

УДК 591.341.2:595.142.2(268.55)

ПЛАНКТОННЫЕ ЛИЧИНКИ МНОГОЩЕТИНКОВЫХ ЧЕРВЕЙ (POLYCHAETA) ПРИБРЕЖНЫХ ВОД ЗЕМЛИ БУНГЕ (ВОСТОЧНО-СИБИРСКОЕ МОРЕ)

Г.Н. Бужинская

*Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия;
e-mail: polychaeta@zin.ru*

Описаны пелагические личинки *Gattyana cirrhosa* Pallas?, *Harmothoe imbricata* (L.), Harmothoinae gen. sp.₁ and gen. sp.₂, Nephtyidae gen. sp., *Pygospio elegans* Claparède, Spionidae gen. sp., *Trochochaeta multisetosa* (Oersted), Polychaeta gen. sp. и ювенильная стадия *Exogone gemmifera* Pagenstecher, обнаруженные в 5 планктонных пробах, собранных вблизи Земли Бунге сетью Джеди (37 см, сито № 38) 1 августа и 1–3 сентября 1973 г. Встречены как планктотрофные, так и лецитотрофные личинки на разных стадиях развития. По численности доминировали личинки *T. multisetosa*, на втором месте — личинки полиноид, личинки остальных видов встречались единично. Личиночное развитие *H. imbricata* и *T. multisetosa* не отличается от развития этих видов в умеренных водах. Все данные впервые получены для морей Восточной Арктики.

PLANCTONIC LARVAE OF BOTTOM POLYCHAETES AT BUNGE LAND (EAST SIBERIAN SEA)

G.N. Buzhinskaja

*Zoological Institute RAS, St. Petersburg, Russia;
e-mail: polychaeta@zin.ru*

Larvae of bottom polychaetes *Gattyana cirrhosa* Pallas?, *Harmothoe imbricata* (L.), Harmothoinae gen. sp.₁ and gen. sp.₂, Nephtyidae gen. sp., *Pygospio elegans* Claparède, Spionidae gen. sp., *Trochochaeta multisetosa* (Oersted), Polychaeta gen. sp. and juveniles of *Exogone gemmifera* Pagenstecher are described from plankton off the Bunge Land. Planktotrophic and lecitotrophic larvae on different stages of development are observed. *T. multisetosa* was most abundant, followed by the polynoids, and the larvae of other polychaetes were sparse. Larval development of *H. imbricata* and *T. multisetosa* do not differ from the development of these species in boreal waters. The data obtained are based on 5 vertical hauls from various depths in upper 32 m to the surface. The samples were collected on 1.08.1973 and 1–3.09.1973 with the Juday net (37 cm, near 160–170 µm mesh nets). These are the first data on the larval development of polychaetes from the seas of the East Arctic.

Впервые исследование разнообразия личинок полихет высокоширотных арктических морей было предпринято Г. Торсоном, который обработал пробы планктона, собиравшиеся с января 1932 г. по июль 1933 г. во фьордах северо-восточной Гренландии (фьорд Франца Иосифа и фьорд вблизи о. Клаверинг). Несмотря на то, что в прибрежных водах северо-восточной Гренландии были обнаружены 73 вида донных полихет, в планктоне были найдены личинки лишь 3 видов (Thorson, 1936). Насколько можно судить по схематическим рисункам, это были личинки Hesionidae, Sphaerodoridae и Spionidae. Торсон предположил, что в планктоне можно встретить личинок лишь нескольких видов, в то время как остальные виды развиваются либо без пелагической личинки (прямое развитие), либо имеют сильно сокращенную личиночную стадию, а такие массовые виды, как *Harmothoe imbricata* и *Spio filicornis*, которые в умеренных водах имеют планктонную личинку, в Арктике меняют способ своего развития. В течение многих лет после работы Торсона считалось, что пелагические личинки донных беспозвоночных (в том числе и личинки полихет) в высоких широтах встречаются редко или полностью отсутствуют. Это мнение подтверждалось также данными некоторых исследователей арктического морского планктона, которые были суммированы С.А. Милейковским (1971).

Более поздние исследования состава меропланктона показали, что пелагические личинки донных полихет в весенне-летний биологический сезон встречаются в поверхностном планктоне всех арктических морей, и иногда их количество может быть значительным. Краткий обзор соответствующей литературы приведен мной (Бужинская, 1998). Так, относительно обильный меропланктон был обнаружен О.Г. Андерсеном (Andersen, 1984) в одном из фьордов Северной Гренландии (сборы с начала июня до середины августа), где личинки полихет по количеству видов доминировали над личинками других групп донных беспозвоночных, а по обилию иногда уступали лишь личинкам *Bivalvia*. К сожалению, сохранность фиксированного материала была недостаточной для точной идентификации многих личинок. Тем не менее автору удалось с той или иной степенью уверенности определить некоторых личинок до вида (7 видов), до рода (7 видов) и до семейства (5 видов). Всего были выловлены личинки 19 видов, принадлежащих 10 семействам, что удивительно много по сравнению с данными Г. Торсона. Были отмечены как планктотрофные, так и лецитотрофные личинки.

Пелагические личинки высокоширотных морей восточной Арктики практически не исследовались, хотя известно, что в весенне-летний сезон их обилие может достигать 20% от общего количества организмов зоопланктона в пробах. Из Карского моря была описана лецитотрофная личинка *Trochochaeta carica* (Trochochaetidae) (Buzhinskaja, Jørgensen, 1997). В Енисейском заливе Карского моря (сбор 12 августа 1993 г.) были найдены личинки сем. Spionidae (см. Buzhinskaja, 1998, Fig. 1, A), принадлежащие, возможно, солонатовому виду *Marenzelleria arctica* (Chamberlin, 1920), который в массовом количестве встречается в Енисейском заливе (Сикорский, Бужинская, 1998). Мной были также опубликованы рисунки нескольких личинок из Восточно-Сибирского моря (Buzhinskaja, 1998). Большое количество личинок в одной пробе планктона (1375 экз.) было выловлено в районе Ново-сибирского мелководья у Земли Бунге (Павштикс, 1990). Пробы, собранные у побережья Земли Бунге, и были исследованы мной.

Планктонные ловы осуществлялись экспедицией Зоологического института АН СССР в начале августа и начале сентября 1973 г. Вблизи южного берега Земли Бунге взяты 2 пробы: 3 августа в слое 8–0 м и 1 сентября в слое 15.5–0 м. По направлению к северо-востоку от Земли Бунге 3 сентября собраны 3 пробы на трех планктонных станциях (в слое 8–0 м, 20–0 м и 32–0 м). Для сбора планктона использовали вертикальные ловы сетью Джеди (диаметр 37 см, шелковое сито № 38). Поверхностная температура вод летом в исследуемом районе не поднимается выше +2°, а к северу от Земли Бунге вблизи плавучих льдов может опускаться ниже –1 °С. На глубине 10 м температура колеблется от +1.5 до –0.5 °С. На глубине 15 м температура повсеместно оказывается отрицательной, около –0.5 °С, а на глубине 30–32 м она равна –1.2 — –1.5 °С (Голиков и др., 1990). Поверхностная соленость к северу от Земли Бунге была около 21–23‰, на глубине 5 м — 26‰, на глубине 15–16 м — 28‰, на глубине 35 м соленость превышает 30‰ (Голиков и др. 1990). К югу от Земли Бунге (пролив Санникова) соленость в период сбора проб на глубине 2–3 м была 20‰.

Семейство Polynoidae Подсемейство Harmothoinae

Gattyana cirrhosa (Pallas) ? (рис. 1)

Личинки лецитотрофные.

Ранняя **метатрохофора** (рис. 1, A). Крупные личинки длиной около 640 мкм при ширине до 435 мкм. Имеют прототрох, рот и анальное отверстие. Намечены 9 сегментов. Предположительно относятся к роду *Gattyana*.

Нектохеты (рис. 1, B) длиной около 770 мкм (не учитывая длину пальп и антенн), 9 сегментов. Намечены еще 2 сегмента и пигидиальная лопасть. Простомииум широкий, прямоугольно-округлой формы; длина почти в 2 раза меньше ширины; лобных рогов нет. Две пары одинаковых по величине крупных глаз с хрусталиками. Передняя пара расположена по бокам наиболее расширенной части головной лопасти. Вторая пара немного позади передней. Пальпы короткие, гладкие, массивные. Латеральные антенны имеют субтерминальное положение; их цератофоры короткие, цирростили тонкие. Медиальная антенна не сформирована. Одна (дорзальная) пара тентакулярных усиков, у основания которых 2–3 щетинки; на усиках редкие мелкие папиллы; брюшные тентакулярные усики не сформированы.

Нотоподии развиты слабо, снабжены 3–4 щетинками. Спинные щетинки с рядами шипиков: более длинные и тонкие щетинки с заостренным, гладким, удлинненным кончиком; более короткие и широкие щетинки с коротким и немного притупленным концом (рис. 1, B). Невроподии удлинненные, с 7–9 длинными щетинками. Брюшные щетинки с расширенной зазубренной предконцевой частью и тонким гладким кончиком (рис. 1, Г); имеются перистые щетинки (рис. 1, Г₁). Спинные и брюшные подиальные усики с редкими мелкими папиллами, бутылковидные с крупным циррофором. Спинные усики на III, VI, VIII сегментах.

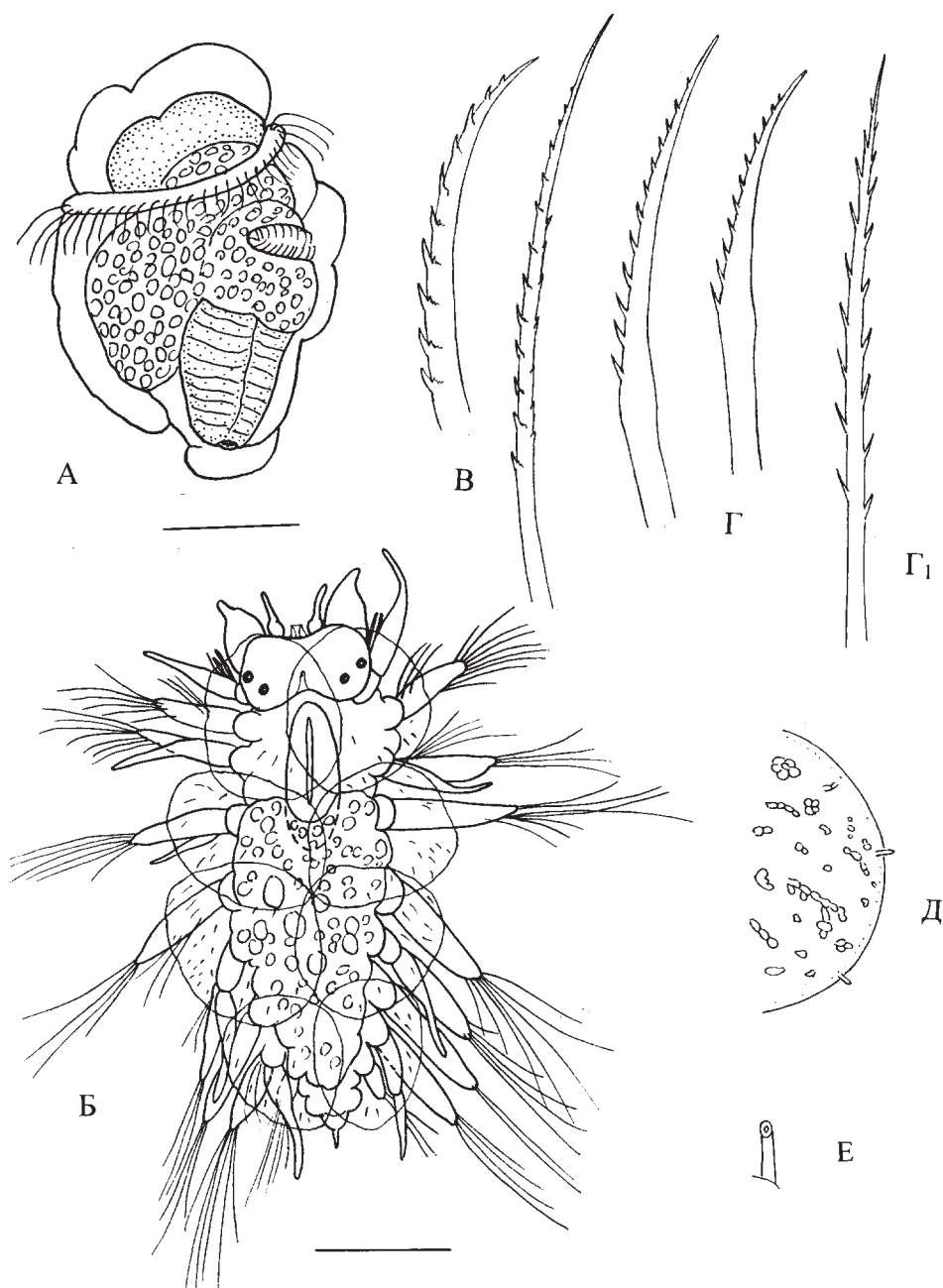


Рис. 1. *Gattyana cirrhosa* Pallas?: А — ранняя метатрохофора; Б — нектохета; В — спинные щетинки; Г, Г₁ — брюшные щетинки; Д — фрагмент элитры; Е — краевая папилла элитры. Шкала к рис. А, Б: 0.2 мм

Четыре пары крупных элитр на II, IV, V и VII сегментах, полностью прикрывают спинную сторону и головную лопасть. Элитры с редкой краевой бахромой и папиллами по всей поверхности (рис. 1, Д, Е). Глотка расположена со II по IV сегмент, желточный мешок — с IV по IX сегмент. Анальные усики в зачаточном состоянии.

Личинки найдены к северо-востоку от Земли Бунге 3.09.1973 в слое 20–0 м.

П р и м е ч а н и е. Похожая крупная лецитотрофная нектохета была обнаружена Г. Торсоном (Thorson, 1946) в проливе Орезунд 1 июня 1947 г. и предположительно определена им как *Gattyana cirrhosa*. Личинка состояла из 9 сегментов, имела почти квадратную головную лопасть, короткие пальпы, небольшие латеральные антенны, 4 пары элитр; медиальная антенна и анальные усики не были сформированы. В отличие от нектохет из Восточно-Сибирского моря личинки из Орезунда имели 3, а не 2 пары глаз и характерную окраску на брюшной стороне, которая, скорее всего, не сохранилась у наших экземпляров, а третья пара глаз уже была редуцирована. Сходные, но планктотрофные нектохеты с двумя парами глаз О.Г. Андерсен (Andersen, 1984) предположительно иден-

тифицировал как *G. cirrhosa*. Личинки были из прибрежных вод северо-восточной Гренландии. У юго-западной Гренландии была выловлена похожая 9-сегментная нектохета без медиальной антенны, но отличающаяся длинными анальными усиками, определенная (с вопросом) как *Bylgides sarsi* Malmgren (Smidt, 1979). К сожалению, эта личинка не описана, однако судя по рисунку она отличается от нектохеты *B. sarsi* количеством сегментов и отсутствием медиальной антенны. Возможно, личинка относится к одному из видов рода *Gattyana*.

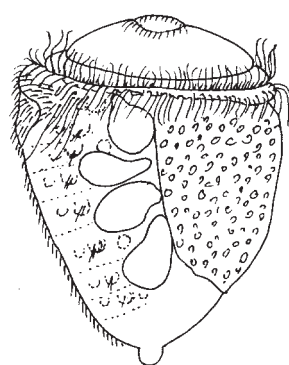
В районе Новосибирских островов отмечены *G. cirrhosa* Pallas (Горбунов, 1946, определение Н.П. - Анненковой) и *G. amondseni* (Malmgren) (Аверинцев, 1990). Оба вида широко распространены в арктических морях.

Harmothoe imbricata L. (рис. 2, 3)

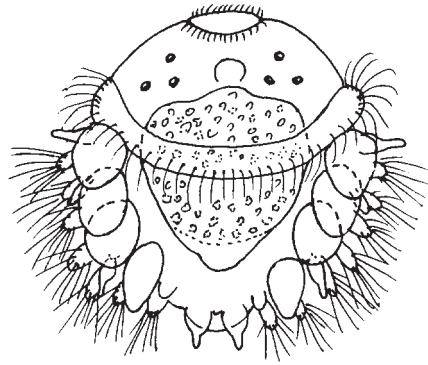
Все личинки лецитотрофные.

Метатрохофора I яйцевидной формы, ее длина около 500 мкм (рис. 2, А). На гипосфере формируются 8 сегментов, из них 7 щетинковых. Акротрох и прототрох имеются. Образованы зачатки элитр и невруподий с щетинками, а также спинных, брюшных и анальных усиков. Глаза у нашего экземпляра не были видны.

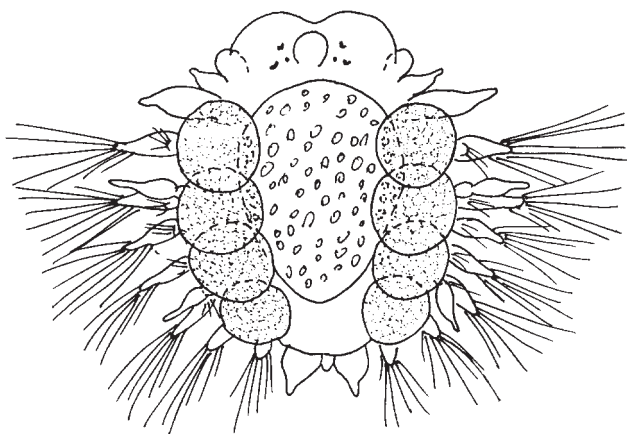
Ранняя метатрохофора II длиной около 560 мкм (рис. 2, Б). Семь щетинковых сегментов. Простомииум с тремя парами темных глаз с линзами и зачатком медиальной антенны. Акротрох и прототрох сохраняются. Дорзальные тентакулярные усики, вентральные и дорзальные подиальные усики имеются.



А



Б



В

Рис. 2. *Harmothoe imbricata* L.: А — метатрохофора I; Б — ранняя метатрохофора II; В — поздняя метатрохофора II. Шкала: 0.2 мм

Четыре пары ячеистых элитр на II, IV, V и VII сегментах; дорзальные подиальные усики на III и VI сегментах. Невруподии с 10–11 щетинками. Кишечник лилового цвета. Пара анальных усиков.

Поздняя метатрохофора II длиной около 640–650 мкм (рис. 2, В). Прототрох и акротрох отсутствуют. Появляются зачатки пальп и брюшных тентакулярных усиков. Дорзальные тентакулярные усики увеличиваются в размере. Нотоподии слабо развиты, но спинные щетинки имеются.

Нектохета (рис. 3, А) длиной около 850 мкм. Щетинковых сегментов 8. Три пары глаз. Появляются зачатки латеральных антенн. Пальпы более крупные, чем у метатрохофоры II. Щетинки на тентакулярном сегменте имеются. Элитр 4 пары; на элитрах видны папиллы. Спинные щетинки зубчатые (1 или 2 ряда зубцов) с коротким гладким кончиком (рис. 3, Б₁, Б₂). Брюшные щетинки одного типа: зазубренные с двузубым кончиком (рис. 3, В). Формируется глотка.

Личинки выловлены к северо-востоку от Земли Бунге в слое 32–0 м и в проливе Санникова в слое 0–8 м.

Примечание. Личиночное развитие *H. imbricata* было описано рядом авторов (Sars, 1845; Thorson, 1946; Rasmussen, 1956; Korn, 1958; Свешников, 1959; Милейковский, 1959; Cazaux, 1968 и др.). Личинки этого вида и личинки *Bylgides sarsi* (Malmgren, 1865)

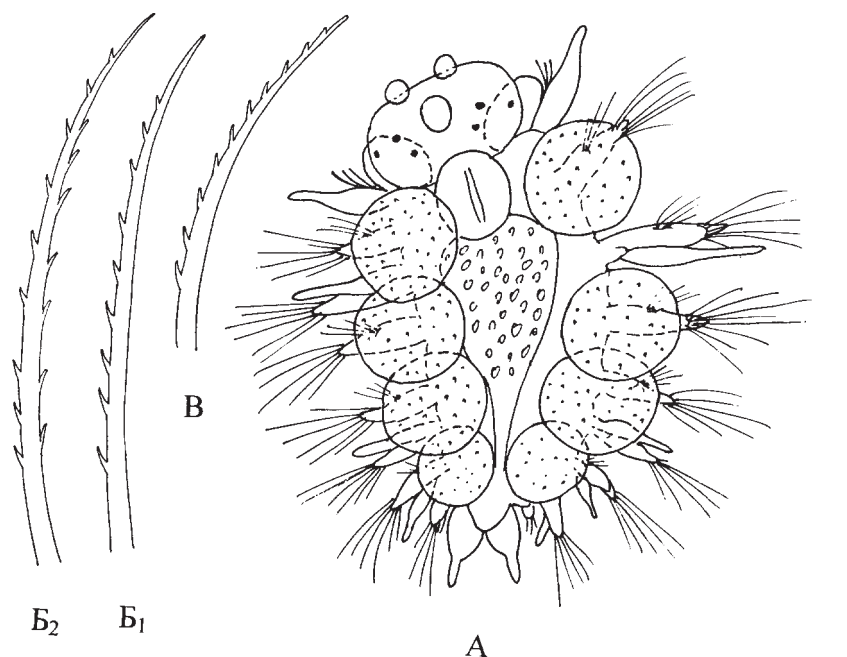


Рис. 3. *Harmothoe imbricata* L.: А — нектохета; Б₁, Б₂ — спинные щетинки; В — брюшная щетинка. Шкала к рис. А: 0.2 мм

очень похожи (Korn, 1958), однако нектохеты *H. imbricata*, в отличие от *Bylgides*, имеют крепкие двузубые брюшные щетинки. По данным Г. Корна (Korn, 1958) у *H. imbricata* рано образуются тентакулярные усики, и пальпы растут медленно. Вид встречается во всех арктических морях, отмечен и вблизи Земли Бунге (Аверинцев, 1990). В отличие от описания личинок этого вида Э. Расмуссеном (Rasmussen, 1956) спинные усики на VI сегменте *H. imbricata* (по нашим данным) сформированы у ранней метатрохофоры II.

По данным большинства исследователей в различных морях вид размножается в холодное время года, при этом приводится различный диаметр зрелых яиц — от 50 до 200 мкм (Thorson, 1946; Cazaux, 1968; Бужинская, 1973; Свешников, 1978 и др.). Г. Торсон (Thorson, 1950) считал *H. imbricata* одним из видов полихет, способных изменять способ личиночного развития в различных географических районах в зависимости от условий среды. В частности, он предположил, что в популяции этого вида в прибрежье северо-восточной Гренландии развитие личинок полностью протекает под элитрами самок. В умеренных водах самки этого вида обычно выводят яйца под элитры, где и происходит развитие до стадии трохофоры или метатрохофоры, а затем личинки появляются в планктоне. Аверинцев (1989) проводил круглогодичные исследования в прибрежных водах о. Хейса (Земля Франца-Иосифа), и ему не удалось наблюдать инкубации личинок *H. imbricata* под элитрами. У побережья Франции (Аркашон) не обнаружена инкубация яиц у этого вида (Cazaux, 1968).

Harmothoinae gen. sp.₁ (рис. 4, 5)

Все личинки лецитотрофные.

Метатрохофора яйцевидной формы, длиной около 410 мкм (рис. 4, А). Две пары глаз; передние глаза крупные, задние очень мелкие. Зачаток медиальной антенны имеется. Прототрох развит. Сегментов 7, щетинковых сегментов 6. Элитры мелкие; 4 пары на II, IV, V и VII сегментах. Развита брюшная ветвь параподий. Имеются зачатки спинных, брюшных и анальных усиков. Нотоподии не развиты.

Ранняя нектохета яйцевидной формы, длиной около 550 мкм (рис. 4, Б). Простомииум широкий, две пары почти одинаковых по величине глаз. Появляются зачатки латеральных антенн и пара округлых пальп. Имеются спинные тентакулярные усики бутылковидной формы; щетинок на тентакулярном сегменте нет. Элитр 4 пары, задняя пара элитр мельче других. Спинные и брюшные усики бутылковидные. Спинные усики длиннее брюшных подиальных ветвей. Нотоподии не развиты, но спинные щетинки имеются (рис. 4, В). Брюшные щетинки тонкие длинные, до 11 щетинок в каждой брюшной ветви (рис. 4, Г).

Поздняя нектохета длиной около 630 мкм, 8–10 сегментов (рис. 5, А). Простомииум широкий, округлый; ширина в 1.5 раза больше длины; передние доли закругленные. Две пары одинаковых по величине красных глаз, передняя пара расположена в наиболее широкой части простомииума. Медиальное шупальце в зачаточном состоянии, расположено в желобке между передними долями простомииума. Латеральные антенны бутылковидной формы. Пальпы короткие, толстые, конические, с тонким кончиком и очень мелкими папиллами. Остальные головные придатки гладкие. Две пары

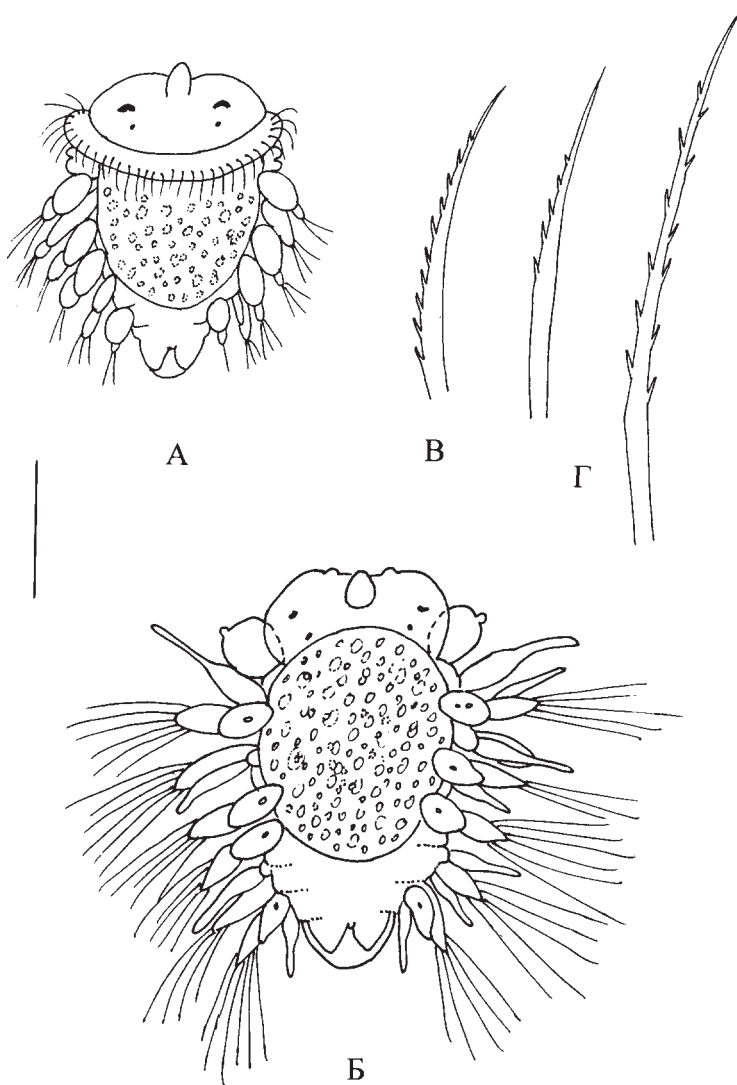


Рис. 4. Harmothoinae gen. sp.: А — метатрохофора; Б — ранняя нектохета; В — спинная щетинка ранней нектохеты; Г — брюшные щетинки ранней нектохеты. Шкала к рис. А, Б: 0.2 мм

тентакулярных усиков; у 10-сегментной личинки дорзальные тентакулярные усики очень длинные; на тентакулярном сегменте по одной щетинке с каждой стороны. Нотоподии слабо развиты, 5–9 спинных щетинок в пучке. Брюшные ветви длинные, с многочисленными тонкими длинными щетинками. Спинные и брюшные усики с редкими папиллами. Длина спинных усиков не превышает длину брюшной подиальной ветви или немного длиннее. Брюшные усики бутылковидной формы, с расширенным циррофором и резко отчлененным длинным тонким концом (рис. 5, Б). Элитры крупные, с редкими формирующимися папиллами (рис. 5, В). Спинные щетинки крепкие, слегка изогнутые, с многочисленными поперечными рядами зубчиков и голым кончиком (рис. 5, Г, Г₁). Большинство брюшных щетинок тонкие, длинные, зазубренные, с гладким удлинненным концом: перистые щетинки с короткими зубцами (рис. 5, Д₁) и щетинки с более крупными и редкими зубцами (рис. 5, Д₂). Некоторые брюшные щетинки слабо зазубрены в расширенной средней части и с гладким удлинненным дистальным концом (рис. 5, Д₃). Анальные усики слабо развиты.

Личинки выловлены к северо-востоку от Земли Бунге в слое 32–0 м.

Примечание. В подсемействе Harmothoinae среди бореально-арктических видов описаны личинки *Harmothoe impar* Johnston, которые имеют 7 ларвальных сегментов (Rasmussen, 1956; Korn, 1958). Столько же сегментов и у молодой донной формы этого вида. В отличие от *H. impar* найденные вблизи Земли Бунге

метатрохофоры I и II имеют зачаток медиальной антенны и две, а не три пары глаз. Метатрохофора II *Harmothoe* ? с 6 щетинковыми сегментами отмечена у побережья северо-восточной Гренландии (Andersen, 1984).

Harmothoinae gen. sp.₂ (рис. 6, 7)

Планктотрофные **нектохеты** с 7 сегментами (рис. 6, А). Простомиум округло-прямоугольный; две пары почти одинаковых по величине красных глаз; передняя пара расположена в наиболее широкой части простомиума. Имеются зачатки палп, трех антенн и дорзальных тентакулярных усиков. При каждом тентакулярном усике — одна крупная щетинка (рис. 6, Б). Сформирована глотка с 9 парами папилл и 2 парами челюстей. Четыре пары элитр на II, IV, V и VII сегментах. Спинные усики в зачаточном состоянии, брюшные усики имеются. Нотоподии в виде маленьких конических бугорков с ацикулой и 2–3 щетинками. Спинные щетинки слабо изогнутые, с поперечными рядами зубцов и гладким, удлинненным, заостренным концом (рис. 7, Б₁), а также длинные, тонкие, слабо зазубренные щетинки (рис. 7, Б₃). Невроподии длинные. Брюшные щетинки 2 типов: нижние имеют рукоятку, расширенный, слабо зазубренный предконцевой участок и гладкий, короткий, заостренный кончик (рис. 7, В₁); верхние щетинки более тонкие, длинные, постепенно сужающиеся к дистальному концу, слабо зазубренные, с гладким нитевидным кончиком (рис. 7, В₂). В невроподии обнаружена также одна перистая щетинка с коротким кончиком (рис. 7, В₃). Анальные усики овальные, слабо развитые.

Поздняя нектохета с 7 щетинковыми сегментами и зачатком одной пароподии 8 сегмента (рис. 6, Б). Длина около 470 мкм (без учета длины пальп и антенн). Пальпы длинные, гладкие; латеральные антенны более развиты по сравнению с предыдущей стадией. Зачаток медиальной антенны расположен в желобке между дольками головной лопасти. Сформированы дорзальные тентакулярные усики, у основания которых находятся 2–4 крупных щетинки. Длина глотки — 380 мкм. Среди спинных щетинок имеются тонкие, длинные, слабо зазубренные (рис. 7, Б₃).

Стадия 12–13 сегментов, длина — около 840 мкм (без учета простомимальных придатков) (рис. 6, В). Простомиум широкий, с закругленными боковыми долями, между которыми располагается зачаток медиальной антенны. Латеральные антенны расположены субтерминально, имеют подставки (цератофоры); цирростили бутылковидной формы. Глаза красные, с линзами. Дорзальные тентакулярные усики покрыты мелкими папиллами. Пальпы длинные, крупные, с редкими папиллами. Глотка огромная, длина — 435 мкм. Нотоподии маленькие, вооружены веером из 7–9 щетинок. Спинные щетинки с поперечными рядами зубцов, с коротким либо удлиненным концом (рис. 7, Б₁, Б₂). Невроподии длинные, с большим количеством длинных тонких щетинок. Спинные усики длиннее брюшной подиальной ветви, с папиллами; цирростили постепенно суживаются к дистальному концу. Брюшные усики покрыты папиллами. Элитры круглые, 5 пар, без бахромы, с округлыми папиллами (рис. 7, А). Анальные усики закругленные, слабо развиты.

Личинки обнаружены к северо-востоку от Земли Бунге в слое 20–0 м.

Примечание. Вид, по-видимому, имеет преимущественно планктотрофное развитие, поскольку личинки с зачатками пальп и антенн характеризуются полностью сформированной глоткой и отсутствием желточного мешка. Личинки, вероятно, нельзя отнести к родам *Harmothoe* или *Lagisca*, виды которых широко распространены в арктических морях, так как 12–13-сегментная стадия лишена двузубых брюшных щетинок, характерных для этих родов (Ушаков, 1982). Возможно, личинки относятся к роду *Bulgides*, обладающему тонкими брюшными щетинками. В районе Земли Бунге, по данным В.Г. Аверинцева (1990), встречается *B. sarsi* (Malmgren), однако по другим данным

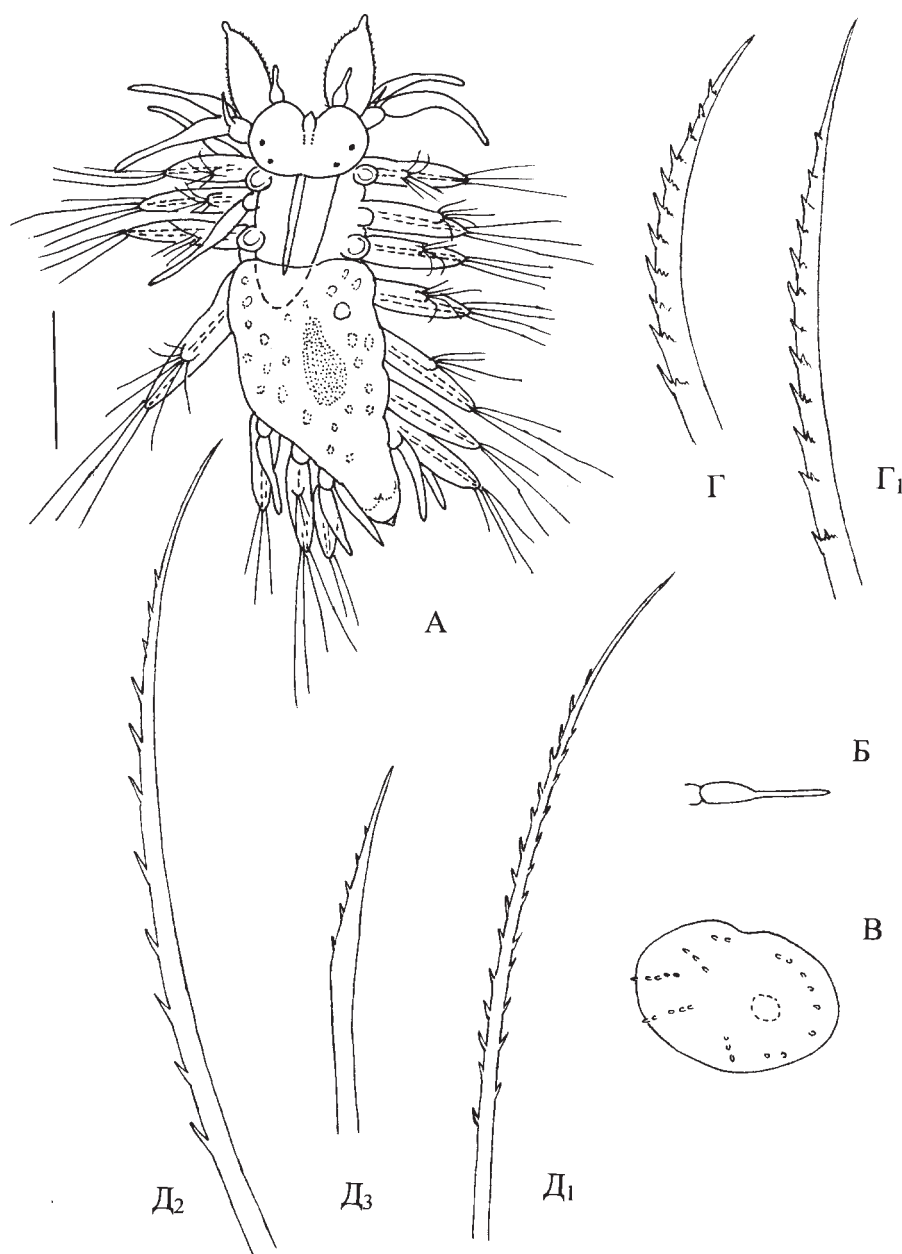


Рис. 5. *Harmothoinae* gen. sp.: А — поздняя нектохета; Б — брюшной усик; В — элитра; Г, Г₁ — спинные щетинки; Д₁ — Д₃ — брюшные щетинки. Шкала к рис. А: 0.2 мм

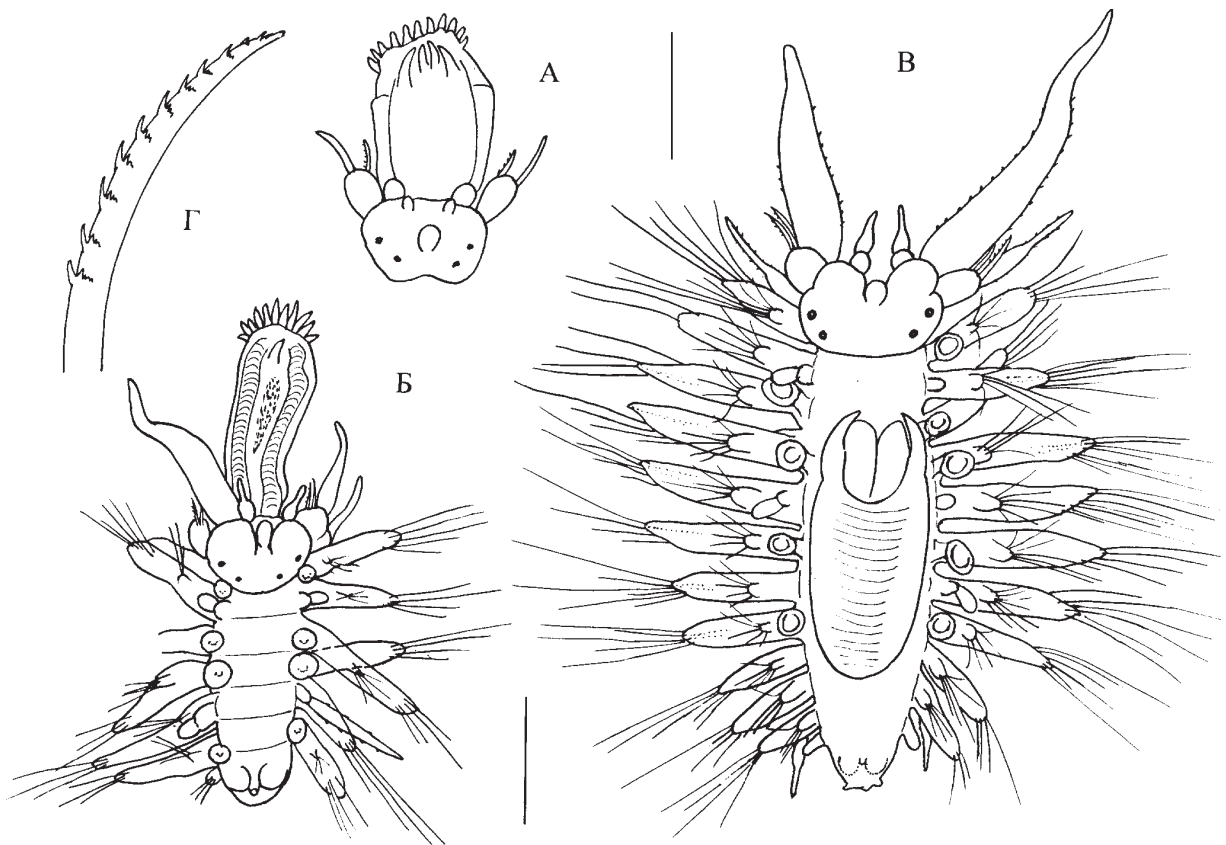


Рис. 6. *Harmothoinae* gen. sp. 2: *A* — головной отдел и глотка 7-сегментной нектохеты; *B* — поздняя нектохета с зачатком параподии VIII сегмента; *V* — стадия 12 сегментов; *G* — щетинка тентакулярного сегмента. Шкала к рис. *A*, *B*, *V*: 0.2 мм

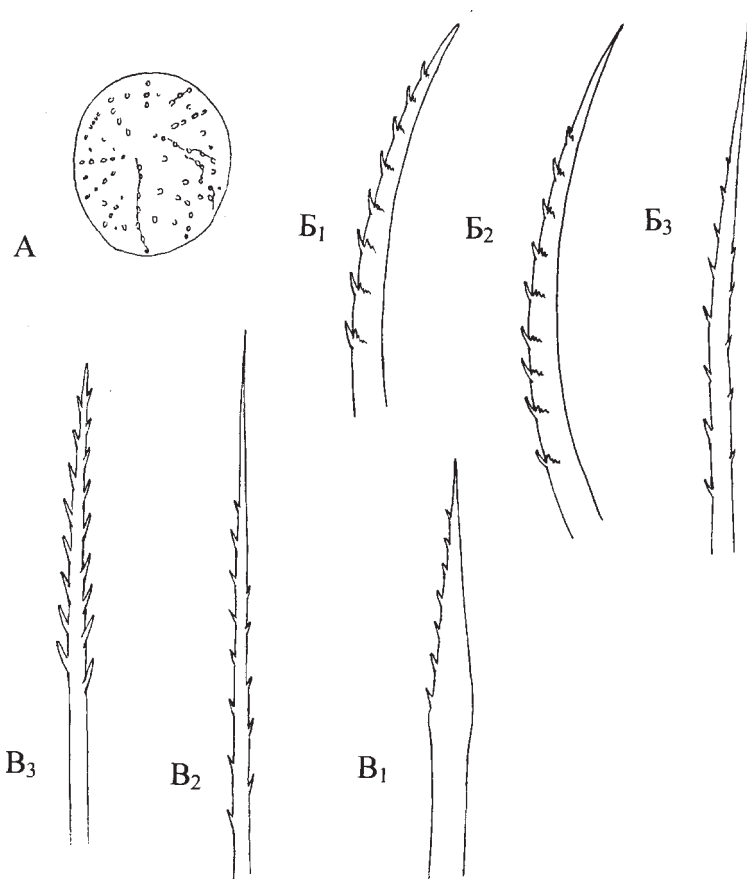


Рис. 7. *Harmothoinae* gen. sp. 2: *A* — элитра 12-сегментной стадии; *B*₁–*B*₃ — спинные щетинки; *B*₁–*B*₃ — брюшные щетинки

ареал этого вида ограничивается Балтийским морем (Pettibone, 1993). К сожалению, экземпляры, исследованные В.Г. Аверинцевым, в коллекции Зоологического института РАН отсутствуют.

Семейство Syllidae

Exogone gemmifera Pagenstecher (рис. 8)

Две **ювенильные особи** с 7 и 9 щетинковыми сегментами были найдены в планктоне 3.09.1973 к северу от Земли Бунге в слое 32–0 м.

Примечание. Самки этого вида вынашивают яйца на брюшной стороне параподий, свободноплавающая стадия отсутствует (см. Thorson, 1946). Молодь с 5–6 щетинковыми сегментами покидает материнскую особь (Rasmussen, 1973).

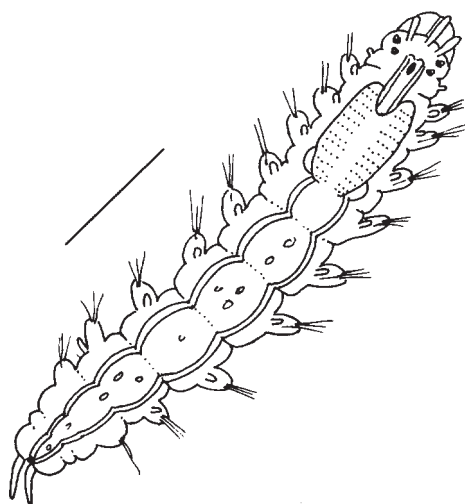


Рис. 8. *Exogone gemmifera* Pagenstecher, ювенильная особь. Шкала: 0.2 мм

Семейство Nephtydidae

Nephtydidae gen. sp. (рис. 9)

Ранняя метатрохофора. Крупные, белые, непрозрачные лецитотрофные личинки; длина — около 540 мкм, ширина в районе прототроха — 340 мкм. Эписфера полукруглая, два темных глаза. Прототрох и телотрох имеются. Рот сформирован. Намечены 7 или 8 сегментов.

Личинки обнаружены к северу от Земли Бунге на глубине 20–0 м.

Примечание. В районе Новосибирских островов отмечены 2 вида этого семейства — *Aglaophamus malmgreni* и *Nephtys longosetosus* (см. Аверинцев, 1990). Личинки этих видов неизвестны.

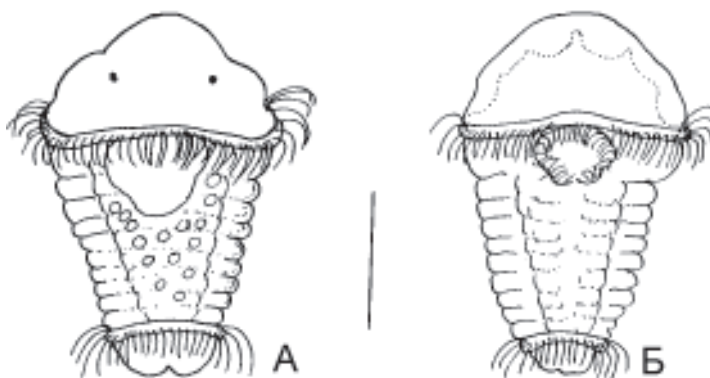


Рис. 9. *Nephtydidae* gen. sp., ранняя метатрохофора: А — вид со спинной стороны; Б — вид с брюшной стороны. Шкала: 0.2 мм

Семейство Spionidae

Pygospio elegans Claparède (рис. 10).

Планктотрофные **нектохеты**, состоящие из 12–13 сегментов; длина — 515 мкм, максимальная ширина — 210 мкм.

Простомииум округлый, с незначительной выемкой. Три пары черных глаз, расположенных трапецией; передняя пара немного меньше задней; обе пары глаз сложные; средние глаза — простые мелкие пятнышки. Пальпы доходят до III–IV сегмента. Прототрох расположен на уровне задней пары глаз. Провизорные щетинки на всех сегментах, длинные. Дефинитивные щетинки на первых 8 сегментах. Глотка с середины I до начала V сегмента. Кишечник отчетливо различим, просматривается пищевой комок. Мелкие темные пигментные пятна видны по бокам III, IV и XI сегментов; с V по X сегменты они расположены правильными поперечными рядами. Пара округлых скоплений темного пигмента имеется по бокам XII–XIII сегментов, и мелкие темные пятнышки отмечаются на терминальном конце. Телотрох и анальные усики отсутствуют.

Личинки найдены в слое 20–0 м к северу от Земли Бунге.

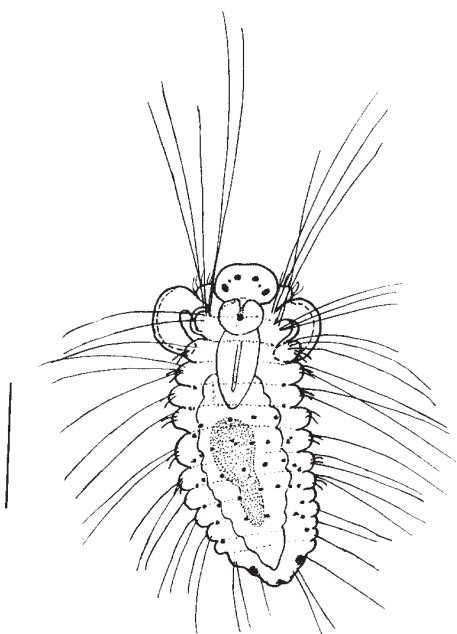


Рис. 10. *Pygospio elegans* Claparède, нектохета. Шкала: 0.2 мм

Примечание. Личинки *P. elegans* были описаны рядом авторов (Thorson, 1946; Smidt, 1951; Hannerz, 1956; Петровская, 1960; Свешников, 1962; Rasmussen, 1973, и др.) По данным Г. Торсона и Е. Смида (Thorson, 1946; Smidt, 1951), в планктоне у побережья Дании встречаются различные типы личинок *P. elegans*, отличающиеся друг от друга величиной, формой, развитием провизорных щетинок и пигментацией. По мнению Г. Торсона, наличие различных типов пелагических личинок этого вида объясняется разными условиями питания личинок питательными яйцами в яйцевых капсулах. Найденные у Земли Бунге личинки по величине и строению близки к личинкам, обозначенным Г. Торсоном как тип “С”, “промежуточный между мелким (А) и крупным (В) типами личинок”. Согласно Л. Ханнерцу (Hannerz, 1956) именно личинки “С” (по Торсону) и тип I (по Сmidtу) принадлежат *P. elegans*; остальные личинки, описанные этими авторами как *P. elegans*, относятся к другим видам спиионид.

Развитие *P. elegans* какое-то время протекает в яйцевых капсулах, находящихся в трубках материнской особи, где личинки поедают яйца и молодых менее развитых эмбрионов. В умеренных водах европейского побережья личинки встречаются в планктоне с февраля до августа, но летом очень редки. По данным Л. Ханнерца (Hannerz, 1956) весной личинки имеют длинную пелагическую стадию, летом — короткую, а в некоторых случаях эта стадия летом полностью исчезает. У этого вида описано также бесполое размножение путем аутомии (Rasmussen, 1956).

У Новосибирских островов взрослые особи этого вида не найдены, отмечены в Чаунской губе Восточно-Сибирского моря (Голиков, Гагаев и др., 1994) и в Карском море (Пергамент, 1945).

Spionidae gen. sp. (рис. 11)

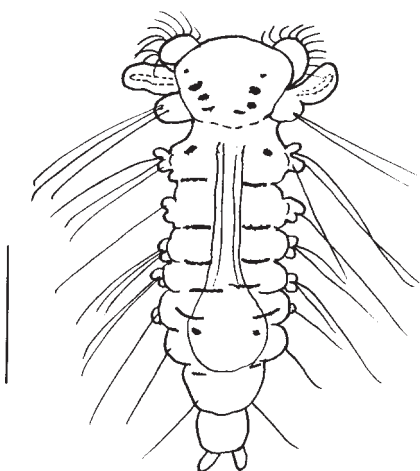


Рис. 11. Spionidae gen. sp., нектохета. Шкала: 0.2 мм

Нектохета. Планктотрофная, прозрачная, короткая и массивная личинка. Длина — 630 мкм при максимальной ширине 200 мкм. Щетинок сегментов 8. Простомии широкий, крупный, округлый. Три пары коричневых глаз: передние глаза — мелкие, простые и расставлены более широко; 2 пары задних глаз — сложные, крупные. Под глазами — пара коричневых штрихов. Пальпы относительно короткие. Прототрох развит. Нухальный орган не сформирован. Параподии дифференцируются на 5 сегментах, со II по VI сегмент. Гладкие ларвальные щетинки на всех сегментах. Пищеварительный тракт формируется, задняя кишка не развита. Пигидий массивный, с двумя анальными усиками. Спинная сторона пигментирована: по одной паре коричневых пятен латерально на II и VII сегментах; парные поперечные коричневые полосы латерально на границах между сегментами и посередине VI сегмента.

Единственная личинка отмечена к северу от Земли Бунге в слое 20–0 м.

Семейство Trochochaetidae

Trochochaeta multisetosa (Oersted) (рис. 12, 13).

Все личинки планктотрофные.

Метатрохофора I (рис. 12, А). Прозрачные личинки длиной около 580 мкм; максимальная ширина — около 210 мкм; 14 сегментов. Простомии и перистомии срастаются в так называемый зонтик (“umbrella”). Прототрох из двух рядов ресничек по краю “umbrella”. Нототрохи отсутствуют; телотрох развит. На переднем крае простомииума имеется выемка. Видна одна пара красных глаз и короткие пальпы. Девять передних сегментов несут зазубренные ларвальные плавательные щетинки (рис. 12, Г). Первый сегмент крупнее других и снабжен наиболее длинными щетинками. Параподии не развиты. Сформированы глотка и мешковидный желудок. Задняя кишка отсутствует. Пигидий округло-конусовидный.

Метатрохофора II (рис. 12, Б). Длина около 670 мкм, 18 сегментов. Две пары мелких красных глаз. Глотка на протяжении 3 сегментов, желудок занимает 5 сегментов, формируются пищевод и задняя кишка.

Ранняя нектохета (рис. 12, В). Длина около 930 мкм; 20 сегментов, 9 щетинок сегментов. В отличие от предыдущей стадии на I, II и IV сегментах формируются длинные спинные и брюшные подиальные лопасти. Появляются дефинитивные щетинки на 7 сегментах, начиная с III. На III сегменте видны по 2 крупные ацикуловидные щетинки с каждой стороны (рис. 12, Е). “Umbrella” и телотрох сохраняются.

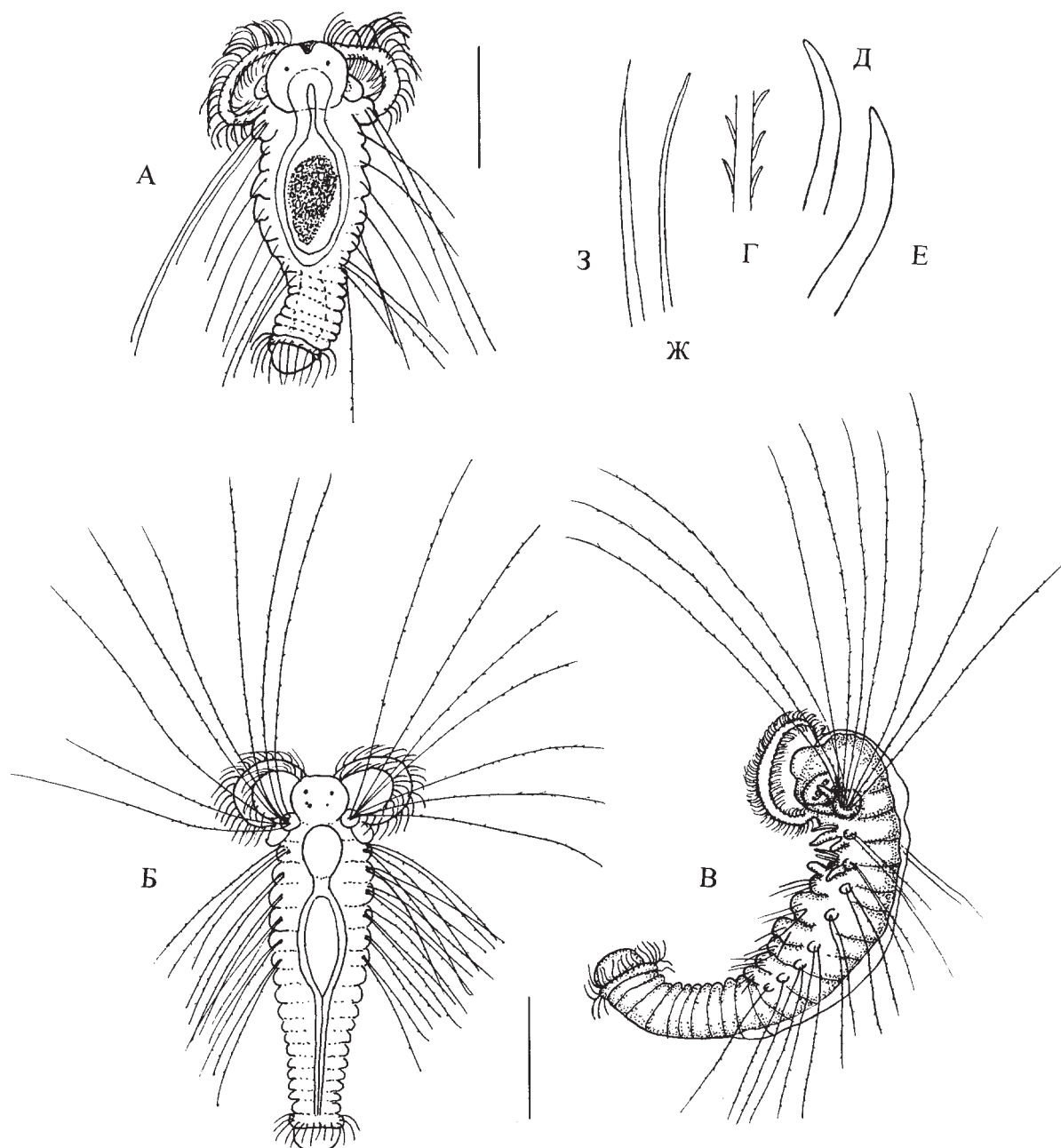


Рис. 12. *Trochochaeta multisetosa* Oersted: *A* — метатрохофора I; *Б* — метатрохофора II; *В* — ранняя нектохета; *Г* — фрагмент провизорной щетинки; *Д* — ацикуловидная щетинка II сегмента; *Е* — ацикуловидная щетинка III сегмента; *Ж* — капиллярная щетинка IV сегмента; *З* — торакальная щетинка. Шкала к рис. *A, Б, В*: 0.2 мм

Поздняя нектохета (рис. 13, *A, Б*). Прозрачные личинки длиной около 1100 мкм, при максимальной ширине около 250 мкм; 21 сегмент, 20 щетинковых сегментов. На переднем крае простомиума имеется выемка. Две пары мелких красных глаз, расположенных трапецией. “Umbrella” со спинной стороны редуцирована. Пальпы увеличиваются по сравнению с предыдущей стадией, причем правая пальпа крупнее. Ларвальные щетинки на некоторых параподиях выпадают. Подиальные лопасти и дефинитивные щетинки формируются почти на всех сегментах, кроме последнего (рис. 12, *Ж, З*). На II и III сегментах крупные ацикуловидные щетинки; ширина ацикуловидных щетинок на III сегменте в 2.5 раза больше, чем на II (рис. 12, *Д, Е*). Кишечник сформирован полностью. Телотрох сохраняется. Анальных усиков еще нет.

Множество личинок обнаружено в слое 20–0 м к северу от Земли Бунге и в слое 15.5–0 м у южного побережья в проливе Санникова.

П р и м е ч а н и е. В Северном Ледовитом океане отмечены 2 вида *Trochochaeta*: *T. multisetosa* (Oersted) и *T. carica* (Birula). Лецитотрофные личинки *T. carica* были найдены в материнских труб-

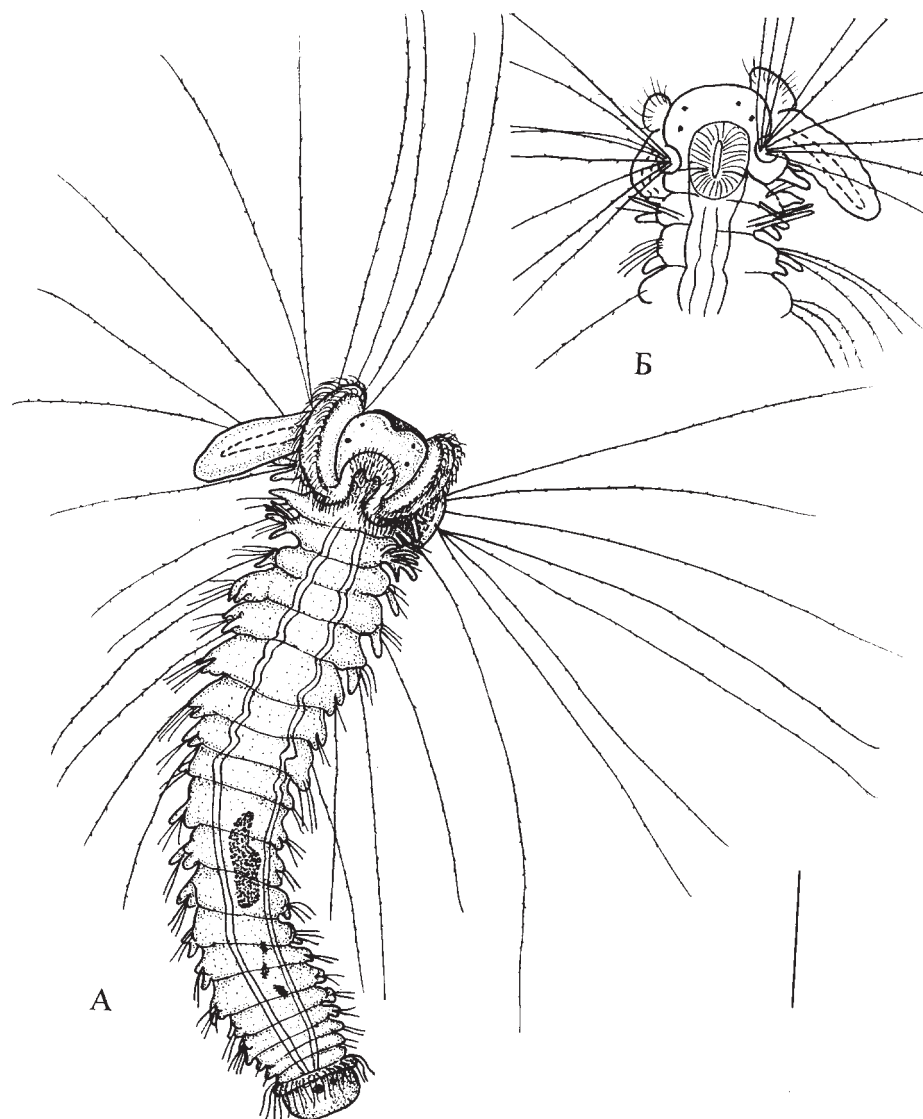


Рис. 13. *Trochochaeta multisetosa* Oersted: А — поздняя нектохета с брюшной стороны; Б — поздняя нектохета, передний отдел тела со спинной стороны. Шкала: 0.2 мм

ках. Они развиваются из очень крупных яиц и присутствуют в планктоне, возможно, лишь короткое время (Buzhinskaja, Jørgensen, 1997).

Личинки *T. multisetosa* были впервые кратко описаны и изображены Г. Торсоном (Thorson, 1946) как личинки шпионид (“Spionid larva D”). Затем личинки и ювенили этого вида из прибрежных вод Швеции были исследованы и идентифицированы Л. Ханнерцем (Hannerz, 1956). Найденные у Земли Бунге личинки в основном соответствуют имеющимся описаниям. Следует лишь отметить, что, если у побережья Швеции (Гуллмар-фьорд) 18-сегментные личинки уже утрачивают ларвальные щетинки на всех сегментах, кроме первого, и у них появляются анальные усики и пароподии, а личинки, имеющие 22 сегмента, уже представляют собой молодую донную стадию, то в районе Земли Бунге личинки с 21 сегментом еще находятся в планктоне и частично сохраняют провизорные щетинки, прототрох и телотрох, тогда как анальные усики не сформированы. Поздние нектохеты из пролива Орезунд, состоявшие из 22 сегментов, также сохраняли “umbrella”, телотрох, ларвальные щетинки на I сегменте и еще не имели анальных усиков (Thorson, 1946; Fig. 50, C).

У побережья Швеции личинки встречаются в планктоне с середины марта до середины мая, наиболее многочисленны в апреле (Hannerz, 1956). В планктоне Орезунда личинки отмечены с апреля по июль (Thorson, 1946).

Polychaeta gen. sp. (рис. 14)

Дробящийся шаровидный **эмбрион** диаметром 266 мкм найден 3.08.1973 в слое 8–0 м к югу от Земли Бунге.

Ранняя трохофора шаровидная, диаметр — 285 мкм. На эписфере — крупные темно-красные глаза (рис. 14, А), с нижней стороны гипосферы видны 8 бластомеров (рис. 14, Б). Выловлена 3. 09. 1973 к северу от Земли Бунге в слое 32–0 м.

Заключение

В прибрежных водах Земли Бунге в результате обработки 5 планктонных проб обнаружены пелагические личинки 8 видов полихет, принадлежащих 4 семействам. Личинки встречались на различных стадиях: от ранней метатрохофоры до поздней нектохеты. Кроме того, в планктоне найдены ювенильные стадии *Exogone gemmifera*, а также дробящиеся эмбрионы и ранняя трохофора полихет, которые не удалось определить до семейства. Личинки *Harmothoe imbricata*, *Harmothoinae* gen. sp.₁ и gen. sp.₂, *Pygospio elegans*, *Spionidae* gen. sp. и *Trochochaeta multiseta* впервые описаны для высокоширотных арктических вод.

По количеству экземпляров в планктоне доминировали личинки *T. multiseta*, которых было особенно много в начале сентября. Менее многочисленными оказались личинки полиноид, личинки остальных полихет встречались единично.

Различные личиночные стадии 3 видов семейства Polynoidae и метатрохофора Nephtyidae были лецитотрофными. Нектохеты *Harmothoinae* gen. sp.₂, 2 видов *Spionidae* и различные личиночные стадии *T. multiseta* питались планктоном. Последний вид, как и у побережья Швеции (Hannerz, 1956), имеет преимущественно планктотрофное развитие. Развитие *Gattyana cirrhosa* и *H. imbricata* — лецитотрофное, по крайней мере, до стадии ранней нектохеты, так же, как и в других частях ареалов этих видов. Предположение Г. Торсона относительно того, что все развитие *H. imbricata* в высоких широтах Арктики происходит под защитой элитр, не оправдывается.

Следует отметить, что размер ячеек сита планктонной сети в наших сборах был в 2 раза больше, чем у сита, использованного в экспедиции О.Г. Андерсена, поэтому ранние стадии развития полихет улавливались плохо. Кроме того, в этой экспедиции у северо-восточной Гренландии было взято в 10 раз больше проб и в течение более длительного времени, чем в нашей экспедиции. К тому же планктонные ловы осуществлялись там с большей глубины. Принимая во внимание эти обстоятельства, можно предположить, что полихетный меропланктон в прибрежных водах Земли Бунге богаче, чем это представлено в настоящей работе.

ЛИТЕРАТУРА

- Аверинцев В.Г. 1989. Сезонная динамика полихет высокоарктических прибрежных экосистем Земли Франца-Иосифа (Errantia). — Апатиты, 78 с.
- Аверинцев В.Г. 1990. Фауна многощетинковых червей (Polychaeta) моря Лаптевых // Исслед. фауны морей. Вып. 37(45). С. 147–186.
- Бужинская Г.Н. 1973. К экологии размножения многощетинковых червей (Polychaeta) залива Посыета Японского моря // Зоол. журн. Т. 52. Вып. 12. С. 1777–1782.
- (Бужинская Г.Н.) Buzhinskaja G.N. 1998. Modern data on pelagic larvae of bottom polychaetes from high arctic seas and Thorson's hypothesis about suppression of pelagic development in bottom marine invertebrates at polar latitudes // Proc. Zool. Inst. RAS. Vol. P. 53–59.
- (Бужинская Г.Н., Йоргенсен Л.Л.) Buzhinskaja G.N., Jørgensen L.L. 1997. Redescription of *Trochochaeta carica* (Birula, 1897) (Polychaeta, Trochochaetidae) with notes on reproductive biology and larva // Sarsia. Vol. 82. P. 69–75.
- Голиков А.Н., Скарлато О.А., Аверинцев В.Г., Менишуткина Т.В., Новиков О.К., Шереметевский А.М. 1990. Экосистемы Новосибирского мелководья и некоторые закономерности их распределения и функционирования // Исслед. фауны морей. Вып. 37 (45). С. 4–79.
- Голиков А.Н., Гагаев С.Ю., Гальцова В.В., Голиков А.А., Дантон К., Менишуткина Т.В., Новиков О.К., Петряшев В.В., Потин В.В., Сиренко Б.И., Шонберг С., Владимиров М.В. 1994. Экосистемы, флора и фауна Чаунской губы Восточно-Сибирского моря // Исслед. фауны морей. Вып. 47(55) С. 4–111.
- Горбунов Г.П. 1946. Донное население Новосибирского мелководья и центральной части Северного Ледовитого океана // Труды дрейфующей экспедиции Главсевморпути на ледокольном пароходе «Г. Седов» 1937–1940 гг. Т. 3. Биология — М.–Л. С. 30–138.
- Милейковский С.А. 1959. Размножение и личиночное развитие *Harmothoe imbricata* L. в Баренцевом и других морях // Докл. АН СССР. Т. 128. № 2. С. 418–421.
- Павштик Е.А. 1990. Состав и количественное распределение зоопланктона у Новосибирских островов // Исслед. фауны морей. Вып. 37(45). С. 89–104.

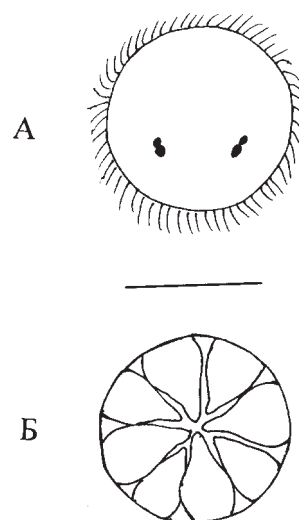


Рис. 14. Polychaeta gen. sp., ранняя трохофора: А — вид сверху; Б — вид снизу. Шкала: 0.2 мм

- Пергамент Т.С. 1945. Бентос Карского моря // Проблемы Арктики. Т. 1. С. 102–132.
- Петровская М.В. 1960. К экологии многощетинковых червей Восточного Мурмана и некоторые данные о периодах их размножения и личиночных формах // Тр. Мурм. морского биол. ин-та. Вып. 1(5). С. 28–67.
- Свеишников В.А. 1959. Типы размножения и развития многощетинковых червей в связи с их географическим распространением // Зоол. журн. Т. 38. Вып. 6. С. 829–841.
- Свеишников В.А. 1962. Пелагические личинки семейства Spionidae (Polychaeta) Белого моря. // Тр. Беломорск. биол. станции МГУ. Т. 1. С. 146–170.
- Свеишников В.А. 1978. Морфология личинок полихет — М. 151 с.
- Сикорский А.В., Бужинская Г.Н. 1998. Род *Marenzelleria* (Polychaeta, Spionidae) в морях России // Зоол. журн. Т. 77. № 10. С. 1111–1120.
- Ушаков П.В. 1982. Многощетинковые черви подотряда Aphroditiformia Северного Ледовитого океана и северо-западной части Тихого океана (семейства Aphroditidae и Polynoidae). Фауна СССР, нов. сер. № 126. Многощетинковые черви. Т. 2. Вып. 1. 272 с.
- Andersen O.G.N. 1984. Meroplankton in Jørgen Brølund Fjord, North Greenland // Meddr. Grønland. Biosci. Vol. 12. P. 3–25.
- Cazaux C. 1968. Étude morphologique du développement larvaire d'annélides polychètes. (Bassin d'Arcachon). Archiv. Zool. Expér. & Gén. T. 109, fasc. 3. P. 477–543.
- Hannerz L. 1956. Larval development of the polychaete families Spionidae Sars, Disomidae Mesnil, and Poecilochaetidae n. fam. in the Gullmar Fjord (Sweden) // Zoologiska Bidrag från Uppsala. Bd. 31. S. 1–204.
- Korn H. 1958. Zur Unterscheidung der Larven von *Harmothoe* Kinberg 1857 // Kiel. Meeresforsch. Bd. 14. Hf. 2. S. 177–186.
- Pettibone M. 1993. Revision of some species referred to *Antinoe*, *Antinoella*, *Antinoana*, *Bylgides* and *Harmothoe* (Polychaeta: Polynoidae: Harmothoinae) // Smithsonian Contributions Zool. No 545. Washington. 41 p.
- Rasmussen E. 1956. The reproduction and larval development of some polychaetes from the Isefjord, with some faunistic notes // Biol. Medd. Dan. Vid. Selsk. Bd. 23, No 1. 84 p.
- Rasmussen E. 1973. Systematics and ecology of the Isefjord marine fauna (Denmark) // Ophelia. Vol. 11. 495 p.
- Sars M. 1845. Zur Entwicklung der Anneliden // Wiegmanns Arch. Naturgesch., Jahrg. 11. Vol. 1. S. 11–19.
- Smidt E.L. 1951. Animal production in the Danish Waddensea // Medd. fr. Komm. Danm. Fisk.—Havunders., Ser. Fisk. Bd. 11. No 6. P. 1–151.
- Smidt E.L. 1979. Annual cycles of primary production and of zooplankton of Southwest Greenland // Greenland Bioscience. N 1. P. 3–51.
- Thorson G. 1936. The larval development, growth and metabolism of Arctic marine bottom invertebrates compared with those of other seas // Medd. Grønland. Vol. 100. No 6. 155 p.
- Thorson G. 1946. Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates, with species reference to the planctonic larvae in the Sound (Øresund) // Medd. Komm. Danm. Fisk.—Havunders. Ser. Plancton. Vol. 4. No 1. 523 p.
- Thorson G. 1950. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates // Biol. Rev. Vol. 25. P. 1–45.