

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ИНСТИТУТ ЭВОЛЮЦИОННОЙ МОРФОЛОГИИ И ЭКОЛОГИИ
ЖИВОТНЫХ им. А.Н. СЕВЕРЦОВА

на правах рукописи

УДК 595. 142. 271

РЯВСКИЙ
АЛЕКСАНДР ВЛАДИМИРОВИЧ

МНОГОЩЕТИНКОВЫЕ ЧЕРВИ СЕМЕЙСТВА SPIROBIDAE ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ
МОРЕЙ СССР

03.00.08 - Зоология

АВТОРЕФЕРАТ

Диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва - 1987

Диссертационная работа выполнена в Камчатском отделе природопользования Тихоокеанского института географии ДВНЦ АН СССР

Научный руководитель - доктор биологических наук,
профессор В.А. Свешников

Официальные оппоненты - доктор биологических наук В.В. Хлебович
кандидат биологических наук А.Б. Цетлин

Ведущее учреждение - Всесоюзный научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии

Защита состоится "13" октября 1987 г. в 14⁰⁰ часов
на заседании специализированного Совета Д 002.48.02 по защите диссертаций на соискание учёной степени доктора наук при Институте эволюционной морфологии и экологии животных им. А.Н. Северцова АН СССР. 117071, Москва, Ленинский проспект, 33.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения общей биологии АН СССР, Москва, В - 71, Ленинский проспект, 33.

Автореферат разослан "11" сентября 1987 г.

Учёный секретарь
специализированного Совета
кандидат биологических наук

Л.Т. Капралова

Актуальность проблемы. Многощетинковые черви — одна из наиболее многочисленных и широко распространённых групп морских беспозвоночных животных. Хотя полихеты давно уже являются объектом пристального внимания учёных, система многих семейств до сих пор не разработана, а фауна изучена недостаточно. К их числу долгое время относились и Spirogridae. Лишь в последние полтора десятилетия в изучении этого семейства отмечены значительные успехи, главным образом благодаря капитальным исследованиям Ф. Найт-Джонс и Э. Найт-Джонса (Knight-Jones, 1978; 1984; Knight-Jones et al., 1972; 1975; 1979 и др.). Спирорбиды являются эпибионтами различных естественных и искусственных субстратов, живых организмов. Они встречаются во всех частях Мирового океана и заселяют различные его горизонты от литорали до абиссали. В настоящее время известно немногим более ста видов спирорбид.

Представители этого семейства несомненно играют отрицательную

роль в хозяйственной деятельности человека, так как часто одними из первых монополизируют антропогенные субстраты и участвуют в обрастании судов и гидротехнических сооружений. Некоторые виды, поселяясь на промысловых водорослях, например, ламинариях, делают их непригодными для употребления. С другой стороны, эти животные-сидиментаторы зачастую образуют плотные поселения и могут доминировать в сообществах среди других видов полихет. Они могут входить в рацион такой перспективной для промысла группы беспозвоночных

немногочисленные работы, проводившиеся в водах Атлантического океана и тихоокеанского побережья Америки, значительно утратили свою актуальность с тех пор, как стали очевидны ошибки в определении исследуемого материала. Фауна спирорбид морей СССР к настоящему времени также практически не изучена.

Для того, чтобы более полно оценить роль, которую играют спирорбиды в природных сообществах и хозяйственной деятельности человека, научиться вести борьбу с обрастанием спирорбисами гидротехнических сооружений и промысловых водорослей, выращиваемых на водорослеводных хозяйствах, необходимо тщательное изучение фауны спирорбид морей СССР в первую очередь, а также жизненных циклов и экологии массовых видов.

Цель и основные задачи работы. Целью настоящей работы является монографическое описание фауны спирорбид дальневосточных морей СССР и изучение биологии некоторых массовых видов. В соответствии с основной целью решались следующие задачи:

1. Выяснение видового состава спирорбид дальневосточных морей СССР.
 2. Проведение ревизии коллекционного материала Зоологического института АН СССР и Института биологии моря ДВНЦ АН СССР для видов, отмеченных ранее в дальневосточных морях СССР.
 3. Составление ключа для определения спирорбид дальневосточных морей СССР.
 4. Уточнение распространения обнаруженных видов в морях СССР.
 5. Изучение жизненных циклов и экологии некоторых наиболее массовых видов спирорбид, обитавших в наших дальневосточных морях, и применение этих данных для целей систематики.
 6. Изучение морфозкологической изменчивости трубок спирорбид.
- Научная новизна. Впервые описана фауна спирорбид дальневосто-

чных морей СССР с учётом современных представлений о системе этого семейства. Отмечено 2 вида, новых для дальневосточных морей СССР, 6 — новых для фауны СССР. Описано 4 новых для науки вида. Проведена ревизия материала, определённого ранее советскими исследователями. Составлен ключ для определения спирорбид дальневосточных морей СССР по взрослым особям. Приводятся уточнённые сведения о распространении обнаруженных видов в морях СССР.

Впервые получены данные по темпам роста, закономерностям размножения, динамики численности, размерно-возрастной структуре поселений *Neodexiospira pirronica* на литорали Японского моря, некоторые сведения по биологии *Neodexiospira alveolata*. Изучены закономерности поселения *Circeia americana* на раках-отшельниках у побережья Восточной Камчатки.

Впервые подробно рассматривается морфоэкологическая изменчивость трубок *N. pirronica* и некоторых других видов, даётся функциональное объяснение развитию тех или иных черт в строении трубки.

Теоретическое и практическое значение работы. Определитель, составленный в доступной форме, даст возможность специалистам разных профилей проводить точную диагностику изучаемого материала.

Полученные данные по биологии спирорбид позволят более полно представить роль этого семейства в формировании сообществ бентоса и обрастания, в функционировании прибрежных экосистем.

Сведения по биологии *N. alveolata* могут быть использованы для борьбы с обрастанием этим видом ламинарии, выращиваемой на водорослеводных хозяйствах.

На основании сведений по экологии массовых видов спирорбид могут быть разработаны методы экспресс-тестирования новых противообрастающих покрытий.

Выделенные нами морфоэкологические формы позволяют судить об

условиях обитания отдельных фоссильных и рецентных экземпляров некоторых видов спирорбид.

Апробация работы. Основные положения диссертации докладывались и обсуждались на 2-й и 3-й региональных конференциях молодых учёных и специалистов Дальнего Востока по морской биологии (Петропавловск-Камчатский, 1983; Южно-Сахалинск, 1986), на 1-м Всесоюзном координационном совещании по многощетинковым червям (Ленинград, 1983), на научных семинарах лаборатории гидробиологии Камчатского отдела Института биологии моря ИВМц АН СССР (ныне лаборатория биоресурсов шельфа Камчатского отдела природопользования Тихоокеанского института географии ИВМц АН СССР) в 1982 - 1986 гг., на коллоквиумах лаборатории эволюционной морфологии и экологии водных беспозвоночных Института эволюционной морфологии и экологии животных им. А.Н. Северцова АН СССР в 1982, 1986 гг.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 2 печатные работы, 5 работ сдано в печать. Из них 2 работы в соавторстве.

Объём и структура работы. Диссертация изложена на 145 страницах (нумерация сквозная). Состоит из введения, шести глав, выводов, списка литературы и приложения. Работа иллюстрирована 43 рисунками и 4 текстовыми таблицами. Список литературы насчитывает 116 работ, из них 97 на иностранных языках.

ГЛАВА I. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ СПИРОРБИД.

История изучения таксона. Род *Spirorbis* был впервые установлен Ф. Даудином (Daudin, 1800). Р. Чемберлин (Chamberlin, 1919) выделил подсемейство *Spirorbinae*, рассматриваемое в составе семейства *Segruliidae* до 70-х годов нашего столетия. До этого же времени не существовало и единого взгляда на систему спирорбид. Ещё в 19 веке обозначались три точки зрения на структуру этого таксона:

1. Существует единый род *Spirorbis* (Daudin, 1800; Bush, 1904; McCintosh, 1923; Augener, 1926; Dew, 1959 и др.). 2. Существует один род *Spirorbis* с несколькими подродовыми категориями (Caut-leri, Meenil, 1897; Pixell, 1912; Fauvel, 1923; Okuda, 1937; Bergan, 1953; Pettibone, 1956 и др.). 3. Существует несколько самостоятельных родов (Saint-Joseph, 1894; Chamberlin, 1919; Hartman, 1959; Imaizumi, Hartman, 1964; Uchida, 1971 и др.). Ситуация усугублялась тем, что зачастую авторы для выделения одноимённых подродовых или родовых категорий использовали разный набор признаков. Кроме того, постоянно описывались новые виды, а чёткие диагностические критерии разработаны не были.

В 1969 году Дж. Бэйли (Bailey, 1969) была предложена новая система спирорбид, в основу которой она положила отогенетические

признаки (способ вынашивания эмбрионов), считавшиеся ранее второстепенными. Большой шаг вперёд в разработке системы спирорбид был сделан Г. Пиллаи (Pillai, 1970). Им было обосновано выделение на

Международного кодекса зоологической номенклатуры.

Изучение фауны спирорбид северной части Тихого океана. О спирорбидах тихоокеанского побережья Северной Америки упоминается в ряде обстоятельных фаунистических работ (Caulieri, Meunil, 1897; Bush, 1904; Pixell, 1912; Rioja, 1942; Pettibone, 1954; Berkeley, Berkeley, 1952; Hartman, 1969 и др.), однако в них содержится много ошибок. Ф. Найт-Джонс с соавторами (Knight-Jones et al., 1979) провели ревизию сохранившихся материалов, обработали большое количество новых сборов. По их данным у тихоокеанского побережья Северной Америки обитает 30 видов спирорбид.

Сведения по фауне спирорбид побережья Японии весьма неполны (Okuda, 1934; 1937; Imaizumi, Hartman, 1964; Uchida, 1971; 1978; Knight-Jones et al., 1975; 1979 и др.) и отчасти нуждаются в ревизии.

Первые сведения о фауне спирорбид дальневосточных морей СССР

шего столетия стали появляться работы, посвященные изучению биологии отдельных видов спирорбид. Наиболее значительный материал на-

коплен по *Spirorbis spirorbis* (Garbarini, 1933; 1936; Abo, 1943; Bergan, 1953; Knight-Jones, 1951; Silva, 1967; Gee, 1967; Daly, 1978 и др.). Различные аспекты биологии освещаются в работах ряда авторов (Bergan, 1953; Potswald, 1964; 1965; 1967; Gee, 1967; Silva, 1967; Rothlisberg, 1974; Баравеева, 1975 и др.) для таких видов, как *Spirorbis rupestris*, *S. corallinae*, *S. tridentatus*, *S. maironi*, *Jassa pagenstecheri*, *Pileolaria moerchi*, *Jugaria granulata*, *Paradexioveria vitrea*, *Circeis spirillum*, *Neodexioveria* - *veolata*. Однако, к сожалению, в свете исследований Ф. Найт-Джонса и Э. Найт-Джонса стало очевидным во многих случаях неверное определение изучаемого материала, из-за чего часть работ значительно утратила свою актуальность.

Экологическая изоляция спирорбид при выборе субстрата рассматривается как возможный путь симпатрического видообразования в этой группе (Gee, Knight-Jones, 1962; Knight-Jones et al., 1975 и др.), а различия в биологии оказываются иногда решающими при выделении морфологически близких видов, таких, например, как *Spirorbis spirorbis*, *S. inornatus*, *S. corallinae* (Gee, Knight-Jones, 1962; Knight-Jones et al., 1975), *Circeis armoricana*, *C. paguri* (Knight-Jones et al., 1975; Knight-Jones, Knight-Jones, 1977; Al-Ogily, Knight-Jones, 1981).

метки в 1982-1986 гг. Кроме того, для видов, отмеченных ранее в дальневосточных морях СССР, была проведена ревизия всего коллекционного материала Зоологического института АН СССР и Института биологии моря ДВНЦ АН СССР, в результате чего нами был также просмотрен значительный материал из Чукотского, Восточно-Сибирского, Карского, Баренцева, Белого, Балтийского морей и моря Лаптевых.

Всего обработано около 1000 проб и подробно просмотрено около 10 000 экз. Животных при этом извлекали из трубки и готовили тотальные препараты в глицерине или жидкости Фора для изучения под микроскопом. В тех случаях, когда по внешнему виду трубок проба была представлена однородным массовым материалом, детально рассматривали только 5-10 экз. Если результат определения был идентичным, остальных особей также относили к этому виду. При определении материала мы опирались главным образом на работы Ф. Найт-Джонс и Э. Найт-Джонса (Knight-Jones, 1984; Knight-Jones, Knight-Jones, 1977; Knight-Jones et al., 1975; 1979 и др.).

2. Наблюдения за *Neodexiavariga nipponica* проводили в двух бухтах залива Восток (I-я Прибойная и Восток) в заливе Петра Великого с середины июля до конца сентября 1981 г. В закрытой бухте Восток степень прибойности гораздо ниже, чем в бухте I-я Прибойная. В каждой из бухт на определённом участке еженедельно брали выборку в 200 экз., у которых измеряли максимальный диаметр домика и диаметр устья трубки, отмечали особей, вынашивающих эмбрионы. Кроме того, еженедельно отбирали по 100 особей с эмбрионами в выводковой камере. У животных измеряли те же параметры и подсчитывали число эмбрионов. В пределах этих же участков на поверхности камней были выбраны учётные площадки размером $17,25 \text{ см}^2$ в бухте I-я Прибойная и $20,25 \text{ см}^2$ в бухте Восток, картирование которых проводили еженедельно, регистрируя: 1) особей, осевших за неделю,

2) вынашивающих эмбрионы, 3) живых старше 1 недели, 4) погибших за неделю. На каждой учётной площадке в начале наблюдений и 4 недели спустя было замечено по 30 особей, у которых еженедельно измеряли максимальный диаметр домика и диаметр устья.

Наблюдения за *Noedekiovirga alveolata* проводили в бухте Гифовая (зал. Стрелок) на территории ламинариевого хозяйства в августе - сентябре 1981 г. Для исследования плотностей поселения пробы отбирали на 5 участках по направлению от берега к морю с горизонтов 3; 5,5; 8 м. Таломы ламинарии разрезали по диагонали на площадки по $12,5 \text{ см}^2$ и подсчитывали численность спироробиосов на каждой стороне такой площадки. Каждая проба состояла из 100 - 150 площадок. При изучении размерной структуры поселения отбирали по 100 особей с каждого горизонта из смешанной по всем 5 участкам пробы. У отобранных животных измеряли максимальный диаметр домика и отмечали особей, вынашивающих эмбрионы.

3. Материал по *Circeia arctica*, поселяющихся на раков-отшельниках, собран 25 и 26 сентября 1984 г. во время отлива на каменистой литорали Кроноцкого залива (около бывшего посёлка Жуваново) в двух точках, отстоящих друг от друга на расстоянии около 1 км. Собирали безвыборочно всех попадавшихся рако-отшельников. В одной точке собрано 92 экз., в другой - 122. Все они относились к одному из двух видов (*Pagurus hirsutiusculus* или *P. middendorffii*) и обитали в раковинах *Littorina kuzila*, *Musella lima*, *M. freycinetii* и *Vuccinum perobovatum*. У добытых животных измеряли длину карапакса, высоту раковины и определяли пол. Гело рако-отшельников и поверхность раковины были разбиты на различные участки, на каждом из которых подсчитывали число живых *C. arctica* и измеряли максимальный диаметр их домика, а также подсчитывали число эмбрионов в трубке, если они имелись. Раковины нуцеллы и фузциумов

при обработке данных рассматривали совместно, поскольку они имеют довольно сходную морфологию и параметры. На основании проведенных подсчетов и измерений были рассчитаны различные показатели, характеризующие заселенность (процентное содержание особей, заселенных спироробисами) и интенсивность заселения (среднее количество спироробисов, приходящееся на особь или какую-либо её часть) для каждого вида рака-отшельника (раковины) в обеих точках. Некоторые показатели рассчитывались также отдельно для самцов и самок каждого вида рака-отшельника.

4. В разных разделах работы, по мере необходимости, использовали стандартные статистические методы — попарное сравнение отдельных показателей с применением критериев Стьюдента и Фишера, корреляционный и регрессионный анализ (Плохинский, 1967; Терентьев, Ростова, 1977).

ГЛАВА 3. СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ.

Приводится краткое описание внешней морфологии спироробид. Даются ключ для определения взрослых особей спироробид, обнаруженных нами в дальневосточных морях СССР. Далее для каждого вида приводятся сведения по синонимии (для отечественных работ исключительно на основании обработанного нами материала), основным диагностическим признакам, экологии и распространению. Карты-схемы распространения видов в морях СССР вынесены в приложение.

Подсемейство Circeinae. *Circeis arctica*. Самый массовый и наиболее обычный вид. Несмотря на это, впервые отмечен для дальневосточных морей СССР, поскольку ранее его определяли как "*virgillum*" . *Circeis virgillum*. Довольно обычный вид, однако встречается гораздо реже, чем это можно представить по данным предшествующих исследователей.

Paradexiopira (*Paradexiopira*) *violacea* . Просмотрено около ста экз. из 30 проб. У дальневосточного побережья СССР ранее отмечался только Ф. Найт-Джонс (Knight-Jones et al., 1979). *Paradexiopira* (*Spirorbides*) *vitrea* . Массовый, часто встречающийся, хорошо известный вид, отмечавшийся ранее советскими исследователями. Материал, описываемый П.В. Ушаковым (1955) и Т.Ф. Таракановой (1974; 1978) как "*hemidentatus*", также относится к этому виду за исключением животных из двух проб, принадлежащих к роду *Neodexiopira*. *Paradexiopira* (*Spirorbides*) *cancellata* . Просмотрено около 200 экз. из 38 проб. Отмечен впервые для дальневосто-

чных морей СССР, а также для северной части Тихого океана.

Подсемейство Pileolarinae. *Pileolaria berkeleyana* (= *P. roseripigmentata*) . Обнаружено 6 экз. в 4 пробах. Впервые отмечен для фауны СССР. *Pileolaria marginata* . Обнаружено 15 экз. в 1 пробе. Впервые отмечен для фауны СССР.

Jugaria quadriangularis . Часто встречающийся массовый вид, однако у дальневосточного побережья СССР ранее отмечался только Ф. Найт-Джонс (Knight-Jones et al., 1979). Советские исследователи определяли этот вид как "*granulatus*". *Jugaria similis*. Просмотрено 50 экз. из 20 проб. Новый вид для фауны СССР. Несколько экземпляров были определены ранее советскими исследователями как "*granulatus*". *Jugaria kofladii* sp. n. Описан по 55 экз.

* Ссылаясь на определения других исследователей, мы для обозначения вида используем лишь его видовое название, взятое в кавычки. Такой способ был выбран ввиду того, что разные авторы один и тот же вид зачастую относили к разным родам, что делает невозможным применение единого наименования. С другой стороны, в семействе *Spirorbidae* не встречаются виды с идентичными видовыми наз-

из 15 проб. Этот вид обитает в Полярном бассейне и не заходит в дальневосточные моря. Материал обнаружен в коллекции Зоологического института. Животные были определены, главным образом, как "*granulatus*". Очевидно, Н.В. Ушаков (1955) использовал этот материал, указывая распространение *Spirobrhis granulatus* в морях СССР.

Bushiella verruca. Просмотрено 25 экз. из 8 проб. У дальневосточного побережья СССР ранее отмечался только Ф. Найт-Джонс (Knight-Jones et al., 1979). *Bushiella abnormalis*. Просмотрено около 200 экз. из 50 проб. Отмечался ранее советскими исследователями, однако часть этого материала относится к другому виду. *Bushiella asymetrica* sp. n. Описан по 7 экз. из двух проб из Охотского моря. *Bushiella vitjazii* sp. n. Описан по 2 экз., собранным в Тихом океане в районе 4-го Курильского пролива.

Protoleodora coronata. Просмотрено около 150 экз. из 30 проб. Отмечался ранее советскими исследователями. *Protoleodora asperata*. Просмотрено около 70 экз. из 15 проб. Этот вид более известен как "*medius*" и уже отмечался ранее советскими исследователями, однако, как показала проведенная нами ревизия, весь материал был определен неверно. *Protoleodora uschakovi*. Обычный массовый вид. Весь материал, определенный ранее советскими исследователями как "*validus*" и "*medius*", а также часть материала, определенного как "*granulatus*" и "*abnormalis*", относится к этому виду.

Подсемейство Lanuinae. *Neodexiospira pseudocorrugata*. Обнаружено 5 экз. в 1 пробе. Новый вид для фауны СССР. *Neodexiospira brachionaria*. Обнаружено 24 экз. в 3 пробах. Новый вид для фауны СССР. *Neodexiospira nipponica*. Часто встречающийся в Японском море вид. Определить видовую принадлежность материала, диагностированного ранее советскими исследователями как "*nipponica*" или

"alveolatus", считавших эти виды синонимами, мы не смогли из-за плохой сохранности материала. Возможно, часть его относится к *N. brasiliensis* и *N. pseudocorrugata*. *Neodexiospira alveolata* - Обычный массовый вид, описан И.Г. Заксом (1933) из Японского моря. *Neodexiospira gurjanovae* sp. n. Обнаружено несколько десятков экз. в 2 пробах с литорали Командорских островов. Материал ранее был определён Н.Н. Анненковой как "spirillum". Очевидно, И.З. Ушаков (1955) использовал эти данные, указывая распространение *Spirorbis spirillum* в морях СССР.

Заключение. В дальневосточных морях СССР отмечен 21 вид семейства Spirorbidae, относящийся к 3 подсемействам и 7 родам. Описано 4 вида, новых для науки. Отмечено 6 видов, новых для фауны СССР, 2 - для фауны дальневосточных морей СССР. Проведённые нами исследования показали, что общепринятые сведения о видовом составе спирорбид дальневосточных морей СССР слабо соответствуют действительности. На таблице I приводятся обобщённые результаты проведённой нами ревизии коллекций Зоологического института АН СССР и Института биологии моря ДВНЦ АН СССР. Ошибочные определения, носившие явно случайный характер, при этом не учитываются.

ГЛАВА 4. БИОЛОГИЯ ДВУХ ВИДОВ РОДА NEODEXIOSPIRA В ЯПОНСКОМ МОРЕ.

Neodexiospira nipponica (Okuda, 1934)

Размножение. Эмбрионы в выводковой камере впервые появляются у особей в возрасте 4 - 5 недель при максимальном диаметре домика не менее 1,15 мм. Некоторые особи репродуктивных размеров за период наблюдения не размножались ни разу, другие от 1 до 4 раз. Плодовитость, определяемая как число эмбрионов в выводковой камере, обычно варьирует от 2 до 37 (было найдено несколько особей с необычайно высоким числом эмбрионов - около 100). Отмечено, что с

Таблица 1. Обобщенные результаты ревизии коллекций Зоологического института АН СССР и Института биологии моря ДВНЦ АН СССР.

Виды, обнаруженные нами в дальневосточных морях СССР (исключая <i>J. kofiadii</i>)	Виды, отмеченные ранее в дальневосточных морях СССР советскими исследователями
<i>CIRCEIS ARMORICANA</i>	"SPIRILLUM"
<i>C. SPIRILLUM</i>	
<i>PARADEXIOSPIRA VIOLACEA</i>	
<i>P. VITREA</i>	"SEMIDENTATUS"
<i>P. CANCELLATA</i>	
<i>PILEOLARIA BERKELEYANA</i>	"VITREUS"
<i>P. MARGINATA</i>	
<i>JUGARIA QUADRIANGULARIS</i>	"GRANULATUS"
<i>J. SIMILIS</i>	
<i>J. KOFIADII</i>	
<i>BUSHIELLA VERRUCA</i>	"ABNORMIS"
<i>B. ASYMMETRICA</i>	
<i>B. VITJAZI</i>	
<i>PROTOLEODORA USCHAKOVI</i>	"VALIDUS"
<i>P. ASPERATA (= MEDIA)</i>	
<i>P. CORONATA</i>	"CORONATUS"
<i>NEODEXIOSPIRA GURJANOVAE</i>	"ALVEOLATUS"
<i>N. ALVEOLATA</i>	
<i>N. NIPPONICA</i>	
<i>N. PUDOCORRUGATA</i>	
<i>N. BRASILIENSIS</i>	"NIPPONICUS"

увеличением размеров особей увеличивается и плодовитость. В течение сезона размножения плодовитость не меняется.

Размножающиеся особи (с эмбрионами в выводковой камере) присутствовали от начала периода наблюдений (июль) до конца сентября, когда число размножающихся особей упало почти до нуля. Однако, учитывая данные по размерно-возрастной структуре поселений, темпам роста и продолжительности инкубации эмбрионов, следует допустить, что размножение начинается по крайней мере во второй половине мая. Пик размножения за период наблюдения приходится на начало августа, относительная численность размножающихся особей при этом составляет 35 — 45 %. Нерест несинхронный. Продолжительность инкубации эмбрионов около 2 недель.

Рост. Рассматривая рост особей, мы использовали 2 параметра — максимальный диаметр домика и диаметр устья. Групповой рост описывается S — образной кривой. Различий в характере роста особей из обеих бухт, а также особей, осевших в июле и в августе, не обнаружено. Наиболее высокие темпы роста отмечены в первые 5 недель. Максимального размера животные достигают за 2 — 2,5 месяца. Интересно, что по мере приближения к максимальным размерам, устье трубки может затягиваться.

Размерно-возрастная структура поселений. Используя данные по темпам роста, мы приблизительно соотнесли выделенные нами размерные классы с возрастом особей, что позволило рассматривать нам размерную структуру поселений как размерно-возрастную. В начале наблюдений она в обеих бухтах была сходна — преобладала неполовозрелая молодежь в возрасте I — 3 недель, что характерно для видов с небольшой продолжительностью жизни и высокой смертностью молоди. Со второй половины августа численность младших возрастов в бухте I-я Прибойная заметно падает, что совпадает с установлением там постоянного наката. В закрытой бухте Восток численность молоди

остаётся довольно высокой, хотя в сентябре несколько снижается вследствие уменьшения числа размножающихся особей.

Динамика численности. Динамика численности в поселениях *N. pirronica* из бухт Восток и I-я Прибойная существенно отличается. Установлено, что общие колебания численности обусловлены главным образом изменением численности молоди, которая, в свою очередь, определяется интенсивностью размножения и смертностью. Смертность максимальна в I неделю после оседания и составила в бухте I-я Прибойная 79,5 % от общего количества осевших особей, а в бухте Восток 36,5 %. В закрытой бухте Восток смертность молоди относительно невелика, поэтому рост общей численности совпадает с повышением интенсивности размножения, а падение — с прекращением размножения. В открытой бухте I-я Прибойная наблюдалось небольшое падение численности в период интенсивного размножения в начале августа, чему предшествовала штормовая погода, а во второй половине августа, после установления постоянного наката, численность резко упала, так как пополнение молодь практически прекратилось. Очевидно, волнение один из важных факторов, определяющих динамику численности и размерно-возрастную структуру поселений *N. pirronica* на открытых побережьях. Волнение механически разрушает хрупкие домики молоди, а прочие домики взрослых страдают в гораздо меньшей степени.

Neodexioespira alveolata (Zachs, 1933)

Размножение. Половозрелость наступает при величине максимального диаметра домика более 1,15 мм. Размножается круглый год. Относительная численность размножающихся особей в августе—сентябре держалась на одном уровне (25 — 26 %) и была одинакова на всех горизонтах. В.И. Радашевским особи с эмбрионами отмечались в январе и марте, но относительная численность их была невелика.

Размерная структура и плотность поселения. При анализе размер-

ной структуры обращает на себя внимание низкая численность наименьшего размерного класса, несмотря на довольно интенсивное размножение животных и защищенность поселения от механического воздействия волн. Установлено также, что в конце августа численность наименьших размерных классов заметно увеличивается с глубиной, а в середине сентября картина на всех горизонтах одинакова.

Что касается плотности поселения, то она закономерно изменяется по направлению от берега к морю. В середине августа она была невелика у берега ($0,28 \text{ экз./см}^2$), возрастала на центральных участках ($0,70 - 0,88 \text{ экз./см}^2$) и снова падала на самом мористом участке ($0,24 \text{ экз./см}^2$). В начале сентября отмечено общее повышение численности при резком возрастании плотности поселения на мористом участке, где она становится максимальной ($6,16 \text{ см}^2$). Плотность поселения неодинакова и на разных горизонтах. В августе на всех участках на глубине 8 м она была в 2 раза ниже, чем на глубине 3 м, но в начале сентября произошло выравнивание плотностей, на что указывают и изменения в размерной структуре поселения. Очевидно термоклин, разрыв которого происходит в середине августа, препятствует оседанию личинок на глубине. С исчезновением же его плотности выравниваются.

Обсуждение результатов

Из Японского моря было описано два вида — *Spirorbis nipponicus* Okuda, 1934 и *Spirorbis alveolatus* Zachs, 1933 (по современной системе они относятся к роду *Neodexiowira*), которые впоследствии различные авторы обычно сводили в синонимию. Оба вида идентичны по строению щетинок, выводковой камеры, мягких частей тела. Однако обнаруженные различия в биологии (сроки размножения, заселяемый субстрат) и морфологии трубки заставили нас пересмотреть мнение об их конспецифичности. Изучение литературных данных (Закс,

1933; Okuda, 1934; Uchida, 1971; Knight-Jones et al., 1975 и др.), а также просмотр типовой серии, описанной И.Г. Заксом, позволили идентифицировать материал из залива Восток как *N. nipponica*, а из бухты Рифовая — как *N. alveolata*.

ГЛАВА 5. ОСОБЕННОСТИ ПОСЕЛЕНИЯ *S. ARMORICANA* НА РАКАХ-ОТШЕЛЬНИКАХ У ПОБЕРЕЖЬЯ ВОСТОЧНОЙ КАМЧАТКИ.

Размещение *S. armoricana* на теле раков-отшельников. Черви отмечены на раках-отшельниках с длиной карапакса более 7 мм. Каких-либо различий в заселении самцов и самок, а также особей из разных точек для каждого вида рака-отшельника обнаружено не было. Общая заселённость *P. middendorffi* значительно выше, чем у *P. hispidusculus* (54,3 % и 17,3 % соответственно). У обоих видов заселённость и интенсивность заселения возрастают с увеличением длины карапакса, причём сильнее эта зависимость выражена у *P. middendorffi*. Заселённость и интенсивность заселения разных частей тела раков-отшельников, а также одноимённых частей тела разных видов не отличается, только для переоподий эти показатели достоверно выше у *P. middendorffi*. Размерная структура поселений *S. armoricana* представлена тремя размерными классами, она одинакова на разных частях тела раков-отшельников и у обоих видов. Размножающихся червей на теле раков-отшельников не обнаружено.

Размещение *S. armoricana* по раковинам. Заселённость разных видов ракозвиз, а также одинаковых раковин с разными видами раков-отшельников практически одинакова (50,0 — 57,5 %). От размеров раковины заселённость и интенсивность заселения не зависят. Однако для раковин нуцелл и букцинумов отмечена тенденция к увеличению заселённости и интенсивности заселения больших из рассматриваемых участков раковины. Только наружная поверхность, имеющая

самую большую площадь, выпадает из этого ряда. Для односимённых частей раковин, заселённых разными видами, эти показатели одинаковы. Размерная структура поселений имеет сходный характер на всех раковинах и их различных частях, представлена она в размерными классами. На раковинах обнаружено 29 экз. *C. armoricana* с эмбрионами в трубке (от 14 до 47). Диаметр домиков этих червей более 1,1 мм. По-видимому, в конце сентября размножение заканчивается.

Обсуждение результатов. Проводится анализ полученных результатов. Показано, что особенности распределения *C. armoricana* по поверхности хозяев определяются главным образом структурой поверхности последних (степенью развития волосного покрова), наличием линек, степенью защищённости той или иной части. Вылвить какие-либо характерные особенности, говорящие о связи жизненного цикла спирорбисов с образом жизни раков-отшельников или о видоспецифичных отношениях, не удалось. Мы считаем, что нет никаких оснований выделять в северо-западной части Тихого океана самостоятельный вид (или подвид *C. armoricana*), ассоциированный только с раками-отшельниками, наподобие *Circeia paguri*, обитающего у побережья Великобритании (Al-Ogily, Knight-Jones, 1981) и рассматриваемого ранее как подвид *C. armoricana* (Knight-Jones, Knight-Jones, 1977).

ГЛАВА 6. МОРФОЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ТРУБОК СПИРОРБИД.

Подробно рассматривается морфоэкологическая изменчивость трубок *N. pirrenica*. Выделено 4 морфоэкологические формы: 1. Типичная форма - трубка с 2 - 3 продольными гребнями, внутренние завитки спирали не скрыты наружными. Встречается на горизонтальных поверхностях в защищённых от волнения местах. 2. Трубка массивная, прочная, без продольных гребней. Внутренние завитки спирали скрыты на-

ружками. Встречается на прибойных участках на открытой стороне камней. 3. Устье трубки приподнято над субстратом. Встречается у особей, живущих на вертикальных поверхностях валунов, скал. 4. Завитки спирали раскручены. Встречается в тесных поселениях на твёрдом субстрате в защищённых от волнения местах.

Далее рассматриваются некоторые общие тенденции в развитии морфоэкологических черт трубок спирорбид, отмеченные на основании собственных наблюдений и литературных данных: 1. У видов, обладающих в норме прочной толстостенной трубкой, например, представителей рода *Paradexiopsis*, морфоэкологическая изменчивость практически не выражена. 2. Виды с прочной толстостенной трубкой не поселяются на водорослях, морских травах и других гибких субстратах. 3. Наиболее характерной тенденцией является раскручивание оборотов спирали, что встречается в плотных поселениях или при небольшой поверхности избранного субстрата (тонкие веточки гидроидов, мшанок, водорослей, мелкий гравий). 4. У эвритопных видов с относительно тонкостенной трубкой экземпляры, поселяющиеся на водорослях и морских травах, обычно имеют лучше выраженные продольные гребни и более тонкие трубки, чем особи, обитающие на твёрдом субстрате.

Дается функциональное объяснение развитию тех или иных особенностей в морфологии трубки.

ОСНОВНЫЕ ВЫВОДЫ И РЕЗУЛЬТАТЫ.

1. Фауна спирорбид дальневосточных морей СССР представлена 21 видом, принадлежащим к 7 родам из 3 подсемейств.

2. Описано 4 новых для науки вида. Отмечено 6 новых видов для фауны СССР, 2 — для дальневосточных морей СССР, 1 — для Тихого океана.

3. Составлен ключ для определения спирорбид дальневосточных

морей СССР.

4. Ревизия коллекционного материала Зоологического института АН СССР и Института биологии моря ЛБИД АН СССР для видов спирорбид, отмечавшихся ранее в дальневосточных морях СССР, показала, что большая его часть была определена неверно. Приводится подробная синонимия по работам советских исследователей, а также современные данные о распространении этих видов в морях СССР.

5. *N. nipronica* и *N. alveolata*, долгое время считавшиеся синонимами, признаны валидными видами, имеющими сходную морфологию щетинок, оперкулума и мягких тканей, но различающимися морфологией трубок и биологией.

6. *N. nipronica* - вид, заселяющий разные субстраты, обладающий быстрым ростом, коротким репродуктивным циклом, быстро восстанавливающий свою численность при различного рода локальных катастрофических воздействиях, что позволяет охарактеризовать его как вид - "оппортунист". Важным фактором, определяющим динамику численности литоральных поселений этого вида, является волновой режим, влияние которого сказывается, главным образом, на молоди.

7. У побережья Восточной Камчатки особи *S. armoricana*, ассоциированные с раками-отшельниками, не образуют самостоятельного вида (или подвида) наподобие *S. paguri*, обитающего у побережья Великобритании. Закономерности поселения спирорбисов на раках-отшельниках определяются, главным образом, структурой поверхности тела хозяев и наличием линек.

8. Установлены закономерности морфоэкологической изменчивости трубок спирорбид, позволяющие по отдельным репертным и фо-

По теме диссертации опубликованы следующие работы.

1. Ржавский А.В. Рост, размножение и динамика численности *Janua (Dexiospira) nipponica* в заливе Восток Японского моря. — Тезисы докладов 2 региональной конференции молодых учёных и специалистов Дальнего Востока. Петропавловск-Камчатский, 1983, с. 60.
2. Ржавский А.В., Бритаев Т.А. Экология *Janua (Dexiospira) nipponica* и *J.(D.) alveolata (Spirorbidae)* у южного побережья Приморья и морфология их трубок. — Зоол.ж., 1984, т. 63, № 3, с. 1305 — 1315.
3. Ржавский А.В. Новый вид *Jugaria kofiadii* sp. n. (Polychaeta; Spirorbidae) из Полярного бассейна. — Зоол.ж., 1987, т. 66 № 1, с.
4. Ржавский А.В., Бритаев Т.А. Особенности поселения *Circeia arctica* (Polychaeta; Spirorbidae) на раках-отшельниках у побережья Восточной Камчатки. — Зоол.ж., в печати.
5. Ржавский А.В. Два новых вида рода *Buzhiella* (Polychaeta; Spirorbidae). — Зоол. ж., в печати.
6. Ржавский А.В. Спирорбиды (Spirorbidae: Polychaeta) Восточной Камчатки. — В. кн.: Гидробиологические исследования в Ава-чинской губе, Владивосток: изд-во ДВНЦ АН СССР, в печати.
7. Ржавский А.В. Новые для фауны Восточной Камчатки виды многощетинковых червей (Polychaeta). — Вопросы географии Камчатки, в печати.

Т-10718 Подп. к печ. 29.03.87г. Формат 60x84/16 Печ. офсет.
Объем 1,0 п.л. Усл.п.л. 0,93 Уч.-изд.л. 0,93 Усл.кр. отт. 778
Заказ 245 Тираж 100 экз.

ВНИИЭСМ Министерства промышленности строительных материалов СССР