

На правах рукописи

БУКШУК НАТАЛЬЯ АЛЕКСАНДРОВНА

**ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ  
ЭНДЕМИЧНЫХ ГУБОК ОЗЕРА БАЙКАЛ:  
РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ**

03.02.08 - экология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Иркутск – 2014

Работа выполнена в Лаборатории биологии водных беспозвоночных Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Лимнологический институт» Сибирского отделения Российской академии наук (ЛИН СО РАН), г. Иркутск.

Научный  
руководитель: доктор биологических наук, профессор,  
заведующий лабораторией ЛИН СО РАН,  
**Тимошкин Олег Анатольевич**

Научный  
консультант: кандидат биологических наук, заведующая лабораторией ФГБОУ  
ВПО «Санкт-Петербургский государственный университет»,  
**Ефремова Софья Михайловна**

Официальные  
оппоненты: доктор биологических наук, зам. директора по науке  
Байкальского музея ИНЦ СО РАН (пос. Листвянка)  
**Русинек Ольга Тимофеевна**

кандидат биологических наук, доцент ФГБОУ ВПО «Иркутский  
государственный университет»  
**Аров Игорь Владимович**

Ведущая  
организация: Федеральное государственное автономное учреждение высшего  
профессионального образования «Казанский (Приволжский)  
федеральный университет»

Защита состоится «30» мая 2014 г. в 15:00 часов на заседании диссертационного совета Д 212.074.07 при ФГБОУ ВПО «Иркутский государственный университет» по адресу: 664003, г. Иркутск, ул. Сухэ-Батора, 5, Байкальский музей им. проф. М.М. Кожова (ауд. 219).

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ФГБОУ ВПО «Иркутский государственный университет» по адресу: 664003, г. Иркутск, ул. Бульвар Гагарина, 24.

Отзывы просим направлять ученому секретарю диссертационного совета по адресу: 664003, г. Иркутск, ул. Карла Маркса, 1, биолого-почвенный факультет ИГУ. Тел./факс: (3952) 24-18-55; e-mail: dissovet07@gmail.com.

Автореферат разослан «  » апреля 2014 г.

Ученый секретарь диссертационного совета,  
кандидат биологических наук, доцент

Приставка А.А.

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность работы.** По данным последней ревизии байкальской спонгиофауны, в озере обитают 13 видов губок, относящихся к эндемичному сем. *Lubomirskiidae* Rezvoj, 1936 и 5 видов космополитного сем. *Spongillidae* Gray, 1867 (Ефремова, 2001). Хотя видовое разнообразие губок Байкала относительно невелико, эта группа является постоянным и весьма значимым компонентом бентосных сообществ. Биомасса губок во многих случаях превышает биомассу всех прочих групп зообентоса вместе взятых (Кожов и др., 1969; Кожов, 1970). В то же время, сведения о количественном распределении губок разрозненные и неполные. В количественных исследованиях бентоса губки часто не учитывались вовсе (Бекман, Деньгина, 1969; Голышкина, 1969), иногда указывалась их численность (Каплина, 1970, Кожов, 1930, 1931, 1947) и изредка – максимальные значения биомассы в отдельных пробах (Кожов и др., 1965, 1969; Кожов, 1970; Каплина, 1970). Существует небольшое количество работ, где количественный учет байкальских губок проводили альтернативными методами: определение частоты встречаемости, объема, проективного покрытия дна (Гомбрайх, 1987; Masuda et al., 1999; Masuda, 2009). Меньше всего данных о распределении губок на глубинах менее 5 и более 100 м. На изучении именно этих диапазонов было акцентировано внимание в настоящей работе. Продолжительность жизни байкальских губок измеряется десятками лет, а скорости их роста крайне малы. В связи с этим, для количественного учета данной группы актуально применение метода подводной фотосъемки, так как он не наносит урон бентосным сообществам.

Репродуктивные циклы байкальских губок, за исключением *Lubomirskia baicalensis* (Pallas, 1771) (Ефремова, 1981), не изучены.

Остается дискуссионным вопрос о таксономическом положении одного из видов губок, обитающих в открытой литорали Байкала. По морфологическим признакам эти небольшие корковые губки были отнесены к роду *Trochospongilla* сем. *Spongillidae* (Ефремова, 2001). Молекулярные данные говорят о том, что их следует относить к сем. *Lubomirskiidae* (Ицкович, 2005). До начала наших исследований о биологии вида практически ничего не было известно.

Учитывая важную роль губок в бентосных сообществах, исследование таких малоизученных сторон их биологии, как репродукция, жизненные циклы

и распределение, имеет большое значение в теоретическом и практическом плане.

**Цель и задачи исследования.** Цель – изучить особенности распределения и жизненных циклов эндемичных губок (семейств *Lubomirskiidae* и *Spongillidae*) озера Байкал. Для достижения цели были поставлены следующие задачи:

1. Изучить особенности вертикального и горизонтального распределения спонгиофауны переходной зоны, профундали и абиссали зон (*sensu* Базикалова, 1945).

2. Изучить распределение губок в литорали и сублиторали (гл. 1,5–14 м) с применением новых для Байкала методов количественного учета (на примере полигона у мыса Березовый).

3. Изучить особенности репродукции массовых видов любомирскиид в литоральной зоне (гл. 1,5–4 м).

4. Выявить влияние глубины обитания на репродуктивный цикл губок.

5. Изучить распределение, репродукцию и особенности жизненного цикла вида *Trochospongilla* sp. *sensu* Ефремова

**Научная новизна.** Изучено горизонтальное и вертикальное распределение губок в профундальной и абиссальной зонах. Уточнен таксономический состав абиссальной спонгиофауны. Проведен количественный учет губок в литорали и сублиторали новыми для Байкала методами. Впервые проанализированы особенности репродукции спонгиофауны на глубине 1,5–4 м. Установлено, что в этом диапазоне глубин у некоторых видов отсутствует завершённый процесс полового размножения. Показано, что особенности репродукции *Swartschewska papyracea* (Dybowski, 1880) зависят от глубины обитания губки. Выявлено, что для *Trochospongilla* sp. характерна ежегодная регрессия тканей. Это явление ранее не было известно у байкальских губок.

**Основные положения, выносимые на защиту:**

- В открытой литорали Байкала глубина менее 4 м неблагоприятна для губок. Здесь обитает малое количество видов, наблюдаются низкие количественные показатели. У видов *Lubomirskia incrustans* Efremova, 2001 и *Baikalospongia intermedia* (Dybowski, 1880) половое размножение отсутствует или оказывается незавершённым. Следовательно, заселение

этого диапазона губками этих видов происходит за счет заноса личинок с большей глубины.

- Репродуктивная активность *Swartschewska papyracea* в течение года зависит от глубины обитания. На глубине 3–10 м (в отличие от глубины более 25 м), у особей этого вида наблюдается приуроченность стадий репродукции к определенным сезонам года.
- У губок вида *Trochospongilla* sp. из открытой литорали Байкала ежегодно происходит регрессия тканей, наибольшая репродуктивная активность наблюдается летом, ранние ооциты формируются в конце осени. Такие особенности жизненного цикла свойственны спонгиллидам, обитающим в мягком климате, что подтверждает правильность отнесения исследованных нами губок к сем. Spongillidae.

**Теоретическая и практическая значимость.** Методы количественного учета и данные по распределению губок, в совокупности со сведениями об их жизненных циклах, могут служить основой для мониторинга этой группы, как составной части бентосных сообществ. Материалы диссертационной работы могут быть использованы при проведении таксономической ревизии губок Байкала, при чтении курсов лекций по гидробиологии, экологии, байкаловедению в ВУЗах.

**Апробация работы.** Результаты исследований были представлены в виде тезисов, устных и стендовых докладов на Всероссийской научной конференции «Современные аспекты экологии и экологического образования» (Казань, 2005); Международной конференции «Aquatic ecology at the dawn of XXI century» (Saint-Petersburg, 2005); Международном симпозиуме «Speciation in Ancient Lakes», SIAL 5 (Ohrid, 2009); Международной конференции VIII World Sponge Conference (Girona, 2010); Международном симпозиуме «Speciation in Ancient Lakes», SIAL 6 (Bogor, 2012).

**Публикации.** По материалам диссертации опубликовано 10 научных работ, из них – 2 статьи в изданиях, рекомендованных ВАК, 2 статьи в зарубежном издании, 1 глава в коллективной монографии и 5 тезисов в материалах конференций.

**Структура и объем диссертации.** Диссертация состоит из введения, 5 глав, выводов и списка литературы и 1 приложения. Работа изложена на 121 странице, содержит 33 рисунка и 9 таблиц. Список цитируемой литературы содержит 170 работ, из них 95 на иностранных языках.

**Благодарности.** Автор глубоко признателен своему руководителю д.б.н. О.А. Тимошкину за постановку темы и руководство в работе над диссертацией. Особую благодарность автор выражает научному консультанту к.б.н. С.М. Ефремовой за неоценимую помощь на всех этапах работы. Автор благодарен сотрудникам лаборатории биологии водных беспозвоночных ЛИН СО РАН д.б.н. Т.Я. Ситниковой, д.б.н. Н.А. Бондаренко, к.б.н. Н.А. Рожковой, к.б.н. И.В. Механиковой, к.б.н. Н.В. Максимовой, к.б.н. Е.П. Зайцевой, к.б.н. А.Е. Побережной, к.б.н. А.А. Широкой за ценные консультации и всестороннюю поддержку, аквалангистам И.В. Ханаеву, К.М. Иванову, С.И. Петрову за сбор проб, К.П. Букшуку за разработку программы «SpongeArea», а также всем участникам экспедиции «МИРЫ на Байкале» за предоставленный материал.

## **СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ**

### **ГЛАВА 1. КРАТКАЯ ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ СПОНГИОФАУНЫ БАЙКАЛА**

Приведена краткая история изучения спонгиофауны Байкала, взгляды на ее происхождение, состояние изученности распределения и жизненных циклов байкальских губок.

### **ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ**

Основная часть материала собрана на междисциплинарном полигоне у м. Березовый, расположенном к северу от пос. Листвянка. В диапазоне глубин 1,5–14 м в 2001–2004 гг. были отобраны 550 образцов губок для изучения видового состава, вертикального распределения и жизненных циклов. В 2008–2010 гг. в ходе экспедиции «МИРЫ на Байкале» в разных районах озера Байкал были отобраны 103 пробы губок с глубины 70–1450 м, по которым проанализировали вертикальное и горизонтальное распределение губок. В работе использована схема вертикального зонирования А.Я. Базикаловой (1945), включающая переходную (70–300 м), профундальную (300–500 м) и абиссальную (глубже 500 м) зоны. Фиксацию проводили жидкостью Буэна или 70% этанолом. Для определения видов были подготовлены препараты скелета и спикул. Для изучения жизненных циклов были изготовлены серии срезов 151 экземпляра губок. Препараты делали по методике С.М. Ефремовой (2004) и по

оригинальным методикам, исследование проводили под оптическим бинокулярным микроскопом Olympus CX-21 и стереоскопическим микроскопом МБС-10. Спикулы измеряли с помощью окулярного микрометра (20–40 спикул у каждого экземпляра). Фотографии сделаны с помощью окулярной камеры TourCam 5.1. Для количественного учета губок с помощью подводного фотоаппарата NIKONOS-V на полигоне Березовый были сделаны фотографии дна (635 снимков). Для изучения микрораспределения поднятые аквалангистом камни фотографировали со всех сторон фотоаппаратом Canon Eos 50D (371 снимок). Определение площади проективного покрытия губкой субстрата проводили с помощью оригинальной программы «SpongeArea» (разработчик К.П. Букшук). Статистический анализ выполнен с использованием программ MS Excel 2007 и Statistica 8.0.

### **ГЛАВА 3. ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ СПОНГИОФАУНЫ ОЗЕРА БАЙКАЛ**

#### **3.1. Распределение спонгиофауны переходной, профундальной и абиссальной зон озера Байкал**

Целенаправленных исследований глубоководной спонгиофауны Байкала ранее не проводилось. Спорадические сведения приведены в работах С.М. Ефремовой (2001) и Е.В. Вейнберг (2005).

##### **3.1.1. Морфологическое разнообразие спикул *B. intermedia* переходной, профундальной и абиссальной зон**

В пределах вида *B. intermedia* выделяют подвид *B. intermedia profundalis* (Rezvoj, 1936). Это единственный таксон байкальских губок, распространение которого приурочено к большим глубинам (Ефремова, 2001). Морфология подвида была описана на основании ограниченного материала (7 особей) (Резвой, 1936; Вейнберг, 2005). От номинативного подвида он отличается по длине и форме спикул. Спикулы *B. intermedia profundalis* – исключительно стронгилы длиной не менее 324–330 мкм с точечными шипиками на концах. Для *B. intermedia intermedia* характерны оксы и стронгилы с крупным шипиком (реже – с точечными шипиками) на конце, длина спикул не превышает 266–297 мкм (Резвой, 1936; Вейнберг, 2005). Согласно этим данным, форма спикул у двух подвидов может быть сходной, но диапазоны длин спикул двух форм не перекрываются, а значит, могут применяться для их идентификации.

Нами был проведен морфометрический анализ 65 особей *B. intermedia*, собранных в диапазоне глубин 70–1450 м. В основу анализа были положены два признака: форма и длина спикул. Разделения губок на две группы по длине спикул отмечено не было. Сочетание признаков в ряде случаев было неоднозначным: самые длинные спикулы не всегда имели форму, типичную для *B. intermedia profundalis*, и наоборот. Спикулы некоторых губок имели промежуточные между подвидами форму или длину. Таким образом, было показано, что двух указанных признаков недостаточно для разделения внутривидовых таксонов *B. intermedia*. Примерно треть изученных особей нельзя было отнести к тому или иному подвиду, поэтому мы были вынуждены условно разделить все многообразие форм на три морфотипа (таблица 1). Такое разделение позволило более полно изучить пространственное распределение различных форм *B. intermedia*.

Таблица 1

Характеристика трех морфотипов *B. intermedia* (диапазоны длин спикул взяты согласно Е.В. Вейнберг (2005)).

	Форма спикул	Длина спикул	Соответствующий морфотипу подвид
Морфотип Д (длинные спикулы)	Исключительно стронгилы с точечными шипиками на концах	Более 324 мкм	<i>B. intermedia profundalis</i>
Морфотип К (короткие спикулы)	Оксы или стронгилы с крупными шипиком на конце	Менее 297 мкм	<i>B. intermedia intermedia</i>
Морфотип П (промежуточный)	Промежуточное состояние одного или обоих признаков		Не выделен

### 3.1.2. Вертикальное распределение спонгиофауны переходной, профундальной и абиссальной зон озера Байкал

На глубине 70–1450 м нами были найдены представители пяти видов сем. Lubomirskiidae: *Baikalospongia fungiformis*, *B. intermedia*, *B. martinsoni*, *Lubomirskia abietina*, *Swartschewskia papyracea* и несколько экземпляров губок, которые по сочетанию морфологических признаков не могли быть отнесены ни к одному из известных видов. Вид *B. intermedia* доминировал (относительное обилие – 64 %). Довольно часто встречались виды *B. fungiformis* (14 %) и *B.*



*martinsoni* (10 %). Остальные виды были представлены единичными экземплярами. Были уточнены представления об ареале пяти видов. Максимальная глубина обитания *S. papyracea* увеличилась незначительно: с 80 до 120 м. *B. martinsoni* была найдена на глубине 281 м, что на 110 м глубже, чем когда-либо ранее. Более чем на 500 м увеличилась известная граница распространения видов *B. fungiformis* (до 1100 м) и *B. intermedia* (до 1450 м). Самая большая разница между ранее известной и выявленной нами максимальной глубиной обитания – почти 700 м – отмечена для вида *L. abietina* (930 м). Ранее этот вид считался преимущественно литоральным и сублиторальным (Ефремова, 2001; Вейнберг, 2005). В литературе есть лишь косвенные свидетельства о нахождении *B. fungiformis* в абиссальной зоне (Ефремова, 2001; Вейнберг, 2005), в профундальной зоне этот вид ранее не находили. В наших сборах присутствуют 3 особи *B. fungiformis* из профундали и 3 особи из абиссали. Это доказывает, что его ареал включает обе указанные зоны. Выяснено, что *B. intermedia* – единственный вид, встречающийся на глубинах свыше 1100 м. По всей видимости, нижняя граница его распространения совпадает с максимальными глубинами Байкала. Было проанализировано распределение трех морфотипов *B. intermedia* по глубинам. Губки морфотипа К преобладают на глубине до 500 м (относительное обилие более 75 %), а отдельные экземпляры были найдены и глубже (до 1034 м). Морфотип П встречен во всем диапазоне отбора проб – от 100 до 1450 м (35 %). Морфотип Д отмечен только на глубинах более 500 м (около 50 % всех особей), максимальная глубина находки – 1364 м. Таким образом, предпочитаемые глубины обитания губок морфотипов К и Д практически не перекрываются, чего нельзя сказать о морфотипе П.

### **3.1.3. Горизонтальное распределение абиссальной и профундальной спонгиофауны озера Байкал**

В абиссальной зоне озера были найдены губки видов *L. abietina*, *B. fungiformis* и *B. intermedia* (рис. 1). Для вида *L. abietina* выявлено только одно местонахождение – залив Бегул (Средний Байкал). *B. fungiformis* и *B. intermedia* отмечены в абиссали Южной и Центральной котловин. Вид *B. intermedia* представлен всеми тремя морфотипами, которые встречались как по отдельности, так и вместе в различных сочетаниях. Географической изоляции морфотипов не наблюдается. Всего было выявлено 14 новых мест находок губок в абиссали озера: одно местонахождение для *L. abietina*, 3 – для *B.*

*fungiformis* и 10 – для *B. intermedia*. В пробах из профундали присутствовали губки видов *B. fungiformis* и *B. intermedia*. Вид *B. fungiformis* был отмечен в Южной котловине. *B. intermedia* в этой зоне была найдена только в одном месте – в бухте Фролиха. Это единственный вид губок, найденный в указанной точке. Большинство особей было отнесено к морфотипу К (9 особей из 10), одна особь была определена как морфотип П.

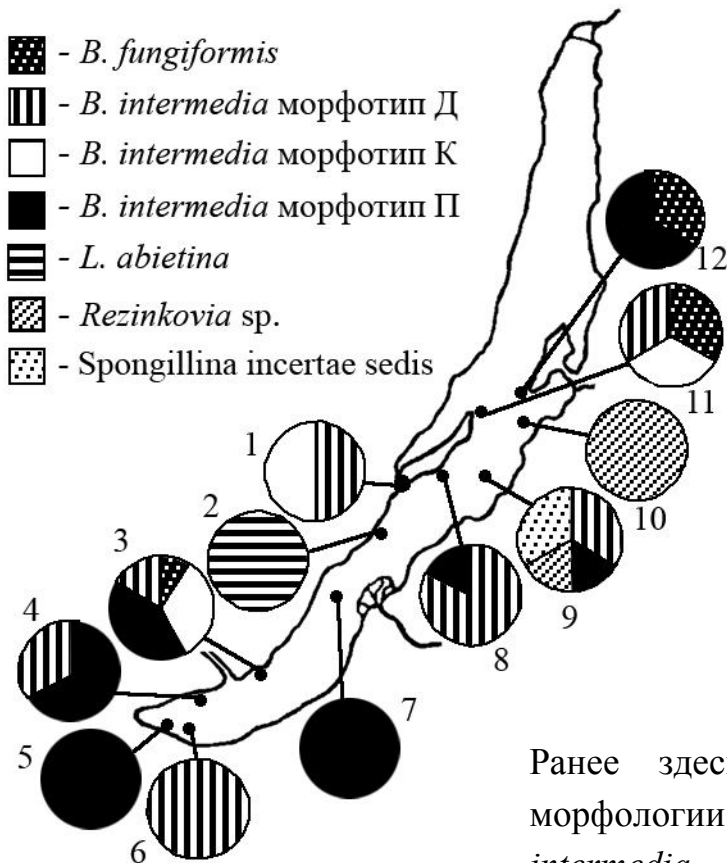


Рисунок 1. Горизонтальное распределение губок в профундали и абиссали озера Байкал. 1 – пр-в Ольхонские ворота; 2 – з-в Бегул; 3 – пос. Б. Коты; 4 – м. Толстый; 5 – г. Байкальск; 6 – Мурунская банка; 7 – Посольская банка; 8 – м. Ухан; 9 – р. Турка; 10 – м. Горевой утес; 11 – м. Шунтэ; 12 – Баргузинский з-в.

Ранее здесь уже находили губки, по морфологии соответствовавшие *B. intermedia intermedia* (Ефремова, 1995) (морфотип К в нашем исследовании).

Бухта Фролиха характеризуется специфическими условиями обитания: на глубине 420 м здесь обнаружен подводный гидротермальный источник (Голубев, 1978). К нему приурочено богатое бентосное сообщество, одним из значимых компонентов которого являются губки (Ефремова и др., 1995; Zemskaya et al., 2012). Функционирование гидротермального биоценоза основано на метане, который интенсивно вовлекается бактериями в процесс хемосинтеза (Кузнецов и др., 1991). Находка характерной для мелководья формы *B. intermedia* – не единственный случай обнаружения в области фролихинского вента гидробионтов, обычно обитающих на гораздо меньших глубинах. Здесь также были найдены типичные для сублиторали виды олигохет (Кайгородова, 2012) и вид сем. Acroloxidae, представителей которого ранее не встречали глубже 36 м (Sitnikova et al., 1993). Моллюски и губки содержали

симбиотические метанотрофные бактерии, что указывает на их принадлежность к трофической цепи, основанной на хемосинтезе (Ефремова и др., 1995; Zemskaya et al., 2012; Sitnikova, Shirokaya, 2013). По-видимому, всем перечисленным группам беспозвоночных, включая губок, свойственна одинаковая адаптивная стратегия, выраженная в приобретении симбиотических связей с хемосинтетическими бактериями, что позволило освоить этот биотоп.

### **3.2. Вертикальное распределение литоральных и сублиторальных губок Южного Байкала (на примере полигона Березовый)**

Видовой состав спонгиофауны полигона Березовый включает представителей эндемичного для озера Байкал сем. *Lubomirskiidae* и космополитного сем. *Spongillidae*. Любомирскииды представлены на полигоне десятью видами: *Baikalospongia bacillifera* (Dybowski, 1880), *B. fungiformis* (Makuschok, 1927), *B. intermedia*, *B. martinsoni* Efremova, 2004, *B. recta* Efremova, 2004, *Lubomirskia abietina* (Swartschewsky, 1902), *L. fusifera* Soukatschoff, 1895, *L. baicalensis*, *L. incrustans* Efremova, 2004, *Swartschewskia papyracea* (Dybowski, 1880). Все собранные на полигоне спонгиллиды были определены как *Trochospongilla* sp. sensu Efremova – единственный вид этого семейства, который встречается в открытом Байкале (Ефремова, 2001).

#### **3.2.1. Вертикальное распределение губок сем. *Lubomirskiidae***

Наименьшее видовое разнообразие (два вида: *L. incrustans* и *B. intermedia*) наблюдали в диапазоне глубин 1,5–2,5 м. Начиная с глубины 3 м, к этим двум видам добавляются *S. papyracea* и *B. martinsoni*, которые достаточно редки. Глубже 7 м обитают представители всех видов губок, отмеченных на полигоне Березовый. *L. incrustans* впервые найдена на глубине менее 3 м, *B. martinsoni* – менее 8 м.

#### **3.2.2. Вертикальное распределение губок сем. *Spongillidae***

Относительное обилие *Trochospongilla* sp. сильно различалось на разных глубинах. 95 % всех губок этого вида были собраны на глубине 3–4 м. Почти полное отсутствие губок на глубине 1,5–2,5 м и 7–10 м может объясняться особенностями грунта, гидродинамики и температурного режима.

### 3.3. Количественный учет спонгиофауны двумя экспериментальными методами (на примере полигона Березовый)

Был проведен количественный учет губок двумя новыми для Байкала методами: методом тотальной подводной фотосъемки поверхности дна и методом фотосъемки поднятых со дна отдельных камней. На бóльшей части кадров, полученных в процессе фотосъемки, губка отсутствовала. Было проведено сравнение частот встречаемости губки на разных глубинах. Частота встречаемости губок на глубине 1,5–4 м была меньше, чем на глубине 7–14 м (28–29 % и 42–51 % соответственно). Значимость различий подтверждена критерием  $\chi^2$  Пирсона ( $\chi^2 = 21,1611$  с  $p_{\text{двуз}} < 0,0001$ ). Наоборот, на кадрах, полученных при фотографировании отдельных камней, губка отсутствовала крайне редко. Из 59 проанализированных камней только два не имели губки ни на одной из поверхностей, и у 13 камней отсутствовала губка на верхней поверхности. Сравнение частот встречаемости губки на верхней поверхности камней не выявило значимых отличий между глубинами (критерий Пирсона  $\chi^2 = 2,8444$ ,  $p_{\text{двуз}} > 0,20$ ). Причина этих различий может быть методической. При фотосъемке отдельных камней учитывается только наиболее подходящий для губок субстрат – камни, тогда как подводная фотосъемка охватывает все типы грунтов. На глубине 1,5–4 м камни перемежаются полями дресвы и песка. На глубине 7–14 м грунт представлен скальными выходами и каменными обломками и практически полностью пригоден к заселению губками. Возможно, именно поэтому метод фотосъемки отдельных камней не выявил различий между станциями.

Одним из недостатков метода подводной фотосъемки является то, что он учитывает только обрастания на верхней поверхности (Ткаченко, 2005). Актуален вопрос, можно ли оценить общее обилие спонгиофауны, имея в своем распоряжении лишь эту информацию. Фотографирование отдельных камней позволяет учитывать количество губки на всех поверхностях. Впервые для Байкала нами было проведено исследование микрораспределения губки на поверхности камня. Были найдены различия в заселении разных сторон камня. На всех исследованных глубинах нижняя поверхность камней обрастала в меньшей степени. Значимых различий в обрастании боковой и верхней сторон выявлено не было. Для сравнения использовали критерий Вилкоксона. Данная закономерность не зависела от места отбора проб. Кроме этого мы сравнили количественные показатели спонгиофауны на трех глубинах (1,5–2,5 м, 3–4 м, 7–10 м) по двум критериям. Первый – процентное покрытие губкой всей

поверхности камня, второй – процентное покрытие губкой только верхней поверхности камня. Следовательно, второй критерий отражал те данные, которые были бы получены при подводной фотосъемке. Медиана значений процентного покрытия камня губкой на глубине 1,5–2,5 м составила 3,8 % на верхней поверхности и 6,8 % на всех поверхностях. На глубине 3–4 м эти величины составили 31,8% и 24,9 %, на глубине 7–10 м – 36,6 % и 22,1 % соответственно. Множественное сравнение средних рангов всех групп показало, что количественные показатели обрастания камня губкой значимо меньше на глубине 1,5–2,5 м, между глубинами 3–4 м и 7–10 м значимых различий нет. Статистический анализ с использованием ранговой корреляции Спирмена выявил наличие корреляции между процентным покрытием камня губкой на верхней поверхности и на всех поверхностях. На глубине 1,5–2,5 м и 7–10 м наблюдали умеренную корреляцию ( $r = 0,6$  и  $r = 0,7$  соответственно) при достигнутом уровне значимости  $r_{дуз} < 0,05$ . На глубине 3–4 м была выявлена сильная корреляция ( $r = 0,95$ ,  $r_{дуз} < 0,0001$ ). Следовательно, по обрастанию верхней поверхности камня можно косвенно судить об обрастании камня в целом. Полученные результаты свидетельствуют о том, что метод подводной фотосъемки достоверно отражает особенности макрораспределения губок. Главное достоинство этого метода в том, что он позволяет изучать закономерности распределения спонгиофауны, оставляя бентосные сообщества интактными. Такой подход весьма актуален для байкальских губок, которые отличаются малыми скоростями роста и большой продолжительностью жизни (Гомбрайх, 1987).

#### **ГЛАВА 4. РЕПРОДУКЦИЯ БАЙКАЛЬСКИХ ГУБОК НА МАЛЫХ ГЛУБИНАХ**

Существует ряд работ, посвященных процессам полового размножения любомирскийид (Гуреева, 1968, 1969, 1972; Ефремова, 1982; Хамидех, 1991, и др.), однако исследователи не ставили задачу изучения влияния на репродукцию сезона года или глубины обитания. Изучение репродуктивного цикла в течение всего года было проведено только у *Lubomirskia baicalensis* (Ефремова, 1981). Работы, рассматривающие изменение репродуктивного цикла у представителей одного вида, обитающих на разных глубинах, отсутствуют. Также до начала наших исследований не было никакой информации о размножении *Trochospongilla* sp. из открытого Байкала.

Для изучения репродукции на малых глубинах нами были проанализированы губки четырех видов, собранные в разные сезоны года на полигоне у мыса Березовый: *Trochospongilla* sp. (глубина 3–4 м), *Swartschewskia papyracea* (глубина 3–4 м и 7–10 м), *L. incrustans*, *Baikalospongia intermedia* (глубина 1,5–2,5 м, 3–4 м, 5–10 м).

У губок вида *Trochospongilla* sp. были обнаружены различные репродуктивные элементы. Зародыши присутствовали в тканях губки, собранной в феврале. В июне были отмечены процессы сперматогенеза, ранние и поздние ооциты, готовая к выходу личинка. Наличие гамет и зрелых личинок доказывает, что *Trochospongilla* sp. может размножаться половым путем в условиях открытого Байкала. Наибольшее разнообразие репродуктивных элементов было отмечено в летние месяцы. Ранние ооциты наблюдали в марте, октябре и ноябре. Наличие ранних ооцитов в тканях губки поздней осенью нетипично для спонгиллид, обитающих в умеренном климате (Резвой, 1936). Однако это явление описано у представителей вида *Ephydatia fluviatilis* (L., 1758), обитающих в мягких климатических условиях и не отмирающих на зиму (Van de Vyver, Willenz, 1975; Corriero et al., 1994). Таким образом, репродуктивный цикл *Trochospongilla* sp. демонстрирует черты сходства со спонгиллидами из водоемов, где условия жизни зимой не являются экстремальными.

У особей вида *S. papyracea*, собранных на глубине 3–4 м в июне, были отмечены ранние и поздние ооциты, сперматоциты. Губка, собранная в конце августа, содержала зародыши. Собранные в апреле на глубине 7–10 м особи *S. papyracea* не содержали половых продуктов. В тканях губок, собранных на этой глубине в сентябре, присутствовали зародыши. Согласно полученным данным, период полового размножения *S. papyracea* на глубине 3–10 м приурочен к летне-осеннему сезону: гаметогенез и, вероятно, оплодотворение происходят в июне, в августе – сентябре протекает дробление зародышей, в начале весны репродуктивные элементы отсутствуют. Особи *S. papyracea*, обитающие на глубинах более 25 м, находятся в состоянии непрерывного полового размножения в течение всего года (Ефремова, 1982). Таким образом, результаты наших исследований свидетельствуют о значительных различиях репродуктивного цикла мелководных и глубоководных *S. papyracea* в сезонном аспекте.

Образцы *L. incrustans* и *B. intermedia* с глубины 1,5–2,5 м не содержали никаких репродуктивных элементов во все исследованные месяцы. На глубине

3–4 м у губок этих видов были найдены только ранние ооциты. Их наличие не было приурочено к определенному сезону года. В 60 % особей вида *B. intermedia* (n = 38) и 80 % особей вида *L. incrustans* (n = 36) репродуктивные элементы отсутствовали. Из пяти особей вида *L. incrustans*, собранных на глубине 5–6 м, одна особь содержала ранние ооциты и одна – готовые к выходу личинки. Обе губки с репродуктивными элементами были собраны в конце февраля. С глубины 7–10 м были проанализированы три экземпляра *B. intermedia*, в одном из которых были найдены зрелые ооциты (сентябрь). Наши данные свидетельствуют о том, что на глубине 1,5–2,5 м у *L. incrustans* и *B. intermedia* гаметы не формируются. На глубине 3–4 м у особей этих видов ооциты образуются, но не получают дальнейшего развития. Соответственно, нельзя говорить о полном цикле полового размножения у *L. incrustans* и *B. intermedia*, населяющих глубины 1,5–4 м. На глубинах более 5 м происходит формирование и развитие гамет и эмбрионов, приводящее к выходу личинок. Виды *L. incrustans* и *B. intermedia* – наиболее часто встречающиеся в диапазоне глубин 1,5–4 м. Значит, заселение этой зоны глубин происходит за счет заноса личинок с большей глубины.

Известно, что под влиянием неблагоприятных факторов среды (высокая волновая активность, аноксия, высокое содержание в воде взвесей, антропогенное загрязнение) репродуктивная активность губок может снижаться (Meroz-Fine et al., 2005; Whalan, 2006; Baldaconi et al., 2007; Gaino et al., 2010). На глубине 1,5–4 м в районе полигона Березовый наблюдается высокая гидродинамическая активность (Потемкина и др., 2005), в отличие от глубин свыше 5–6 м. На глубине 1,5–2,5 м нередко наблюдали губки, частично занесенные мелкодисперсным материалом, содержащим частицы грунта и детрита. Эти факторы могут препятствовать осуществлению губкой полного цикла полового размножения на малых глубинах.

В то же время, в тканях губок видов *S. papyracea* и *Trochospongilla* sp., собранных на глубине 3–4 м, присутствовали гаметы и эмбрионы на различных стадиях развития. Эти два вида селятся почти исключительно на нижней поверхности камней, которая является наиболее благоприятным биотопом в условиях повышенного волнения (Cheatum, Harris, 1953; Corriero et al., 1994). Таким образом, *S. papyracea* и *Trochospongilla* sp. оказываются в меньшей степени подвержены воздействию высокой гидродинамической активности. Возможно, именно поэтому они способны осуществлять завершённый процесс половой репродукции на малых глубинах.

По сведениям С. Хамидеха (1991), в летние месяцы зрелые личинки часто встречаются в тканях различных видов рода *Baikalospongia*, но отсутствуют у *L. incrustans*. На основании этого им было сделано предположение о различии репродуктивных циклов у представителей родов *Lubomirskia* и *Baikalospongia*. Сроки формирования личинок *L. incrustans* ранее не были известны. Согласно результатам наших исследований, период формирования личинок у *L. incrustans* приходится на февраль, что примерно совпадает таковым у *L. baicalensis* (Ефремова, 1981). Эти сведения подтверждают гипотезу С. Хамидеха.

## ГЛАВА 5. ОСОБЕННОСТИ ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА *TROCHOSPONGILLA* SP.

Представители рода *Trochospongilla* присутствовали в пробах в течение всего года, в том числе и в подледный период. Следовательно, *Trochospongilla* sp. не отмирает на зиму в открытом Байкале, а продолжительность жизни этих губок более одного года. Было выявлено, что тканевая организация *Trochospongilla* sp. различна в разные сезоны года. Для образцов, собранных в летние месяцы, характерна ткань с развитой ирригационной системой. Наблюдается большое количество хоаноцитных камер, отводящие и приводящие каналы, выстланные эндопинакоцитами. В мезохиле присутствуют разные типы клеток (рис. 2А). В октябре и ноябре наблюдается процесс постепенного разрушения ирригационной системы. Каналы редки, обычно они ограничены только слоем коллагена. Большинство хоаноцитных камер разрушено, хоаноциты собраны в цепочки или свободно лежат в мезохиле. Доминирующим типом клеток становятся архециты, которые содержат большое количество фагосом (рис. 2В). В конце февраля ткань губок состоит почти исключительно из архецитов (рис. 2С). В конце марта – начале апреля архециты все еще многочисленны, но также встречаются кластеры хоанобластов с митотически делящимися клетками. Формируются новые жгутиковые камеры (рис. 2D).

Изменения строения тканей в зависимости от времени года наблюдали у всех исследованных особей *Trochospongilla* sp. в течение нескольких лет исследований. Следовательно, можно говорить о ежегодной глубокой реорганизации структуры тела спонгиллид открытого Байкала, известных под названием регрессии тканей (обзор: Simpson, 1968, 1984; Van de Vyver, Willenz,



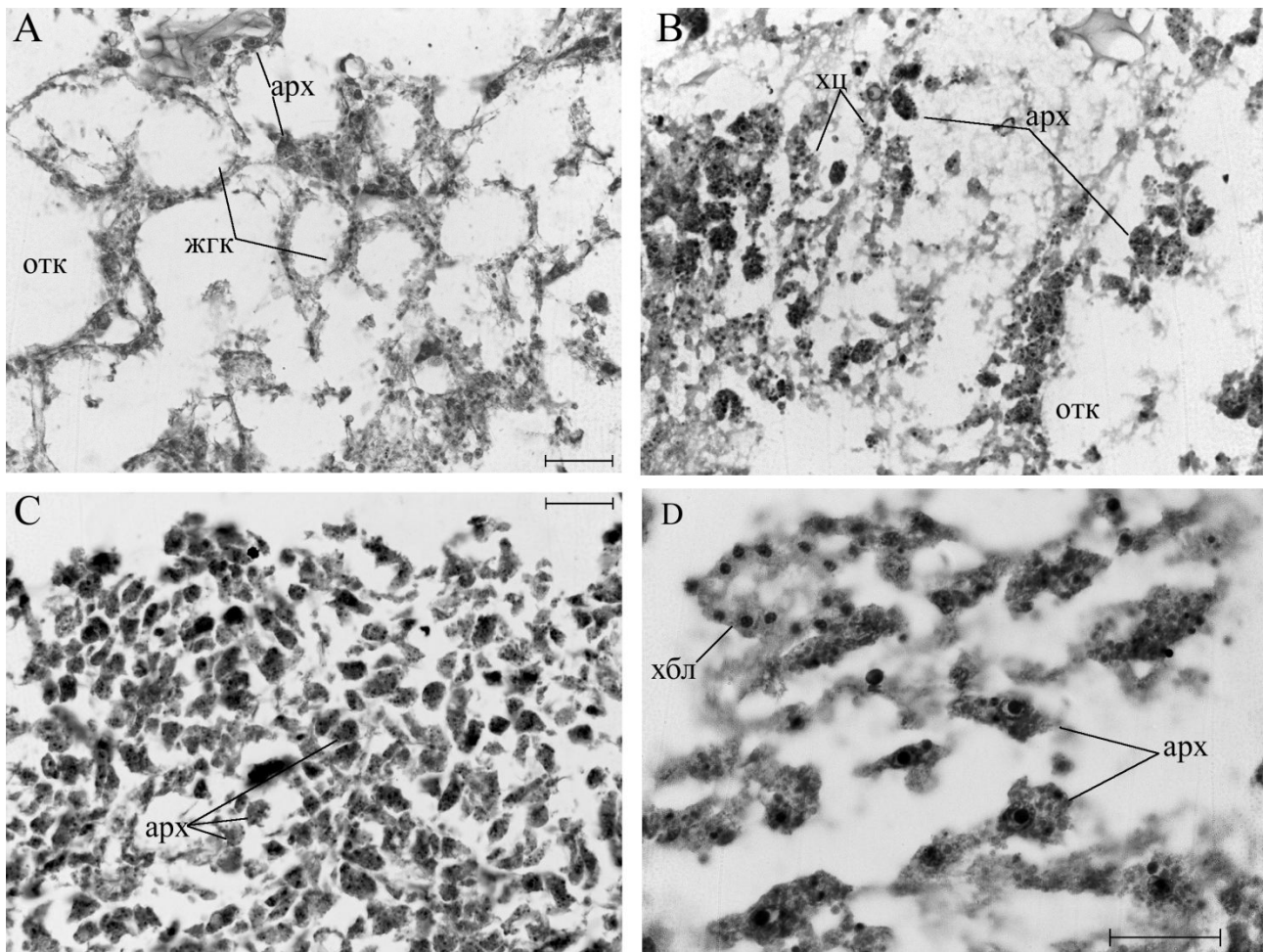


Рис. 2. Структура ткани *Trochospongilla* sp. в различные сезоны года (арх – археоциты; жгк – жгутиковые камеры; отк – отводящие каналы; хц – хоаноциты из разрушившихся жгутиковых камер; хбл – хоанобласты). А – ткань с нормальной структурой, сбор 26.06.2003 г.; В – начало регрессионных процессов, сбор 18.11.2002 г.; С – ткань после завершения регрессии, сбор 26.02.2003 г.; D – начало восстановления ткани, сбор 26.03.2003 г.. Масштаб: А–С 30 мкм, D 20 мкм.

1975). Ранее тканевая регрессия не была описана у губок из озера Байкал. Напротив, имеются сведения, что у байкальской *L. baicalensis* структура тканей зимой практически не изменяется (Ефремова, 1981). В наших сборах присутствовали любомирскииды, которые были отобраны в одно время и в той же точке, что и спонгиллиды. Гистологический анализ любомирскиид, собранных в разные сезоны года, не выявил признаков регрессии тканей. В зимние месяцы ткани имели нормальное строение с развитой ирригационной системой.

Для Байкала характерен подледный максимум развития фитопланктона, жгутиконосцев, инфузорий. Оседая на дно, они служат пищей для бентосных беспозвоночных (обзор: Оболкина и др., 2009). Порционное оседание ледового и подледного планктона начинается в конце марта (Бондаренко, Логачева, 2009), что совпадает с началом регенерации тканей *Trochospongilla* sp. Нет оснований полагать, что в состоянии тканевой регрессии губка может активно питаться (Van de Vyver, Willenz, 1975), и увеличение количества кормовых ресурсов само по себе вряд ли может инициировать регенерацию. Однако спонгиллиды могут очень гибко адаптироваться к разным условиям обитания (Pronzato, Manconi, 1994; Gaino et al., 2003). Возможно, жизненный цикл байкальских *Trochospongilla* sp. изменился таким образом, что восстановление тканей и последующее размножение оказались приурочены к периоду обилия пищевых ресурсов.

Вопрос о таксономическом положении байкальской *Trochospongilla* sp. sensu Ефремова, 2001 на сегодняшний день остается дискуссионным. По морфологическим признакам С.М. Ефремова (2001) отнесла эти губки к роду *Trochospongilla* сем. Spongillidae. По результатам анализа ITS-спейсерного участка рРНК они кластеризуются вместе с видами рода *Baikalospongia* и, следовательно, должны быть отнесены к сем. Lubomirskiidae (Ицкович, 2005). По сезонным аспектам репродукции и ежегодной регрессии тканей эти губки сходны с особями вида *E. fluviatilis*, обитающими в мягком климате (Van de Vyver, Willenz, 1975; Corriero et al., 1994). С другой стороны, эти же черты отличают их от любомирскиид, которым не свойственна регрессия тканей. Таким образом, особенности жизненного цикла изученной нами группы губок подтверждают правильность их отнесения к сем. Spongillidae.

### ВЫВОДЫ:

1. Морфометрический анализ спикул губок вида *B. intermedia*, собранных в диапазоне глубин 70–1450 м, показал, что применявшихся ранее признаков формы и длины спикул недостаточно для дифференциации внутривидовых таксонов: между подвидами *B. intermedia profundalis* и *B. intermedia intermedia* существует ряд переходных форм.

2. Получены новые сведения о распределении трех видов губок на глубинах 70–1450 м. Доказано, что ареал *B. fungiformis* включает абиссальную и профундальную зоны Байкала, а *L. abietina* следует считать эврибатным видом. Относительное обилие губок вида *B. intermedia* составило 64 % в диапазоне

глубин 70–1100 м, глубже 1100 м был отмечен только этот вид. Губки подвида *B. intermedia intermedia* в основном встречались до глубины 500 м, *B. intermedia profundalis* – только глубже 500 м. Переходные формы были найдены во всем диапазоне отбора проб.

3. Проведен количественный учет спонгиофауны в диапазоне глубин 1,5–14 м новыми для Байкала методами: макрофотосъемка отдельных камней и подводная фотосъемка. По данным обоих методов выявлены диапазоны глубин с минимальными и максимальными количественными показателями спонгиофауны: 1,5–2,5 м и 7–10 м соответственно.

4. Изучение репродукции губок в открытой литорали Южного Байкала вблизи верхней границы их ареала показало, что на глубине 1,5–2,5 м у *L. incrustans* и *B. intermedia* гамет не формируются. На глубине 3–4 м образуются ооциты, которые не получают дальнейшего развития. Таким образом, в диапазоне глубин 1,5–4 м не наблюдается завершения цикла полового размножения. Глубже 5 м у этих видов происходит формирование и созревание гамет, приводящее к выходу личинок. Следовательно, заселение зоны глубин 1,5–4 м происходит за счет заноса личинок с большей глубины.

5. С учетом имеющихся данных, можно утверждать, что репродуктивная активность *S. papyracea* в течение года зависит от глубины обитания. На глубине 3–10 м (в отличие от глубин более 25 м), наблюдается приуроченность этапов полового размножения к определенным сезонам.

6. Изучена биология единственного вида спонгиллид, обитающего в открытом Байкале – *Trochospongilla* sp. sensu Efremova. Установлено, что эти губки не отмирают на зиму и могут размножаться половым путем в открытой литорали озера. Они ежегодно переживают регрессию тканей: редукцию ирригационной системы и смену клеточного состава осенью и их последующее восстановление весной.

7. Выявленные нами черты жизненного цикла *Trochospongilla* sp. sensu Efremova (ежегодная регрессия тканей, высокая репродуктивная активность летом, формирование ооцитов в конце осени) также свойственны спонгиллидам, обитающих в мягком климате. Это подтверждает правильность отнесения исследованной нами группы к сем. Spongillidae.

## СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

### Статьи в рецензируемых журналах, рекомендованных ВАК

1. Семитуркина Н. А. (Букшук Н.А.) Новые сведения о биологии спонгиллид (Spongia: Spongillidae) открытого Байкала / Н.А. Семитуркина (Н.А. Букшук), С.М. Ефремова, О.А. Тимошкин // Известия ИГУ. Серия «Биология. Экология». – 2011. – Т. 4, вып. 1. – С. 73–80.

2. Букшук Н.А. Особенности морфологии и вертикального распределения *Baikalospongia intermedia* (Spongia: Lubomirskiidae) в глубоководной зоне озера Байкал / Н.А. Букшук, О.А. Тимошкин // Известия ИГУ. Серия «Биология. Экология». – 2013. – Т. 6, № 2. – С. 128–131.

### Прочие статьи

3. Suturin A.N. Biogeochemical Processes on the Stony Littoral – Unlimited Element and Nutrient Source for Baikal Ecosystem / A.N. Suturin, O.A. Timoshkin, L.F. Paradina, L.S. Kravtsova, N.A. Rozhkova, N.N. Kulikova, Ye.V. Saibatalova, **N.A. Semiturkina (Bukshuk N.A)** // Berliner Palaeobiologische Abhandlungen. – 2003. – V. 4. – P. 129–139.

4. Timoshkin O.A. Rock Preferences and Microdistribution Peculiarities of Porifera and Gastropoda in the Shallow Littoral Zone of Lake Baikal (East Siberia) as Evidenced by Underwater Macrophotograph Analysis / O.A. Timoshkin, A.N. Suturin, N.V. Maximova, **N.A. Semiturkina (Bukshuk N.A.)**, A.N. Galkin, N.N. Kulikova, I.V. Khanaev, P. Roepstorf // Berliner Palaeobiologische Abhandlungen. – 2003. – V. 4. – P. 193–200.

### Главы в коллективных монографиях

5. Семитуркина Н. А. (Букшук Н.А.) Степень изученности биоразнообразия и экологии спонгиофауны озера Байкал с акцентом на разнообразие, особенности экологии и вертикальное распределение губок на полигоне у мыса Березовый / Семитуркина Н. А. (Букшук Н.А.), С.М. Ефремова, О.А. Тимошкин // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна : Водоёмы и водотоки юга Восточной Сибири и Северной Монголии / ред. О.А. Тимошкин. – Новосибирск : Наука, 2009. – Т. 2. – С. 891–901.

### Тезисы докладов

6. **Semiturkina N.A. (Bukshuk N.A.)** Characteristics of the vertical distribution of sponges on the stony littoral of the Southern Baikal / **N.A. Semiturkina (N.A. Bukshuk)**, O.A. Timoshkin // Book of Abstracts of International Conference Aquatic ecology at the dawn of XXI century, Saint-Petersburg, October 3–7, 2005. – P. 83.
7. **Семитуркина Н.А. (Букшук Н.А.)** Особенности вертикального распределения спонгиозной фауны на каменистой литорали Южного Байкала (на примере полигона Березовый) / **Н.А. Семитуркина (Н.А. Букшук)**, О.А. Тимошкин // Материалы Всероссийской научной конференции «Современные аспекты экологии и экологического образования». – Казань, 2005. – С. 292 – 294.
8. **Semiturkina N.A. (Bukshuk N.A.)** First Data on Biology of Shallow-water Spongillidae from Lake Baikal / Semiturkina, N.A., Efremova, S.M., Timoshkin O.A. // Abstracts of the International Symposium Speciation in Ancient Lakes, SIAL 5 / Albrecht C., Kostoski G, Trajanovski S., Wilke T. (eds.). – Ohrid, 2009. – P. 100 – 101.
9. **Semiturkina N.A. (Bukshuk N.A.)** Seasonal fluctuation in tissue structure of long-living Spongillidae from Lake Baikal / Semiturkina N.A., Efremova S.M., Timoshkin O.A. // Book of Abstracts of the VIII World Sponge Conference. – Girona, 2010. – P. 331.
10. Itskovich V.B. Study of the taxonomy and phylogeny of deep-water sponges of Lake Baikal by molecular methods / V.B. Itskovich, **N.A. Semiturkina (N.A. Bukshuk)**, O.V. Kaluzhnaya // Abstracts of the International Symposium «Speciation In Ancient Lakes 6», SIAL 6. – Bogor, Indonesia, 2012. – P. 17.