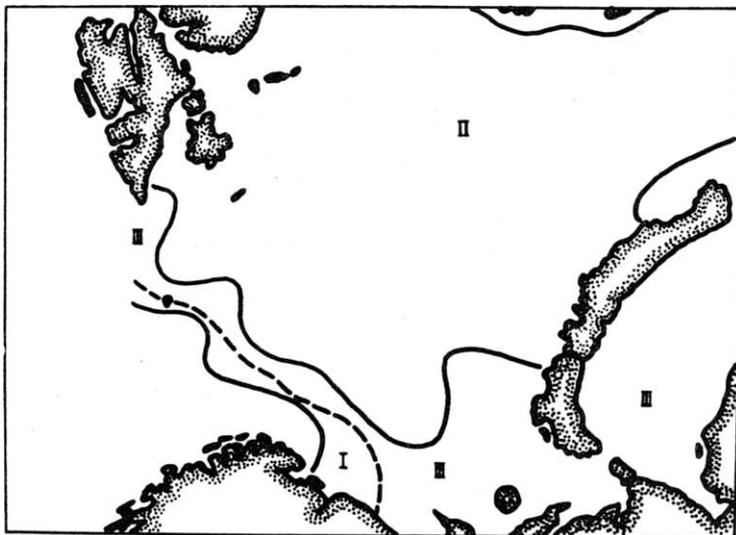


Рис.12. Биogeографическое районирование Баренцева моря.

I – Южнобаренцевоморский округ Норвежской провинции Атлантической бореальной области; II – Восточнобаренцево-морский округ Западно-Сибирской провинции Арктической области; III – Карско-Шпицбергенский округ Арктической области.

но-Сибирской провинции Арктической области. Однако, как показано выше, они мало сходны с Норвежской провинцией Атлантической бореальной области. Выделение их в самостоятельную провинцию не представляется возможным, поскольку состав фауны будет весьма разнороден и с малым количеством эндемичных фйрм. По мнению В.Н.Семенова (1986), такие районы следует рассматривать как переходные биogeографические выделы на уровне округа или подокруга. На данном этапе исследования наши результаты подтверждают предположение данного автора. Однако преобладание в локальных фаунах арктических видов мшанок над бореальными заставляет объединить юго-восточную часть моря (и, как особый район, Печорский), побережье ЗФИ и северо-западную часть Баренцева моря вместе с Карским в Карско-Шпицбергенский переходный округ Норвежской провин-

ции Арктической области. По мнению В.Н.Семенова, Восточно-баренцевоморский округ также относится к переходному биогеографическому выделу (Баренцев округ).

Географическое положение биогеографических округов Баренцева моря представлено на рис.12. Их границы хорошо согласуются с границами водных масс различного происхождения. Так, Южнобаренцевоморский округ расположен в зоне проникновения атлантической водной массы и частично в зоне прибрежной водной массы с относительно высокими положительными температурами.

Восточнобаренцевоморский округ (Баренцев округ) Западно-Сибирской провинции Арктической области находится в пределах залегания арктических и баренцевоморских вод (трансформированные атлантические воды (Адров, Смоляр, 1988), имеющих низкие температуры. Остальные участки моря расположены в зонах действия фронтальных вод.

Глава 5. ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МШАНОК В БАРЕНЦЕВОМ МОРЕ

Распределение животных на разных глубинах зависит сразу от нескольких факторов. Основным следует, по-видимому, считать температуру, поскольку каждый организм способен переносить лишь определенный ее градиент, что связано с происхождением того или иного вида. Вторым по силе воздействия и весьма значительным для мшанок фактором является гидродинамическая активность, связанная с рельефом дна и определяющая характер осадконакопления и тип грунта. И, наконец, существенное влияние на вертикальное распределение мшанок может оказывать соленость воды.

Количество мшанок на разных глубинах неодинаково. На литорали число видов достигает 40 и более, с глубиной по-

степенно увеличивается. Резкий скачок числа видов наблюдается на глубинах 25–70 м, а наибольшее их разнообразие – 200 – отмечается на глубине 100 м. Далее количество видов значительно снижается, и на глубинах порядка 200 м их число приближается к тому, что наблюдается на 25-метровой отметке (около 160 видов). Дальнейшее возрастание глубины сопровождается обеднением фауны мшанок (рис.13).

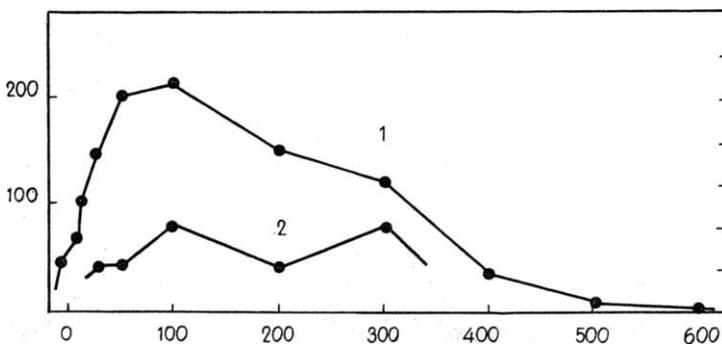


Рис.13. Распределение мшанок Баренцева моря по глубинам (1) и число специфичных видов для данной глубины (2). По оси абсцисс – глубина, м; по оси ординат – слева общее число видов, справа – число специфичных форм.

Характерной особенностью вертикального распределения группы является то, что специфичные виды обитают в довольно широком интервале глубин – от 25 до 300 м. Однако самые мелководные и самые глубоководные участки моря не имеют индикаторных видов.

Сравнение распределения мшанок по глубинам в Баренцевом море с вертикальным распределением этой группы в других арктических морях показывает, что закономерности распределения сходны: везде максимальное число видов приходится на 100-метровые глубины (Гонтарь, Денисенко, 1986). Однако в Баренцевом море разнообразие видов остается высоким, вплоть до глубины 300 м, а в других северных морях глубже 100 м идет резкое сокращение числа видов (рис.14).

Если сопоставить распределение мшанок по глубинам с рассмотренными выше факторами среды, то можно проследить их

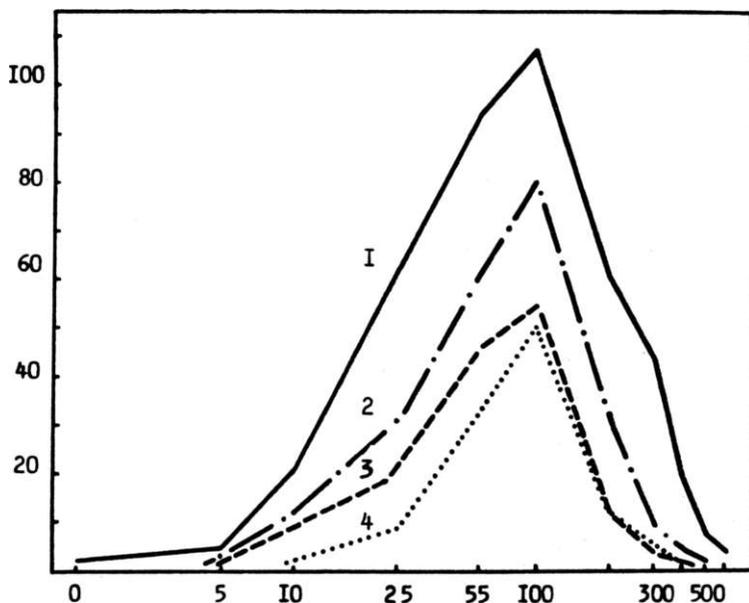


Рис.14. Распределение мшанок сибирских морей Северного Ледовитого океана по глубинам.

1 - в Карском море; 2 - в море Лаптевых; 3 - в Восточно-Сибирском море; 4 - в Чукотском море. По оси абсцисс - глубина, м; по оси ординат - общее число видов.

влияние на обилие видов. Дно Баренцева моря имеет сложный рельеф, оно изрезано многочисленными желобами и каньонами (Кленова, 1960; Матишов, 1986 и др.). Наибольшее число видов мшанок встречается на глубинах, где морфоструктуры имеют наиболее крутые склоны. Уровень гидродинамической активности здесь, как правило, повышен (Кузнецов, 1980), поскольку на участках с отвесными стенками желоба и каньоны обычно сужаются и скорость течений в них повышается (Кленова, 1960). Именно на 100-метровой глубине резко понижаются склоны Гусиной банки, южного склона возвышенности Персея, северного склона Центральной возвышенности, Надеждинского мелководья, Мурманского и ряда других желобов (Атлас океанов..., 1980). В таких местах аккумуляции мелкозернистых дон-

ных осадков не происходит. В более глубоководных районах Баренцевоморского шельфа доля мелких фракций в отложениях алевритов и пелитов значительно возрастает (Кленова, 1948) и вызывает уменьшение разнообразия фауны мшанок.

Мелководная прибрежная зона также характеризуется меньшим числом видов по сравнению с глубинами около 100 м. Интенсивность придонной гидродинамики в прибрежных районах может быть очень высокой в результате взаимодействия постоянных, приливно-отливных и ветровых течений, суммарная скорость которых в Баренцевом море может превышать 1 м/с (Потанин и др., 1985). Такая высокая турбулентность не всегда благоприятна для развития мшанок. Часто она препятствует прикреплению личинок к субстрату или создает истирающий эффект, как это наблюдается в прибойных участках различных губ Восточного Мурмана (Денисенко, 1984). По этой причине скальные выходы коренных пород на литорали, как правило, бедны колониями мшанок. Другим фактором, препятствующим расселению мшанок в литоральной зоне, оказываются значительные колебания температуры. По данным Е.Ф.Гурьяновой с соавторами (1930), амплитуда колебаний температуры воды и воздуха на литорали Мурмана составляет зимой свыше 20°, летом - 10-15°. Несмотря на то, что отрицательное воздействие таких колебаний сглаживается кратковременностью осушения и образованием защитного слоя из водорослей, видовое богатство мшанок в осушной полосе значительно сокращается по сравнению с верхней сублиторалью.

Заканчивая обсуждение распределения видов по глубине без учета их биогеографической принадлежности, следует отметить, что обилие фауны мшанок в большей степени зависит от характера донных осадков, чем от распределения водных масс, которые в основном оказывают влияние на биогеографический состав группы в пределах конкретных интервалов глубин. Прежде чем приступить к анализу изменений биогеографического состава мшанок, обитающих на разных глубинах, выделим основные группы видов, приуроченные к определенной глубине согласно градации морского дна по зонам, поясам и этажам (см. гл.2).

В пределах Баренцева моря фауна мшанок по вертикальному распределению разбивается на группы:

sata, Cellepora nodulosa, C.pumicosa, Cheilopora sincera, Escharoides jacksoni:

13. Эврибатные циркумлитерально-элитеральные (38 видов)
Proboscina major, Oncousocia diastoporides, O.polygonalis, O.canadensis, Tubulipora dilatans, T.penicillata, Entalophora harmeri, Lichenopora hispida, Nolella dilatans, Bowerbankia caudata, Electra crustulenta var.catenularia similis, Callopora lata, Rhamphotonotus minax, Amphiblestrum trifolium var.quadrata, Doryporella spathulifera, Flustra foliacea, Dendrobeania fruticosa var.frigida, D.levinseni, Bugula harmsworthi, B.elongata, Scrupocellaria minor, Escharella mucronata, Porella concinna var.belli, P.aperta, Pachyegis groenlandica, P.princeps, Buffonellaria biaperta, Schizoporella incerta, Sch.hexagona, Hippothoa expansa, Rhamphostomella hincksi, Rh.spinigera, Rh.radiatula, Rh.plicata, Ragionula rosacea, Cellepora canaliculata, Turbicellepora avicularia, Cheilopora inermisj

14. Эврибатные циркумлитерально-батиальные виды (13):
Tubulipora liliacea, T.soluta, Idmonea atlantica var.gracillima, I.arctoflabellaris, Diplosolen obelia var. arctica, Kinetoskias arborescens, Smittina pseudoacutirostris, Porella proboscidea, P.obesa, Stomachetosella limbata, Myriapora coarctata, Celleporina ventricosa, Escharoides bidencapi:

15. Эврибатные сублитерально-элитеральные (21 вид):
Tubulipora murmanica, Crisiella diversa, Alcyonidium albidum, Bowerbankia composita, Callopora smitti, C.craticula var.sedovi, Reussina impressa» Dendrobeania pseudomurrayana f.tenuis, D.fruticosa, D.murmanica, Bugula tricuspis, Gephyrotes nitida punctata, Cribrilina spitzbergensis, Hemycyclopora emucronata, Schizoporella bispinosa, Stomachetosella producta, Haplopoma impressa, Rhamphostomella eostata var.cristata, Schizoporella smitti, Lepralioides nordlandica, Escharelloides spinulifera:

16. Эврибатные сублитерально-батиальные (25 видов):
Diplosolen intricarius, Berenicea arctica, Defrancia lucernaria, D.l.var.prolifera, Stegohornera violacea, S.arctica, Alcyonidium radiculatum, Callopora derjugini, Kinetoskias smitti, Notoplites jeffreysii, N.sibirica, Cribrilina

waters!, *Escharella laqueta*, *Escharellioides stenostoma*, *Smittina glaciata*, *Pseudoflustra anderssoni*, *P.hincksi*, *Parelloides laevis*, *Palmicellaria skenei*, *Hippoporina harm-sworthi*, *Schizobranchiella stylifera*, *Sertella beaniana*, *Escharina alderi*, *Rhamphostomella costata* var. *cristata*, *Turbicellepora smitti*:

17. Эврибатные элиторально-батиальные (13 видов): *Idmonea túmida*, *Beiericia oblonga*, *Larnacicus corniger*, *Megapora ringens*, *Sarsiflustra abissicola*, *Bicellariella alderi*, *Notoplites normani*, *Smittina peristomata*, *Sertella beaniana* var. *watersi*, *Porella plana*, *Escharella dijunphnae*, *Palmacellaria skenei* var. *bicornis*:

18. Эврибатные батиально-абиссальные (I вид): *Tessardoma graciaie*.

К наиболее обширным по видовой представленности следует отнести две группы эврибатных форм: адлиторально-элиторальные (59 видов) и адлиторально-батиальные (63 вида). Основу обеих групп составляют бореально-арктические виды. В первой группе на долю этих форм приходится 74%, во второй - 64%. К арктическим видам в первой группе относится 16% мшанок, во второй - в 2 раза больше. Высокобореальных видов и в той и в другой группе мало, соответственно, I и 3%*

Следующая по количеству видов (39) группа объединяет умеренно эврибатные формы - циркумлиторально-элиторальные. Основу группы составляют бореально-арктические мшанки (60%), арктических и широкобореальных в ней практически столько же, сколько среди адлиторально-элиторальных (19 и 8%, соответственно), однако число высокобореальных форм увеличилось до 9.5%.

К эврибатным сублиторально-батиальным формам в Баренцевом море относится 26 видов. Процентное соотношение биогеографических групп следующее: бореально-арктических всего 29%, арктических и бореальных мшанок - соответственно 41 и 30% (значительно меньше, чем в предыдущих группах). Более половины бореальных **ВИДОВ** принадлежит к высокобореальным формам. Среди эврибатных циркумлиторально-батиальных мшанок бореальные виды отсутствуют, а бореально-арктические и арктические представлены в равной степени.

Преимущественно сублиторально-элиторальные формы более чем на треть (43%) состоят из арктических видов. Количество бореально-арктических и бореальных примерно одинаково (28 и 29%), причем среди последних к высокобореальным формам относится 24%. Сходное соотношение видов различной биогеографической принадлежности наблюдается и среди элиторально-батиальных (бореальные составляют 27%, бореально-арктические - 27%, арктические - 46%).

В группе адлиторально-сублиторальных мшанок 14% высокобореальных, 14% бореальных широко распространенных и субтропическо-бореальных, 14% арктических и 38% бореально-арктических форм. Среди циркумлиторально-сублиторальных все виды бореально-арктические. Литорально-сублиторальные и литорально-циркумлиторальные мшанки, обитающие в хорошо прогреваемых водах, представлены бореальными широко распространенными и амфибореальными видами. С другой стороны, литорально-батиальные виды в равной степени представлены бореально-арктическими и арктическими мшанками, предпочитающими пониженные температуры.

Элиторальные стенобатные формы в равной степени состоят из бореально-арктических, арктических и высокобореальных мшанок. Однако ареалы двух последних групп не перекрываются: арктические виды зарегистрированы на севере Баренцева моря, высокобореальные - в его западной части. Стенобатные адлиторальные мшанки в большинстве представлены бореальными видами (82%), арктических всего 8%, бореально-арктических - 10%.

Таким образом, сопоставление биогеографического состава мшанок по группам показывает, что с уменьшением диапазона глубины обитания начинают преобладать виды, переносящие колебания факторов среды в более узких интервалах. Если проследить изменение биогеографического состава мшанок на разных глубинах, то выявится следующая закономерность (рис.15). В самых верхних горизонтах сублиторали и адлиторали преобладают амфибореальные виды - до 50%. Немного глубже их число незначительно падает, но на глубине 50 м достигает максимума и затем вновь уменьшается.

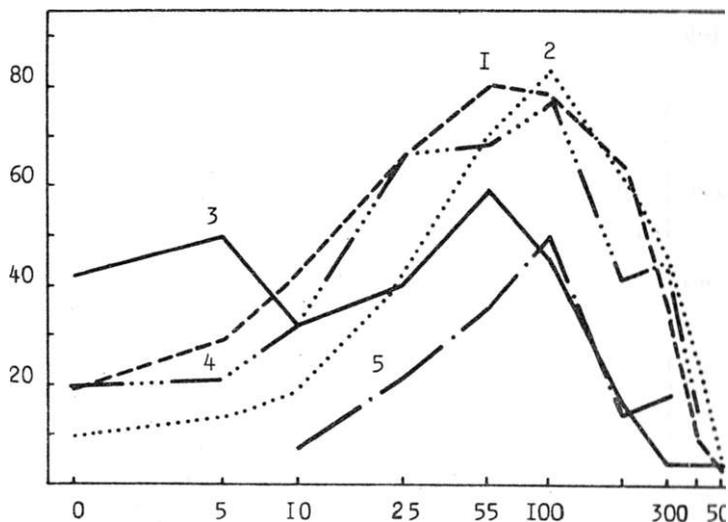


Рис.15. Изменение соотношения биогеографических групп мшанок в Баренцевом море на разных глубинах.

I – бореально-арктические виды; 2 – арктические; 3 – амфибореальные; 4 – широко бореальные и субтропическо-бореальные; 5 – высокобореальные. По оси абсцисс – глубина по оси ординат – относительное число видов каждой группы

Максимальное число высокобореальных видов отмечено на глубинах порядка 100 м. На этой же глубине наибольшее расцвета достигают широко бореальные и субтропическо-бореальные виды, хотя относительная их представленность достаточно велика в интервале глубин от 20 до 300 м. Распределение бореально-арктических видов по глубинам с максимумом, находящимся в интервале от 50 до 100 м, имеет оповещительную кривую. Кривая распределения арктических видов более островерхая, но максимальное количество этих мшанок также приходится на 100-метровую глубину. Неясным остается почему многие виды различной биогеографической принадлежности тяготеют именно к 100-метровой глубине, ведь для благополучия арктических и бореальных форм необходимы совершенно различные температурные условия. Вероятно, на данной глубине имеются подходящий гидродинамический режим и св*

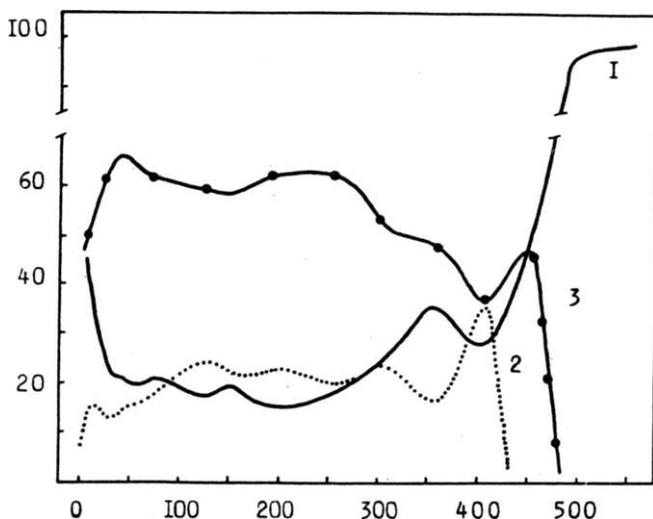


Рис.16. Биогеографический состав мшанок (%) на разных глубинах в юго-западной части моря.

1 – бореальные; 2 – арктические; 3 – бореально-арктические. По оси абсцисс – глубина, м; по оси ординат – соотношение видов, %.

занные с ним грунты, что позволяет мшанкам реализовать различной биогеографической природы жизненные функции в разные сезоны года.

С целью выявления особенностей распределения этих видов на акватории моря воспользуемся теми выделами, которые были обозначены нами при исследовании особенностей географического распространения мшанок. Рассмотрим изменения соотношения биогеографических групп в юго-западной части моря (рис.16). Построение кривых распределения по глубине каждой группы показывает, что бореально-арктические виды доминируют здесь над остальными группами на глубинах от 0 до 400 м.

Бореальные формы преобладают над арктическими на глубинах от 0 до 100 м и от 300 до 400 м. В первом интервале глубин залегает поверхностная атлантическая водная масса, поступающая в юго-западную часть моря с теплым течением,

и ее модификация – прибрежная водная масса, расположенная у берегов Мурмана. Обе характеризуются повышенными температурами в летнее время, когда происходит развитие колоний из личинок. Второй интервал глубин, где бореальные мшанки преобладают над арктическими, находится под влиянием промежуточной атлантической водной массы, которая также имеет положительную температуру и высокую соленость. На глубинах от 100 до 300 м наблюдается незначительное преобладание арктических видов. Это объясняется подтоком с севера холодных баренцевоморских вод, имеющих низкую температуру и высокую соленость. Аналогично объясняется преобладание арктических видов над бореальными в Медвежинском желобе на глубинах порядка 350–400 м. На глубинах свыше 500 м, в ядре промежуточной атлантической водной массы, отмечено доминирование бореальных мшанок не только над арктическими, но и над бореально–арктическими.

В отличие от юго–западного участка другие районы Баренцева моря характеризуются явным угнетением бореальной фауны. Только на юго–востоке бореальные формы преобладают над арктическими в адлиторальной зоне, где наблюдается интенсивный прогрев воды в летнее время и куда еще доходит влияние теплых атлантических вод. На остальных глубинах арктические виды преобладают над бореальными, однако первые значительно уступают бореально–арктическим, которые доминируют на всех глубинах (рис.17).

Северо–западный район Баренцева моря мало отличается от предыдущего в распределении биогеографических групп на глубинах от 0 до 500 м. Однако здесь уже нет преобладания мшанок бореального происхождения, и глубже 500 м бореально–арктические виды уступают лидерство арктическим (рис.18).

На северо–востоке моря на глубинах от 50 до 200 м бореальные мшанки представлены несколькими видами, на остальных глубинах они не зарегистрированы. Однако в адлиторали, где прогрев воды в летнее время все–таки значителен (Атлас океанов..., 1980), их насчитывается более 10 видов (рис.19). С увеличением глубины до 350 м происходит уменьшение роли бореально–арктических мшанок и возрастание арктических. На глубине 350 м их примерно поровну, а глубже наблюдается

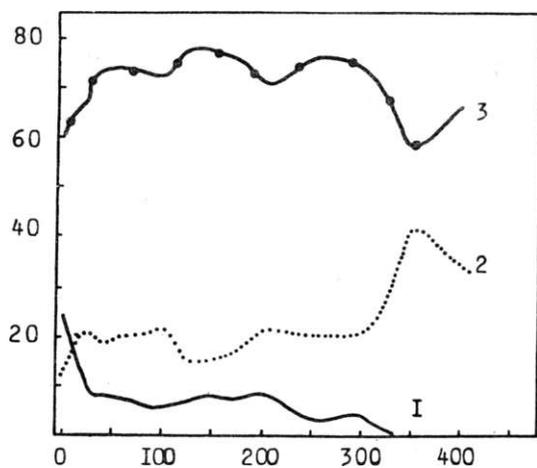


Рис.17. Биogeографический состав мшанок (%) на разных глубинах в юго-восточной части моря. Обозначения см. рис.16.

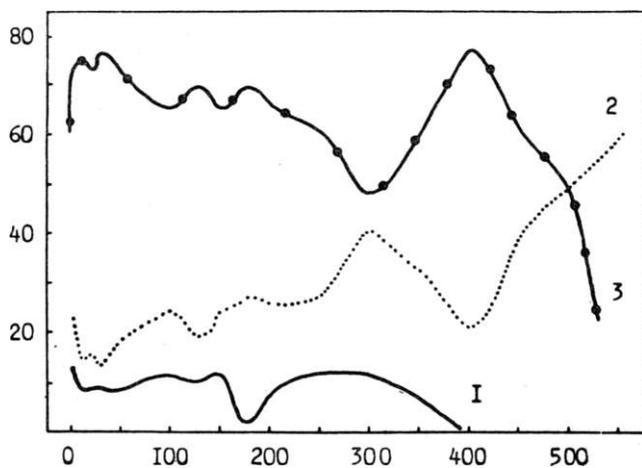


Рис.18. Биogeографический состав мшанок (%) на разных глубинах в северо-восточной части моря. Обозначения см. рис.16.

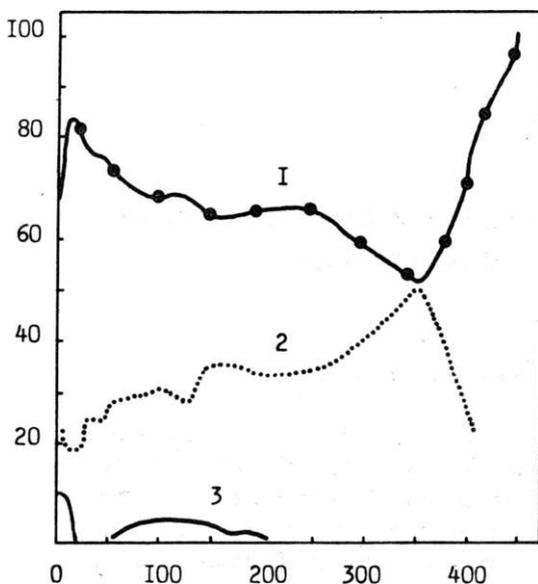


Рис.19. Биogeографический состав мшанок (%) на разных глубинах в северо-восточной части моря. Обозначения см. рис.16.

обратная тенденция: снижается доля арктических и возрастает бореально-арктических. Последнее, возможно, связано с тем, что на крайнем северо-востоке на глубинах порядка 350-400м по желобу Святой Анны в Баренцево море поступает промежуточная атлантическая годная масса, имеющая положительные температуры. Это и вызывает сокращение числа арктических видов (рис.19).

Приведенные данные свидетельствуют о зависимости вертикального распределения мшанок различных биogeографических групп от физико-химических факторов среды. С другой стороны, если рассматривать вертикальную зональность фауны независимо от ее биogeографической природы, то максимальное разнообразие видов наблюдается на участках с повышенной гидродинамической активностью, сопряженной, как правило, с жесткими грунтами и резкими перепадами глубин.

Глава 6. РЕАКЦИЯ МШАНОК БАРЕНЦЕВА МОРЯ НА ФАКТОРЫ СРЕДЫ

6.1. Отношение к температуре и солености

Доказано, что одним из ведущих факторов, влияющих на распределение и выживание морских пойкилотермных организмов, следует считать температуру. В первую очередь, этот фактор воздействует на репродуктивную систему, замедляя или ускоряя процессы формирования гамет (Кауфман, 1977). Температуры размножения каждого вида изменяются в незначительных пределах (**Appelöff**, 1912; **Orton**, 1920; **Thorson**, 1950; **Kinne**, 1963, 1970; Милейковский, 1970 и др.). Кроме того, температуры, при которых происходит размножение, соответствуют оптимальным температурам обитания вида (Голиков, Скарлато, 1972; Скарлато, 1981).

Многие исследователи также считают, что сопротивляемость клеток тканей беспозвоночных к изменению температуры среды является специфичным видовым признаком, который обусловлен температурными условиями выживания вида (Александров, 1952; Ушаков, 1956, 1964; Жирмунский, 1960; Кусакина, 1967; **Read**, 1964). В то же время диапазон переносимых температур у многих организмов оказывается существенно шире, чем температуры активной жизнедеятельности (толерантный диапазон), хотя и является видо-специфичным (**Golicov**, 1973). Отсюда большие возможности пойкилотермных организмов. Мшанки, по-видимому, обладают высокой приспособляемостью к изменениям температурного фактора, поскольку ведут прикрепленный образ жизни и, не имея возможности для смены места обитания, вынуждены существовать при резких колебаниях температуры. Однако, как показали исследования в 50-х годах (Кузнецов, 1963), температуры размножения мно-

гих видов **Вгуюгоа**, обитающих на мелководье и подвергающихся наиболее значительным перепадам температуры, ограничены интервалом 2–5°. Таким образом, эвритермность мшанок в отношении температур переживания не распространяется на температуры размножения.

Анализ температурных условий на границах ареалов и температурных условий размножения позволил А.Н.Голикову и О.А.Скарлато (1972) сформулировать правило косвенного определения диапазона оптимальных температур и температур переживания. Основные положения этого правила приведены в гл.2. Изучая двустворчатых и брюхоногих моллюсков, они установили, что виды, сходные по биогеографической природе, размножаются в определенном диапазоне температур, соответствующих оптимальным температурам обитания. Это положение справедливо также и для мшанок, однако мшанки, будучи прикрепленными, более эвритермны по сравнению с другими пойкилотермными животными, которые ведут подвижный образ жизни. Доказательством служат наблюдения Е.Ф.Гурьяновой с соавторами (1928, 1930) и В.В.Кузнецова (1963), показавших, что в прибрежье Мурмана ряд представителей этой группы хорошо переносит перепады температур до 30° на литорали и до 12° в сублиторали. Колонии в таких случаях, по-видимому, находятся в состоянии анабиоза. В то же время сильные изменения температуры воды в течение года, а зачастую и в пределах суток, вероятно, служат одной из основных причин значительного сокращения разнообразия фауны мшанок. Так, например, на литорали Восточного Мурмана их насчитывается в 2.5 раза меньше, чем в верхних горизонтах сублиторали (Денисенко, 1984).

Значительные перепады температур наблюдаются не только в приливно-отливной полосе и адлиторали. Колебания температуры, в течение года достигающие 5–6°, характерны и для более глубоководных участков побережья Мурмана, островов Медвежий и Колгуев (Бойцов, 1985), что обусловлено действием в этих районах интенсивных постоянных и приливно-отливных течений. В центральных участках моря и на северо-востоке температуры у дна более стабильны, их градиент за год составляет 2–3°. Анализ данных по термотипии видов позволил проследить изменение оптимальных температур и

температур переживания для каждой биогеографической группы мшанок, отмеченных для Баренцева моря.

В Баренцевом море наблюдаются отрицательные температуры не только в поверхностном слое, но и глубже 5 м (Атлас океанов..., 1980), и большинство мшанок благополучно выдерживает их воздействие, о чем свидетельствует их нахождение в центральных и северных районах моря. Правомерность такого утверждения подтверждается результатами анализа температур переживания (т.е. на границах ареалов) всех видов баренцевоморских мшанок (рис.20).

При температуре от -1.8 до 0°C общее количество видов увеличивается, возрастает их число и в каждой из шести основных биогеографических групп баренцевоморских мшанок, а арктические и амфибореальные виды достигают наибольшего разнообразия. В то же время максимальные температуры переживания для разных биогеографических групп существенно отличаются и зависят от степени теплолюбивости каждой из них (рис.20).

В широком диапазоне температур могут обитать и субтропическо-бореальные широко распространенные виды, которые вместе с атлантическими водами проникают в Баренцево море. Эти виды способны переживать отрицательные температуры зимой, а в южной части ареала распространения переносить летние температуры до 25°C . Однако у видов этой биогеографической группы, сформировавшихся в теплых водах, оптимальный температурный диапазон существования, необходимый для процессов размножения, находится в пределах $5-14^{\circ}\text{C}$ (рис.21).

Несколько меньше диапазон температур переживания у бореальных широко распространенных видов мшанок. Нижняя граница встречаемости представителей данной группы, так же как и предыдущей, составляет -1.7°C , а максимальные температуры, которые способны переносить эти мшанки, — $19-20^{\circ}\text{C}$. Однако их температурный оптимум лежит в интервале от I до 12°C , для большинства представителей — от I до $6-9^{\circ}\text{C}$.

Следующая группа — амфибореальные виды — проявляет высокую устойчивость к изменениям температурного фактора, поскольку все 12 видов данной биогеографической принадлежности обитают в интервале от -1.0 до 16.0°C , а некоторые выдерживают прогревание воды до 18°C . Однако температурный

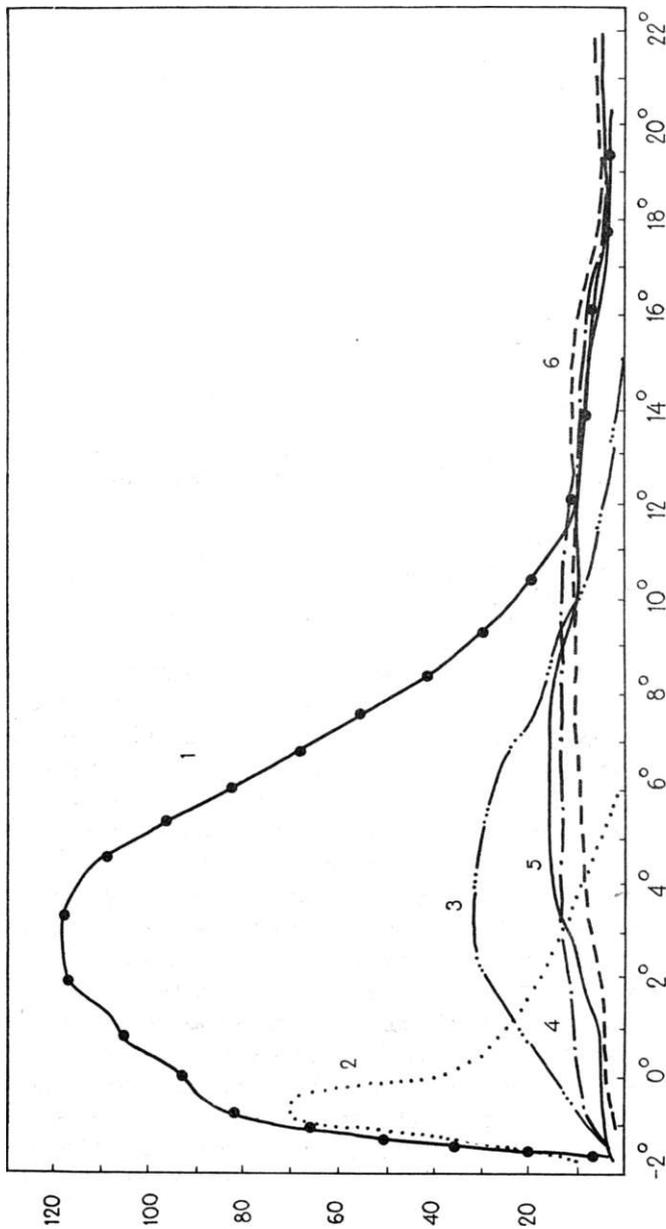


Рис. 20. Диапазон температур выживаемости различных биогеографических групп мшанок в Баренцевом море.

1 - бореально-арктические виды, 2 - арктические, 3 - высокобореальные, 4 - амфибореальные, 5 - широко бореальные, 6 - субтропическо-бореальные. По оси абсцисс - температура по оси ординат - абсолютное число видов.

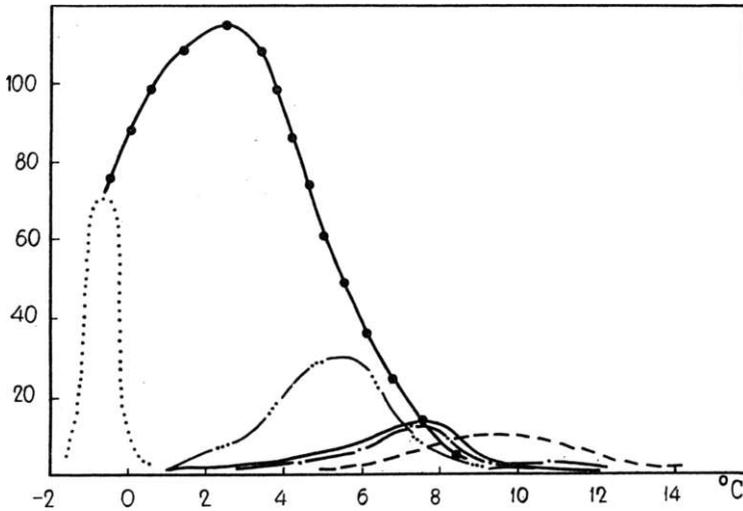


Рис.21. Диапазон оптимальных температур обитания различных биогеографических групп мшанок Баренцева моря. Обозначения см. рис.20.

оптимум, согласно правилу А.Н.Голикова и О.А.Скарлато (1972), для этих мшанок находится в пределах 4–9°C.

Ввиду того, что высокобореальные формы способны существовать при температурах не выше 14–15°C, верхняя граница их температурного оптимума (7°C) соответствует более низким температурам, по сравнению с широко распространенными бореальными видами мшанок, а нижняя совпадает (1°C).

Бореально–арктические виды широко представлены и в бореальной, и в арктической областях, поэтому диапазон температур выживаемости для них составляет от –1.8 до 20.0°C, хотя основная масса видов обитает при температурах от 0 до Ю°C. Этому же интервалу соответствует и температурный оптимум существования бореально–арктических видов мшанок.

Наиболее узким диапазоном переживаемых и оптимальных температур характеризуются арктические виды, немногие представители которых способны выносить повышение температуры до 5–6°C. Основная масса этих видов обитает при отрицатель-

ных температурах. Размножение у них происходит при температурах от -0.5 до -1.5°C , что для большинства мало отличается от температур переживания.

Изложенный материал подтверждает, что возможности расселения биогеографических групп видов **Bryozoa** определяется, во-первых, ее термотатией, во-вторых, температурным режимом акватории. Температурный фактор оказывает существенное влияние не только на разнообразие видов, но воздействует на количественную представленность каждого в разных районах моря. Последняя находится в прямой взаимосвязи от изменений температурного фактора, особенно в районах, где отмечаются критические температуры выживания вида. Так, например, амфибореальный **ВИД Membranipora** шетлгангасеа на Западном Мурмане встречается повсеместно, образуя скопления в зарослях ламинарии сахаристой; на Восточном Мурмане колонии этого вида отмечены нами единично.

Для Баренцева моря доказана цикличность периодов потепления и похолодания (Галкин, 1981, 1986). Потепление вызывает увеличение в планктоне количества личинок бореальных видов и приводит к возрастанию числа их колоний в более холодноводных районах, расположенных восточнее и севернее установленной нами границы между бореальной и арктической областями. С другой стороны, потепление создает условия для размножения уже обитающих там мшанок бореального происхождения. Аналогичным образом температурой контролируется количество видов и численность популяций арктических мшанок в западных районах моря. Похолодание создает там условия для увеличения доли холодолюбивых видов за счет возрастания количества их личинок в планктоне. На основе анализа материалов по размножению многих групп пойкилотермных животных установлено, что для их размножения необходима определенная сумма накопленных положительных температур (**Merriam, 1894**; Элтон, 1960 ; Макфедьен, 1965; Кауфман, 1977). Нерест у относительно тепловодных форм может наблюдаться и при пониженных температурах, но для его начала требуется предварительное накопление достаточно большой суммы положительных температур. Подтверждением служат результаты анализа материалов 6-й высокоширотной экспедиции ЗИН АН СССР, когда в просматриваемых пробах, имеющих пре-

имущественно отрицательные температуры, были отмечены колонии **Harmeria scutulata** – бореально–арктического вица с развивающимися в овицеллах личинками (Денисенко, Пантелева, 1985). Таким образом, температуру можно считать одним из основных факторов, влияющих на разнообразие и обилие фауны **Bryozoa** в Баренцевом море.

Что касается отношения мшанок к солености, то можно констатировать, что подавляющее большинство баренцево–морских видов этой группы относится к стеногалинным формам, обитающим при солености от 31 до 34.5‰* хотя многие выдерживают распреснение до 25‰, а в ряде случаев – до 19–20‰. Более низкая соленость воды вызывает сокращение как числа видов, так и их количественного обилия – биомассы, численности (Денисенко, 1984). Хорошо переносят опреснение мшанки, живущие в полосе отлива.

Опреснение до 8‰ выдерживает только один солоноватоводный вид **Electra crustulenta var. baltica**. Однако для него более низкая соленость, по–видимому, является губительной, поскольку, как показано В.В.Хлебовичем (1969), соленостный порог от 5 до 8‰ непреодолим морскими и пресноводными видами.

6.2. Распределение по грунтам

Мшанки в Баренцевом море встречаются практически на всех типах грунтов. При проведении анализа распределения видов по субстратам была учтена степень их эвритопности, которая рассмотрена по общепринятой среди зоологов схеме (Голиков, 1980; Скарлато, 1981 и др.) – в зависимости от фациальной принадлежности вида (Дерюгин, 1915). Всего выделено восемь групп:

I. Стенотопные, обитающие на скалистых и каменистых грунтах (10 видов): **Stomatopora granulata**, **Stegohornera violacea**, **S.lichenoides**, **Alcyonidium proboscideum**, **Electra crustulenta var. baltica**, **Reussina impressa**, **Microporina articulata**, **Scrupocellaria intermedia**, **Schizoporella costata**, **Escharina alderi**;

2. Относительно стеноподные, обитающие на жестких грунтах, представленных главным образом гравием, галькой, ракушей (36 видов): *Proboscina incrassata*, *Oncousoecia dilatans*, *Alcyonidium gelatinos-urn*, *A.g.var^pachydermatum*, *Electra arctica*, *E.crustulenta var.catenularia-similis*, *Te-gella unicornis*, *Callopora whiteavesi*, *C.lata*, *Rhamphono-tus minax*, *Amphiblestrum flemengii*, *A.trifolium var.quadra-ta*, *Larnacicus corniger*, *Megapora ringens*, *Doryporella spa-tulifera*, *Chartella barleei*, *Dendrobeania fruticosa var.frigida*, *D.levenseni*, *Notoplites Jeffreysii*, *Membranipo-rella nitida*, *Escharella ventricosa var.péristomata*, *E.la-todonta*, *Escharelloides spinulifera*, *Pseudoflustra hinc-ksi*, *P.birulai*, *Porella proboscidea*, *Palmicellaria skenei var.bicornis*, *Schizoporella incerta*, *Sch.hexagona*, *Sch.smitti*, *Hippoporina pertusa*, *Stomachetosella producta*, *Hippothoa divaricata var.arctica*, *Microporella ciliata var.arctica*, *M.impressa*, *Sertella beaniana var.watersi*:

3- Стенотолные, живущие на песчаном грунте (1 вид):
Arachnoidea barentsia:

A* Относительно стеноподные, связанные с илисто-пе-счаными или песчано-илистыми грунтами (4 вида): *Dipioso-len obelia*, *Alcyonidium disciforme*, *Kinetoskias arborescens*, *K.smitti*:

5* Эвритопные, обитающие на самых различных грунтах, водорослях, раковинах моллюсков и брахиопод, асцидиях, гид-роидах, домиках полихет (189 видов): *Proboscina gracilis*?, *major*, *Oncousoecia diastoporides*, *O.canadensis*, *O.polygona-lis*, *Tubulipora flabellaris*, *T.liliacea*, *T.murmanica*, *T.ventricosa*, *T.soluta*, *T.penicillata*, *T.fruticosa*, *Idmonea atlantica*, *I.a.var.gracillima*, *I.fenestrata*, *Idmoneoides arctoflabellaris*, *Entalophora clavata*, *E.harmeri*, *Diplo-solen obelia*, *D.intricarius*, *Berenicea oblonga*, *B.arctica*, *Defrancia lucernaria*, *D.l.var.prolifera*, *Crisia eburnea*, *C.eburneo-denticulata*, *C.denticulata var.borgi*, *C.denticu-late var.arctica*, *Stegohornera arctica*, *Lickenopora verru-caria*, *L.hispida*, *Alcyonidium gelatinosum var.diaphanum*, *A.mytili*, *A.mamillatum*, *A.m.var.erection*, *A.albidum*, *Flust-rellidra comiculata*, *Arachnidium hippothoides*, *Nolella di-latata*, *Bowerbankia imbricata*, *B.arctica*, *B.caudata*, *Val-*

keria uva, Buskia nitens, Eucratea loricata, E.l.var.arc-
tica, Electra pilosa, Tegella armifera, T.arctica, T.ni-
grans, T.spitzbergensis, Callopora lineata, C.craticula,
C.smitti, Cauloramphus spiniferum, C.intermedius, Amphible-
strum septentrionalis, A.trifolium, Carbasea carbasea,
Terminofrustra membranaceo-truncata, Flustra serrulata,
F.foliacea, Securiflustra securifrons, Sarsiflustra abyss-
cola, Dendrobeania murrayana, D.pseudomurrayana, D.p.var.
tenuis, D.p.var.fessa, D.fruticosa, D.f.var.quadridentata,
D.murmanica, Bugula harmsworthi, B.tricuspis, B.fastigiata,
B.elongata, Bicellarina alderi, Semibugula birulai, Tri-
cellaria paechi, Notoplites smitti, N.normani, Tricellaria
ternata, T.gracilis, T.g.var.inermis, Scrupocellaria scar-
ba, S.s.var.paenulata, S.minor, S.arctica, Caberea ellisi,
Gephyrotres nitida punctata, Cribrilina punctata, C.spitz-
bergensis, C.annulata, C.cryptooecium, C.watersi, Escharel-
la immersa, E.ventricosa, E.dijmphnae, E.indivisa, E.la-
queata, E.abyscicola, E.microstoma, E.octodentata, E.macro-
donta, Escharelloides cancellatum, E.stenostoraa, Hemicyc-
lopora polita, H.emucronata, Lepralioides nordlandica,
Phylactella labiata, Smittina reticulata, S.ma^uscula, S.
minuscula, S.rigida, S.mucromata, S.pseudoacutirostris,
S.smitti, S.trispinosa, S.jeffreysi, Pseudoflustra solida,
P.anderssoni, P.sinuosa, Porella obesa, P.concinna, P.c.
var.belli, P.aperta, P.acutirostris, P.minuta, P.princeps,
P.amitti, P.plana, P.fragilis, Porelloides struma, P.laervis,
Pachyegis groenlandica, Cystisella saccata, Palmicellaria
skenei, P.s.var.tridens, Umbonula patens, U.arctica, Buffo-
nellaria biaperta, Myrionzoella crustacea, Schizoporella bis-
pinosa, Sch.almwoodiae, Schizomavella porifera, Sch.auricu-
lata var.lineata, Sch.pachistega, Schizobranchiella sty-
lifera, Hippoporina reticulata punctata, H.propiqua, Hip-
podiplosia borealis, H.harmsworthi, H.ussovi, Stomacheto-
sella sinuosa, S.limbata, S.cruenta, Rh.hincksi, Myriapora
coarctata, M.orientalis, M.subgracilis, Hippothoa hyalina,
H.expansa, Harmeria scutulata, Microporella ciliata, Tes-
sarodoma gracilis, Cylindroporella tubulosa, Sertella
septentrionalis, S.beaniana, Phydolopora elongata, Hippopo-
nella hippopus, Lepraliella contigua, Rhamphostomella scar-

ba, *Rh.costata*, *Rh.c.var.cristata*, *Rh.ovate*, *Rh.redietula*, *Rh.plicata*, *Rh.bileminete*, *Rh.b.ver.s.ibirice*, *Escharopsis lobata*, *Ragionula rosacea*, *Cellepora surcularis*, *C.nodulosa*, *C.pumicosa*, *Turbicellepora smitti*, *T.evicularis*, *Celleporina ventricose*, *Cheiloporina sincera*, *Ch.inermis*, *Escheroides bidencapi*, *E.jacksoni*:

6. Стенотопные, живущие исключительно на водорослях (16 видов): *Tubulipore smitti*, *T.uniformis*, *T.minuta*, *Filierisia geniculate*, *Crisiella diversa*, *Crisidia cornuta*, *C.producta*, *C.complecte*, *Crisia aculeata*, *Lichenopora crassiuscula*, *Alcyonidium hirsutum*, *Flustrellidra hispida*, *Bowerbankia pustulosa*, *Membranipora membranacea*, *Electra pilosa var.dentatai* *Corynoporella tenuis*:

7. Стенотопные, обитающие на поверхности тела беспозвоночных (20 видов): *Idmoneoides simplex*, *Alcyonidium radicellatum*, *A.excevetum*, *A.irreguläre*, *Arachnidium clevetum*, *A.simplex*, *Triticella pedicellate*, *Tegella ermiferoides*, *T.kildinensis*, *T.arctica ver.retroversa*, *Callopora aurita*, *C.derjuginI*, *Cauloramphus cymbiformis*, *Corynoporella tenuis*, *Smittina péristomata*, *S.glaciate*, *Schizoporella elmwoodiae ver.memillete*, *Stomachetosella magniporata*, *Rhamphostomella spinigere*, *Cellepora canaliculate*:

8. Относительно стенотопные, встречающиеся на глинистом грунте с камнями (I вид): *Idmonea bidencapi*.

В результате адаптивной радиации у мшанок выработалась тенденция к заселению возможно большего пространства, о чем свидетельствует приспособление колонии к существованию на самых разных субстратах и грунтах. Подтверждением служат результаты анализа, проведенного для этой группы в Баренцевом море (рис.22). Разнообразие видов мшанок одинаково велико как на жестких каменисто-валунных и скалистых грунтах, так и на смешанных, со значительной долей мелких фракций. Немногим оно меньше и на мягких грунтах, за счет заселения мшанками водорослей и беспозвоночных. Исключение составляют галечно-гравийные, ракушковые и песчаные грунты, где количество видов не превышает 20. Как правило, на таких участках дна наблюдаются сильные течения, которые, по-видимому, препятствуют прикреплению личинок к субстрату.

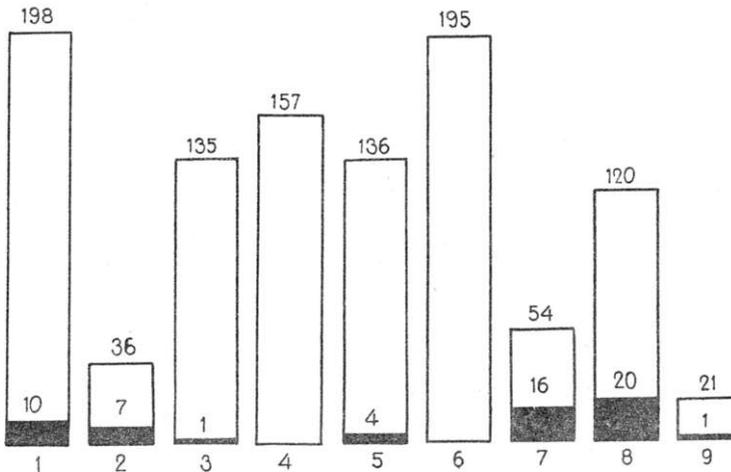


Рис.22. Распределение мшанок Баренцева моря по группам (субстратам).

1 - скалы, камни; 2 - галька, гравий, ракуша; 3 - песок; 4 - ил; 5 - илистый песок, песчаный ил; 6 - илистый песок, камни, гравий, галька, ракуша; 7 - растительные субстраты; 8 - поверхность тела беспозвоночных; 9 - глина. Цифры сверху обозначено общее количество видов, ниже - количество стенопопных форм.

Что касается специфичных видов, то на скалисто-каменистых грунтах их сравнительно немного (рис.22). На галечно-гравийном грунте с примесью ракуши стенопопных мшанок уже больше. Для песчаных грунтов характерно минимальное число стенопопных форм, на илах их нет. Илесто-песчаные и песчано-илистые грунты характеризуются наименьшим количеством специфичной фауны **Вуугоа**. У мшанок, обитающих только на мягких грунтах, в ходе эволюции выработались приспособления для закрепления в виде особой воронковидной формы, как у **Alcyonellina** (**ИсслГотте**, или многочисленных (хитиновых или обызвествленных) выростов трубчатой формы - кенозооиде, известных для рода **Кле^осклас**, **Мугларога**, **Зта"Ы:та &eG-**

и некоторых других мшанок (рис.23а,б). Среди видов, отмеченных на смешанных грунтах с большим содержанием ила и леска, специфичных форм не встречено.

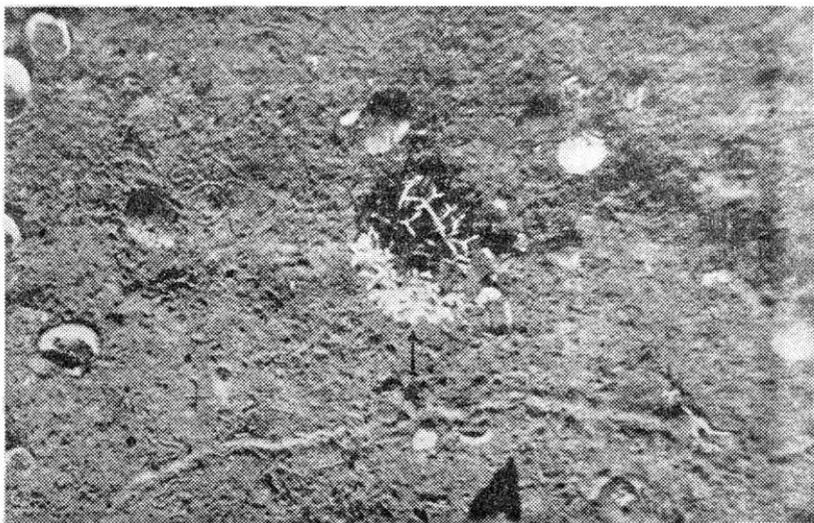
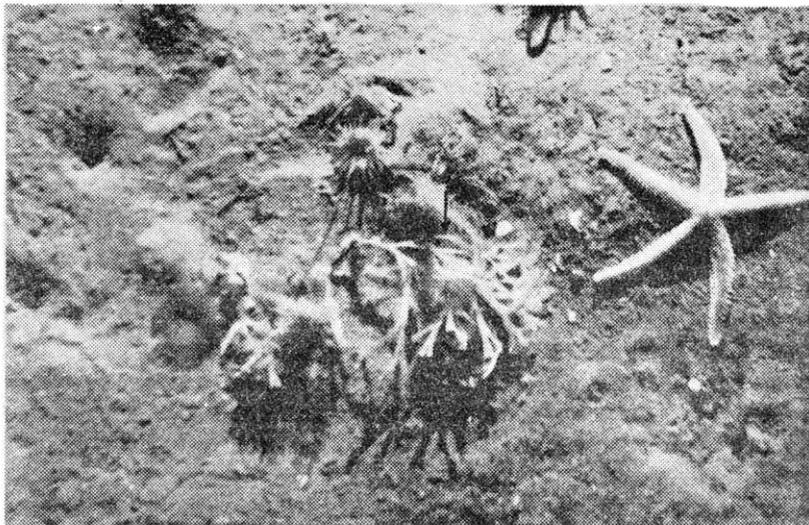


Рис.23. Колонии *Securiflustra securifrons* (а) и *Myriapora* sp. (б) на илисто-песчаном грунте.

На рисунке 22, кроме распределения по грунтам, отражена приуроченность видов к органическим субстратам. И на растениях, и на поверхности тела беспозвоночных отмечено примерно одинаковое число видов стенопопных форм. Наиболее часто эпифитные и эпibiонтные мшанки встречаются на мягких грунтах — песках и илах. Эти группы немногочисленны, однако почти вдвое превосходят количество стенопопных мшанок, встречающихся только на скалах и валунах. Возможно, что предпочтение мшанками водорослей и поверхности тела беспозвоночных, поверхности камней позволяет корковым и мелким свободнорастущим формам лучше облавливать окружающее водное пространство, поскольку их зоарий оказывается приподнятым над поверхностью дна. Увеличение количества пищи благоприятно влияет на рост и развитие колоний (Евгач, Игдле-сЧ, 1978). Кроме того, приспособление к жизни на органических субстратах важно для видов, у которых личиночная стадия длится всего несколько часов, когда личинки способны переместиться на значительное пространство, в более благоприятные условия (грунт).

Рассматривая приуроченность мшанок к определенным типам грунтов и субстратов, необходимо иметь в **виду**, что при оседании часто происходит прикрепление личинок и на поверхности, которые не свойственны для обитания взрослых колоний данного вида. Как правило, рекруты мшанок, прикрепившиеся к чужеродным субстратам, погибают на ранних стадиях развития, когда колония состоит всего из нескольких зооидов. Это подтверждается результатами наших наблюдений за мшанками в губе Дальнезеленецкой (Восточный Мурман) и литературными данными (Ryland, 1974, 1976),

Следует отметить, что распределение по грунтам и субстратам неразрывно связано с другими факторами среды: температурой, соленостью, гидродинамической активностью. Даже один отрицательный фактор может препятствовать развитию мшанок при оптимальных других.

Глава 7. РОСТ, ПРОДУКЦИЯ И БИОЭНЕРГЕТИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА НЕКОТОРЫХ МАССОВЫХ ВИДОВ МШАНОК

7.1. Ростовые процессы в колониях мшанок

Исследование закономерностей оседания личинок и роста мшанок является одним из наиболее интересных и важных в теоретическом и практическом отношении вопросов. Процессы оседания и развития колоний на начальных этапах формирования изучены достаточно хорошо. Установлено, что разные виды мшанок имеют от одного до трех поколений в год (**Marcus**, 1926; Кузнецов, 1941). При оседании личинка преобразуется в первичный зооид (или несколько зооидов), который называется анцеструлой (анцеструлярным комплексом). Анцеструлы часто значительно отличаются от половозрелых зооидов (**Cook**, 1973). Основные отличия заключаются в меньших размерах и упрощенном строении. Формирование колонии происходит в два этапа. Первый этап – фаза астерогенетических изменений (**Boardman**, **Cheetham**, 1969, 1973; **Cook**, 1973). В этот период из анцеструлы образуются зооиды, которые в каждом последующем поколении еще несут определенные отличия друг от друга. Второй этап состоит из фазы астерогенетического повторения. Он длится столько времени, сколько существует колония, поскольку эта фаза дает половозрелые зооиды. Процесс повторения заключается в том, что сходные зооиды или участки колонии удваиваются путем почкования (**Boardman et al.**, 1970).

Господствовавшее до середины 70-х годов мнение, что мшанки не имеют интерколониальных структур, а представляют собой совокупность отдельных зооидов (особей), определило

особенности изучения роста зоариег. Исследователи учитывали не увеличение линейных размеров или массы колоний, а изменение числа зооидов в ней. Причем наблюдения обычно проводили на протяжении одного сезона или года, а не в течение Есей жизни (**Bushnell**, 1966; **Dudley**, 1973; **Menon**, 1972). Мнения о математической аппроксимации увеличения с возрастом числа зооидов были не одинаковы. Одни считали, что рост колоний, т.е. числа зооидов в колонии, можно выразить уравнением экспоненциальной функции (**Bushnell**, 1966), что соответствует уравнению скорости увеличения численности популяции организмов (**Chapman**, 1935; Пианка, 1981). Другие утверждали, что зависимость числа зооидов (эта величина пропорциональна площади колоний) от времени, представленная параболической функцией при показателе степени больше 1, точнее отражает рост зоария (**Menon, tfaer**, 1972). Можно предположить, что применение такой зависимости для описания роста мшанок возможно и при показателе степени меньше 1, но тогда зависимость будет отражать замедление роста на более поздних этапах существования животных. Последнее вполне возможно, поскольку подтверждается результатами наблюдений за развитием **A.hirsutum**, проводившихся в течение трех лет у западных берегов Уэлса, а также нашими наблюдениями за развитием **n.scutulata** у берегов Восточного Мурмана. Для **A.hirsutum** установлено (**Hayward, Harwey**, 1974a,b; **Hayward, Ryland**, 1975), что рост колоний начинается спустя 50–70 дней после оседания личинок, которое наблюдается в конце февраля–начале марта. Сначала идет медленное нарастание числа зооидов, затем наступает ускорение темпов роста с последующим замедлением в осенние месяцы. Однако снижение темпов роста у **A.-hirsutum** могло быть обусловлено и ограниченностью субстрата (опыты проводили на талломах **Fucus serratus**), на котором обитают мшанки данного вида. Кроме того, интенсивность роста колоний зависит от влияния таких факторов, как температура воды (**Menon**, 1972), характер пищи (**Jebram**, 1973, **Jebram, Rummert**, 1978 и др.). При отрицательных значениях они угнетают рост колоний и вызывают уменьшение размеров самих зооидов.

Сезонные наблюдения за корковыми мшанками, проведенные нами в прибрежье Восточного Мурмана, выявили сходные с тако-

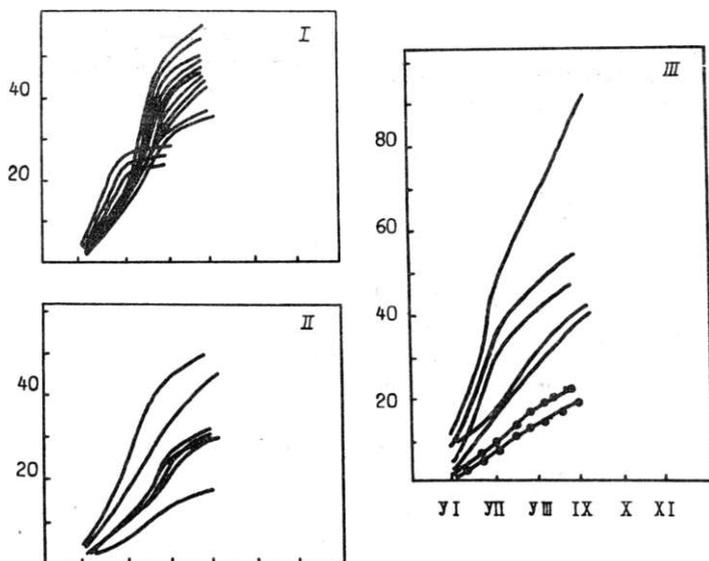


Рис.24. Кривые индивидуального роста весеннего поколения.

I - *Harmeria scutulata*; II - *Cribrilina punctata*; III - *Cauloramphus spiniferum*, на протяжении одного сезона. По оси абсцисс - месяцы; по оси ординат - число зоидов.

выми для *A.hirsutum* закономерности роста на протяжении одного года (Дениоенко, 1983в). Нами отмечены четыре периода (рис.24):

1. Медленное нарастание числа зоидов в начале формирования зоария - 20-25 дней;

2. Быстрое увеличение числа зоидов и размеров колонии. Продолжительность его у разных колоний одного вида неодинакова. Если зоарий развивается в летнее время, после весеннего оседания личинок, то этот период продолжается от 30 до 50 дней, в случае формирования колонии после осеннего оседания - до 20 дней;

3. Постепенное снижение темпов роста колонии, которое также продолжается около 20 дней. Замедление в росте обусловлено либо началом формирования половых продуктов, либо началом понижения температуры воды;

4. Прекращение роста, обусловленное низкими температурами в зимнее время, которые считаются критическими для подопытных животных. Длится с ноября по март включительно.

Все фазы оказались похожими на те, что выделены нами на кривых роста, полученных Хейвардом и Райлендом (Навага, Кулап<1, 1975), для **А.МгаттБит**, однако, длительность первого и третьего периодов у берегов Уэлса значительно больше, что легко объяснить более мягким климатом, который благоприятнее для роста мшанок. Кроме того, Хейвард и Райленд ежегодно начинали наблюдения на новых образцах и поэтому сделали вывод о параболическом росте колоний мшанок. Подобное заключение мы можем сделать только для колоний осеннего поколения **Н.аси-Ъи^а**, которые живут, по нашим данным, не больше года, хотя это предположение еще требует проверки. В остальных случаях наши исследования на опытных площадках **Е** течение нескольких лет показали, что весной каждого последующего года рост колоний возобновляется, начиная со второй фазы. Эти данные, полученные для корковых мшанок, подтвердили выводы **А.Стеббинга ^еЪМпв**, (1971) о существовании сезонной изменчивости роста животных. Он показал, что кольца, просматривающиеся на поверхности зоариев вертикально растущей мшанки **Рлиз-Ъга ГоНасаеа**, годовые, и по их числу можно судить о возрасте колоний, а увеличение числа зооидов с возрастом в колонии **Р.Гол±асаеа** подчиняется экспоненциальному закону.

У корковых мшанок структур, регистрирующих возраст, не обнаружено. Поэтому для определения их возраста нами была проанализирована дискретность размерной структуры популяций (рис.25). Аналогичная процедура осуществлена и для свободно растущего вида **А.сиа^Гогте**, у которого имеются кольца роста. Для него установлено, что расстояние между двумя соседними кольцами соответствует приросту за один год. Для тех видов, у которых в году наблюдается два поколения личинок, отмечена некоторая путаница при определении возраста. Однако удалось установить, что максимальный возраст корковых мшанок, по которым изучались особенности роста, составляет 3 года, а колонии **А.<ИасlГогте** доживают до 5 лет, в то же время **Р.Гол±асаеа жиЕет** до 8 лет(**steЪBillg,1971**). Основную часть популяций корковых мшанок, в отличие от вертикально растущих, составляют колонии в возрасте I года.

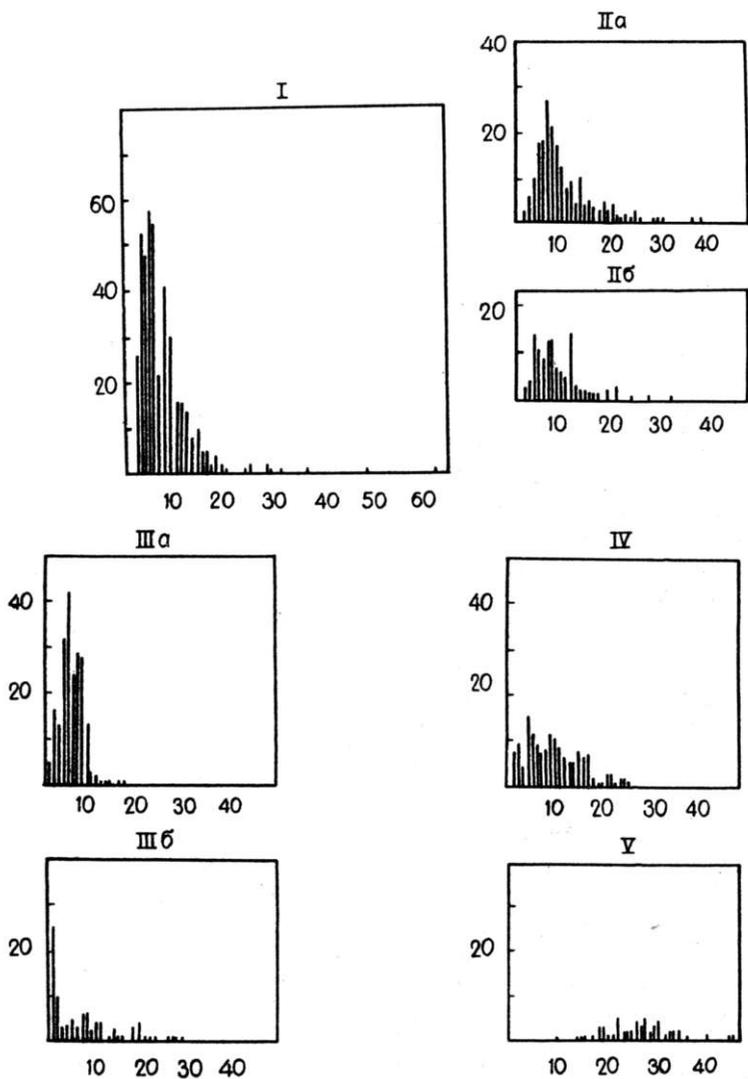


Рис.25. Размерная структура популяций.

I - *Cauloramphus spiniferum*; 2 - *Cribrilina punctata*; 3 - *Alcyonidium hirsutum*; 4 - *Plustrellidra hispida*; 5 - *Alcyonidium disciforme*. а - поселения в губе Дальнезеленечкой, б - в губе Дроздовка. По оси абсцисс - максимальные линейные размеры колонии, мм; по оси ординат - частота размерных классов.

Уравнения роста рассчитывались нами не для числа зооидов, а для линейных размеров колоний (Денисенко, 1988а), что фактически не рассматривалось предыдущими исследователями. Использование в этих целях линейных параметров колоний вполне правомерно, поскольку в 70–80-х годах появились работы, в которых представлены сведения о существовании в колониях интерколониальных структур. Правильнее, однако, будет сказать, что эти структуры известны давно, но данные о том, что именно они отвечают за передачу нервных импульсов в пределах всей колонии, получены только в середине 70-х годов (**Lutaud**, 1974, 1979; **Thorpe et al.**, 1975; **Ryland**, 1976, 1979). Кроме того, методом радиоактивного меченія доказана взаимосвязь между зооидами. С помощью C^{14} установлено, что в колониях имеется единая система, обеспечивающая питательными веществами все участки колонии, т.е. питательные вещества, попавшие с пищей в отдельные зооиды, распространяются за определенный промежуток времени по всей колонии (**Best, Thorpe**, 1985). И, наконец, уже доказано, что у разных видов степень интеграции колонии весьма различна. У одних видов разделение функций между зооидами носит временный характер, т.е. в определенный промежуток времени часть зооидов выполняет трофическую функцию, часть генеративную или оборонительную. У других видов разделение функций закреплено генетически и носит постоянный характер (**McKinney**, 1984). Эти особенности позволяют рассматривать рост мшанок не с позиций увеличения количества зооидов в **зоариях**, а с позиций изменения размеров или массы колоний как целостного организма второго порядка. Несмотря на непостоянство формы, определяемой условиями существования колоний, ее линейные характеристики достаточно хорошо отражают ростовые изменения, и рассчитанные по ним уравнения роста неплохо согласуются с эмпирическими данными.

Анализ размерной структуры популяции мшанок показывает (рис.25), что линейный рост колоний можно описать уравнением показательной функции (рис.26). Расчет параметров уравнений линейного роста для пяти исследованных видов позволяет математически аппроксимировать его следующими формулами:

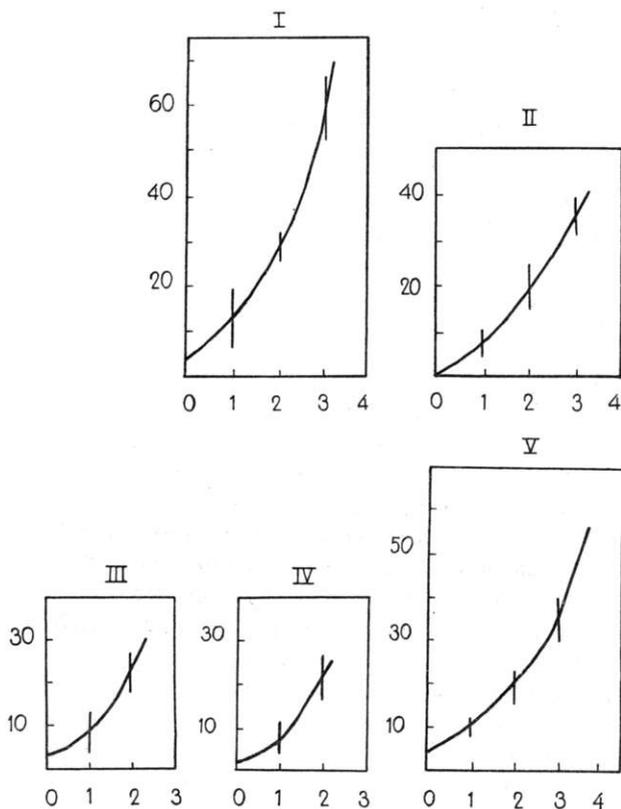


Рис.26. Кривые линейного роста.

I - *Cauloramphus spiniferum*; II - *Cribrilina punetata*;
 III - *Flustrellidra hispida*; IV - *Alcyonidium hirsutum*;
 V - *Alcyonidium disciforme*. По оси ординат - линейные раз-
 меры колоний, мм; по оси абсцисс - возраст колоний в го-
 дах. Вертикальные линии обозначают границы доверительных
 интервалов.

$$L_t = (2.143 \pm 0.382) e^{(1.157 \pm 0.139)t}, \text{ мм при } r=0.99, \quad (I2)$$

$$L_t = (4.143 \pm 0.169) e^{(0.749 \pm 0.034)t}, \text{ мм при } r=0.99, \quad (I3)$$

$$L_t = (3.354 \pm 0.155) e^{(0.935 \pm 0.048)t}, \text{ мм при } r=0.99, \quad (I4)$$

$$L_t = (4.495 \pm 0.362) e^{(0.865 \pm 0.072)t}, \text{ мм при } r=0.99, \quad (I5)$$

$$L_t = (3.777 \pm 0.336) e^{(0.762 \pm 0.067)t}, \text{ мм при } r=0.99. \quad (I6)$$

Сравнение кривых линейного роста показывает, что скорость нарастания зоария определяется, по-видимому, особенностями почкования зооидов и, в меньшей степени, их размерами. Более интенсивно растут колонии, имеющие два типа почкования, — латеральное и терминальное.

Для перехода от линейного к весовому росту мшанок воспользуемся соотношением между размерами и массой, которое выражается степенной функцией (Винберг, 1968; Алимов, Голиков, 1974 и др.). Как показано исследованиями P. Gollasea из Северного моря (Мелоп, 1975), а также нами пяти баренцевоморских мшанок (Денисенко, 1988а; рис.27), использование данного соотношения применительно к мшанкам возможно. Рассчитанные коэффициенты размерно-весового соотношения представлены в табл.7, из которой следует, что весовой рост относительно линейных размеров имеет резко выраженную отрицательную аллометрию, поскольку коэффициенту намного меньше 3.

Преобразуя уравнения линейного роста с помощью выведенных размерно-весовых соотношений, получим следующие уравнения весового роста:

$$W_t = (3.802 \pm 0.204) 10^{-3} e^{(2.221 \pm 0.484)t}, \text{ г} \quad (I7)$$

$$W_t = (9.299 \pm 0.343) 10^{-3} e^{(1.612 \pm 0.630)t}, \text{ г} \quad (I8)$$

Flustrellidra hispida -

$$W_t = (7.708 + 0.149K_0)^3 e^{(1.612 + 0.6II)t^p}$$

Cauloramphus spiniferum -

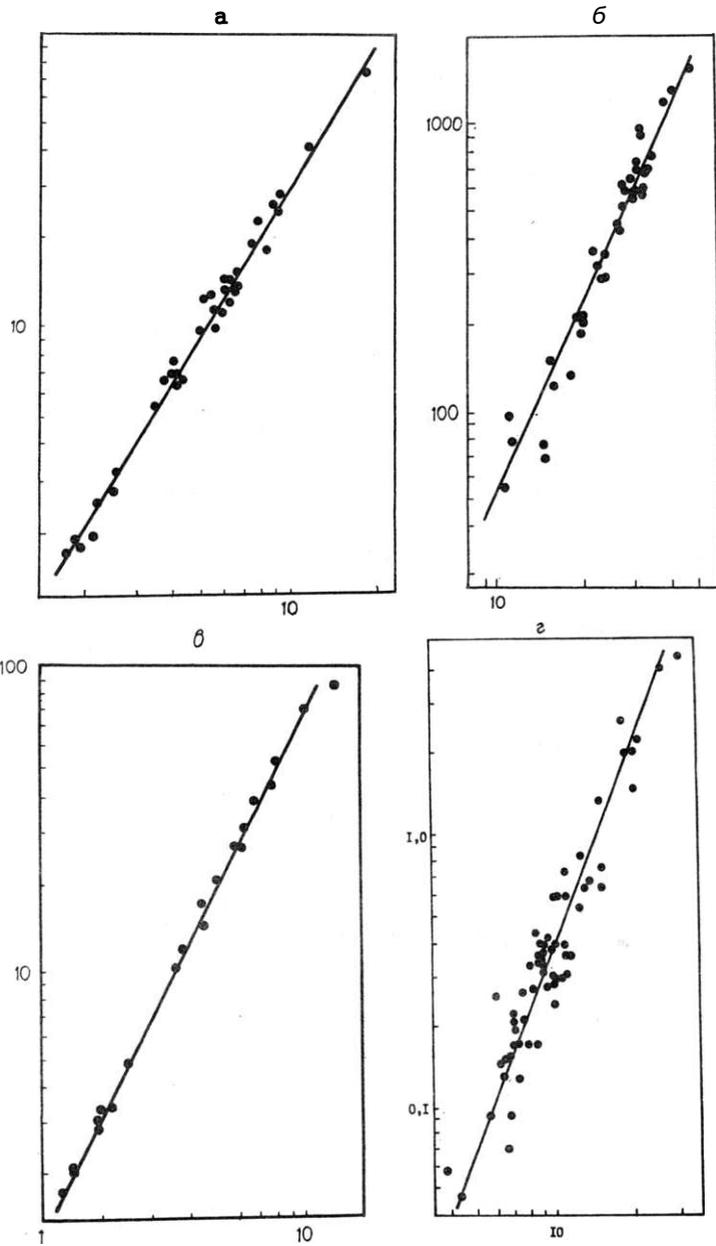
$$w_t = (1.149 + 0.229) \cdot 10^{-6} e^{(1 - 74I + p.286)t^p} \quad (20)$$

Cribrilina punctata -

$$W_t = (0.972 + 0.079M_0)^3 e^{(1 - 14I \pm \circ - 215)t^r} \quad (21)$$

Наш данные подтверждают предположение (**Bushneil**, 1966; **Menon**, 1972 и др.), что рост мшанок подчиняется экспоненциальному закону. Наряду с этим существует мнение, что рост колоний мшанок имеет прямолинейный характер (**Wass, Veil**, 1978; **Veil, Wass**, 1981). Такой вывод был сделан на основании результатов наблюдений за увеличением размеров зоария в течение I года, однако ранние этапы формирования колоний оказались за пределами опытов. Математическая обработка материалов по росту баренцевоморских мшанок показывает, что рост животных, если не учитывать ранние этапы формирования колоний, можно представить графически прямой линией, однако с учетом всего времени существования колонии использование прямолинейной функции невозможно.

Экспоненциальное увеличение размеров колоний свидетельствует о своеобразии этой группы, в которой ростовые процессы осуществляются не за счет увеличения размеров отдельных органов, а путем мультипликации зооидов. Сходные закономерности роста отмечены у колониальных асцидий (**Yamaguehi**, 1975), колониальных гидроидов (Турпаева, 1987) и личиночных стадий беспозвоночных.



IQO РИС.27.

Рис.27. Соотношение размер - масса у колонии.

а - *Flustrellidra hispida*;
 б - *Alcyonidium disciforme*; в -
Alcyonidium hirsutum; г - *Caulo-*
ramphus spiniferum; д - *Cribril-*
lina punctata. По оси абсцисс -
 длина, мм; по оси ординат - мас-
 са, мг.

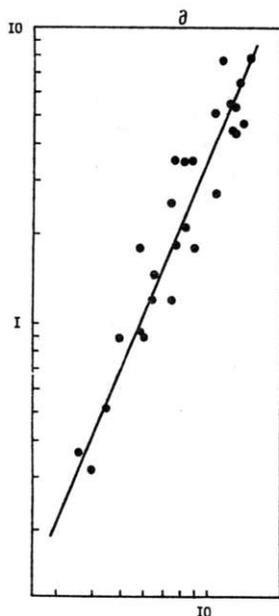


Таблица 7

Коэффициенты зависимости массы колоний (г)
 от их размеров (мм)

Вид	α	β	Данные
<i>Flustrellidra hispida</i>	$(0.56 \pm 0.16) 10^{-4}$	2.01 ± 0.16	Наши
<i>Alcyonidium hirsutum</i>	$(0.75 \pm 0.25) 10^{-4}$	1.93 ± 0.10	"
<i>Alcyonidium disciforme</i>	$(8.8 \pm 0.7) 10^{-4}$	1.92 ± 0.34	"
<i>Cribrilina punctata</i>	$(9.5 \pm 0.8) 10^{-4}$	1.73 ± 0.37	"
<i>Cauloramphus spiniferum</i>	$(4.7 \pm 0.6) 10^{-4}$	2.10 ± 0.51	"
<i>Flustra foliacea</i>	0.02	1.905	Menon, 1975

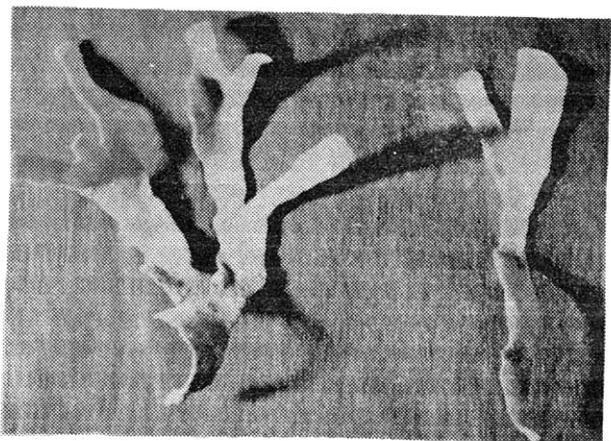


Рис.28. Колонии *Flustra foliacea* близких линейных размеров.

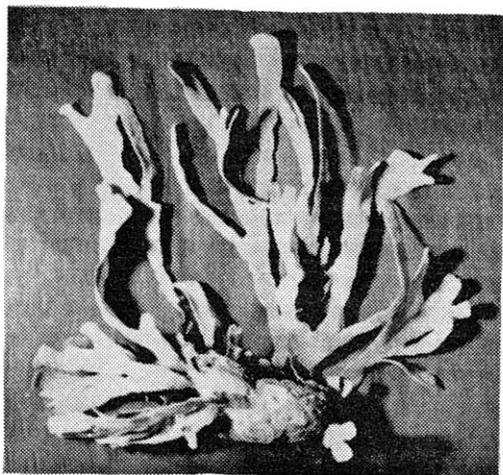


Рис.29. Колония *Flustra foliacea* с разросшейся базальной пластиной.

Математическая аппроксимация роста свободно растущих кустистых мшанок затруднительна по ряду причин. Во-первых, не ясны закономерности появления ветвей у ряда видов. Такие мшанки, как **Alcyonidium gelatinosum** и **Flustra foliacea** при сходных линейных размерах могут иметь дихотомически разветвленные и неветвящиеся колонии (рис.28). В этой связи у них наблюдаются существенные различия в массе. Во-вторых, у **F.foliacea** базальная часть (пластина) колонии растет, судя по кольцам, не I год, как указывалось ранее (**stebbing**, 1971; **Eggleston**, 1972), а несколько лет. Не ясно, идет ли процесс роста базального участка колонии этого вида параллельно ее свободно растущей части или она начинает увеличиваться в размерах при наступлении определенных условий. Кроме того, у **F.foliacea** на разросшейся базальной пластинке образуется дочерний, вертикально растущий столон (рис.29).

Существенной особенностью вертикально растущих кустистых мшанок следует считать формирование у них псевдоанцеструл - зооидов, служащих для дополнительного закрепления колонии на субстрате и поддержания ее ветвей в вертикальном положении (Вискова, 1986). Обычно это явление наблюдается в колониях мшанок, подвергающихся воздействию сильных течений (например, у **Scrupocellaria scabra** и **Tricellaria ternata**) или обитающих в условиях значительной прибойности (это характерно для **Eucratea loricata**)» При формировании у последнего вида в условиях литорали на субстрате образуется сетчатая структура из кенозооидов с отходящими от них вертикальными участками, состоящих из аутозооидов (рис.30). Возможно, каждый такой участок соответствует годовому приросту колоний данного вида. Это предположение можно подтвердить на примере этого же вида, выросшего в условиях сублиторали, где его колонии имеют только одну точку прикрепления к субстрату (рис.31), далее из кенозооидов образуется основной ствол, от которого отходят ветвистые кустики из аутозооидов. Судя по полученным данным, возраст **E.ioricata** в условиях еублиторали может достигать 4-5 лет. Продолжительность жизни колоний этого вида на литорали можно выяснить только экспериментально.

Существование изменчивости формы колоний, количества ветвей отмечалось и ранее (**Ryland**, 1976). Кроме того, име-

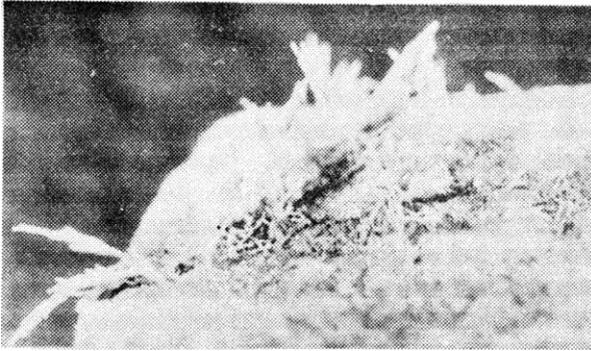


Рис.30. Колонии **Eucratea loricata**, собранные на литорали.

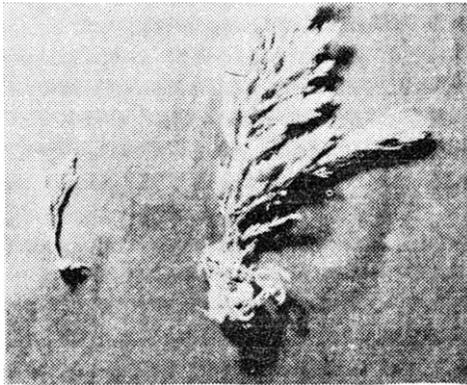


Рис.31. КОЛОНИИ **Eucratea loricata** ИЗ sublittорали.

готся сведения о том, что у представителей подотряда **Aacophora - Cellarinella roydsi**, обитающих в море Росса, размеры интерподий - участков, соответствующих годовому приросту, в пределах одной колонии могут также значительно варьировать в разные годы (Winston, 1983). Если считать образование интерподия результатом ежегодного прироста, то можно предположить, что некоторые аскофорные вертикально

растущие мшанки могут иметь предельную продолжительность жизни до 25 лет.

Рассмотренные нами виды относятся к более древним, а следовательно, более примитивным таксонам мшанок. У более высокоорганизованных по интеграции колоний в единый организм второго порядка мшанок сильнее развит полиморфизм зооидов, разнообразнее формы вегетативного размножения. У разных видов оно проявляется по-разному. Чаще всего отмечается равномерное простое почкование зооидов в колонии, в данном случае рост, как показано выше, можно описать уравнениями экспоненты. Этот тип роста характеризует непрерывное увеличение размеров и площади колонии. Но в ряде случаев наблюдается значительное своеобразие при формировании колоний. Так, у представителя рода *Defrancia* образуется многоярусная колония (Клюге, 1962; Вискова, 1988), что является следствием развития нового участка сложной колонии из какого-то определенного зооида, а не дальнейшего почкования всех зооидов колонии. Составные колонии образуются также и у корковых мшанок. Это явление обусловлено способностью мшанок к регенерации зооидов, которая в ряде случаев приводит к образованию новых фрагментов колоний, расположенных либо поверх материнской колонии, либо сбоку и т.д. (Клюге, 1962-, Вискова, 1988). Это явление мы уже отмечали при описании вертикально растущих мшанок. Для морских мшанок, так же как и для пресноводных, свойственно образование покоящихся почек (гибернакул), о чем упоминалось в ряде работ, посвященных изучению ктеностомных мшанок (Jebam, 1975 и др.). В данном случае колония, выросшая в течение одного сезона, с наступлением неблагоприятных условий почти полностью разрушается, остается лишь одна или несколько гибернакул, из которых при наступлении благоприятных условий вновь образуется зоарий. Вполне закономерно предположить, что рост этих мшанок математически может быть выражен несколько иначе, чем описано нами для *Aicyonidium hirsutum* и *Plustrellidra hispida*. В подобных случаях необходимо четко представлять, что следует считать одной колонией: весь образовавшийся комплекс или его отдельные повторяющиеся участки. Для дальнейшего познания закономерностей роста свободно растущих мшанок необходимы

дополнительные сведения, которые можно получить только при постановке различных экспериментов.

7.2. Трансформация энергии в популяциях некоторых видов

Поток энергии через популяцию животных складывается из двух составляющих: продукции и трат на обмен (уравнение(6), см. главу 2). Обе эти энергетические характеристики у мшанок изучены крайне слабо. Существовавший подход к изучению функциональных характеристик этих животных определил и методы исследования их обмена. Из колонии вычленили группу зооидов, проводили измерения с помощью аппарата Варбурга, а полученные результаты использовали для расчетов трат на обмен одним зооидом (**Mangum, Schopf, 1967**). Была построена модель для определения скорости обмена в различных участках зооида (**Massaro, Pat, 1967; Ryland, 1967**).

У мшанок отсутствуют специальные приспособления для дыхания, оно осуществляется путем пассивного проникновения молекул O_2 в тело зооида. Наиболее слабая диффузия кислорода идет через фронтальную стенку полшшда, наиболее активная — через щупальца, поскольку в этой части покровы наиболее тонкие, а суммарная поверхность щупалец намного превосходит поверхность передней стенки зооида. Кроме того, степень обызвествления зооида также существенно изменяет потребление O_2 : чем выше уровень обызвествления, тем ниже скорость потребления кислорода (**Ryland, 1967**). Позднее появились сведения, что в обызвествленных колониях из подотряда **Ascophora** обмен одного зооида почти в 2 раза выше, чем у слабокальцинированных колоний из подотряда **Añasca** (**Moyano et al., 1974**), что противоречило сведениям Дж.Райленда (**1967**). Это несоответствие легко можно объяснить присутствием овицелл с личинками в колониях первых, т.е. расчеты трат на обмен у анаск следовало вести, учитывая этот факт.

Опираясь на результаты исследований последнего десятилетия колониальности у мшанок (см. 7.1), мы предприняли попытку выявить зависимость обмена от массы колонии, рассматривая последнюю как единое целое (Денисенко, 19886). По результатам экспериментов (рис.32), поставленных на

трех видах мшанок, принадлежащим к двум разным отрядам класса Gymnolaemata, рассчитаны уравнения потребления кислорода.

Alcyonidium hirsutum -
 $R = (0.028 \pm 0.009)W^{(0.392 \pm 0.142)}$ мл O_2 /ч при $r=0.75$, (22)

Flustrellidra hispida -
 $R = (0.017 \pm 0.007)W^{(0.342 \pm 0.081)}$ мл O_2 /ч при $r=0.73$, (23)

Eucratea loricata -
 $R = (0.074 \pm 0.020)W^{(0.516 \pm 0.127)}$ мл O_2 /ч при $r=0.79$. (24)

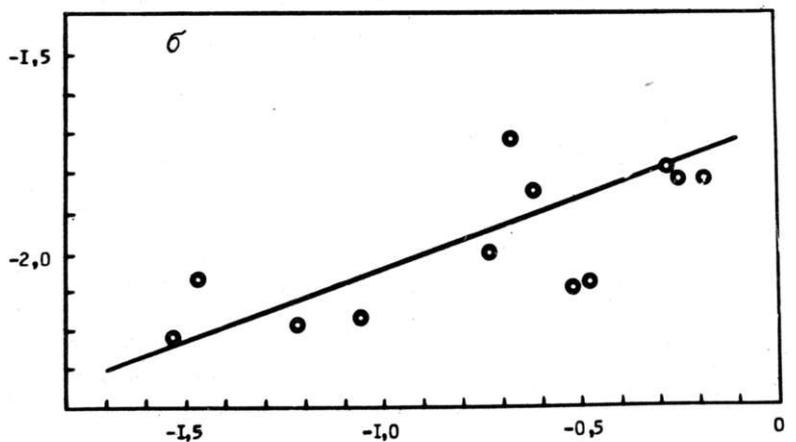
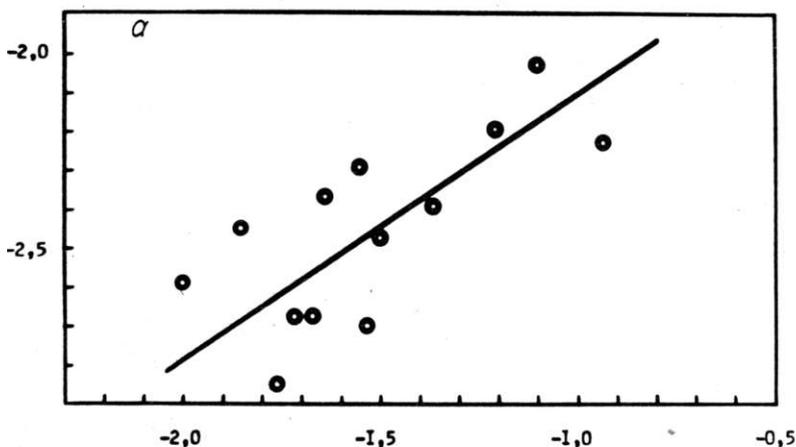


Рис.32.

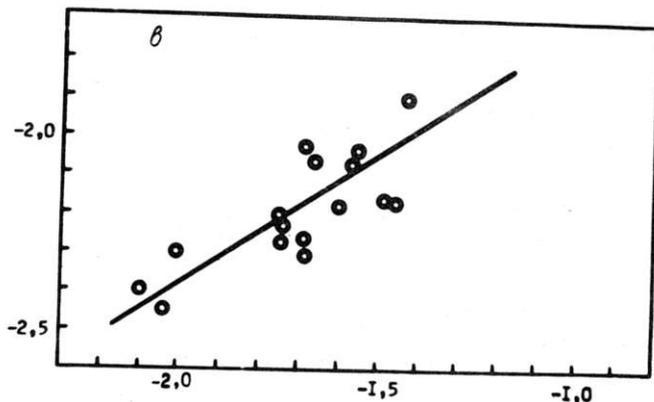


Рис.32. Зависимость между массой колоний и скоростью энергетического обмена.

" $f^{lc}y^{n1}$ *Flustrellidra hispida*: 6 - *Flustrellidra hispida*:
 " " *Ucratea loricata*. по оси абсцисс - логарифм массы, г:
 по оси ординат - логарифм скорости обмена, мл O_2 /ч.

Характерной особенностью уравнений (22), (23), (24) следует считать низкие значения показателя степени (коэффициент γ). По литературным данным, его величина для различных таксонов беспозвоночных близка к СХ.75 (Винберг, 1956; Нетяйодзеп, 1960; Цветкова, 1975; Алимов, 1981; Ивлева, 1981 и др.). Возможно, низкие значения коэффициента γ в уравнениях обмена, рассчитанных нами для *Bryozoa*, есть результат слабой изученности обменных процессов у этой группы, и накопление данных позволит получить более высокие его значения. Тем не менее общеизвестно, что изменение наклона регрессии может изменяться как в связи с различным физиологическим состоянием животного, так и в зависимости от резкого изменения условий обитания (например, перевод животных из естественных условий в аквариумы). В проведенных нами экспериментах последнее не должно было оказать воздействие на интенсивность обмена подопытных животных, поскольку они были акклимированы к условиям содержания в неволе. Более существенной причиной низкого уровня

обмена могло стать голодание мшанок (**ЖИВОТНЫХ ВО** время опытов не кормили), а также наличие в опыте половозрелых колоний. Последнее могло оказать сильное влияние на обмен, поскольку зооиды, отвечающие за генеративную функцию, в этот период не питаются, а получают питательные вещества от соседних зооидов (**McKinney, 1984**), и, следовательно, их щупальца находятся в сокращенном состоянии, что, в свою очередь, обуславливает более низкий уровень обмена. Поэтому, скорее всего, показатель степени, рассчитанный для **E.ioricata**, наиболее реально отражает изменение интенсивности потребления кислорода в связи с изменением массы колоний. Данное утверждение основано на том, что **В** уравнениях (22) и (23) для корковых мшанок с растительных субстратов коэффициенты значительно ниже, чем следовало ожидать в действительности из-за возможного фонового влияния остатков субстрата на содержание кислорода в склянках, масса которого существенно увеличивается относительно массы колоний при уменьшении размеров последних.

Сходное значение показателя степени в уравнениях обмена рассчитано нами по данным Т.А.Лукашовой (1984) для черноморской мшанки **Lepralia pallassiana f.bifoliata** (табл.8). Для пресноводной мшанки **Plumatella emarginata** (представителя кл. **Phylactholaemata**) значения этого коэффициента равны 0.75 (Синицына, Протасов, 1986). Однако неясно, как получено такое высокое значение коэффициента. Принято оно исходя из теоретических посылок или рассчитано опытным путем.

Для сравнения скорости обмена у разных мшанок проведем пересчет параметров, используя $Q_{10}=2.25$, в уравнениях (23)—(25), которые могут быть получены при температуре 20°C и показателе степени 0.75 (теоретическое значение показателя степени используем также в связи с недостаточной изученностью обмена мшанок). Преобразованные уравнения помещены в табл.8. Сопоставление коэффициентов „а” в этих уравнениях свидетельствует о их близости в пределах родственных систематических групп **Bryozoa**. Так, **У Alcyonidium hirsutum** и **Plustrellidra hispida**, **ОТНОСЯЩИХСЯ К ОДНОМУ** отряду, значения коэффициента „а” отличаются менее чем в 2 раза. У представителей отряда **Cheilostomata**, как отмечено

ранее Райлендом (**Kyland, 1967**), обмен колоний весом в I г сильно обзвествленной мшанки **Leprallia pallassiana f. bifoliata** на порядок ниже, чем у незначительно кальцинированной **Eucratea loricata**. Пресноводная мшанка **Plumatella emarginata**, как и у представителей отр. **Otenostomata**, не имеет известкового скелета, но коэффициент „d“ в уравнении обмена для данного вида выше, чем у ктеностомат. Последнее свидетельствует о наличии дополнительных энергозатрат у пресноводной мшанки.

Рассчитанные уравнения использованы нами для вычисления энергетических трат на обмен в поселениях массовых видов мшанок. Эти величины для **Cauloramphus spiniferum** и **Cribrilina punctata** определяли по формуле (24), рассчитанной для близко родственного вида. При расчете дыхания **Alcyonidium disciforme** использовали уравнение (22). Полученные величины для каждого из пяти видов переведены в килокалории. Для этого применяли пересчетный оксикалорийный коэффициент, равный 4.86 кал/мл. Результаты расчетов представлены в табл.9.

Второй энергетический показатель – продукцию находили по формуле (5). Наибольшую величину он имеет у **A.hirsutum**, численность и биомасса которого весьма велики (см. гл.7). Немного ему уступает **P.hispida** (табл.9). Оба вида отличаются не очень высокими темпами оборота биомассы: для каждого величина P/B-коэффициента не больше 0.6. Это результат высокой смертности молоди в популяциях, хотя интенсивность роста колоний высокая. Низкий коэффициент оборота биомассы наблюдается и в поселениях **A.disciforme**, где также мала численность колоний младших возрастных групп.

Положение о том, что величина продукции связана не только с числом особей в популяции (в нашем случае колоний) и соотношением в ней возрастных групп, но и с интенсивностью роста, наиболее ярко иллюстрируется сравнением **ПРОДУКЦИОННЫХ** характеристик **C.punctata** и **C.spiniferum**. Первый вид, обладая высокими темпами роста при биомассе, меньшей почти в 2 раза, имеет сходную величину продукции, поэтому и скорость оборота биомассы у **C.punctata** в 2 раза выше, чем у **C.spiniferum**.

Таблица 9

Энергетические характеристики популяций некоторых массовых видов баренцевоморских мшанок

Вид	R, ккал/м ² год	P, ккал/м ² год	B, ккал/м ² год	P/B	A, ккал/м ² год
<i>Cribrellina punctata</i>	5.50±0.69	2.44±0.34	1.96±0.28	1.24	7.94±0.54
<i>Cauloramphus spiniferum</i>	3.26±0.24	2.44±0.29	2.49±0.31	0.99	5.70±0.25
<i>Alecyonidium disciforme</i>	30.73±6.07	9.76±0.79	18.66±3.52	0.52	40.49±3.87
<i>Alecyonidium hirsutum</i>	840.95±125.71	95.81±10.72	229.94±67.21	0.42	936.76±68.41
<i>Flustrellidra hispida</i>	255.13±61.60	73.21±12.19	124.14±25.30	0.59	328.34±25.30

ПРИМЕЧАНИЕ. R - траты на обмен, P - общая продукция, B - биомасса, P/B - скорость оборота биомассы, A - поток энергии.

Продукция *P.hispida* и *A.hirsutum* в популяциях по величине близка к таковой у *Mytilus edulis*, *Modiolus modiolus* и др. для ряда биоценозов Белого моря (Голиков и др., 1985), где эти виды относятся к руководящим формам. Учитывая частую встречаемость мшанок на слоевищах фукоидов, можно предположить синхронность продукционных процессов у топически взаимосвязанных форм, что представляется интересной гипотезой, требующей дополнительного рассмотрения.

Для Баренцева моря, к сожалению, подобных сведений в литературе найдется немного. Наиболее полно, с точки зрения биоэнергетики, изучены поселения исландского гребешка (Денисенко С.Г., 1986). Сопоставление его продукции (общая продукция 88.49 ккал/м² год) и продукции мшанок *A.hirsutum* и *F.hispida* свидетельствует о близких порядках этих величин. Здесь нужно признать, что популяции гребешков занимают площади до нескольких десятков квадратных километров, а мшанки образуют сильно агрегированные скопления лишь на площади 10–100 м². Тем не менее приведенные результаты расчетов продукционных характеристик **Bryozoa** свидетельствуют о существенной роли этой группы в трансформации органического вещества и энергии. К сожалению, конкретно долю участия мшанок в осуществлении этих процессов в донных биоценозах Баренцева моря указать не представляется возможным, поскольку в литературе отсутствуют аналогичные сведения для других групп животных и растений. Роль мшанок в биоценозах Баренцева моря может быть рассмотрена лишь на основании анализа их количественной представленности.

Глава 8. КОЛИЧЕСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МШАНОК И ИХ РОЛЬ В БИОЦЕНОЗАХ БАРЕНЦЕВА МОРЯ

8.1. Количественное распределение и представленность в донных биоценозах

Мшанки – прикрепленные животные. Они не могут покинуть место своего обитания при наступлении неблагоприятных условий, поэтому их количественное распределение строго обусловлено воздействием факторов внешней среды. Первая информация о количественной представленности мшанок чаще всего содержала прямую констатацию присутствия того или иного вида в определенном количестве. По утверждению одних авторов (Зенкевич, 1927; Броцкая, Зенкевич, 1939; Лейбсон, 1939 и др.), мшанки играют весьма незначительную роль среди населения морского дна. По мнению других, эти животные, напротив, относятся к одной из руководящих групп бентоса (Идельсон, 1931; Ушаков, 1931; Филатова, 1938; Кузнецов, 1941; Пергамент, 1957; Зацепин, 1962).

По материалам дночерпательных проб комплексной бентосной съемки (выполнена ПИНРО в 1968–1970 гг.), 2-, 16- и 24-го рейсов БИС "Дальние Зеленцы" и э/с "Торос" (выполнены ММБИ в 1978–1981 гг.) рассмотрим особенности распределения мшанок в Баренцевом море. Поскольку почти все **вгуюзоа** – сессильные организмы, то на их количественное развитие наибольшее влияние оказывает состав донных осадков. Обычно оседание личинок мшанок происходит на обломочный материал, ракушу, водоросли (Moore, 1973; Hayward, 1980), обилие которых определяется интенсивностью гидродинамического режима, в значительной мере зависящего от рельефа дна.

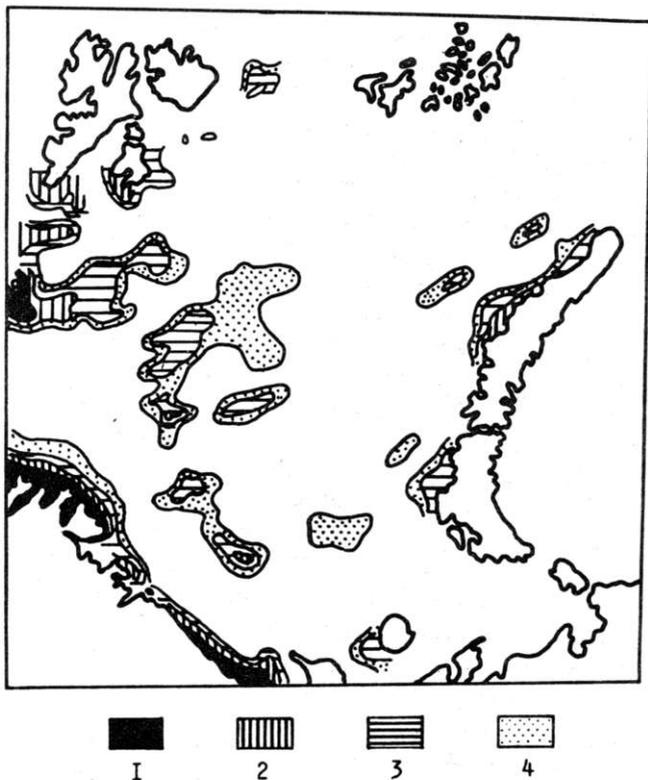


Рис.33. Содержание грубообломочного материала в донных осадках Баренцева моря.

1 - свыше 5(г; 2 - до 5 г; 3 - от 10 до 20 г; 4 - менее 10 г.

Дно Баренцева моря имеет весьма сложный рельеф. Его основные наиболее крупные формы - это цокольные, аккумулятивные и структурно-денудационные равнины. Различные по строению желоба пересекают их на структурные и базальтовые плато и возвышенности (Матишов, 1986). Сложность рельефа, обусловленная глубинной тектоникой (наличие разломов), воздействием ледниковой экзарации и эрозионно-аккумулятивным выравниванием (Кленова, 1960; Матишов, 1987), существенно

влияет на придонную гидродинамику» Высокие скорости водного потока **Е** узких желобах препятствуют накоплению в донных осадках илистых частиц и обеспечивают доминирование крупно-обломочного материала и ракушки (рис.33).

По утверждению А.П.Кузнецова (1980), скорость течений порядка 20 см/с и выше наиболее благоприятна для развития неподвижных сестонофагов, к которым принадлежат мшанки. Интенсивное перемешивание водных масс различной природы, часто наблюдаемое в условиях повышенной гидродинамики, создает благоприятные предпосылки для жизнедеятельности фитопланктона, потребляемого мшанками. В то же время сильные течения способны поднимать со дна органический детрит, переходящий во взвесь, которая служит пищей сестонофагам. Однако водный поток при скорости свыше 30 см/с у прибрежий Мурмана (Лопция Баренцева морл, 1939; Потанин и др., 1985) приводит во взвешенное состояние довольно крупные песчинки (до 0.5 мм), которые травмируют щупальцевый аппарат мшанок. Это происходит в том случае, когда колония расположена на верхней стороне камней и не имеет укрытия. Зоарии, обитающие между камнями, где скорость потока значительно ниже, остаются невредимыми. Другая группа видов для предотвращения травмирования зооидов и более интенсивного облавливания окружающего пространства заселяет субстраты, приподнятые над поверхностью дна (ы<1var<1, 1981). И, наконец, вертикально растущие мшанки избегают повреждений благодаря приподнятости зоария над субстратом (Аппоз^а, Елегго, 1973).

В Баренцевом море районы с повышенной гидродинамикой расположены в зоне воздействия потоков **ОСНОВНЫХ** течений, где в донных осадках преобладает грубообломочный материал. Это Шпицбергенско-Медвежинское мелководье, Нордкинское плато, побережье Мурмана и юго-восточная часть моря (рис.33). На Нордкинском мелководье максимальная зарегистрированная биомасса мшанок в 60-е годы составляла порядка 60 г/м² (рис.34), что почти в 3 раза больше, чем по данным 1938 г. (Филатова, 1938), и в 6 раз больше по сравнению с данными В.А.Броцкой и Л.А.Зенкевича (1939).

Биомассы сходного порядка отмечены близ о.Медвежий, но по сравнению с материалами 30-х годов (Идельсон, 1931)

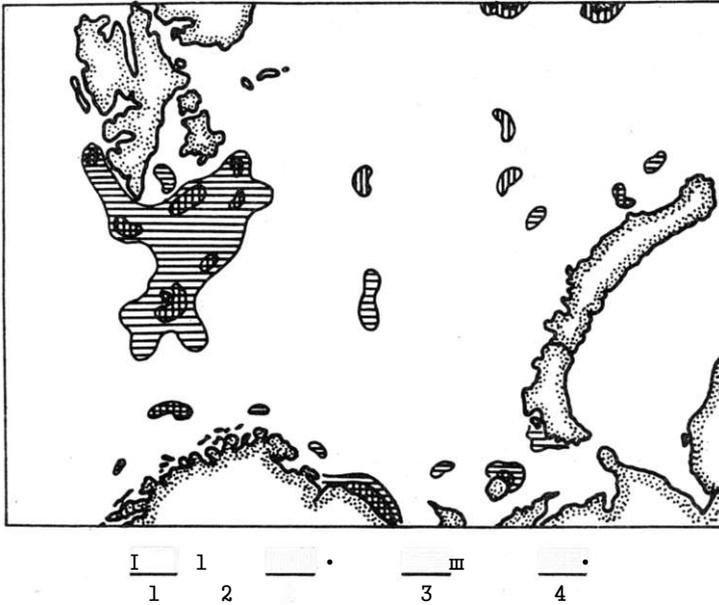


Рис.34. Распределение биомассы мшанок в Баренцевом море по данным съемки ПИНРО (1968-1970) гг.

I — менее 1 г/м²; 2 — от 1 до 10 г/м²; 3 — от 10 до 50 г/м²; 4 — свыше 50 г/м².

они в 20 раз ниже. Такую большую разницу можно объяснить только сильной агрегированностью поселений мшанок и небольшими площадями, занятыми их популяциями в данном районе. Весьма высокая количественная представленность мшанок и в прибрежье Мурмана — да 60 г/м². Эти данные хорошо согласуются с ранее опубликованными (Пергамент, 1957; Зацепин, 1962).

На склонах желобов западной части моря к северо-востоку от о.Колгуев и у Земли Франца-Иосифа биомасса мшанок составляет 10 г/м² и в редких случаях поднимается выше 15 г/м², что, в свою очередь, не противоречит сведениям, опубликованным ранее (Зенкевич, 1927; Брочкая, Зенкевич, 1939). Более низкие биомассы наблюдаются в равнинной части моря с развитыми процессам аккумуляции мелкозернистых

песков (Кленова, 1960) из-за небольшой площади дна, занятой жесткими грунтами.

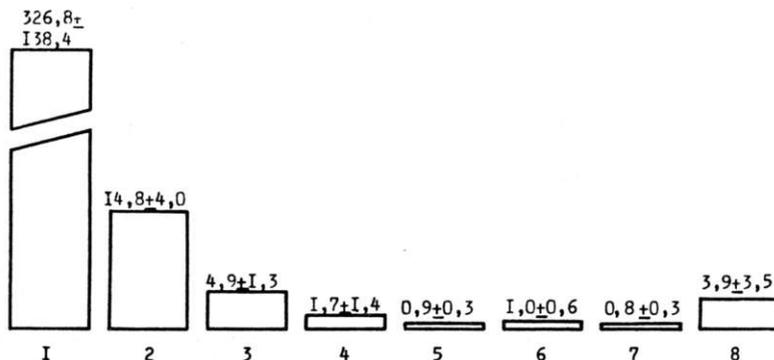


Рис.35. Биомасса мшанок (г/м^2) на различит типах грунтов.

1 – камни, скалы, валуны; 2 – песок с ракушей и камнями; 3 – илистый песок с камнями и ракушей; 4 – илистый песок; 5 – песок; 6 – ил; 7 – глина, ил; 8 – глина.

Еще более разрежены поселения мшанок (биомасса от 1 до 10 г/м^2) в районе возвышенности Персея, на Финмаркенской банке, плато Литке, склонах Медвежинско-Надеждинского мелководья, где динамика вод более замедлена по сравнению с уже рассмотренными районами и доля осадков мелких фракций достаточно высока. В остальных районах Баренцева моря биомасса мшанок не превышает 1 г/м^2 .

Определяющую роль донных осадков в количественной представленности мшанок подтверждает зависимость изменения их биомассы от состава грунта (рис.35). Наибольшие биомассы наблюдаются на скалистых выходах коренных пород и россыпях крупнообломочного материала, где максимальные биомассы мшанок, с учетом данных, полученных нами для литоральной полосы, могут достигать $1.5\text{--}3.0 \text{ кг/м}^2$ (Денисенко, 1984). На смешанных грунтах с преобладанием галечно-ракушечных отложений наблюдаются средние биомассы порядка

15 г/м² (максимальная 53.3 г/м²). Участки, где преобладают мягкие грунты, характеризуются малыми биомассами мшанок, не превышающими 1 г/м² (Денисенко, 19866).

По сравнению с илистыми и песчаными осадками, количественная представленность мшанок на глинах в 4 раза больше, что объясняется способностью некоторых видов, например, **Parasmittina jeffreysi** и **Hornera lichenoides**, закрепляться кенozoоидами на данном типе грунта. Основные фонообразующие виды **Bryozoa** представлены в табл.10. Первые шесть видов обитают в сублиторали глубже 15–20 м, три последующие – в верхней сублиторали, остальные – в основном в пределах осушной полосы. Биомасса вертикально растущих видов, обитающих на глубинах элиторальной зоны, на порядок ниже биомассы корковых мшанок, собранных на литорали.

Таблица 10
Средняя биомасса в скоплениях массовых видов
мшанок Баренцева моря

Вид	Средняя биомасса, г/м ²
Hornera lichenoides	5.8+0.2
Sertella beaniana	2.4+1.3
Cellepora surcularis	8.4+1.8
Escharopsis lobata	5.1+1.6
Alcionidium gelatinosum	24.2+16.2
Cauloramphufi spiniferum	6.5+1.5
Cribrilina punctata	6.3+1.4
Microporella ciliata	5.3+1.5
Eucratea loricata	23.9+16.2
Flustrellidra hispida	994.9+375.2
Alcyonidium hirsutum	1077.6+376.8

Значительное различие в биомассе массовых видов корковых и вертикально растущих мшанок может объясняться двумя причинами: либо действительно поселения последних более разрежены, чем первых, либо сетка станций недостаточно частая и не отражает реального распределения мшанок. Так, по принятым в геологии положениям (Сапфиров, 1974), коли-

чество станций опробования должно соответствовать изрезанности изучаемого рельефа и увеличиваться от I до 5 и более на I см² карты при возрастании его сложности. Исследования бентоса в прибрежье Семи Островов (Восточный Мурман), где рельеф дна сильно расчленен, показывают, что расстояние между станциями в таких районах не должно превышать 500–100 м (Денисенко, 1987). Расчетные биомассы **A.geiatinosum** по материалам 60-х годов (съемка, выполненная ШНРО) на порядок ниже по сравнению с ранее полученными данными (Идельсон, 1931), вероятно, потому, что сетка станций в 30-е годы в районах нахождения этого вида была более густая, чем в 60-е годы.

Исследование особенностей распределения мшанок на литорали (Денисенко, 1984) подтверждает предположение о занижении биомассы мшанок в глубоководных районах при сетке станций с интервалом 1.5–2.0°. На литорали поселения большинства видов мшанок мозаичны и сильно агрегированы. Поэтому на больших глубинах, где агрегированность поселений **Bryozoa**, вероятно, также велика, при работе вслепую возможность попадания орудия лова на скопление мшанок весьма мала. Это препятствует созданию объективного представления о биоресурсах группы и ее количественном распределении. Однако исследования, проводившиеся различными учреждениями в разное время, все-таки позволяют достаточно реально оценить роль мшанок в донных биоценозах.

Как уже упоминалось, мшанки способны при определенных условиях образовывать большие скопления, и правы те авторы (Идельсон, 1931; Филатова, 1938; Кузнецов, 1941; Пергамент, 1957; Зацепин, 1962), которые в ряде биоценозов относят мшанок к руководящим видам и формам первого порядка. В ад-литорали, близ берегов Мурмана, распространен биоценоз **M.ciliata**, населяющий нижнюю сторону камней (Кузнецов, 1941). В нем биомасса не только руководящего вида, но и других мшанок превосходит биомассу остальных животных в несколько раз. Сходное сообщество, но с другими руководящими видами можно встретить на каменистых россыпях осушной полосы. Руководящими формами в нем на крупном валуннике **являются A.hirsutum, P.hispida и E.loricata**; на более мелких камнях (25–30 см) – **c.spiniferum и C.punctata**, а

на фукоидах — вновь **A.hirsutum** и **F.hispida**, которые имеют довольно высокие биомассы для таких мелких животных (табл.10).

Несмотря на сходство видового состава этих двух биоценозов, они относятся к разным фациям. Первый является блоком фации ламинарии, второй относится к фации фукоидов. Причем основным конкурентом второго биоценоза следует считать биоценоз мидий, которые начали появляться на литорали Мурмана в начале 80-х годов после почти 10-летнего перерыва. Однако в момент наших исследований они еще уступали мшанкам по биомассе за счет присутствия на фукоидах значительных поселений **A.hirsutum** и **P.hispida** с биомассой около 1 кг/м^2 .

Другая группа биоценозов, где доминируют мшанки, распространена на Медвежинско-Шпицбергенском мелководье на глубинах 60–80 м (Идельсон, 1931). В одном из двух биоценозов, где доминируют прикрепленные сестонофаги, видом-доминантом, наравне с баянусом, является **A.gelatinosum**, биомасса которого достигает 500 г/м^2 . Другой биоценоз также богат мшанками, но руководящая роль в нем принадлежит нескольким видам: **Escharopsis lobata**, **Sertella beaniana**, **Cellepora surcularis**, **Myriapora coarctata**. ДОЛЯ каждого, естественно, ниже, чем ведущего вида мшанок в первом биоценозе.

Аналогичный биоценоз обнаружен и в прибрежье Мурмана, но на больших, порядка 100–150 м, глубинах (Зацепин, 1962). Однако В.И.Зацепиным мшанки отнесены уже не к руководящим, а к характерным формам первого, иногда второго порядка. Справедливо будет заметить, что максимальная биомасса этой группы на данных глубинах меньше, чем у берегов о.Медвежий, за счет отсутствия ряда видов, например **A.gelatinosum**. С другой стороны, в этом районе Т.С.Пергамент (1957) оконтуривала область, где, по ее мнению, мшанки преобладают над остальными беспозвоночными. Однако в своей работе она использовала материалы траловых сборов и учитывала биомассу всей группы, а не нескольких, наиболее массовых видов.

В Тешской губе Баренцева моря в биоценозе **Rhynchonella psitacea** (Пушкин, 1968) мшанки почему-то не включены в состав руководящих форм, хотя биомасса только одного вида этой

группы - *E.loricate* - превосходит биомассу руководящего вида - брахиоподы *Rh.psitacea*. Аналогичное замечание можно сделать и в отношении исследований в районе губы Дальне-зеленецкой Восточного Мурмана (Пропп, 1971): описываются случаи нахождения на глубинах 25-30 м зарослей *E.ioricata*, которые сплошным ковром покрывают отвесные скалы, но при этом указывается, что биомасса вида не превышает несколько граммов, и сами мшанки причисляются к второстепенным формам.

Перечисленные биоценозы привязаны к участкам дна с преобладанием грубообломочного материала. В обобщающих сводках о биоценозах Баренцева моря (Зацепин, 1970; Кузнецов, 1970, 1980) выделены районы доминирования прикрепленных и подвижных сестонофагов. Границы этих районов большей частью совпадают с участками дна, на которых мшанки достигают значительного количественного развития (рис.36). В других



Рис.36. Распределение биоценозов неподвижных (1) и подвижных (2) сестонофагов в Баренцевом море.

биоценозах, расположенных в зонах замененной гидродинамики, где наблюдается дефицит пригодных субстратов и пищи, биомасса мшанок, действительно, не превышает нескольких граммов, а чаще – менее 1 г/м^2 (Броцкая, Зенкевич, 1939 и др.).

8.2. Роль мшанок в сообществах обрастания

Термину "обрастание" разные авторы дают разные толкования. Одни считают, что обрастание – это население только искусственных, т.е. антропогенных субстратов (Долгопольская, 1959; Резниченко, 1974, 1976). Другие (Тарасов, 1961; Зевина, 1972; Кузнецова, Зевина, 1967; Брайко, 1985) понимают под обрастанием совокупность организмов, прикрепленных на любых искусственных и естественных субстратах. Если дать более широкое толкование этому термину, то под обрастанием следует понимать специфическое сообщество, которое характеризуется последовательностью заселения определенных субстратов и развития на них определенных групп организмов. Эти сообщества могут существовать как на естественных (например, растительных субстратах), так и на поверхностях антропогенного происхождения. Обычно они менее разнообразны по видовому составу, чем биоценозы, существующие в природе длительное время.

Общезвестно, что мшанки, наряду с двустворчатыми моллюсками, полихетами и усоногими ракообразными, являются основными биообрастателями. По видовой представленности они наиболее многочисленны в сравнении с другими сессильными организмами (Брайко, 1973; Резниченко и др., 1981, **Bastida et al.**, 1978 и др.). Все сведения о количественном развитии мшанок в биоценозах обрастания получены для разных районов Мирового океана (Зевина, 1963; Кубанин, 1979; Порталы, 1979; **Nair**, 1974 и др.), но значение этой группы в биоценозах обрастания Баренцева моря исследовано крайне слабо. Имеются лишь отдельные материалы об этих **ЖИВОТНЫХ** в трех работах, посвященных испытанию противобрастающих покрытий (Кузнецова, 1967; Зевина, Кузнецова, 1978; Кузнецова, Искра, 1981).

Нами проведен ряд экспериментов, позволивших установить основные особенности развития обрастания на раститель-

ном субстрате ламинарии сахаристой в сублиторали и на образцах антропогенного характера, установленных на литорали. При этом особое внимание уделялось выявлению роли мшанок в развитии этого сообщества.

Известно, что оседание личинок макробентоса происходит после формирования бактериальной слизистой пленки (Степан, Куланов, 1960; Митчелл *et al.*, 1981), а по нашим наблюдениям — гораздо позже, после развития фитообращения нитчатками водорослями из рода *Bryopsis*. Растения появляются на пластинках из асбоцемента через три месяца с момента их установки, а на пластинах из оргстекла — через год. Прикрепление личинок животных, как показали регулярные осмотры, происходит в основном на нижних поверхностях горизонтально установленных пластин или нижней части вертикально расположенных образцов. Более раннее заселение сессильными организмами асбоцемента обусловлено высокой избирательностью личинок по отношению к шероховатым поверхностям (Киселева, 1966; Брайко, 1974; Балливал, Бранд, 1982 и др.). Абразия оргстекла идет значительно медленнее, чем асбоцемента, и развитие сообщества обрастания на нем начинается позднее.

Среди первых поселенцев на каждом экспериментальном субстрате преобладают мшанки. Их биомасса в 3 раза превышает биомассу других беспозвоночных, развивающихся одновременно с ними (рис.37). Спустя месяц, несмотря на интенсивное оседание личинок и быстрый рост колоний мшанок, соотношение между этой группой и другими обрастателями осталось прежним за счет значительного увеличения в обросте доли полихет.

Поздней осенью, начиная с октября, когда температура воды в прибрежной полосе быстро понижается (Черновская, 1956), количество организмов, их разнообразие и биомасса в сообществах обрастания заметно снижаются. Только биомасса спирорбисов в зимние месяцы, после оседания личинок в феврале (Кузнецов, 1941, 1963), незначительно повышается до 1.5 г/м^2 , в то время как у мшанок она продолжает снижаться и не превышает в это время 0.9 г/м^2 . В самые холодные месяцы (март-апрель) при отрицательных температурах воды отмечается массовая гибель биообрастателей. С повышением температуры (в мае) начинается новый подъем в развитии сообщества за счет нового оседания личинок и роста мшанок, а также

124

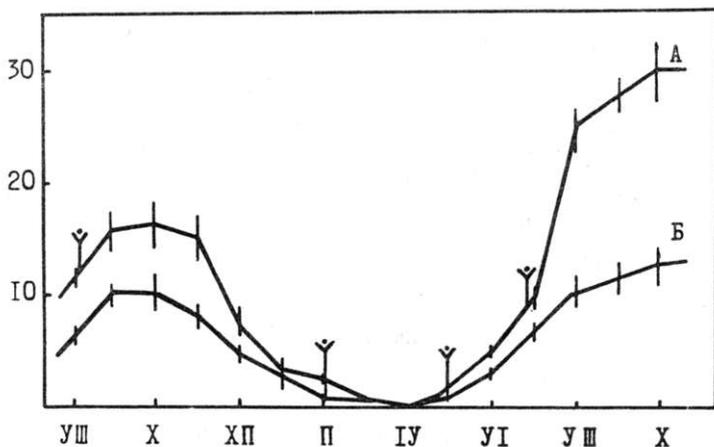


Рис.37. Изменение общей биомассы обрастателей (А) и биомассы мшанок (Б) на антропогенных субстратах в разные сезоны года. По оси абсцисс - месяцы; по оси ординат - биомасса, г/м². Стрелками обозначены сроки оседания личинок.

других организмов. К началу лета биомасса всех обрастателей достигает 5 г/м², причем биомасса мшанок составляет не менее 50%. На более поздних этапах (август-октябрь) доля мшанок в общей биомассе обрастателей постепенно снижается из-за развития в нем брюхоногих моллюсков и двустворчатых моллюсков, хотя абсолютная биомасса становится несколько выше, чем в предыдущем году наблюдений.

За все время постановки эксперимента нами не выявлено ограничивающего воздействия изучаемой группы на оседание личинок и рост групп других беспозвоночных. Аналогичные сведения имеются в литературе (Брайко, 1985-, Сатерленд, 1978). При этом указывается, что развитие других сессильных организмов задерживается под воздействием метаболитов, выделяемых мшанками. В наших опытах не наблюдалось жесткой конкуренции за субстрат, возможного причине преобладания на литорали недолго живущих форм **Вуороа** и сезонного характера их развития.

Оседание мшанок происходило в основном весной - в мае и в конце лета - начале осени (август-сентябрь). В это время среди рекрутов встречалось в 2 раза больше видов по сравнению с другими периодами года. На образцах были от-₁₀

мечены виды: *Cribrilina punctata*, *C. annulate*, *Hanneria scutulata*, *Tegella armifera*, *Cauloramphus spiniferum*, *Hippothoa hyalina*, *Electra pilosa var. dentata*, *Crisiella producta*, *Alcyonidium hirsutum*, *Flustrellidra hispida*, *Lichenopora crassiuscula*: пять последних зарегистрированы только на стадии анцеструлы или нескольких зооидов. Возможно, дальнейшему их развитию препятствовали другие обростатели, однако, скорее всего, это случалось по причине непригодности поверхности пластин для их существования вследствие хорошо выраженной избирательности мшанок к субстрату (Ryland, 1962; Hayward, 1980; Winston, Eiseman, 1981).

Колебания числа видов и их представленности в разные сезоны года можно хорошо проследить, используя коэффициент Шеннона-Уивера (Shannon, Weaver, 1963). Величины этого информационного индекса показывают, что на первом году развития сообщества обрастания видовое разнообразие достигает максимума в сентябре при значении 1.7 бита, затем начинается его снижение, достигающее в декабре 1.1 бита. Зимнее оседание полихет вызывает некоторый скачок в сторону увеличения этого показателя, но гибель животных весной опять снижает его. Максимальное значение коэффициента Шеннона-Уивера отмечается уже на втором году развития сообщества — 2.2 бита после осеннего оседания личинок обростателей (рис.38).

После оседания и развития моллюсков разнообразие фауны мшанок на опытных образцах значительно снизилось. Причем в первую очередь обеднение наблюдалось за счет исчезновения столонобразных и целлюляриобразных форм. Подобные особенности сукцессии мшаночного оброста отмечены и ранее, но для других регионов Мирового океана (Abbott, 1973).

Развитие обрастания на растительных субстратах имеет ряд общих черт с обрастанием материалов неорганической природы, хотя и отличается некоторыми особенностями. Общей следует назвать агрегированность в оседании личинок: на асбоцементе, камнях, оргстекле скопления мшанок образуются на нижней стороне, затененной от света; на водорослях личинки прикрепляются в основном на более плотные и сравнительно молодые участки талломов (Денисенко, 1986; Ryland, 1973, Ryland, Stebbing, 1973; Hayward, 1974; Hayward, Harvey, 1974a,6; seed, 1976). Кроме того, при заселении раститель-

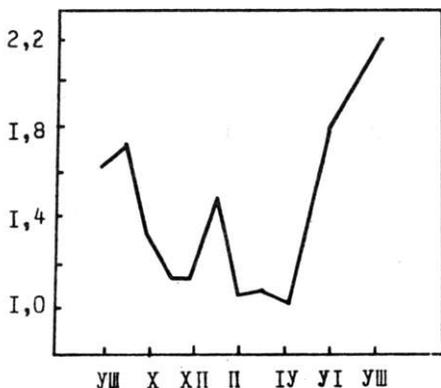


Рис.38. Сезонное изменение индекса видового разнообразия в сообществах обрастания искусственных субстратов (пластин) в прибрежье Восточного Мурмана. По оси абсцисс — месяцы, по оси ординат — индекс видового разнообразия.

Flustrellidra hispida и *Alcyonidium hirsutum* препятствует оседанию и развитию других сессильных организмов. Прочие виды мшанок не обладают такой способностью, и развитие сообщества обрастания с их участием сходно с таковым на твердых субстратах.

Отсутствие заметной сукцессии в обрастании на талломах ламинарий обусловлено их неоднократным разрушением за время жизни самой водоросли. В данном случае сообщество каждый раз после интенсивного нарастания таллома начинает развиваться заново. При этом мшанки по частоте встречаемости превалируют над другими организмами только после весенне-летнего оседания (рис.39), хотя в более ранние сроки и позднее степень покрытия колониями мшанок бывает в 3 раза выше, чем полихетами и кладками брюхоногих **МОЛЛЮСКОЕ**. Оседание личинок на растительные субстраты происходит периодически, как и на твердых субстратах. Мшанки оседают дважды в год, спирорбисы — 3 раза в год, гидроиды — 1 раз. Соотношение видов обрастателей в различных частях растения представлено в табл.II.

ных субстратов личинки мшанок прикрепляются к ним первыми. На водорослях это *Hippothoa hyalina* — на ламинариях и *Alcyonidium hirsutum* — на фукоидах. В более поздние сроки оседают спирорбисы и гидроиды.

Однако зачастую на водорослях, особенно ламинариях, не происходит смены доминанты, как это имеет место на твердых субстратах. При отсутствии на фукоидах

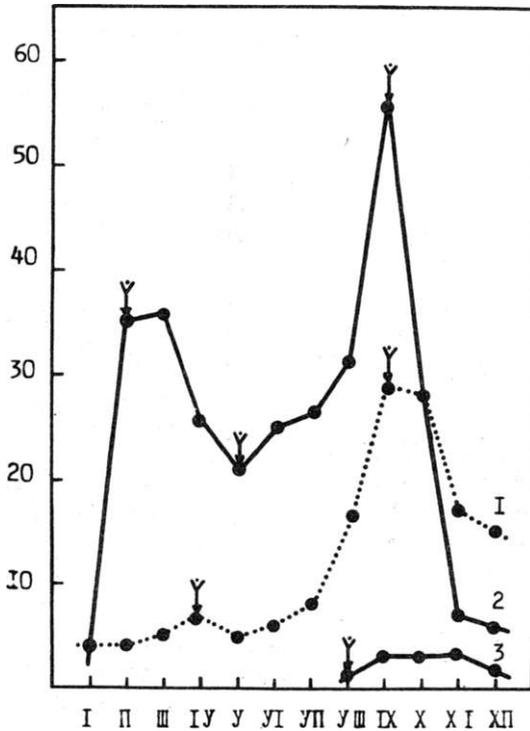


Рис.39. Сезонные изменения плотности поселений мшанок (I), полихет (2), гидроидов (3) и сроки оседания их личинок (стрелки). По оси абсцисс - месяцы, годы; по оси ординат - плотность поселений, экз/дм².

Обеднение состава обрастателей на пластинах ламинарий обусловлено высокой избирательностью личинок по отношению к субстрату, о чем уже упоминалось выше. При этом следует отметить, что и в пределах самой пластины обрастание также неодинаково. Ее проксимальная часть, расположенная ближе к зоне роста, не заселена, средний и дистальный участки обрастают в равной степени. Максимальное обрастание у разновозрастных растений отмечается в сентябре, после осеннего оседания личинок (рис.40). При этом покрытие пластины эпibiонтами у растений первого года занимает

Видовой состав обрастателей на различных участках таллома ламинарий

Вид	!Ризоиды j	Чер- і шок	Плас- тина
Foraminifera зр.	+	+	-
Spongia varia	+	-	-
Obelia flemosa	-	-	+
O.geniculata	+	+	+
Spirorbis spiriirum	+	+	+
Polychaeta varia	+	-	-
Balanus balanus	+	-	-
Crisiella producta	+	-	+
Lichenopora crassiuscula	+	+	+
L.hispida	+	-	+
Tubulipora sp.	+	+	-
Membranipora membranacea	-	+	+
Electra pilosa var.dentata	+	+	+
Callopora craticula	+	+	-
Cauloramphus spiniferum	+	+	-
Cribrilina annulata	+	-	-
Hippothoa hyalina	+	+	+
Cellepora sp*	+	-	-
Mytilus edulis	+	-	-
Margarites helicinus	+	-	+
Epheria viñeta	+	-	+
Кладки брюхоногих моллюсков	+	-	+
Бурые водоросли: десморестия	+	-	-
проростки ламинарий	+	-	-
нитчатые	+	+	-

5% ее площади, на втором году жизни – 3.6%. Таким образом, аккумуляция обрастания на талломах ламинарий старшего возраста отсутствует, хотя нередко численность обрастателей на растениях в возрасте 1+ выше, чем на Еодорослях первого года вегетации 0+ (рис.406). Относительное покрытие пластин остается низким за счет их непрерывного роста в весенне-

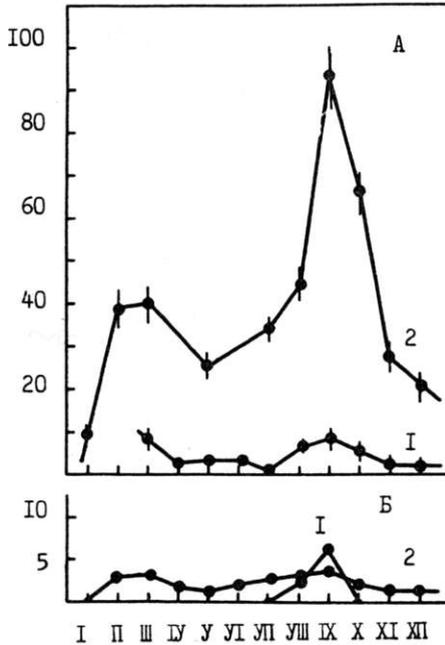


Рис.40. Сезонные изменения плотности поселений в скоплениях обрастателей (А) и общей степени покрытия (Б) водорослей первого (I) и второго (2) года вегетации. По оси абсцисс - месяцы; по оси ординат - плотность поселений, экз/дм² и относительное покрытие водорослей эпибионтами, %.

летний период и почти полного разрушения **ЕО** время осенних штормов. Тем не менее и в природных **УСЛОВИЯХ**, и при плантационном выращивании, а в последнем случае намного чаще, встречаются водоросли, которые более чем на 50% покрыты обростом из мшанок. У молодых растений (длиной 4-8 см) такое обрастание дает *Electra pilosa var. dentata*, колонии которой достаточно крупные - до 30 см² (Денисенко, 1984) и нарастают на проростки водорослей с субстрата, к которому последние прикреплялись. На более крупных экземплярах ламинарий обрастание образуется главным образом за счет покрытия мшанкой *Membranipora membranacea** Этот вид на Западном Мурмане имеет колонии площадью до 1.5 м² (Клюге, 1962),

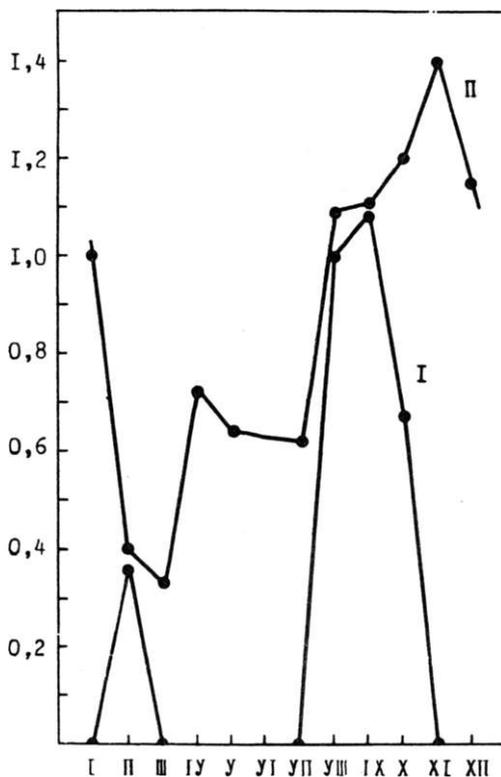


Рис.41. Изменение информационного индекса видового разнообразия на растениях первого (I) и второго (II) года вегетации. По оси ординат – месяцы; по оси абсцисс – индекс видового разнообразия, бит.

а в условиях Восточного Мурмана величина колоний не превышает 15–20 см². Интенсивное обрастание этими видами целлюляриообразных мшанок замедляет рост пластины ламинарии, но не прекращает, поскольку развивающиеся колонии уменьшают процессы фотосинтеза только на 5% (Oswald et ai., 1984).

Сопоставляя рассчитанные для всего периода наблюдений индексы видового разнообразия на твердых и растительных субстратах, следует отметить, что этот показатель достигает

максимальных значений и в первом и во втором случае к началу осени (рис.41). Однако если у растений второго года изменения индекса Шеннона-Уивера напоминают ход кривой, рассчитанной для твердых субстратов, то на растениях первого года вегетации, имеющих менее плотную пластину по сравнению с более старыми экземплярами, к которой способны прикрепиться не все виды обрастателей, кривая видового разнообразия имеет вид двух островерхих ломаных линий. Существующий между ними провал (где индекс равен нулю) свидетельствует об отсутствии обрастания.

Уже отмечалось, что индекс видового разнообразия наиболее высок (1.5 бита) в период осеннего оседания, когда возрастает число новых рекрутов. В это время появляются мшанки *Lichenopora crassiuscula*, *L.hispida*, *Membranipora membranacea*, *Electra pilosa* var.*dentata*, имеющие **ОДИН ПИК** оседания личинок. Из других систематических групп следует отметить гидроиды *Obelia geniculata*, *O.flexuosa*, которые также оседают один раз в году. Однако на всем протяжении существования ламинарии мшанки в их обрастании занимают доминирующее положение.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Из представленного материала видно, что распределение фауны **Вгүгоа** Баренцева моря, насчитывающей около 300 видов и подвидов, в пределах его акватории весьма своеобразно. Богатство видов в том или ином районе моря определяется разнообразием условий среды. В юго-западной части моря, где имеются благоприятные условия для обитания большинства представителей баренцевоморских мшанок, их зарегистрировано больше всего. К северу и востоку от этого района, в более холодных водах, число видов постепенно уменьшается, а в Печорском море существующие градиенты температуры и солености наряду с отсутствием подходящих субстратов препятствуют выживанию не только многих бореальных и бореально-арктических, но и арктических видов.

Для фауны баренцевоморских мшанок, а также для других гидробионтов (полихет, моллюсков, амфипод, иглокожих) характерно преобладание бореально-арктических видов. Число бореальных и арктических форм сравнительно невелико, а их соотношение для моря в целом примерно одинаково. Распределение этих двух биогеографических групп в целом сходно с распределением видор аналогичной природа баренцевоморских полихет, иглокожих, моллюсков и других беспозвоночных: бореальные виды наиболее широко представлены в юго-западной части, арктические — на северо-востоке. На остальных участках, хотя арктические формы и преобладают над бореальными, доля последних еще довольно велика, а соотношение их, по видимому, нестабильно. Последнее обусловлено воздействием многолетних климатических флуктуации.

Применение методов математической статистики для сравнения фаун из разных районов моря и из прилежащих акваторий позволило выделить несколько регионов, сходных по биогеографической структуре. Это, в свою очередь, способствовало определению контуров границы (по данной группе животных) между Атлантической бореальной и Арктической биогеографическими областями, которая соответствует 50[^]-му соотношению бореальных и арктических видов и в принципе

соответствует границе, определенной А.А.Шорыгиным (1928) для иглокожих, З.А.Филатовой (1957) для двустворчатых моллюсков.

В литературе имеется несколько концепций о биогеографическом статусе и ранге Баренцева моря (Шорыгин, 1928; Филатова, 1957; Гурьянова, 1951 и др.). По результатам наших исследований, полученным на основании типизации ареалов баренцевоморских видов мшанок и статистической обработки данных, Баренцево море следует отнести к переходной зоне, соединяющей Атлантическую бореальную и Арктическую биогеографические области. Выделенный нами Южно баренцевоморский округ принадлежит к Норвежской провинции Атлантической бореальной области, но поскольку доля бореальных элементов во всей фауне мшанок здесь еще невелика, его справедливо считать переходным. В.Н.Семеновым (1985) району подобного ранга и структуры отнесены к переходным зонам первого порядка. Северо-восточная часть моря, выделенная в Восточнобаренцевоморский округ, судя по облику фауны, более обособлена от остальных участков моря. При сопоставлении с биогеографической схемой В.Н.Семенова (1985) этот район полностью входит в названную им переходную зону второго порядка. В границы этой зоны укладывается и часть оконтуренного нами Карско-Шпицбергенского округа, который также относится к Арктической биогеографической области, но по количеству эндемичных форм и арктических видов в фауне мшанок уступает предыдущему и должен рассматриваться отдельно. Вошедшее в него Карское море по другим группам, например моллюскам и иглокожим, выделяется как Еысокоарктическая зона, или подобласть (Филатова, 1957; Антипова, 1978 и др.).

Среди зоологов существуют определенные разногласия в вопросах систематики высших таксонов изучаемой группы. Одни, о чем упоминалось выше, считают, что необходимо деление на большее число отрядов, семейств; другие, напротив, продолжают придерживаться уже относительно устоявшейся схемы. Наша попытка математически оценить степень завершенности существующей систематики Вгуо2оа на основе анализа таксономической структуры баренцевоморских мшанок (с учетом всех последних изменений в таксонах) показала несовер-

шество принятой классификации **ВЫСШИХ** таксонов **Вгуюгоа**. Для решения данной проблемы необходимы обширные и разносторонние исследования.

Представленные в монографии сведения об особенностях распределения мшанок в зависимости от факторов среды (гидродинамики, донных осадков, температуры и солености) позволяют объяснить разный уровень дивергенции **Вгуюгоа** в разных районах моря, а также различия в количественной представленности **Е** донных биоценозах. Разностороннее изучение этого аспекта экологии мшанок способствовало созданию более четкого представления об условиях их обитания в Баренцевом море, хотя уже доказано, что они приурочены к зонам развития прикрепленных сестонофагов (Кузнецов, 1970). Подробное освещение этого вопроса позволит в дальнейшем при получении подобной информации из других районов Мирового океана судить о специфике существования данной группы в рассматриваемом морском бассейне.

В исследованиях мы коснулись некоторых сторон функциональной экологии мшанок. Этот вопрос разработан в литературе крайне слабо. До настоящего времени нет единого мнения о закономерностях роста колоний. Результаты наших работ согласуются с мнением ряда авторов, однако еще рано делать окончательное обобщение, поскольку не выяснены особенности роста вертикально растущих (лопастных и кустистых) мшанок. Разработка математических моделей роста и обмена, а также оценка продукции органического вещества для разных жизненных форм облегчила бы выяснение роли группы в энергетическом балансе донных биоценозов. Первые данные такого рода, полученные нами для отдельных видов, свидетельствуют о том, что мшанки являются одним из наиболее значимых элементов донных сообществ.

Изложенные материалы не только дополняют и расширяют современные представления о биологии группы, но и предполагают дальнейшее ее исследование.

Л И Т Е Р А Т У Р А

АБРИКОСОВ Г.Г. Мшанки Каспийского и Аральского морей. - Зоол.ж., 1959, т.38, № 5, с.694-701.

АДРОВ Н.М., СМОЛЯР И.В. Метод расчета границы атлантических вод в Баренцевом море. Апатиты, изд.Кольского филиала АН СССР, 1987, 20 с.

АЛЕКСАНДРОВ В.Я. О связи между теплоустойчивостью протоплазмы и температурными условиями существования. - Докл. АН СССР, 1952, т.83, вып.1, с.149-152.

АЛИМОВ А.Ф. Функциональная экология пресноводных двустворчатых **МОЛЛЮСКОЕ**. Л., Наука, 1981, 248 с.

АЛИМОВ А.Ф., ГОЛИКОВ А.Н. Некоторые закономерности соотношения между размером и весом у моллюсков. - Зоол.ж., 1974, т.53, № 4, с.517-530.

АНДРЕЕВ В.Л. Системы классификации в биогеографии и систематике (детерминистские методы). - В кн.: Иерархические классификационные построения в географической экологии и систематике, Владивосток, изд. ДВНЦ АН СССР, 1979, с.3-59.

АНДРИЯШЕВ А.П. Некоторые добавления к системе вертикальной зональности морской донной фауны. - В кн.: Гидробиология и биогеография шельфов холодных и умеренных вод Мирового океана. Тезисы докладов, Л., Наука, 1974, с.6-7.

АНДРОСОВА Е.И. Мшанки отряда Cheilostomata северной части Японского моря. - В кн.: Исследования дальневосточных морей СССР, вып.5. М.-Л., Изд-во АН СССР, 1958, с.90-204.

АНДРОСОВА Е.И. Мшанки Балтийского моря. - Зоол.ж., 1962, т.41, № 6, с.826-832.

АНДРОСОВА Е.И. Мшанки залива Посъет Японского моря. - В кн.: Исследование фауны морей, Л., Наука, 1971, т.8 У6), с.144-150.

АНДРОСОВА Е.И. Мшанки. - В кн.: Большая Советская Энциклопедия, М., изд.БСЭ, 1974, т.17, с.439-440.

АНДРОСОВА Е.И. Мшанки (**Bryozoa**) в биоценозах Северного Ледовитого океана (в районе Земли Франца-Иосифа). - Там же, 1977, т.14(22), с.194-204.

АНТИПОВА Т.В. Географическое распространение двустворчатых моллюсков Баренцева и Карского морей. ВНИРО. М., 1978, 64 с. Рукопись дед. в ВИНТИ в 1978 г., № 183 Деп.

Атлас океанов. Северный Ледовитый океан. М., Главное управление навигации и океанографии Министерства обороны СССР, 1980, 184 с.

БАБКОВ А.И., ГОЛИКОВ А.Н. Гидробиокомплексы Белого моря. Л., изд. ЗИН АН СССР, 1985, 104 с.

БЕКЛЕШЖВ К.В., ВАЛОВАЯ Н.А., ИВАНОВА В.Л. и др. Новые представления об океанологической и биологической структуре Белого моря. — Докл. АН СССР, 1975, т.224, № 4,

БЕКЛЕМИШЕВ К.В., ПАНТЮЛИН А.Н., СЕМЕНОВА Н.Л. Биологическая структура Белого моря. II. Новые данные о вертикальной зональности Белого моря. — Тр. Беломорск. биол. ст. МГУ, 1980, т.5, с.20–28.

БОЙЦОВ В.Д. Температура воды. — В кн.: Жизнь и условия существования в пелагиали Баренцева моря, Апатиты, изд.Кольского филиала АН СССР, 1985, с.30–37.

БРАЙКО В.Е. Мшанки Черного моря. — Тр. Севастопольс. биол. ст. АН СССР, 1960, т.13, с.128–154.

БРАЙКО В.Д. Мшанки (Bryozoa) — массовые организмы сообщества обрастания. — В кн.: Биологические основы борьбы с обрастанием, Киев, Наукова думка, 1973, с.71–110.

БРАЙКО В.Д. Некоторые сукцессионные закономерности в сообществе макрообрастателей. — Океанология, 1974, т.14, № 2, с.345–348.

БРАЙКО В.Д. Обрастание в Черном море. Киев, Наукова думка, 1985, 124 с.

БРОЦКАЯ В.А., ЗЕНКЕВИЧ Л.А. Количественный учет донной фауны Баренцева моря. — Тр. ВНИРО, 1939, т.4, с.5–98.

БРЯЗГИН В.Ф. Амфиподы (Amphipoda, Crustacea) Баренцева моря. Автореф. канд.дис., Петрозаводск, 1973, 19 с.

БРЯЗГИН В.Ф., ДЕНИСЕНКО Н.В., ДЕНИСЕНКО С.Г. и др. Животные и растения Баренцева моря. Апатиты, изд.Кольского филиала АН СССР, 1981, 188 с.

ВАСИЛЕНКО С.В. Капреллиды (морские козочки) морей СССР и сопредельных вод. Л., Наука, 1974, 287 с. (Определители по фауне СССР, № 107).

ВИЗЕ В.Ю. Моря советской Арктики. Л., Изд. Главсевморпути, 1939, 568 с.

ВИНБЕРГ Г.Г. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск, изд. БГУ, 1956, 18 с.

ВИНБЕРГ Г.Г. Методы определения продукции водных беспозвоночных. Минск, Вышэйша школа, 1968, 246 с.

ВИСКОВА Л.А. О бесполом размножении ископаемых и современных мшанок. — В кн.: Тезисы докладов Всесоюзн. коллоквиума по ископаемым и современным мшанкам. М., Наука, 1986, с.6–8.

ВИСКОВА Л.А. Репродуктивная биология и экология древних и современных мшанок. — Бюллетень Московского общества испыт. природы. Сер. геол., 1988, т.63, вып.6, с.57–70.

ВЙСКОВА Л.А., МОРОЗОВА И.П. К ревизии системы высших таксонов типа **Vryozoa**. - Палеонтологический журнал. **1988**, № I, с.10-21.

ГАЛКИН Ю.И. Колебания климата и количественные изменения бентоса в Баренцевом море. - В кн.: Тезисы докладов IУ съезда ВГБО, Киев, Наукова думка, 1981, т.1, с.64-65.

ГАЛКИН Ю.И. Многолетние изменения донной фауны. - В кн.: Жизнь и условия существования в бентали Баренцева моря, Апатиты, изд.Кольского филиала АН СССР, 1986, с.43-52.

ГЕНШЕР В.Г. Структура систематических групп и биологический процесс. - Зоол.ж., 1965, т.44, § 9, с.1292-1308.

ГОЛИКОВ А.Н. Методы определения продукционных свойств популяции по размерной структуре и численности. - Докл. АН СССР, 1970* т.193, № 37с.730-733.

(ГОЛИКОВ А.Н.) ГОЛИКОВ А.Н. Species and speciation in Poikilothermal Animals, - *Mar.biol.* **1973**, v.21, N 4, p.257-268.

ГОЛИКОВ А.Н. О количественных закономерностях процесса дивергенции. - В кн.: Гидробиологические исследования самоочистения водоемов, Л., Наука, 1976а, с.90-95.

ГОЛИКОВ А.Н. Некоторые закономерности роста и изменчивости на примере моллюсков. - Там же, 1976б, с.97-118.

ГОЛИКОВ А.Н. Моллюски *Vaccininae* Мирового океана. - Фауна СССР, 1980, т.У, вып.2, 466 с.

ГОЛИКОВ А.Н. О принципах районирования и унификации терминов в морской биогеографии. - В кн.: Морская биогеография, М., Наука, 1982, с.94-99. *

ГОЛИКОВ А.Н. Биогеография Северного Ледовитого океана. - В кн.: Географические проблемы изучения и освоения арктических морей, Л., Изд.ГО СССР, 198б, с.16-17.

ГОЛИКОВ А.Н., БАБКОВ А.И., ГОЛИКОВ А.А. и др. Экосистемы Онежского залива и сопредельных участков бассейна Белого моря. - В кн.: Экосистемы Онежского залива Белого моря. Исследование фауны морей, Л., изд.ЗИН АН СССР, 1985, т.33(41), с.20-88.

ГОЛИКОВ А.Н., МЕНШУТКИН В.В. Модельное исследование продукционного процесса популяции брюхоногого моллюска *Epheria turrita* (A.Adams). - Докл. АН СССР, 1971, т.197, № 4, с.944-947.

ГОЛИКОВ А.Н., СКАРЛАТО О.А. Закономерности распределения биоценозов в верхних отделах шельфа умеренных вод в зависимости от характера и структуры **ВОДНЫХ** масс. - В кн.: Биологические процессы в морских и континентальных водоемах. - Тезисы докладов 2-го съезда ВГБО, Кишинев, 1970, с.83-84.

ГОЛИКОВ А.Н., СКАРЛАТО О.А. Об определении оптимальных температур обитания морских пойкилотермных животных путем анализа температурных условий на краях их ареалов. - докл. АН СССР, 1972, т.203, № 5, С.1190-1192.

ГОЛИКОВ А.Н., СКАРЛАТО О.А. Некоторые принципы комплексного ландшафтно-географического районирования шельфа на экологической основе. - Биология моря, Владивосток, 1979, т.5, с.3-16.

ГОНТАРЬ В.И. Мшанки верхних отделов шельфа Курильских островов. - В кн.: Закономерности распределения и экологии прибрежных биоценозов. Тезисы докладов сов.-амер. симпозиума, Л., 1978, с.60-62.

ГОНТАРЬ В.И., ДЕНИСЕНКО Н.В. Состав и распределение мшанок Северного Ледовитого океана. - В кн.: Тезисы докладов УИ Всесоюзн. коллоквиума по ископаемым и современным мшанкам, М., 1986, с.13-14.

ГОСТИЛОВСКАЯ М.Г. К фауне мшанок Новой Земли (пролив Маточкин Шар и залив Моллера). - Тр. ММБИ, 1962, вып.4(8), с.64-96.

ГОСТИЛОВСКАЯ М.Г. Мшанки (Bryozoa) Чёшской губы Баренцева моря. - Тр. ММБИ, 1968, вып.15(21), с.58-73.

ГОСТИЛОВСКАЯ М.Г. Мшанки Баренцева моря. - В кн.: Состав, распределение и экология донной фауны Баренцева моря. Тезисы докладов, Мурманск, 1973, с.14-16.

ГОСТИЛОВСКАЯ М.Г. К составу, распределению и экологии мшанок в юго-восточной части Баренцева моря. - В кн.: Вопросы морфологии, терминологии, экологии и этапности развития ископаемых и современных мшанок. Тезисы докладов IУ Всесоюзн. коллоквиума по ископаемым и современным мшанкам, М., 1976, с.64-67.

ГОСТИЛОВСКАЯ М.Г. Определитель мшанок Белого моря. Л., Наука, 1978, 248 с.

ГОСТИЛОВСКАЯ М.Г. Мшанки, обнаруженные на балянусах в губе Архангельской (Новая Земля, Баренцево море). - В кн.: Бентос Баренцева моря, Апатиты, изд.Кольского филиала АН СССР, 1984, с.51-71.

ГУРЬЕВА З.И., ПЕТРОВ К.М., ПАРКОВ В.В. Методы геолого-морфологического исследования внутреннего шельфа и берегов морей. Л., Наука, 1976, 226 с.

ГУРЬЯНОВА Е.Ф. К вопросу о происхождении и истории развития фауны Полярного бассейна. - Изв. АН СССР, Биология, 1939, № 5, с.3-150.

ГУРЬЯНОВА Е.Ф. Бокоплавцы морей СССР и сопредельных вод (*Amphipoda-Gammaridea*). - В кн.: Определитель по фауне СССР, т.41, Л., изд.ЗИН АН ССР, 1951, 1029 с.

ГУРЬЯНОВА Е.Ф. Закономерности распределения современной морской фауны и принципы районирования Мирового океана. - В кн.: Вопросы палеографии и биостратиграфии, М., Госгеолтехиздат, 1967, с.15-24.

ГУРЬЯНОВА Е.Ф. Зоогеографическое районирование моря. - В кн.: Фауна Тонкинского залива и условия ее существования. Исследования фауны морей, Л., Наука, 1972, т.10(18), с.8-21.

ГУРЬЯНОВА Е.Ф., ЗАКС И.П., УШАКОВ П.В. Литораль Западного Мурмана. - В кн.: Исследование морей СССР, Л., Изд. АН СССР, 1930, вып.11, с.47-104.

ГУРЬЯНОВА Е.Ф., ЗАКС И.П., УШАКОВ П.В. Литораль Кольского залива. - Тр. Ленингр. общ. естествоиспытателей, 1928-1930, т.58-59, с.3-95.

ДЕНИСЕНКО Н.В. К методике определения биомассы мшанок. - Зоол. ж., 1983а, т.62, № 11, с.1729-1731.

ДЕНИСЕНКО Н.В. Распределение мшанок на литорали губы Дальнезеленой (Восточный Мурман). - В кн.: Исследование оиологии, морфологии и физиологии гидробионтов, Апатиты, изд.Кольского филиала АН СССР, 1983б, с.4-11.

ДЕНИСЕНКО Н.В. Некоторые особенности экологии и роста мшанок литорали в губах Восточного Мурмана. - В кн.: Тезисы докладов VI Всесоюз. коллоквиума по ископаемым и современным мшанкам. Пермь, 1983в, с.25-26.

ДЕНИСЕНКО Н.В. Видовой состав и распределение мшанок на литорали некоторых губ Восточного Мурмана. - В кн.: Бентос Баренцева моря, Апатиты, изд.Кольского филиала АН СССР, 1984, с.71-79.

ДЕНИСЕНКО Н.В. Исследование обрастания ламинарии сахаристой на Мурманском побережье Баренцева моря. - В кн.: Экология и биологическая продуктивность Баренцева моря. Тезисы докладов I Всесоюз. конф., Мурманск, 1986а, с.121-123.

ДЕНИСЕНКО Н.В. Количественное распределение мшанок в Баренцевом море. - В кн.: Тезисы докладов VII Всесоюз. коллоквиума по ископаемым и современным мшанкам, М., 1986б, с.22-24.

ДЕНИСЕНКО Н.В. К изучению роста мшанок. - В кн.: Тезисы докладов Всесоюз. симпозиума по развитию беспозвоночных, Севастополь, 1988а, с.99-100.

ДЕНИСЕНКО Н.В. К изучению обмена у мшанок. — В кн.: Тезисы докладов II Всесоюз. конф., Мурманск, 19880, с.26-27.

ДЕНИСЕНКО Н.В., ПАНТЕЛЛЕВА Н.Н. Новые данные по мшанкам архипелага Земли Франца-Иосифа. — В кн.: Изучение и рациональное использование биологических ресурсов северных морей и северной Атлантики. Тезисы докладов конф. молодых ученых, Мурманск, 1985, с.20-21.

ДЕНИСЕНКО С.Г. Экология двустворчатого моллюска *Chlamys Islandicus* (Müller) в Баренцевом море. — Автореф. канд. дис., Л., 1986, 22 с.

ДЕНИСЕНКО С.Г. Некоторые особенности картометрической оценки ресурсов донных беспозвоночных. — В кн.: Проблемы четвертичной палеоэкологии и палеогеографии северных морей. Тезисы докладов II Всесоюз. конф., Мурманск, 1987, с.38-39.

ДЕНИСЕНКО С.Г., САВИНОВ В.М. Обрастания исландского гребешка в районе Семи Островов Восточного Мурмана. — В кн.: Бентос Баренцева моря, Апатиты, изд.Кольского филиала АН СССР, 1984, С.102-112.

ДЕРЮГИН К.М. Фауна Кольского залива и условия ее существования. — Зап. имп. академии наук, 1915, т.34, сер.УШ, 914 с.

ДЕРЮГИН К.М. Баренцево море по Кольскому меридиану (33 30 в.д.). — Тр. Северной науч.-промысл. экспедиции, 1924, вып.19, 214 с.

ДОБРОВОЛЬСКИЙ А.Д., ЗАЛОГИН Б.С. Моря СССР. М., изд. МГУ, 1983, 192 с.

ДОЛГОПОЛЬСКАЯ М.А. Развитие обрастания в зависимости от глубины погружения в отделенном от берега участке Черного моря, в районе Крыма. — Тр. Севастопольской биол. станции, 1959, т.12, с.192-208.

ЖИРКОВ И.А. Фауна полихет Норвежского моря и ее зоо-географический анатгиз. — Автореф. канд. дис., М., 1984, 22 с.

ЖИРМУНСКИЙ А.В. Исследование температурных адаптаций беспозвоночных Южно-Китайского моря. — Цитология, 1960, т.2, № 6, с.675-691.

ЗАЦЕПИН В.И. Сообщества донной фауны Мурманского побережья Баренцева моря и их связь с сообществами северной Атлантики. — Тр. ВГО, 1962, т.12, ч.2, с.245-344.

ЗАЦЕПИН В.И. Количественное распределение различных трофических групп донных беспозвоночных в Баренцевом море.— Океанология, 1970, т.10, вып.1, с.55-64.

ЗЕВИНА Г.Б. Обрастание на Белом море. — Тр. ИОАН СССР, 1963, т.70, с.52-71.

ЗЕБИНА Г.Б. Обрастание в морях СССР. М., изд.ЩУ, 1972, 2X3 с.

ЗЕБИНА Г.Б., КУЗНЕЦОВА И.А. Обрастание на севере Кольского полуострова. - В кн.: Обрастание и биокоррозия в морях СССР, М., Наука* 1978, с.47-52.

ЗЕНКЕВИЧ Л.А. Количественный учет донной фауны Печорского района Баренцева и Белого морей. - Тр. Плавморнин, 1927, вып.4, т.2, с.3-64.

ИВАНОВА-КАЗАС О.М. Анализ личиночного развития *Tentaaculata*. 2. Личинки *Brugozoa*. - Зоол. ж., 1985, ^Ф.65, № 10, с.1445-1456.

ИВЛЕВА И.В. Температура среды и скорость энергетического обмена у водных животных. Киев, Наукова думка, 1981, 232 с.

ИДЕЛЬСОН М. Материалы по количественному учету донной фауны Шпицбергенской банки (Баренцево море). - Тр. Морск. научн. ин-та, М., 1931, Т.1У, вып.3, с.27-46.

КАУФМАН З.С. Особенности половцх циклов беломорских беспозвоночных как адаптация к существованию в условиях высоких широт. Л., Наука, 1977, 265 с.

КИСЕЛЕВА Г.А. Некоторые вопросы экологии личинок черноморской мидии. - В кн.: Распределение бентоса и биология донных животных в южных морях, Киев, Наукова думка, 1966, с.16-20.

КЛЕНОВА М.В. Геология моря. М., Учпедгиз, 1948, 496 с.

КЛЕНОВА М.В. Геология Баренцева моря. М., Изд-во АН СССР, 1960, 537 с.

КЛЮГЕ Г.А. Мшанки (*Brugozoa*) Чукотского моря и Берингова пролива. - В кн.: Крайний северо-восток Союза СССР, т.П. Фауна и флора Чукотского моря, М.-Л., Изд-во АН СССР, 1958, с.138-158.

КЛЮГЕ Г.А. Список видов мшанок (*Brugozoa*) дальневосточных морей СССР. - В кн.: Исследование дальневосточных морей СССР, вып.7, М.-Л., Изд-во АН СССР, 1961, с.118-143.

КЛЮГЕ Г.А. Мшанки северных морей СССР. Изд-во АН СССР, 1962, 584 с.

КЛЮГЕ Г.А. Мшанки (*Brugozoa*) района Земли Франца-Иосифа. - Тр. Аркт. и Антаркт. научн.-исслед. ин-та, 1964, т.259, С.181-190.

КОЦДРАЦОВА О.Ф. Некоторые особенности гидрологического режима прибрежного Мурмана. - Тр. МБС, 1957, т.3, с.20-32.

КОЦДРАЦОВА О.Ф. Тепловые условия южной части Баренцева моря в 1960 г. - Тр. ММБИ, 1962, вып. 4(8), с.3-40".

КУБАНИН А.А. Жизненные формы современных мшандк. - В кн.: Тезисы докладов 1У Всесоюзн. коллоквиума по ископаемым и современным мшанкам, М., 1976, с.68-73.

КУБАНИН А.А. Мшанки судов обрастания северо-западной части Тихого океана. - В кн.: Тихоокеанский научный конгресс, секция F, комитет F, 1979, с.84-85.

КУЗНЕЦОВ А.П. Экология донных сообществ шельфовых зон Мирового океана (Трофическая структура морской донной фауны). М., Наука, 1980, 244 с.

КУЗНЕЦОВ А.П. Закономерности распределения пищевых группировок донных беспозвоночных в Баренцевом море. - Тр. ИОАН 1970, т.88, с.3-128.

КУЗНЕЦОВ В.В. Динамика биоценоза *Microcorella ciliata* (Pallas) в Баренцевом море. - Тр. ЗИН АН СССР, 1941, т.7, вып.2, с.114-139.

КУЗНЕЦОВ В.В. Время и температурные условия размножения морских беспозвоночных. - В кн.: Материалы по комплексному изучению Белого моря, вып.2, М.-Л., Изд-во АН СССР, 1963, с.32-52.

КУЗНЕЦОВ В.В., МАТВЕЕВА Т.А. Материалы к биоэкологической характеристике морских беспозвоночных Восточного Мурмана. - Тр. МБС, 1948, т.1, с.242-260.

КУЗНЕЦОВА И.А. Обрастание в губе Дальнезеленецкой и испытание противобрастающих покрытий. - Тр. ИОАН СССР, 1967, т.85, с.49-53.

КУЗНЕЦОВА И.А., ЗЕВИНА Г.Б. Обрастание в районах строительства приливных электростанций на Баренцевом и Белом морях. - Тр. Ин-та океанологии, 1967, т.85, с.18-29.

КУЗНЕЦОВА И.А., ЗЕВИНА Г.Б. Состав обрастаний северной части Кольского полуострова. - В кн.: Биоповреждения материалов и защита от них, М., Наука, 1978, с.47-53.

КУЗНЕЦОВА И.А., ИСКРА Е.В. Испытание необрастающих покрытий в Баренцевом море. - В кн.: Обрастание и биокоррозия в водной среде, М., Наука, 1981, с.200-204.

КУСАКИН О.Г. Распространение и некоторые особенности вертикального распределения равноногих ракообразных холодных измеренных вод Мирового океана. Автореф. докт. дис.,

КУСАКИН О.Г. Морские и солоноватоводные ракообразные (*Isopoda*) холодных и умеренных вод северного полушария, подотр. *Piabeiiifera*. - В кн.: Определитель по фауне СССР, Л., изд. ЗИН АН СССР, 1979, » 122, 470 с.

КУСАКИНА А.А. Теплоустойчивость алфазы и холинэстеразы близкородственных видов пойкилотермных животных. - В кн.: зменчивость теплоустойчивости клеток животных в онто- и филогенезе, Л., Наука, 1967, с.142-148.

ЛЕЙБСОН Р.Г. Количественный учет фауны Мотовского залива. - Тр. ВНИРО, 1939, № 4, с.128-192.

Лоция Баренцева моря. Ч.2. Мурманский берег. Л., 1939, 443 с.

ЛУКАШОВА Т.А. Энергетический баланс корковой мшанки *Lepralia pallasiana f.bifoliata*. Юж. отд. ИО АН СССР, Генджджик, 1984, 17 с. Рукопись деп. в ВИНТИ, 29.05.84 г., № 3508-к.

МАКФЫЩЕН Э. Экология животных. М., Мир, 1965, 375 с.

МАКРУШИН А.В. Покоящиеся стадии *Flustrellidra hispida* (Gymnolaemata, Flustrellidridae) ИЗ Белого моря. - Зоол.Ж., 1988, т.67, Я 6, с.935-937.

МАТИШОВ Г.Г. Геоморфологические признаки воздействия Скандинавского, Новоземельского, Шпицбергенского ледниковых покровов на поверхность дна Баренцева моря. - Океанология, 1980, т.20, № 4, с.669.

МАТИШОВ Г.Г. Геоморфология дна в экосистемах моря. - В кн.: Жизнь и условия существования в бентали Баренцева моря, Апатиты, изд.Кольского филиала АН СССР, 1987, с.5-26.

МАТИШОВ Г.Г. Мировой океан и оледенение Земли. М., Мысль, 1987, 270 с.

МИНА М.В., КЛЯВЕЗАЛЬ Г.А. Рост животных. М., Наука, 1976, 292 с.

МШЕЙКОВСКИЙ С.А. Зависимость размножения и нереста морских шельфовых донных беспозвоночных от температуры воды. - Тр. ИОАН СССР, 1970, т.88, С.113-149.

МОРОЗОВА И.П. Мшанки (Bryozoa), - В кн.: Справочник по систематике ископаемых организмов, М., Наука, 1984, с.57-62.

НЕСИС К.Н. Зоогеография Мирового океана: сравнение зональности пелагиали и регионального членения шельфа. - В кн.: Морская биогеография, М., Наука, 1982, с.114-134.

ПЕСЕНКО Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. Л., Наука, 1982, 289 с.

ПЕРГАМЕНТ Т.С. Распределение бентоса в прибрежной зоне Восточного Мурмана. - Тр. МБС, 1957, т.3, с.75-89.

ПЕТРОВ К.М. Теоретические основы ландшафтного картирования для морских мелководий. - В кн.: Картирование шельфов, Владивосток, изд. ДГУ, 1974, с.6-30.

ПИАНКА Э. Эволюционная экология. М., Мир, 1981, 430 с.

ПОРТАЛЫ ЕМ. К экологии мшанок обрастания Азовского моря. - Биология моря, Владивосток, 1979, № 3, с.62-66.

ПОТАНИН В.А., ДЕНИСОВ В.В., ЭРШТАДТ М.А. Динамика вод. — В кн.: Жизнь и условия ее существования в пелагиали Баренцева моря, Апатиты, изд.Кольского филиала АН СССР, 1985, с.18-29.

ПРОПШ М.В. Экология прибрежных сообществ Мурманского побережья Баренцева моря (по материалам водолазных гидробиологических работ). Л., Наука, 1971, 128 с.

ПУШКИН А.Ф. Донные сообщества Чёшской губы. — В кн.: Гидробиологические исследования в прибрежных районах Баренцева моря, Л., Наука, 1968, с.48-57.

РЕЗНИЧЕНКО О.Г. Экологическая характеристика антропогенных субстратов морского обрастания и значение их в пространственной структуре сообществ. — В кн.: Гидробиология и биогеография шельфов холодных и умеренных вод Мирового океана, Л., Наука, 1974, с.38-40.

РЕЗНИЧЕНКО О.Г. Мезаль как антропогенный биотоп галосферы. — В кн.: Тезисы докладов III съезда ВГБО АН СССР, Рига, 1976, с.172-174.

РЕЗНИЧЕНКО О.Г., ЦИХОН-ЛУКАНИНА Е.А., СОЛДАТОВА И.И. Тихоокеанский макроценоз обрастания. — В кн.: Обрастание и биокоррозия в водной среде, М., Наука, 1981, с.40-70.

САПФИРОВ Г.Н. Структурная геология и геологическое картирование. М., Недра, 1974, 244 с.

САТЕРЛЕНД Д.П. Образ жизни и динамика сообществ обрастателей. Закономерности распределения и экологии прибрежных биоценозов. — В кн.: Тезисы докладов СОВ.-амер. симпозиума, Л., 1978, с.16-17.

СЕМЕНОВ В.Н. Краткий очерк зоогеографии бентоса Баренцева моря и система биогеографических характеристик для северных морей. — В кн.: Жизнь и условия ее существования в бентали Баренцева моря, Апатиты, изд.Кольского филиала АН СССР, 1986, с.71-79.

СИНИЦЫНА О.О., ПРОТАСОВ А.А. Некоторые функциональные характеристики сообществ *Plumatella emarginata* (Allman) в водоеме-охладителе. — В кн.: Тезисы докладов УП Всесоюз. коллоквиума по ископаемым и современным мшанкам, М., Наука, 1986, с.59-60.

СКАРЛЯТО О.А. Двустворчатые моллюски умеренных вод западной части Тихого океана. Л., Наука, 1981, 480 с.

СТЕПАНОВ В.Н. Океаносфера. М., Мысль, 1984, 270 с.

СУХОВЕЙ В.Ф. Моря Мирового океана. Л., Гидрометиздат, 1985, 288 с.

ТАНЦЮРА А.И. О течениях Баренцева моря. — Тр. ПИНРО, 1959, вып. II, с.35-53.

ТАРАСОВ Н.И. О морском обрастании. - Зоол. ж., 1961, т.40, В 4, с.477-489.

ТУРПАЕВА Е.П. Биологическая модель сообщества обрастания. М., Наука, 1987, 126 с.

УШАКОВ Б.П. Теплоустойчивость мускулатуры мидий и пиявок в связи с условиями существования вида. - Зоол. ж., 1956, т.35> вып.7, с.953-964.

УШАКОВ Б.П. Исследование теплоустойчивости клеток и протоплазматических белков пойкилотермных животных в связи с проблемой вида. - В кн.: Клетка и температура среды, М.-Л., Изд-во АН СССР, 1964, с.21-42.

УШАКОВ П.В. Бентонические группировки Маточкина Шара (Новая Земля). - Исследования морей СССР, 1930, вып.ХІ, с.5-128.

УШАКОВ П.В. Мурманская биологическая станция Академии наук СССР в губе Дальнезеленецкой и ее первые научные работы. - Тр.Же. 1948, т.1, с.10-38.

ФИЛАТОВА З.А. Количественный учет донной фауны юго-западной части Баренцева моря. - Тр. ПИНРО, 1938, вып.2, с.3-58.

ФИЛАТОВА З.А. Зоогеографическое районирование северных морей по распределению двустворчатых **МОЛЛЮСКОЕ**. - Тр. ИОАН СССР, 1957, т!23, с.195-215.

ХЛЕБОВИЧ В.В. Критическая соленость биологических процессов. Л., Наука, 1969, 235 с.

ловия
Изд-во

ПВДЯОВСКИЙ А. Материалы по фауне гидроидов арктических морей. I. Гидроиды Белого моря у берегов Соловецких островов. - Тр. Общ. испыт. природы при Харьковском университете, 1901, т.34, с.3-98.

ПММЫГАУЗЕН И.И. Определение основных понятий и метода исследования роста. - В кн.: Рост животных, М., Биометиздат, 1935, с.8-60.

ШОРЫГИН А.А.Иглокожие Баренцева моря. - Тр. Плавморина, 1928, вып.8, 128 с.

ЦВЕТКОВА Н.Л. Прибрежные гаммариды северных и дальневосточных морей СССР и сопредельных вод. Л., Наука, 1975, 256 с.

ЦЕХОВСКАЯ Л.К. Водные массы. - В кн.: Жизнь и условия существования в пелагиали Баренцева моря, Апатиты, изд. Кольского филиала АН СССР, 1985, с.42-46.

ЭЛТОН Ч. Экология насекомых животных и растений. М., ИЛ, 1960, 240 с.

ABBOTT M.B. Seasonal diversity and density in bryozoan population of Block Island Sound (New York, U.S.A.). - In: Living and Fossil Bryozoa. Recent Adv.Res., 1973, L.-New York, p.37-51.

ABBOTT M.B. Bryozoa. - In: Calt. Mar. Invertebrate Anim.New York-L., 1975, p.155-176.

ADENSAMER E. Über den Verlust der Leitfähigkeit des Nervus ischiadicus durch Erwärmung bei Lacertilien. - Z. vergl. Physiol., 1934, B.24, S.642-645.

ANDERSSON K. Bryozoen, während der schwedischen Expeditionen 1898, 1899 und 1900, gesammelt. - Zool.Jahrb.Abt. Syst., 1901, B.15, H.5, S.537-560.

ANNOSCIA E., FIERRO G. Bryozoan ecology in relation to sediment texture in the "Golfo dell'Asinara" (Sardinia, Italy). - In: Living and Fossil Bryozoa Recent Adv.Res. L.-New York, 1973, p.53-64.

APPELLOFF A. Invertebrate bottom fauna of Norwegian sea and North Atlantic. - In: The depth of ocean, L., 1912, p.1-324.

BALDUZZI A., DEANDREIS G. Osservazioni sull'andamento di briozoi ed entoprocti su superfici sperimentali di diversa natura immerse per quattro anni nel Golfo del Tigullio (riviera Ligure di Levante). - Mem.biol.mar. e oceanogr., 1982, v.10, N 6, p.129-136.

BASTIDA R., LICHTENSCHTEIN DE BASTIDA 7. Las incrustaciones biológicas de Puerto Belgrano III. Estudio de los procesos de epibiosis registrados sobre paneles acumulativos. - Lemit. An., 1978, N 1, p.58-97.

BEST M.A., THORPE J.P. Autoreadiographic study of feeding and the colonial transport of metabolites in the marine bryozoan *Membranipora membranacea*. - Mar. Biol., 1985, v.84, N 3, p.295-300.

BIDENCAP O. Die Bryozoen der "Olga" Expedition. - In: Wiss. Meeresuntersuch. d. Komm. zur Untersuch. d. deutschen Meere, 1900a, Leipzig, Bd.4, S.249-263.

BIDENCAP O. Die Briozoen. Teil I: Die Briozoen von Spitzbergen und König-Karls-Land. - In: Fauna arctica. 1900b, Jena, B.1, L 3, S.503-540.

BOARDMAN R.S., CHEETHAM A.H. Skeletal growth, intracolony variation and evolution in Bryozoa: a review of Paleontology, 1969, v.43, p.205-233.

BOARDMAN R.S., CHEETHAM A.H. Degrees of colony dominance in stenolaemate and gymnolaemate Bryozoa. - In: Animal Colonies: Development and Function Through Time, Straudsbury, 1973, p.121-220.

BOARDMAN R.S., CHEETHAM A.H., COOK P.L. Intracolony variation and the genus concept in Bryozoa. - In: Proceedings of the North American Paleontological Convention, part C., 1970, p.294-320.

BORG F. On the bryozoan fauna of Skelderviken. - Ark. Zool., 1930, B.21, H.3, N 24, S.1-13.

BUSHNELL J.H. Environmental relations of Michigan Ectoprocta and the dynamics of natural populations of *Plumatella repens*. - Ecol. Monographs, 1966, v.36, p.95-123*

BUSK Gr. Polyzoa collected by Mr. M»Andrew on the Coast of Norway and Finmark in 1856. - Ann. Mag. Nat. Hist., 1856, ser.2, v.18, p.32-36.

CHAPMAN R.M. An experimental analysis of population fluctuations. - Science, 1935, v.80, p.297.

COOK P.L. Notes on the Flustrellidridae (Polyzoa, Ctenostomata). - Ann. Mag. Nat. Hist., 1964, ser.13, v.7, p.279-300.

COOK P.L. Settlement and early colony development in some Cheilostomata. - In: Living and Fossil Bryozoa Recent Adv. Res. L. - New York, 1973, p.65-71.

CRISP D.J., RYLAND J.S. Influence of filming and of surface texture on the settlement of marine organisms. - Nature, 1960, v.185, N 4706, p.119.

DUDLEY J.E. Observations on the reproduction, early larval development and colony astogeny of *Conopeum tenuissimum* (Canu). - Chesapeake Science, 1973, v.14, p.270-278.

EGGLESTON D. Patterns of reproduction in marine Ectoprocta of the Isle of Man. - J. of Natural History, 1972, v.6, p.31-38.

EKMAN S. Begründung einer statistischen Methode in der regionalen Tiergeographie nebst einer Analyse der palaarktischen Steppen- und Mustenfauna. - Nova acta reg. soc. sei. upsal., 1940, ser 4, v.12, fasc.2, p.1-117.

EKMAN S. Zoogeography of sea. London, 1953, 417 p.

FORBES E. On the associations of molluscs on the British coasts. Edinburg, 1840, 208 p.

FORBES E., HÜNLEY S. A history of British Mollusca, and their shells. IY. London, 1863, p.263-269.

GRIEG I.A. Evertebrater fra bankeme ved Spitsbergen. - Bergens, Mus, Aarborg, 1923-1924, II, 1-33.

HANSEN K. Bryozoa. The Godthaattb Exped. 1928. - Medd. on Grinland, 1962, v.81, N 6, p.1-7*4.

HARDING J. The use of probability paper for the graphic oal analysis of polymodal frequency distribution. - J.Mar. Biol. Ass. U.K., 1949, v.28, N 1, p-141-153.

HARMER S.F. The Polyzoa of the Siboga-Ex^edition. - Pt.4, Cheilostomata, Ascophora, II_m Rep. Siboga-Exped. Mon. 28d., Leiden, 1957, p.641-1147-

HAYWARD P.J. Invertebrate epipfcnytes of coastal marine algae. - In: Shore Environ. Proc. Int.Symp., Portsmouth, 1980, L., p.761-787.

HAYWARD P.J., HARVEY P.H. Growth and mortality of the bryozoan Alcyonidium hirsutum (Flern«.) on Pucus serrstus. - J.Mar.Biol.Ass.U.K., 1974a, v.54, N 3, p.677-684.

HAYWARD P.J., HARVEY P.H. The distribution of settled larvae of the bryozoans Alcyonidium hirsutum (Plem.) and Alcyonidium polyum (Hassall) on Fucms serratus L. - J.Mar. Biol.Ass.U.K., 1974b, v.54, p.665-6"76.

HAYWARD P.J., RYLAND J.S. Growth, reproduction and larval dispersal in Alcyonidium hirasutum (Fleming) and some other Bryozoa. - Publ. Staz. Zool.Naapoli, 1975, v.39, suppl.1, p.226-241.

HAYWARD P.J., RYLAND J.S. British Ascophoran Bryozoa.- Sinopsis of the British Fauna (New series), 1979, v.14, 312 p.

HEMMINGSEN A.M. Energy metabolism as related to body size and respiratory surfase and its evolution. - Repts. steno Hem. Host.Nord.Insulin Lab., 1960, v.9, N 2, p.7-110.

HINCKS T. A history of the British Marine Polyzoa. - London, 1880, 580 p.

HOFSTEN N. Die Echinodermen de B Eisfjords. - Kungl. Svensk. Vetensk. Acad. Handl., 1915s B.54, N 2, 286 S.

D'HONDT J.-L. Contribution a leu systématique des bryozoaires eurystomes. Apports r^centstc et nouvelles propositions. - Ann. Sci. Natur. Zool. et B:Lol. Anim., 1985, 7, N 1, p.1-12.

D'HONDT J.-L. Etat de connaissances Sur la position phylogénétique et l'évolution des bryozoaires. - Boll.zool. 1986, 53, N 3, p.247-270.

JACCARD P. Distribution de la flore alpine dans le Bassin de Dranses et dans quelques regions voisines. - Bull. Soc. Vaudoise Sci. Natur., 1901, t.37, N 140, p.241-272.

JACCARD P. The distribution of the flora in the alpine zone. - New Phytol., 1911, v.11, p.37-50.

JEBRAM D. Ecological aspects of the phylogeny of the Bryozoa. - Z.zool. Syst. und Evolutionforsch., 1972, B.11, N 4, S.275-283.

JEBRAM D. The impotence of different growth directions in the Phylactolaemata and Gymnolaemata for reconstructing the phylogeny of the Bryozoa. - In: Living and Fossil Bryozoa Recent Adv. Res., L.-New York, 1973, p.565-576.

JEBRAM D. Dauerknospen ("Hibemacula") bei den Bryozoa Ctenostomata in mesohalinen und vollmarinen Gewässern. - Mar. biol., 1975, v.31, S.129-137.

JEBRAM D., RUMMERT H.-D. Influences of different diets on growth and forms of *Conopeum seurati* (Canu) (Bryozoa, Cheilostomata). - Zool. Jb. Syst., 1978, v.105, N 4, p.502-514.

KINNE O. The effects of temperature and salinity on marine and brackish water animals. I. Temperature. - Oceanogr. Mar. biol. Annual Rev., 1963, v.1, p.301-340.

KINNE O. Temperature. - In: Marine ecology, 1970, v.1, pt.1, p.321-346, p.407-514.

KJELLMAN F.R. Über die Algenvegetation des Murmanschen Meers an der Wertküste von Novaja Semlja und Waigatsch. - Nova acta Reg. Soc. Sciennt. Upsala, 1877, Ser.3, S.3-45.

KRAMP P.L. Bryozoa. - Zoology of the Faroes, 1939, Copenhagen, 1928-1971, v.58, v.3, p.10-28.

LIDGARD S. Water flow, feeding and colony form in an encrusting cheilostome. - In: Recent and fossil Bryozoa, Denmark, 1981, p.136-142.

LONG E.R., RUCKER J. Offshore marine cheilostome Bryozoa from Fort Lauderdale, Florida. - Mar. Biol., 1970, v.6, N 1, p.18-25.

LORENZ J.R. Physikalische Verhältnisse und Verteilung der Organismen in Quarnerischen Golfe. Wien, 1863, 379 S.

LUTAUD G., Le plexus parietal des Ctenostomes chez *Bowerbankia gracilis* Leydi (vesicularines). - Cah. biol. mar., 1974, v.15, N 3, p.403-408.

LUTAUD G. Etude ultrastructurale du "Plexus colonial" et recherche de connexions nerveuses interzoidales chez le bryzoaire chilostome *Electra pilosa* (Linne). - Cah. mar. biol., 1979, v.20, N 3, p.410-425.

MANGUM C.P., SCHOPF T.J.M. Is an Ectoprocta possible? *Nature*, 1967, v.213(5073), p.264-266.

MARCUS E. Bryozoa. - Die Tierwelt der Nord and Ostsee, 1926, L.4, c.VII, S.1-100.

MARCUS E. Mosdyr (Bryozoa eller Polyzoa). - Danmarks Fauna, 1940, N 46, 401 p.

MASSARO T.A., PAT I. Oxygen consumption of Ectoprocta. - *Nature*, 1967, v.216, p.59-60.

MAWATARI SH. Studies on Japanese anascan Bryozoa. I. Ovicellata. - *Bull. Nat. Sci. Mus.*, 1973a, v.16, N 3, p.409-428.

MAWATARI SH. Studies on Japanese anascan Bryozoa. 2. Division Scruporiina. - *Bull. Nat. Sci. Mus.*, 1973b, v.16, N 4, p.605-624.

MAWATARI SH., MAWATARI SH. Studies on Japanese Anascan Bryozoa. 4* Division Malacostega (2). - *Bull. Lib. Arts and Sci. Course, Sch. Med. Nipon Univ.*, 1979, v.7, p.11-52.

McKINNEY P.K. Feeding currents of gymnoleamate bryozoans better organization with higher colonial integration. - *Bull. Mar. Sci.*, 1984, v.34, N 2, p.315-319.

MENON N.R. Heat tolerance, growth and regeneration in three North sea Bryozoans exposed to different constant temperatures. - *Mar.Biol.*, 1972, v.15, N 1, p.1-11.

MENON N.R. Observations on growth of *Flustra foliacea* (Bryozoa) from Helgoland waters. - *Helgoland. Miss. Meeresuntersuch.*, 1975, B.27, N 3, S.263-267.

MENON N.R., NAIR N.B. Ecology of fouling bryozoans in Cochin backwaters. - *Mar.Biol.*, 1972, v.8, p.280-307.

MENON N.R., NAIR B.N. The growth rates of four species of intertidal bryozoans in Cochin backwaters. - *Proc. Indian Nat. Sci. Acad.*, 1972(1974), B38, N 5-6, p.397-402.

MERRIAM C.H. Laws of temperature control of the geographic distribution of terrestrial animals and plants. - *Nat. Geograph. Magazine*, 1894, v.6, p.45-69.

MIHM J.W., BANTA W.C., LOEB G.I. Effects of adsorbed organic and primary fouling films on bryozoans settlement. *J.Exp.Mar.Biol. and Ecol.*, 1981, v.52, N 2, p.167-179.

MOORE P.G. Bryozoa as a community component on the northeast coast of Britain. - In: *Living and fossil Bryozoa Recent Adv.Res.*, L.-New York, 1973, p.21-36.

MOYANO H.I., MARIN O.E., SALAMANCA M.A. Estudio preliminar sobre el consumo de oxígeno de Schizoporella bifrons y Membranipora hyadesi (Bryozoa, Cheilostomata). - Bol.Soc. Biol. de concepcion, 1974, t.48, p.123-126.

NAIR B.N. Observations on the fouling characteristics of four bryozoans in Cochin Harbour. - Fish Technol., 1974, v.10, N 1, p.61-65.

NORDGAARD O. Systematisk fortegnelse over i Norge hidtil observerede arter of marine Polyzoa. I-II. - Berg. Mus. Aarb., 1894-1896, N 2, 1-34.

NORDGAARD O. Polyzoa. Den Norske Nordhavs-Expedition (1876-1878). - Zool., 1900, v.27, p.1-30.

NORDGAARD O. Hydrographical and biological investigations in Norwegian Fiords. - In: Ber. museum Bryozoa (Polyzoa), 1905, p.164-174.

NORDGAARD O. Bryozoen von dem norwegischen Fischereidampfer "Michael Sars" in den Jahren 1900-1904 gesammelt. - Berg. Mus. Aarbog, 1907, N 2, p.3-20.

NORDGAARD O. Bryozoa from the Arctic regions. - Tromsø Mus. Aarshefter, 1918, XL, N 1, p.1999.

NORDGAARD O. Bryozoa. (Exp. Novaya Zemlya, 1921). - Rep. Sci. Res. Norweg., 1923, N 17, p.1-19.

NORMAN A. Notes on the natural history of East Finmark. Polyzoa. - Ann.Mag.Nat.Hist., 1903a, ser.7, v.12, p.87-128.

NORMAN A. Notes on the natural history of East Finmark. Polyzoa. - Ann.Mag.Nat.Hist., 1903b, ser.7, v.XI, p.567-598.

NORMAN A. Greenlandic Polyzoa. - Ann.Mag.Nat.Hist., 1906, ser.7, v.17, p.90-93.

ORTON J.H. Sea temperature, breeding and distribution in marine animals. - J.Mar.Biol.Assoc. U.K., 1920, v.12, p.339-366.

OSBURN R.C. Polyzoa from Labrador, Newfoundland and Nova Scotia, collected by Dr. Owen Bryant. - Proceed. U.S. Nations. Mus., 1913, v.43, p.275-289.

OSBURN R.C. Biological and Oceanographic Conditions in Hudson Bay and Strait. - Contr. Canad.Biol.Fish., 1932, v.7(29), p.361-376.

OSBURN R.C. Bryozoa of the Pacific coast of America. Pt.1.Cheilostomata - Anasca. - Allan Hancock Pacific Expedition, 1950, v.14, p.1-269.

OSBURN R.C. Bryozoa of the Pacific Coast of America. Pt.2. Cheilostomata - Ascophora. - Allan Hancock Pacific Expedition, 1952, v.14, N 2, p.271-611.

OSBURN R.C. Bryozoa of the Pacific Coast of America. Pt.3. Cyclostomata, Ctenostomata, Entoprocta, and sddenta. - Allan Hancock Pacific Expedition, 1953, v.14, N 3, p.614-841.

OSBURN R.C. The circumpolar distribution of arctic Alasca Bryozoa. - In: Essey Natur Sci. Allan Hancock. Los Angelles, Univ. South. Calif. Press, 1955, p.29-38.

OSWALD R.C., TELFORD N., SEED R., HAPPEY-WOOD C.M. The effect of incrusting bryozoans on the photosynthetic activiti of *Fucus serratus* L. - Estuarine, Coast, and Shelf Sci., 1984, v.19, N 6, p.697-702.

PETERSEN C.G. Some experiments of the possibility of combating the harmful animals of the fisheries especially the whelks in the Limbf^ord. - Rep. Danish. Biol. St., 1911, v.19, p.1-20.

POWELL N.A. Bryozoa (Polyzoa) of Arctic Canada. - J. Fish.Res.Bd.Canada, 1969, v.25(11), p.2269-2320.

RAO S.K., GANAPATI P.N. Ecology of fouling bryozoans at Visakhapatnam harbour. - Proc.Indian. Acad. Sci., 1978, v.87B, N 3, p.63-75.

READ K.R.H. Comparetive biochemistry of adaptations of poikilotherms to the thermal enviroment. - In: Occ. Pubis. Graduate School of Oceanogr., Univ.Rhode Island, 1964, N 2, p.39-47.

RYLAND J.S. Association between Polyzoa and algal subtrata. - J. Anim. Acol., 1962, v.31, N 2, p.331-338.

RYLAND J.S. Sistematic and biological studies on Polyzoa (Bryozoa) from wersten Norway. - Sarsia, 1963, N 14, p.1-59.

RYLAND J.S. Respiration in Polyzoa (Ectoprocta). - Nature, 1967, v.216(5119), p.1040-1041.

RYLAND J.S. A nomenclatural Index to "A History of the British marine Polyzoa" by T.Hincks (1880). - Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.), Zoology, 1969, v.17, N 6, p.205-260.

RYLAND J.S. Bryozoans. L., Hutchinson, 1970, 175 p.

RYLAND J.S. The analysis of spatial distribution patterns. - In: Living and Fossil Bryozoa. Recent Adv. Res., L.-New York, 1973, p.165-172.

RYLAND J.S. Behaviour settlement and metamorphosis of bryozoan larvae: a review. - Thalassia jugosl., 1974(1976), v.10, N 1-2, p.239-262.

RYLAND J.S. Physiology and ecology of marine bryozoans. - Adv.Mar.Biol., 1976, v.14, p.285-443.

RYLAND J.S. Structural and physiological aspects of coloniality in Bryozoa. - In: Biol. and Syst. Colon. Organ., Proc. Int.Symp., Darham, 1976, L., 1979, p.211-242.

RYLAND J.S., HAYWARD P.J. British anascan bryozoans. Cheilostomata: Anasca. - London, Acad. Press, 1977, 177 p.

RYLAND J.S., STEBBING A.R.D. Settlement and orientated growth in epiphytic and epizoic Bryozoans. - In: Fourth European Marine Biology Symp., Cambridge Univ. Press., 1971, p.105-123.

SARS G.O. Nogle Bamaerkinger om den marine Faunas Character ved Norges nordlinge Kyster. - Tromso Museums Aarshtfter, 1879, bd.II, s.1-82.

SEED R. Observations on the ecology of Membranipora (Bryozoa) and a major predator Doriporella steinbergae (Nudibranchiata) along the fronds of Laminaria saccharina at Friday Harbor, Washington. - J.Mar. Biol.and Ecol., 1976, v.24, N.1, p.1-17.

SHANNON C.E., WEAVER W. The mathematical theory of communication. - Urbana: Univ. Illinois Press, 1963, 177 p.

SIMPSON E.H. Measurement of diversity. - Nature, 1949, v.163, N 4148, p.688.

SMITT F.A. Kritisk Forteckning over Skandinaviens Hafs-Bryozoer. - ftfvers. Kongl. Vetensk. Akad. Forhandlingar, 1868, N 4-6, p.1-3.

SMITT F.A. Recensio systematica animalium Bryozoorum, quae in itineribus, annis 1875 et 1876 ad insulas Novaja Semija. - ftfvers. Kongl. Vetensk. Acad. Forh., 1879a, v.35, N 3, p.11-26.

SMITT F.A. Recensio animalium Bryozoarum e mari arctico, quae ad paeninsulam Kola, in itinere anno 1877. - 8fvers. Kongl. Vetensk. Acad. Forh., 1879b, v.35, N 7, p.19-32.

SORENSEN T. A new method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of a species content and its application to analysis of the vegetation on Danish commons. - Kgl. Dan. Videnskab. selskab. biol. skr., 1948, B.5, N 4, S.1-34.

SOULE J.D. The distribution and affinities of the littoral marine Bryozoa (Ectoprocta). - System. Zool., 1960, v.9, N 3-4, p.100-104.

STEBBING A.R.D. Growth of Flustra foliacea (Bryozoa). - Mar. biol., 1971, v.9, N 3, p.267-273.

STEBBING A.R.D. Observations on colony overgrowth and spatial competition. - In: Living and fossil Bryozoa. Recent Adv.Res., L.-New York, 1973, p.173-183.

STEBILE F.W., TERRANOVA P.J. Energy Equivalents of Marine Organisms from the Temperate Northwest Atlantic. - J. Northw. Atl. Fish. Sci., 1985, v.6, p.117-124.

THORPE J.P., SHELTON I., LAVERACK M.S. Colonial nervous control of lophopore in cheilostome Bryozoa. - Science, 1975, v.189, p.80-81.

THORSON G. Reproduction and larval ecology of marine bottom invertebrates. - Biol. Rev., 1950, v.25, p.1-45.

URBAN W. The zoology of Barents Sea Polyzoa. - Ann. Mag.Nat.Hist., 1880, ser.5, v.6, p.272-276.

VEIL L.L., WASS R.E. Experimental studies on the settlement and growth of Bryozoa in the natural environment. - Austral. J. Mar. and Freshwater Res., 1981, v.32, N 4, p.639-656.

VERGELIUS W. Die Bryozoen, gesammelt wahrend der dritten und vierten Palarfahrt der "Williem Barentz" in der Jahren 1880 and 1881. - Bijdr. Dierkunde, 1884, B.11, S.1-104.

WATERS A.W. Bryozoa from Franz-Josef land, collected by the Lackson-Harmsworth Expedition, 1896-1897. Pt.I. Cheilostomata. - J. Linn. Soc. London (Zool.), 1900, v.28, p.43-105.

WATERS A.W. Bryozoa from Franz-Josef land, collected by the Jackson-Harmsworth Expedition, 1896-1897. Pt. II. Cyclostomata, Ctenostomata, Entoprocta. - J. Linn. Soc. London, (Zool.), 1904, v.29, p.161-184.

WASS R.E., VEIL L.L. Encrusting Bryozoa exhibit linear growth. - Search., 1978, v.9, N 1-2, p.42-44.

WILLIAMS C.B. The logarithmic series and its application to biological problems. - J. Ecol., Cambridge, 1947, v.34, N 2, p.253-272.

WINSTON J.E. Polypide morphology and feeding behaviour in marine ectoprocta. - Bull. Mar. Sci., 1978, v.28, N 1, p.1-31.

WINSTON J.E. Patterns of growth, reproduction and mortality in Bryozoans from the Ross sea, Antarctica. - Bull. of Mar. Sci., 1983, v.33(3), p.688-702.

WINSTON J.E. Why bryozoans have avicularia - a review of the evidence. - Amer. Mus. Novit., 1985, N 2789, p.1-26.

WINSTON J.E. Victims of avicularia. - Mar. Ecol., 1986, v.7, N 3, p.193-199.

WINSTON J.E., EISEMAN N.J. Bryozoan algal associations in coastal and continental shelf waters of eastern Florida.— Fla. Sei., 1981, v.43, N 2, p.65-74«

YAMAGUCHI M. Growth and reproductive cycles of the marine fouling ascidiens *Cliona intestinalis*, *Stiella plicata*, *Botrylloides violaceus* and *Leptochinura mitsukurii* at Aburatsubo-Morcoiso Inlet (Central Japan). — Mar. Biol., 1975, v.29, p.263-259«

О Г Л А В Л Е Н И Е

	Стр.
В В Е Д Е Н И Е	3
Г л а в а 1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ МШАНОК	5
Г л а в а 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДУ ИССЛЕДОВАНИЯ	10
Г л а в а 3. СОСТАВ И ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ФАУНЫ МШАНОК	24
3.1. Видовой состав мшанок	24
3.2. Особенности дивергенции и ос- новные критерии выделения таксонов мшанок	40
Г л а в а 4. ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ МШАНОК И БИОГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАЙОНИРОВАНИЕ БАРЕНЦЕВА МОРЯ НА ИХ ОСНОВЕ	47
Г л а в а 5. ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСРЕДЕЛЕНИЕ МШАНОК В БАРЕНЦЕВОМ МОРЕ	64
Г л а в а 6. РЕАКЦИЯ МШАНОК БАРЕНЦЕВА МОРЯ НА ФАКТОРЫ СРЕДЫ	78
6.1. Отношение к температуре и со- лености	78
6.2. Распределение по грунтам	84
Г л а в а 7. РОСТ, ПРОДУКЦИЯ И ШОЭНЕРГЕТИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА НЕКОТОРЫХ МАССОВЫХ ВИДОВ МШАНОК	91
7.1. Ростовые процессы в колониях мшанок	91
7.2. Трансформация энергии в по- пуляциях некоторых видов ба- ренцевоморских мшанок	106
Г л а в а 8. КОЛИЧЕСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МШАНОК И ИХ РОЛЬ В БИОЦЕНОЗАХ БАРЕНЦЕВА МОРЯ...	114
8.1. Количественное распределение и представленность в донных био- ценозах	114
8.2. Роль мшанок в сообществах обрастания	123
З А К Л Ю Ч Е Н И Е	133
Л И Т Е Р А Т У Р А	136