

ПРОВ 68

ПРОВ 1580

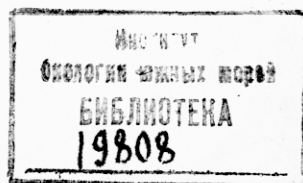
АКАДЕМИЯ НАУК СССР

СЕВАСТОПОЛЬСКАЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ СТАНЦИЯ
ИМ. А. О. КОВАЛЕВСКОГО

ПРОВ 98

ТРУДЫ
СЕВАСТОПОЛЬСКОЙ
БИОЛОГИЧЕСКОЙ
СТАНЦИИ

Том IX



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА. 1957

М. И. КИСЕЛЕВА

ПЕЛАГИЧЕСКИЕ ЛИЧИНКИ МНОГОЩЕТИНКОВЫХ ЧЕРВЕЙ
ЧЕРНОГО МОРЯ

О Г Л А В Л Е Н И Е

	Стр.
Введение	59
Методика	59
Морфологическое описание личинок многощетинковых червей	60
Сем. <i>Phyllodocidae</i>	60
<i>Phyllodoce tuberculata</i> Bobretzky	60
<i>Phyllodoce</i> sp.	61
<i>Phyllodoce maculata</i> (Linne)	63
<i>Eulalia sanguinea</i> (Oersted)	63
Сем. <i>Aphroditidae</i>	64
<i>Harmothoe imbricata</i> (Linne)	64
<i>Sthenelais boa</i> (Johnston)	65
<i>Pholoe synophthalmica</i> Claparède	67
Сем. <i>Glyceridae</i>	68
<i>Glycera convoluta</i> Kaferstein	68
Сем. <i>Syllidae</i>	70
<i>Pionosyllis pulligera</i> (Krohn)	71
Сем. <i>Nereidae</i>	71
<i>Perinereis cultrifera</i> (Grube)	72
<i>Nereis succinea</i> (Leuckart)	74
<i>Nereis diversicolor</i> Müller	75
<i>Platynereis dumerilii</i> (Aud. et Edw.)	76
Сем. <i>Nephtyidae</i>	78
<i>Nephtys</i> sp.	78
<i>Nephtys hombergii</i> Aud. et Edw.	80
Сем. <i>Eunicidae</i>	81
<i>Lysidice ninetta</i> Aud. et Edw.	81
Сем. <i>Spionidae</i>	83
<i>Polydora ciliata</i> (Johnston)	84
<i>Nerine cirratulus</i> (Delle Chiaje)	87
<i>Scolecopsis fuliginosa</i> Claparède	87
<i>Spio filicornis</i> (Müller)	90
<i>Pygospio elegans</i> Claparède	91
<i>Microspio mecnikowianus</i> (Claparède)	93
Сем. <i>Magelonidae</i>	94
<i>Magelona rosea</i> Moore	94
Сем. <i>Capitellidae</i>	95
<i>Capitella capitata</i> (Fabr.)	95
Сем. <i>Sabelliidae</i>	96
<i>Sabellaria spinulosa</i> Leuckart	96
Сем. <i>Amphictenidae</i>	98
<i>Pectinaria neapolitana</i> Claparède	98
Сем. <i>Serpulidae</i>	100
<i>Spirorbis pusilla</i> Rathke	100
<i>Spirorbis militaris</i> Claparède	103
<i>Pomatoceros triqueter</i> (Linne)	104

Сем. <i>Polygordiidae</i>	106
<i>Polygordius neapolitanus</i> Frajmont <i>ponticus</i> Salensky	106
Сем. <i>Protodrilidae</i>	108
<i>Protodrilus purpureus</i> (Schneider)	108
Сем. <i>Saccocirridae</i>	110
<i>Saccocirrus papillocercus</i> Bobretzky	110

ВВЕДЕНИЕ

Личиночные стадии многощетинковых червей изучены крайне недостаточно. Лишь для немногих видов полихет прослежены и описаны все стадии развития.

Экология личинок почти совсем не освещена.

Из 123 видов многощетинковых червей, указанных для Черного моря (Виноградов, 1949), лишь для 5 видов опубликованы данные, касающиеся их личиночных форм. По другим нашим морям соответствующих специальных наблюдений не имеется.

Изучение личиночных форм полихет, ведущих планктонный образ жизни, представляет значительный интерес как с морфологической стороны, так и в отношении общих планктонологических исследований. Личинки многощетинковых червей в течение круглого года встречаются в планктоне Черного моря и являются существенным его компонентом, развиваясь в летнее время в массовом количестве. Но вследствие почти полной неизученности личинки полихет в работах по планктону остаются без определения.

Мы приводим описание и изображение 19 видов личинок многощетинковых червей Черного моря, относящихся к 14 семействам и 17 родам.

Кроме того, в работе имеются литературные данные по другим морям для 13 видов личинок многощетинковых червей, встречающихся и в Черном море, в отношении которых у нас отсутствуют собственные наблюдения.

МЕТОДИКА

Для работы использовались пелагические личинки полихет, встречающиеся в планктоне Севастопольской бухты. Материал собирался большой сетью Джеди. Пробы просматривались под биноклем и выловленные личинки отсаживались по 4—5 экземпляров в чашки для культур емкостью 25 см³. Вода, наливаемая в чашки, бралась из наиболее чистой части бухты. Летом при обильном развитии фитопланктона морская вода фильтровалась через частый мельничный газ. Это освобождало воду от избытка фитопланктона и в то же время не обеспложивало ее: при такой фильтрации оставался наннопланктон и бактерии, которыми могли питаться личинки. Смена воды в сосудах не производилась. При культивировании некоторых видов личинок полихет в чашки добавлялся грунт.

Для понижения температуры воды чашки с личинками омывались проточной водопроводной водой.

Для предохранения культур от загрязнения чашки накрывались стеклянными пластинками.

При переходе личинок многощетинковых червей к бентосному питанию в чашки помещалась ульва, приливалась культура диатомовых водорослей, давались кусочки креветок или полихет.

Наблюдение над развитием личинок велось до тех пор, пока не выяснялась их видовая принадлежность. Зарисовка личинок полихет в большинстве случаев делалась с живых объектов.

МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ ЛИЧИНОК МНОГОЩЕТИНКОВЫХ ЧЕРВЕЙ

СЕМЕЙСТВО *PHYLLODOCIDAE*

Представители семейства *Phyllodocidae* размножаются как путем образования кладок, так и выметыванием половых продуктов прямо в воду (половые продукты выводятся через нефридии). Кладки описаны для *Phyllodoce maculata*, *Phyllodoce groenlandica*, *Eulalia viridis* из северных морей. Для *Ph. maculata* отмечена псевдокопуляция (Thorson, 1946). Выметывание половых продуктов в воду отмечено для *Phyllodoce tuberculata* и *Phyllodoce nana* в Черном море (Виноградов, 1949). Мы приводим описание личинок *Phyllodoce tuberculata* и *Phyllodoce* sp. по собственным материалам; *Phyllodoce maculata* и *Eulalia sanguinea* по литературным данным.

Род *Phyllodoce* Savigny*Phyllodoce tuberculata* Bobretzky

Личинки *Phyllodoce tuberculata* были встречены при температуре воды от 16 до 24° (рис. 1).

Максимальное количество их было в планктонной пробе от 1 июля, причем основная масса личинок находилась в горизонте 10—5 м, при общей глубине 14 м.

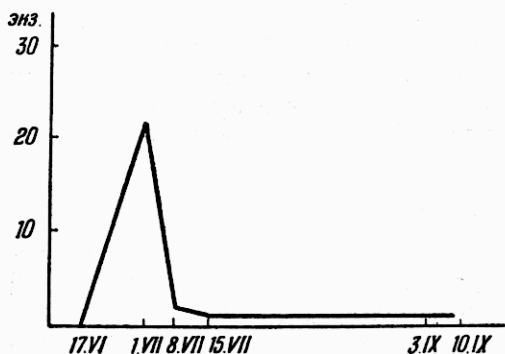


Рис. 1. Количество личинок *Phyllodoce tuberculata* в планктонных пробах

Взрослые половозрелые экземпляры *Phyllodoce tuberculata* нами встречены не были, так что плодовитость установить не удалось.

Описание трохофоры: трохофора *Phyllodoce tuberculata* крупная — около 300 μ в длину (рис. 2, а). Хорошо видны три венчика ресничек: перитрох, прототрох, телотрох. В перитрохе и телотрохе реснички короткие, но прототрох образован довольно длинными ресничками. На вентральной стороне, ниже прототроха, помещается небольшой округ-

лый рот, который ведет в мешковидный кишечник, набитый жировыми включениями. Трохофора сильно пигментирована. Между перитрохом и прототрохом дорзально располагаются два черных пигментных пятна — глаза личинки; одно звездчатое пигментное пятно на переднем полюсе трохофоры; два округлых пятна на вентральной стороне между перитрохом и прототрохом и шесть коротких пигментных полосок в основании прототроха, образованных зеленовато-желтым пигментом (который в проходящем свете кажется черным). Вся личинка окрашена в желтовато-розовый цвет. Розовый пигмент в основном концентрируется на заднем полюсе личинки и, постепенно бледнея, переходит в желтый в средней части тела. Трохофора довольно быстро плавает, вращаясь вокруг своей оси.

Метатрохофора отличается от трохофоры размерами и намечающейся сегментацией (рис. 2, б). Длина метатрохофоры достигает около

500 μ , ширина около 300 μ . Венчики ресничек остаются без изменения. Видны очертания будущих 9 сегментов. По бокам, ниже прототроха, заметны по 4 щупальцевых усика. Пигментация такая же желто-розовая, как у трохофоры. Сохраняются все пигментные пятна, какие были у трохофоры и к ним добавляются 2 желтых пигментных пятна на 9-м сегменте.

Метатрохофора плавает, так же как и трохофора, вращаясь вокруг оси.

Нектохета имела в длину 900 μ , при ширине 160 μ (рис. 2, c). На переднем конце простомиума две пары щупалец: медиальные несколько

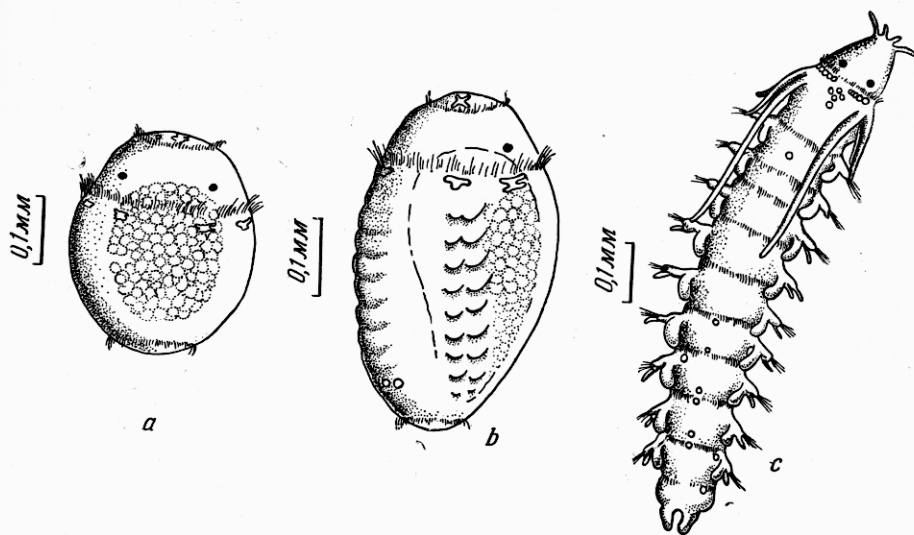


Рис. 2. Личинки *Phyllodoce tuberculata*:

1 — трохофора; b — метатрохофора; c — нектохета

короче латеральных. От основания простомиума с правой и левой стороны отходят по 4 щупальцевых усика. Из них одна пара очень длинная: доходит до 5-го сегмента. Параподий 9 пар. Каждая из них несет по одному нитевидному и одному листовидному усика. Анальный сегмент оканчивается довольно короткими анальными усиками. В основании простомиума и на каждом из 9 сегментов видны пояса коротких ресничек. Нектохета окрашена менее интенсивно, чем предыдущие стадии. На дорзальной стороне простомиума одна пара глаз. В основании головной лопасти скопление зеленовато-желтого пигмента. Такие же пигментные пятна разбросаны на первом и с 7-го по 10-й сегмент. Пигидиум и анальные придатки имеют розоватую пигментацию. Личинка сравнительно малоподвижна. Процесс превращения от трохофоры до нектохеты у нас в лабораторных условиях при температуре воды в 20—24° занимал не более двух суток. Метаморфоз проходил в сосуде без грунта. Нектохета помещалась в чашку с тонким слоем мелкого, слегка запыленного песка. Через полмесяца у нее было 12 сегментов при общей длине червя около 1 мм. Прототрох и розовая пигментация исчезли. Пигментные пятна остались без изменения. Далее развитие не шло, и червь вскоре погиб.

Phyllodoce sp.

Личинки этого вида встречались в планктоне в зимнее время (декабрь—февраль) при температуре воды 11—7°. Количество их доходило до 13 экз.

на 1 м³. Мы вели наблюдение над метатрохофорой, пойманной 16 декабря. Длина личинки была около 500 μ (рис. 3, а). Прототрох отделяет головной конец от туловищного. Простомиум личинки расширен. На нем видны намечающиеся усики и две пары глаз: первая пара — крупные; вторая — едва заметные пигментные пятнышки.

На апикальном полюсе метатрохофоры располагаются короткие реснички перитроха.

На вентральной стороне личинки под прототрохом помещается рот, границы которого четко выступают благодаря розовой пигментации его краев.

Туловищный отдел разделен едва заметными перетяжками на сегменты.

В профиль личинка казалась горбатой из-за обилия включений, занимающих приблизительно передние две трети тела.

На анальном конце личинки заметны телотрох и два будущих анальных усика. Метатрохофора плавала, вращаясь вокруг своей оси.

Через два дня туловищная часть несколько удлинилась, резче стали видны сегменты. Щупальцевые усики настолько увеличились в длину, что доходили почти до последнего сегмента.

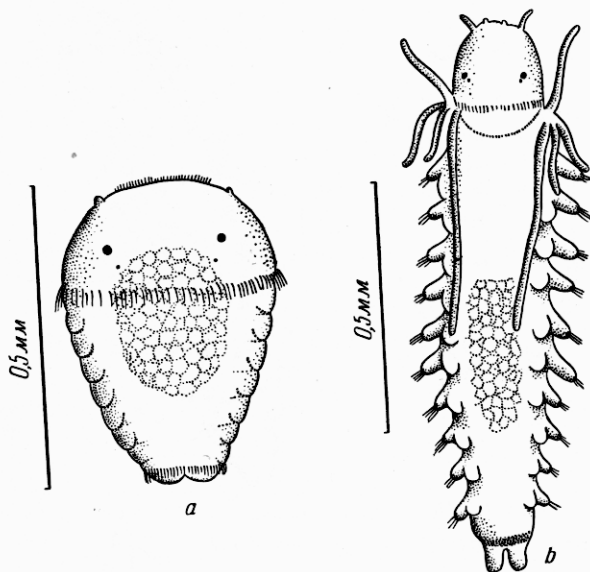


Рис. 3. Личинки *Phyllodoce* sp.:

а — метатрохофора; б — нектохета

20 декабря, т. е. на четвертый день после начала наблюдения, метатрохофора превратилась в нектохету и перешла к бентосному существованию. Число сегментов — 10, с намечающимся 11-м. Длина личинки доходила до 1 мм при ширине около 200 μ (рис. 3, б). На простомиуме видны две пары глаз и две пары усиков. В основании головного сегмента еще полностью сохраняется прототрох. Ниже ресничного кольца по бокам тела отходит с каждой стороны по 4 щупальцевых усика. Длина их около 350 μ .

Простомиум и пигидиум пигментированы: на головной лопасти коричневая окраска, на анальном конце — зеленоватая.

Личинка ползает и плавает. При плавании нектохета сильно сокращается, прижав параподии и вращаясь вокруг оси. Параподии довольно короткие — приблизительно 80 μ , с небольшими сложными щетинками. В основании параподий помещаются листовидные, бесцветные спинные усики.

Пигидиум оканчивается двумя анальными придатками.

Часть туловищных сегментов (с 4-го по 8-й) заполнена жировыми включениями.

Phyllodoce maculata (Linne)

По литературным данным известно, что у этого вида существует псевдокопуляция: самцы и самки лежат вокруг выметанных яиц (Thorson, 1946). Яйца около 20 μ в диаметре, погружены в объемистую слизистую массу. В кладке насчитывается до 10 000 яиц (Smidt, 1951). Развитие от яйца до свободно плавающей личинки занимает от 2 до 18 дней, в зависимости от условий.

А. Агассиц (Agassiz, 1867) отмечал у личинки на ранней стадии хорошо развитый прототрох, два глаза, пару рудиментарных щупалец, просвечивающую пищеварительную полость и отсутствие анального ресничного кольца. При дальнейшем развитии удлиняется и становится отчетливо сегментированной задняя часть личинки.

Метатрохофора с 10 щетинковыми сегментами, 4 парами щупальцевых усиков и 4 антеннами несет на спинной стороне «щиток». Еще сохраняется прототрох. 12-сегментная личинка *Ph. maculata* (по данным Торсона, 1946) имеет в длину 1,1 мм (рис. 4). Простомии и перистомии оливково-зеленого цвета. На дорзальной стороне всех щетинковых сегментов два ряда пигментных пятен (желтых в прямом свете и темных оливково-зеленых — в рассеянном). На пигидиуме — короткие анальные усики.

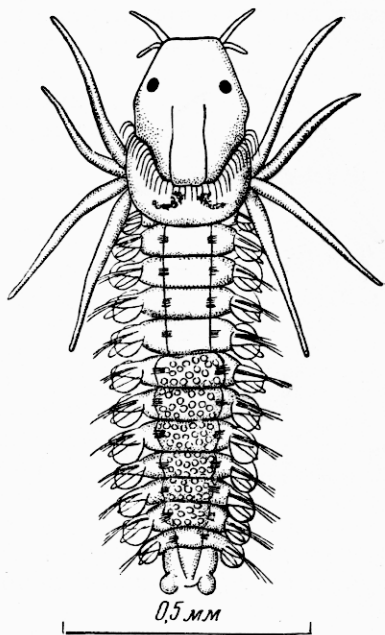


Рис. 4. Нектохета *Phyllodoce maculata* (по Торсону, 1946)

Под *Eulalia* Oersted*Eulalia sanguinea* (Oersted)

Краткое описание личинки этого вида дано Ф. Гравели (Gravelly, 1909) и Торсоном (1946). Гравели описывает *Eulalia sanguinea* как *Phyllodoce* В. Яйца зеленые, иногда красноватые. Диаметр их около 80—85 μ . Трохофора сферическая, с хорошо развитым прототрохом. Наибольший диаметр личинки 350 μ . Рот окружен короткими ресничками.

Метатрохофора имеет около 10 сегментов и задний несегментированный участок. Длина 650 μ (рис. 5). Максимальная ширина (450 μ) совпадает с уровнем прототроха. Дорзально на преоральном участке располагаются глаза. Развиваются 4 пары щупальцевых усиков: одна пара — на перистомии, две пары — на втором сегменте, четвертая — на первом щетинковом сегменте. Первые шесть сегментов несут короткие тонкие простые волосовидные и сложные щетинки. На пигидиуме можно различить узкий телотрох и короткие лопастные анальные придатки.

14-сегментная нектохета имеет в длину около 1 мм. Все тело ее сегментировано, но 14-й сегмент еще лишен пароподий. Остальные сегменты несут большие дорзальные и маленькие вентральные усики и пучки сложных щетинок. В некоторых случаях еще сохраняются единичные волосовидные щетинки. Щупальцевые усики на перистомииальном сегменте и вентраль-

ная пара на втором сегменте короче двух других пар. Прототрох и телотрох еще хорошо развиты. Длина ресничек, образующих прототрох, около 80 μ , длина ресничек телотроха — 60 μ . Реснички амфитроха — 15 μ , располагаются на каждом сегменте. На переднем крае головы выступают две пары коротких тонких усиков. Среднего щупальца еще не заметно. По-видимому, оно развивается позже.

Кишечник светлозеленого цвета, наполнен гранулами. Наружные ткани коричневатые. Пигидиум темнее туловищных сегментов.

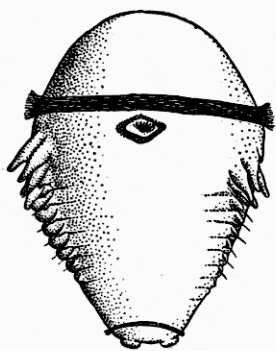


Рис. 5. Метатрохофора *Eulalia sanguinea* (по Гравели, 1909)

СЕМЕЙСТВО *APHRODITIDAE*

Используя литературные данные о размножении отдельных представителей семейства *Aphroditidae*, можно сказать, что все они имеют пелагическую личинку, хотя при этом ранние стадии развития (до трохофоры) могут проходить под защитой элитр. Вынашивание яиц под элитрами до стадии трохофоры отмечалось для *Harmothoe imbricata* в северных и дальневосточных морях (Gravier, 1923; Thorson, 1936).

Мы даем описание личинок *Harmothoe imbricata* (по собственным наблюдениям и по литературным данным о развитии этого вида в других морях), *Sthenelais boa* и *Pholoe* sp. (по данным Бобрецкого, 1873).

ПОДСЕМЕЙСТВО *POLYNOINAE* GRUBE

Род *Harmothoe* Kinberg

Harmothoe imbricata (L.)

Личинки этого вида отмечались в планктонных пробах, в основном в течение зимне-весеннего времени, при температуре воды от 6 до 15°. В январе — марте личинки были встречены в количестве 1—12 экз. в 1 м³, являясь в этот период почти единственными представителями личинок полихет в планктоне.

Все измерения для *Harmothoe imbricata* произведены на фиксированных формалином объектах. Длина метатрохофоры была от 350 до 390 μ , при ширине в области прототроха около 300 μ . Видны следы будущих сегментов (их у метатрохофоры 6) и щупальцевых усиков. По краю хорошо развитого прототроха идет полоса черного пигмента. На простомииуме 6 глаз по 3 с каждой стороны. На вентральной стороне ниже прототроха располагается рот, окруженный ресничками. Личинка сероватого цвета с пурпурным оттенком.

7-сегментные нектохеты имели в длину от 500 до 800 μ (рис. 6). Простомииум четко отделен от 1-го сегмента и окаймлен черным пигментом. На голове выступают антенна, пальцы, щупальцевые усики, зазубренные щетинки.

Длина антенны около 200 μ , длина боковых щупальцевых усиков — 250 μ . Часто в основании антенны заметно небольшое скопление черного пигмента. Глаз две пары.

Параподии хорошо развиты и несут пучки щетинок, длина которых доходит до 250 μ . Количество щетинок в параподиях 13—18. На 1-й, 2-й,

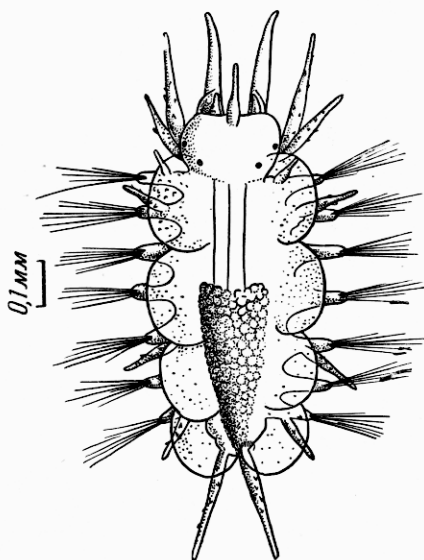
5-й и 7-й парах параподий развиваются усики. Появляются 4 пары элитр на 1-й, 3-й, 4-й и 6-й парах параподий. Пигидиум оканчивается двумя длинными овальными усиками. Длина последних доходит до 350 μ .

Глотка тянется с 1-го по 4-й сегмент и ведет в кишечник, набитый гранулированным зеленовато-серым содержимым. Простомииум и пигидиум окрашены в желтый цвет.

У одного из исследуемых экземпляров нектохеты на границе простомииума и 1-го сегмента еще был виден прототрох. На пигидиуме появилось небольшое ресничное кольцо.

Развитие от метатрохофоры до нектохеты в чашках без грунта при температуре 18—20° занимает 1—3 дня. На стадии нектохеты личинки могут оставаться довольно длительное время (15—20 дней), после чего в большинстве случаев погибают.

Наше описание личинки *Harmothoe imbricata* почти полностью совпадает с данными Торсона (1946).



ПОДСЕМЕЙСТВО SIGALIONINAE GRUBE

Род *Sthenelais* Kinberg

Sthenelais boa (Johnston)

Личинки *Sthenelais boa* в массовом количестве были встречены в планктонных пробах, собранных в мае — июне при температуре воды 15—16° (рис. 7). Единичные экземпляры попадались в июле. Таким образом, периодом размножения *St. boa* можно считать май — июль. По С. А. Зернову (1913), *St. boa* половозрелы в июне — июле. По всей вероятности, возможны некоторые колебания в сроках половозрелости, связанные с изменениями внешних факторов.

Рис. 6. Нектохета *Harmothoe imbricata*

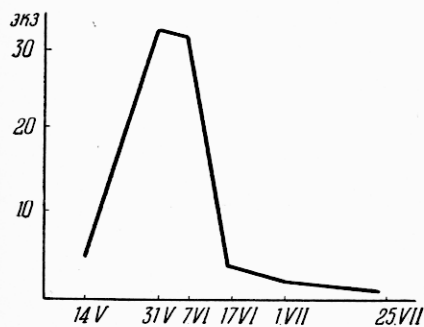


Рис. 7. Количество личинок *Sthenelais boa* в планктонных пробах

Описание метатрохофоры. Длина 4-сегментной личинки около 280 μ , ширина 200 μ (рис. 8, а). Личинка плавает за счет хорошо развитого прототроха, прижимая к телу параподии. Параподии довольно короткие, но широкие. Каждая параподия несет 6 сложных щетинкок. На головном конце хорошо видны две пары глаз. Один глаз из каждой пары крупнее другого, являясь как бы двойным. Ниже

прототроха по бокам выступают короткие щупальцевые усики (по одному с каждой стороны). В основании 1-й, 3-й и 4-й пар параподий сидят раздутые в нижней части и раздвоенные вверху усики. В основании 2-й пары параподий помещается одиночный небольшой усик. Пигидиум оканчивается короткими анальными усиками.

Внутренность личинки наполнена питательным материалом.

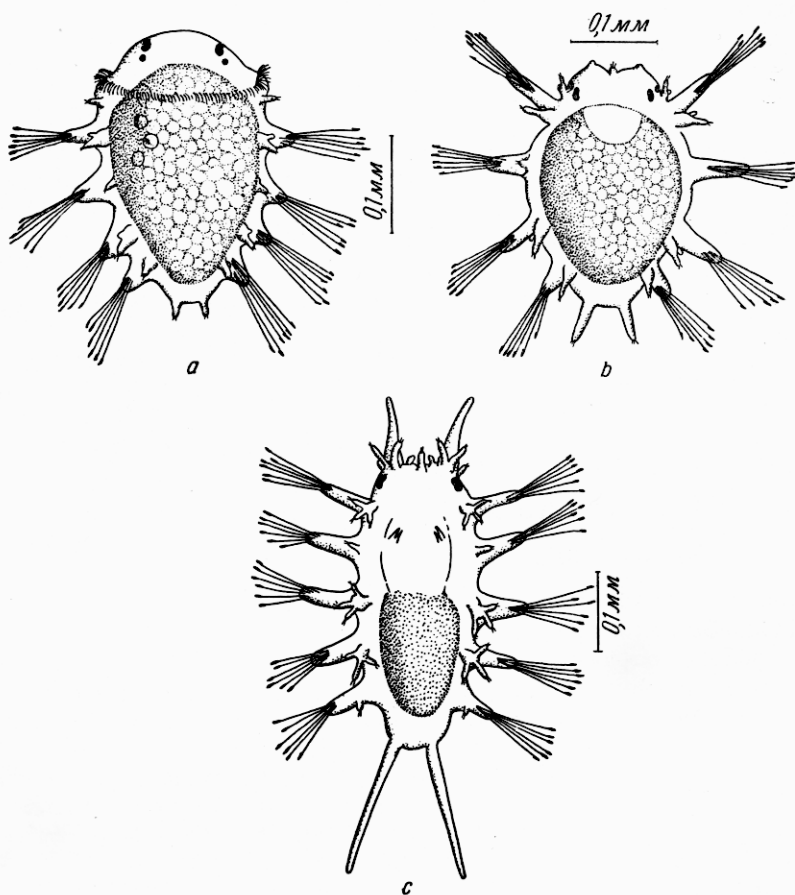


Рис. 8. Личинки *Sthenelais boa*:

а — метатрохофора; б — 4-сегментная нектохета; с — 5-сегментная нектохета

Описание нектохеты. 4-сегментная нектохета имеет в длину, так же как и метатрохофора, 280 μ (не считая анальных усиков) и ширину 200 μ (рис. 8, б). Исчезает прототрох. На голове появляются придатки: медиальное щупальце-антенна и зачатки пальцев. Параподии удлинились и несут, так же как и у метатрохофоры, по 6 сложных щетинок. Размер щетинок равен приблизительно 80 μ . Глаз две пары: одиночные и «двойные». Одиночные глаза расположены теперь более латерально, чем у метатрохофоры. В основании параподий нектохеты, так же как и у личинки на предыдущей стадии, находятся усики: одиночные и короткие на 2-й паре параподий и широкие, двойные — на 1-й, 3-й и 4-й парах ног. Анальные придатки удлинились. На концах головных, спинных

и анальных усиков сидят короткие, должно быть чувствительные волоски. Кишечник личинки наполнен включениями. Намечается образование глотки.

Личинка медленно и неуклюже ползает по дну сосуда. Часто к ее сильно выпуклой спинной стороне прилипают песчинки, детрит и т. п.

Из вышесказанного видно, что у *St. boa* 4 ларвальных сегмента. Обычно принято считать, что у представителей одного и того же семейства должно быть одинаковое количество ларвальных сегментов. В семействе *Aphroditidae* такой закономерности не наблюдается: для *Harmothoe imbricata* и *Pholoe* sp. указывается 7 ларвальных сегментов, для *Sihenelais boa* — 4.

Пятисегментная личинка достигает длины 350 μ , при ширине 120 μ (рис. 8, с). Голова несет центральную антенну и 4 пары придатков: крупные пальпы около 120 μ длины и 3 пары усиков с чувствительными волосками на концах. Остается одна пара двойных глаз, расположенных латерально. Параподии удлиннились и в основании 1-й, 3-й и 4-й пар их отходят 3-пальчатые усики. На 2-й и 5-й парах параподий сидят короткие одиночные усики. Все они несут чувствительные волоски. Анальные усики стали очень длинными — их размер доходит до 270 μ . Через стенку тела просвечивает крупная 4-зубая глотка, которая тянется от простомиума до 3-го сегмента. Кишечник набит темносерым содержимым.

Род *Pholoe* Johnston

Pholoe synophthalmica Claparede

Н. В. Бобрецкий (1873) дает краткое описание личинки *Pholoe* sp. По данным К. А. Виноградова (1949), в Черном море встречается только один вид *Pholoe* — *Pholoe synophthalmica*, поэтому описанную Н. В. Бобрецким личинку мы относим к этому виду.

Самая молодая из наблюдавшихся Н. В. Бобрецким личинок имела 7 сегментов (рис. 9, а). Первый сегмент несет пару щупальцевых усиков, из которых дорзальный длиннее вентрального. Щупальцевые усики сидят на выступе, внутри которого видна простая щетинка. Остальные 6 сегментов снабжены параподиями со сложными щетинками. При основании параподий сидят двучленистые спинные усики и на половине длины параподий помещаются брюшные усики. Передний брюшной усик длиннее прочих. Простомиум отделен от первого сегмента ресничным кольцом, позади которого находится ротовое отверстие. На вентральной стороне простомиума, у его основания, заметна пара бугорков, которые позже развиваются в пальпы. На дорзальной стороне головной лопасти две пары глазных пятен. Пигидиум снабжен парой усиковидных придатков, между которыми находится пара маленьких бугорков.

При дальнейшем развитии личинки щупальцевые усики первого сегмента перемещаются к переднему краю и создается такое впечатление, что они становятся головными придатками (рис. 9, б), исчезает ресничное кольцо и граница между прототрохом и остальным телом становится менее выраженной.

Развиваются пальпы, характерные для *Aphroditidae*. На простомиуме виден зачаток непарного головного щупальца. Хорошо выражена глотка, на переднем конце которой появляются сосочки. Заметны две пары челюстей. Элитры на этой стадии еще не развиваются.

По строению щетинок и расположению головных придатков Н. В. Бобрецкий отнес описанную личинку к роду *Pholoe*.

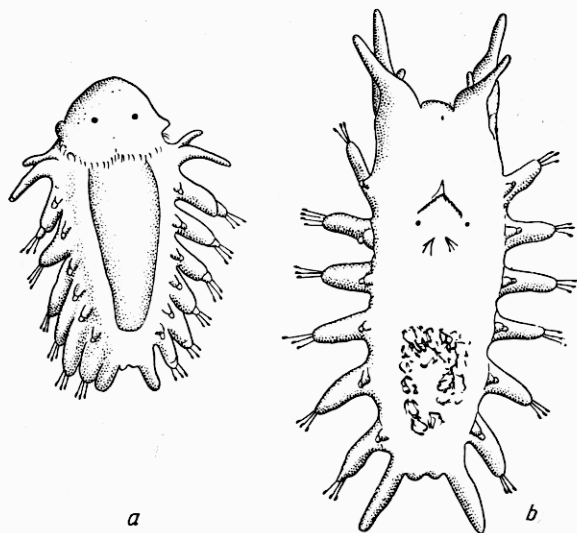


Рис. 9. Личинки *Pholoe synophthalmica* (по Бобрецкому, 1873):

a — ранняя нектохета; *b* — более поздняя нектохета

СЕМЕЙСТВО GLYCERIDAE

У представителей данного семейства половые продукты выметываются через разрыв стенок тела и из оплодотворенных яиц развиваются пелагические личинки.

Для Черного моря указываются 2 рода и 6 видов семейства *Glyceridae*, однако литературных данных о развитии черноморских *Glyceridae* нет.

Мы приводим описание метатрохофоры и нектохеты *Glycera convoluta* по собственным наблюдениям, и развитие ранних стадий этого вида по литературным данным, полученным в других морях.

Под *Glycera Savigni*

Glycera convoluta Keferstein

Личинки *Glyceridae* были встречены в планктонных пробах, собранных в мае — июле, сентябре и ноябре при температуре воды от 14 до 23°. Максимальное количество — 9 экземпляров было в пробе от 31 мая. 5 мая 1953 г. при температуре воды 14° нами был обнаружен один экземпляр *Glycera convoluta*, набитый яйцами. Яйца занимали всю полость тела, начиная с 1-го сегмента (и особенно многочисленны в переднем отделе тела). У самки длиной в 3,5 см насчитывалось 74 130 яиц. Неоплодотворенные яйца уплощенной формы, гранулированные. Периферическая часть яйца более темная, центральная кажется светлой из-за меньшего числа гранул. Диаметр неоплодотворенных яиц 120—150 μ .

Описание ранних личиночных стадий *Glycera convoluta* дано Х. Факсом (Fuchs, 1911). Автор отмечает, что у трехдневной трохофоры верхнее полушарие более коническое, чем нижнее (рис. 10, *a*) Апикальные рес-

личинки располагаются кольцом в небольшом углублении. Появляются реснички вокруг ануса. Крупные зерна зеленого пигмента рассеяны по всей поверхности и особенно многочисленны ниже ресничного кольца. Кишечник мешковидный, без четкого подразделения на отделы. Мы приводим описание более поздних стадий развития *Glycera convoluta*: стадии метатрохофоры и нектохеты.

Метатрохофора яйцевидной формы, имеет длину около 500 μ . На вершине простомиума заметны 4 небольших бугорка — зачатки будущих терминальных щупальцев (рис. 10, b). В основании простомиума находится хорошо

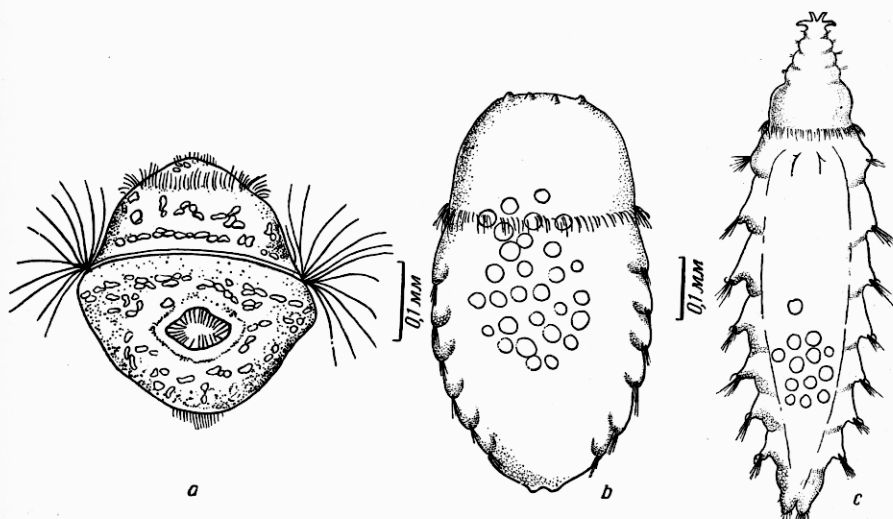


Рис. 10. Личинки *Glycera convoluta*:

a — 3-дневная трохофора (по Факсу, 1911); b — метатрохофора; c — нектохета

развитый прототрох. Нет никаких следов глазных пигментных пятен. У метатрохофоры видны 6 намечающихся сегментов.

Параподии снабжены щетинками. Во время плавания параподии плотно прижаты, и личинка имеет обтекаемую форму. Пигидиум оканчивается двумя небольшими выпуклостями — зачатками будущих анальных усиков. Внутренность личинки занята питательными включениями.

Пигментация неяркая: видны следы зеленовато-желтого пигмента в области простомиума и пигидиума.

Личинка довольно быстро плавает, оседая время от времени и расправляя параподии.

Метатрохофора через два-три дня превращается в нектохету. Длина последней около 800 μ (рис. 10, c). Форма тела веретеновидная. Нектохета имеет характерный для *Glyceridae* конусовидный простомиум, оканчивающийся на вершине 4 небольшими щупальцами. Под большим увеличением на кольцах простомиума можно заметить тонкие щетинки. В основании простомиума еще сохраняется ресничное кольцо. Кольчатость простомиума начинается приблизительно с его середины. Между 1-м щетинковым сегментом и 1-м кольцом простомиума видна не разделенная на кольца выпуклость.

Описываемая нектохета имеет 7 щетинковых сегментов.

Параподии несут пучки сложных щетинок. Жабры на параподиях еще не сформированы. Личиночные усики хорошо развиты и снабжены

чувствительными волосками. Сквозь стенку тела просвечивает кишечник, частично наполненный сероватым зернистым содержимым. У личинки уже хорошо развита глотка с 4 зубцами.

Окрашена нектохета слабо: только в основании простомиума и на пигидиуме видны скопления зеленовато-желтого пигмента. Нектохета способна плавать за счет прототроха и ползать, червеобразно извиваясь.

СЕМЕЙСТВО SYLLIDAE

В семействе *Syllidae* наблюдается несколько способов размножения и развития: бесполое и половое, вынашивание и живорождение.

Чередование бесполого и полового размножения описано Бобрецим (1870) для *Syllis prolifera*. Автор отмечает, что у *Syllis prolifera* «одновременно с образованием новой половой особи развивается хвостовая часть на старой нейтральной форме. Образованию нового экземпляра предшествует скопление половых продуктов в задней части тела. Когда 15—25 сегментов будут наполнены половыми продуктами, то на одном из них (1-м, 3-м или 4-м) появляются едва заметные вначале пигментные пятна — зачатки глаз нового экземпляра».

Подобное образование половой особи наблюдал также Торсон (1946) у *Autolytus prolifera* (O. Müller). Отшнуровывающиеся столоны непигментированы, только самый задний из них имеет две пары черных глаз и его раздутые сегменты набиты многочисленными беловатыми яйцами.

Торсон отмечает, что им было встречено несколько свободно плавающих экземпляров *Autolytus prolifera* с большими вентральными мешками, содержащими значительное количество личинок. Личинки в выводковых мешках уже имеют глаза и реснички, оживленно двигаются и готовы к выходу. Однако пелагические личинки *Autolytus prolifera* никогда не наблюдались.

Вынашивание эмбрионов отмечалось, кроме того, и у других трех родов из семейства *Syllidae*: *Exogone gemmifera*, *Grubea clavata*, *Sphaerosyllis tetralix*.

Мы наблюдали *Exogone gemmifera* с личинками, сидящими на брюшной стороне червя 15 мая 1951 г. Описываемый экземпляр имел 23 щетинковых сегмента при общей длине приблизительно 2,5 мм. С 11-го сегмента по 16-й размещались 6 пар эмбрионов. Личинки были 5-сегментные, длиной около 200 м.

Торсон (1946), приводя имеющиеся данные о размножении и развитии этого вида, пишет, что яйца, богатые желтком, выводятся через нефридии и прикрепляются с брюшной стороны к каждой параподии поодиночке. Личинка не покидает материнский организм, пока у нее не разовьются 4—5 пар параподий, глаза, антенны и глотка. Отделившаяся личинка сразу же переходит к бентоническому существованию.

Яйценосными сегментами у исследованных Торсоном экземпляров были сегменты с 8-го по 26-й включительно (задние 4—5 сегментов яиц не содержали).

Взрослые *Exogone gemmifera* с внутренними яйцами обладали большими плавательными щетинками, которые отсутствовали у самок в стадии выведенных яиц. Торсон предполагает, что эти длинные щетинки отбрасываются после того, как яйца выметаны и оплодотворены.

3 апреля 1951 г. нами была найдена *Grubea clavata* длиной 63 мм, с 42 яйцами на спинной стороне. Диаметр яйца около 150 м. Через три дня яйца отвалились и далее не развивались.

Примеры пелагических личинок *Syllidae* приводит Гравели (Gravely, 1909), обозначая их как А, В, С.

Мы даем краткое описание личинки *Pionosyllis pulligera*.

Род *Pionosyllis* Malmgren

Pionosyllis pulligera (Krohn)

3-сегментная личинка *P. pulligera* была обнаружена 9 июня 1952 г. на стеклянной пластинке, подвешенной в проточном аквариуме. Длина 3-сегментной нектохеты равна около 250 μ . Головной конец несет один медиальный и два боковых усика (рис. 11). У основания усики несколько раздуты, а затем утончаются, оканчиваясь короткими чувствительными волосками. Хорошо заметны две пары глаз: одна пара располагается латерально, вторая — несколько ниже и более медиально. Сквозь стенки тела просвечивает глотка, которая тянется до первого щетинкового сегмента. Боковые щупальцевые усики еще не сформированы. Три пары довольно коротких параподий несут пучки сложных щетинок. На 1-й и 3-й паре параподий сидят усики. Пигидиум оканчивается довольно длинными анальными придатками. Внутренность личинки от первого сегмента до последнего занята гранулированным содержимым. Личинка относится к данному виду условно.

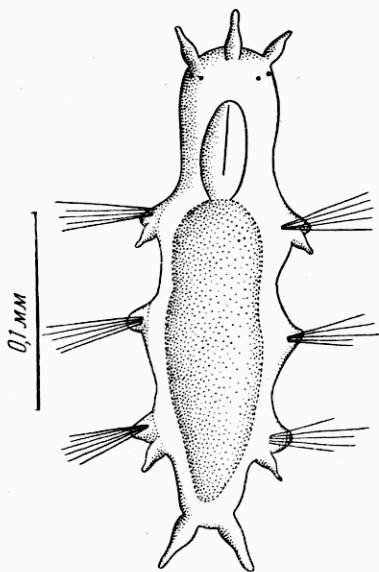


Рис. 11. Нектохета *Pionosyllis pulligera*

СЕМЕЙСТВО NEREIDAE

Представители семейства *Nereidae* способны изменять способы размножения и развития в зависимости от условий среды.

Часто описания личинок nereis одного и того же вида отличаются друг от друга в значительной степени, что связано с их изменчивостью под влиянием внешних условий. Например, указывается, что *Nereis diversicolor* под влиянием пониженной солености становится живородящим (Thorson, 1946). *Nereis zonata* в Восточной Гренландии размножается с пелагической личинкой на открытом побережье и с непелагической личинкой во внутренних фиордах (Thorson, 1936). *Perinereis cultrifera*, по описанию Р. Герпина (Herpin, 1925), размножается с пелагической личинкой, в то время как по данным В. Заленского (Salensky, 1882) из кладки этого червя выходят бентонические нектохеты.

Взрослые формы некоторых видов nereis при наступлении половозрелости испытывают превращение, становясь пелагическими эпитокными формами (например, *Platynereis dumerilii*, *Nereis succinea* в Черном и Азовском морях и др.). По данным Г. М. Беляева (1952), *Nereis succinea*, акклиматизированные в Каспийском море, превращаясь в гетеронереидных червей, выметывают половые продукты у дна, представляя как бы переходную ступень от эпитокных nereis к атокным. Типично атокной формой nereis

является *Nereis diversicolor*. Для этого вида отмечена псевдокопуляция (Воробьев, 1949).

Выметывание половых продуктов у *Nereidae* происходит главным образом через разрыв стенок тела.

Род *Perinereis* Kinberg

Perinereis cultrifera (Grube)

Используя литературные данные по развитию *Perinereis cultrifera*, можно заключить, что этот вид размножается в атокной и эпитокной формах.

В. Заленский (1882), Пэр и Ранкурель (Peres et Rancurel, 1948) наблюдали кладки *P. cultrifera*, из которых выходили бентонические личинки (рис. 12, а). По данным Герпина (1925), эпитокные формы *P. cultrifera*

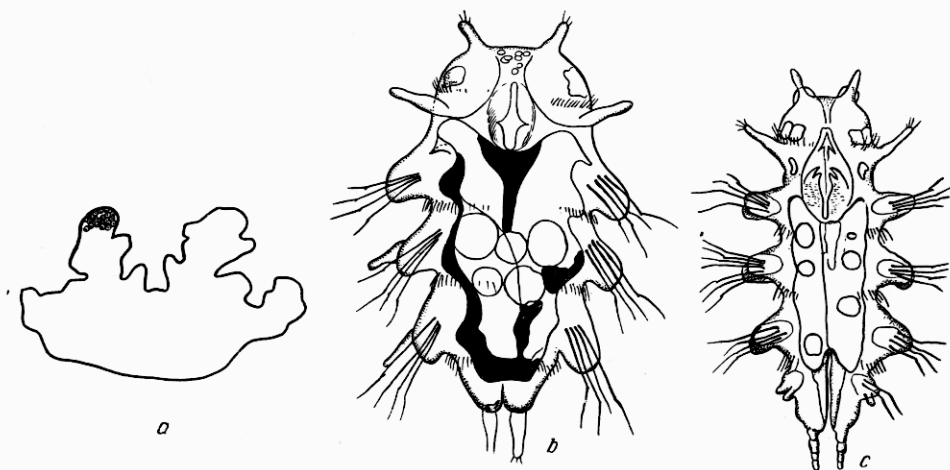


Рис. 12. Кладка и личинки *Perinereis cultrifera* (по Заленскому, 1882):

а — кладка; б — 3-сегментная личинка; в — 4-сегментная личинка

выметывают половые продукты в воду и из оплодотворенных яиц вылупляются пелагические личинки. Герпин (1925) в своей работе замечает, что заключение Заленского о кладках *P. cultrifera* ошибочно. Однако недавние работы Пэра и Ранкуреля подтвердили наличие кладок у этого вида.

Изменчивость в способах размножения у *Nereidae*, неоднократно отмеченная рядом исследователей, делает вполне вероятным предположение о возможности двух способов размножения у *Perinereis cultrifera*.

По данным Заленского (1882), яйца у *P. cultrifera* сферические, желтоватого цвета, окруженные плотной студенистой оболочкой. На девятый день из яйца выходит 3-сегментная личинка, которая сразу же опускается на дно сосуда и лишь изредка всплывает (рис. 12, б).

Головная лопасть личинки несет пару антенн. На преоральном поясе видны щупальцевые усики. Параподиальные выступы вооружены сложными щетинками. На простомииуме и щетинковых сегментах видны довольно слабо развитые ресничные пояса. Пигидиум несет пару анальных придатков.

Через два дня после вылупления у личинки прибавляется четвертый сегмент (рис. 12, в). На простомииуме появляются зачатки двухчленистых пальцев, которые сначала располагаются на дорзальной стороне, и на пре-

оральном сегменте возникает новая пара глаз. Увеличивается глотка, на которой становятся заметны челюсти (Заленский обозначает их как парангнаты). Идет формирование кишечного тракта.

Изображение личинки *P. cultrifera*, приводимое Герпиным (1925) (рис. 13, а, б), в основном совпадает с данными Заленского. Некоторое несоответствие наблюдается в расположении глаз и пальп. Герпин утверждает, что у личинок *P. cultrifera* из Шербурга глазные пятна, когда их две пары, находятся настолько близко одно от другого, что часто сливаются. У личинок нерейс, изображенных Заленским, две пары глаз четко обособлены. По наблюдениям Герпина, пальпы у личинок *P. cultrifera* формируются не на дорзальной стороне, как отмечал Заленский, а на вентральной, так же, как они расположены у взрослых.

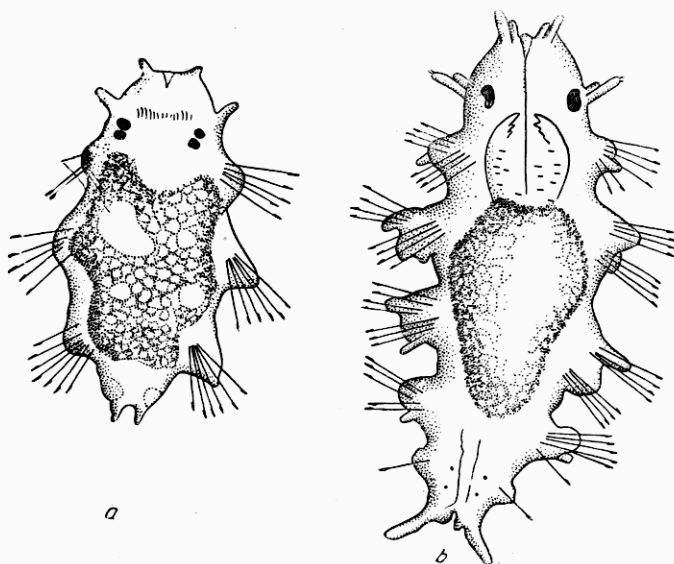


Рис. 13. Личинки *Perinereis cultrifera* (по Герпину, 1925):

а — 3-сегментная личинка; б — 5-сегментный червь

По данным Герпина, *P. cultrifera* в районе Шербурга размножается в мае — июне (иногда сроки размножения сдвигаются). Половозрелые самцы и самки быстро плавают в толще воды в период первой четверти луны, выпуская половые продукты. После оплодотворения яйцо заметно изменяется в периферической части: формируется мощная студенистая оболочка, которая препятствует проникновению в яйцо новых спермиев и служит защитой для эмбриона. Образование оболочки, как указывает автор, идет довольно быстро: яйцо *P. cultrifera* через 5 минут имеет микронную оболочку, к концу получаса оболочка достигает величины 125 μ , через час 140 μ . Диаметр яиц у *P. cultrifera* колеблется от 250 до 400 μ .

Наблюдаемые Пэром и Ранкурелем яйца *P. cultrifera* из Марселя имели в диаметре 315—360 μ , и из них лишь на 15-й день (при температуре воды около 15° С) вылуплялась бентоническая личинка.

Выметывание яиц у эпитокных форм *P. cultrifera* происходит через анус и боковые разрывы тела. Самки обычно выпускают яйца в один прием, после чего погибают. Самцы испускают сперму через анус в течение трех дней.

Как указывает Герпин (1925), продолжительность жизни *P. cultrifera* в районе Шербурга исчисляется тремя годами.

По данным С. А. Зернова (1913), *Perinereis cultrifera* в районе Севастополя половозрел в мае. По наблюдениям К. А. Виноградова (1949), гетеронерейдные особи *P. cultrifera* встречаются в апреле. Самки содержат до 32 000 яиц диаметром около 260 μ .

Род *Nereis* Cuvier

Nereis succinea (Leuckart)

Nereis succinea при наступлении половозрелости превращается в гетеронерейдную или эпитокную форму, переходящую к пелагическому существованию.

По наблюдениям В. П. Воробьева (1949), в Черном море *Nereis succinea* обычен до глубины 35 м, но чаще встречается на глубинах до 18 м. Два

раза в течение года им отмечались половозрелые особи: в мае — июне и в августе — октябре. Самки *Nereis succinea* выметывают до нескольких сотен тысяч яиц.

Nereis succinea был акклиматизирован в Каспийском море в качестве кормового объекта для рыб. Недавние исследования показали, что червь прижился и образует на некоторых участках Каспия значительные скопления. Г. М. Беляевым (1939) были проведены наблюдения над развитием

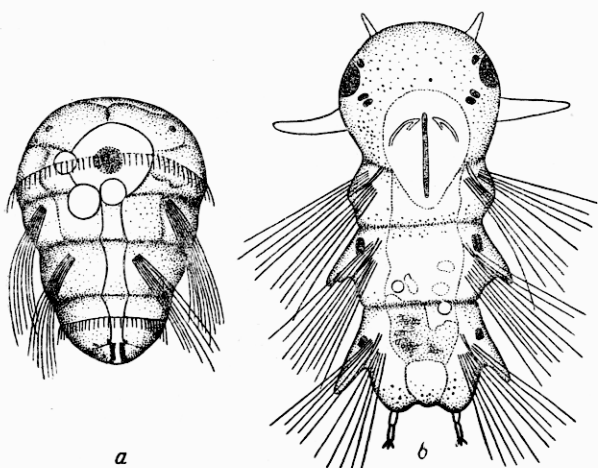


Рис. 14. Личинки *Nereis succinea* (по Беляеву, 1939):

а — 2-сегментная личинка; б — 3-сегментная личинка

черноморских *Nereis succinea* в каспийской воде.

Мы приводим описание этой личинки, так как автор указывает, что развитие яиц *Nereis succinea* в каспийской воде протекало без отклонения от нормального развития этого вида в черноморской воде.

Яйца *N. succinea*, по Беляеву, около 150 μ в диаметре, бесцветные, с большим количеством жировых капель. Сперматозоиды мелкие: диаметр головки около 3 μ .

Трохофора приблизительно такого же размера, как яйцо, шаровидной формы, снабжена прототрохом, ниже ресничного пояса имеет коричневый пигментный пояс, цвет ее светложелтый. Позже появляется пара красных глазков и преанальный ресничный пояс. При росте трохофоры гипосфера вытягивается и на ней становится заметна ларвальная сегментация. Появляются хеты. Личинка с двумя сегментами имеет 145—175 μ длины и приобретает грушевидную форму (рис. 14, а). Появляются вторая и третья пары личиночных глаз.

3-сегментная личинка имеет 260—275 μ (рис. 14, б). На простомииуме развиваются две пары головных придатков. По бокам головной лопасти появляются красные definitive глаза. Помимо прототроха, возникают

ресничные пояски на 2-м и 3-м сегментах. Видны зачатки параподий. На пигидиуме появляются анальные усики. Позже появляются челюсти, обособляется кишечник, исчезают ресничные пояса, и личинка переходит к активному питанию.

Г. М. Беляевым (1952), М. А. Яблонской (1952), А. Ф. Карпевич и Ф. В. Осадчих (1952) была подробно изучена биология акклиматизированных в Каспийском море *Nereis succinea*.

Nereis diversicolor O. Müller

Nereis diversicolor при наступлении половозрелости не претерпевает изменений в морфологическом строении, являясь атокной формой. В норме *N. diversicolor* выметывает в воду половые продукты, из которых развивается пелагическая личинка. Однако Торсон (1946) указывает, что под влиянием солоноватых вод *N. diversicolor* становится живородящим.

Рядом авторов (Воробьев, 1949, Dales, 1950) у *N. diversicolor* отмечалась псевдокопуляция. Самцы и самки образуют на дне переплетающиеся клубки, внутри которых происходит откладывание яиц и их оплодотворение.

Описание личинки *N. diversicolor* приводится Мак Интошем (Mac Intosh, 1907), Финком (Finke, 1936), Гофкером (Hofker, 1930), Сmidtом (Smidt, 1944), Торсоном (Thorson, 1946), Дейлсом (Dales, 1950). Краткие сведения по биологии этого вида дает Воробьев (1949). Автор указывает, что размножение *N. diversicolor* в условиях Черного и Азовского морей происходит два раза в год: с мая по июнь — июль и с августа по сентябрь. При этом самки выметывают несколько десятков тысяч яиц. Черноморские и азовские формы *N. diversicolor* характеризуются большой эврибионтностью. Черви выносят колебание солености от почти пресной воды до 37‰. Воробьев приводит опыт Якубовой и Мальма, в результате которого была установлена способность *N. diversicolor* жить в продолжение семи дней в анаэробных условиях и в течение трех дней выносить значительную примесь сероводорода. Ниже мы остановимся на данных Дейлса, наиболее полно характеризующих развитие *Nereis diversicolor* в районе Плимута.

По наблюдениям Дейлса (1950), *N. diversicolor* у Плимута размножается в феврале при температуре воды 5—8, 8°C во время третьей четверти луны. Ооциты выводятся через разрыв стенок тела. Сперма, по-видимому, извергается через нефридии.

Размер ооцитов *Nereis diversicolor* колеблется от 200 до 250 μ . Цитоплазма набита желточными гранулами. Жировые капли не наблюдались, что Дейлс связывает с типично донным развитием этого вида.

На ранней стадии развития личинка имеет коническую форму и снабжена телотрохом и прототрохом. Позже появились 3 пары щетинковых мешков, содержавших по 4 и более сложных щетинки. Длина 10-дневной личинки была около 280 μ . Щетинки выступали из кутикулы (рис. 15, а).

Через две недели величина личинки достигала 330 μ (рис. 15, б). 4-недельная личинка имела четыре сегмента и достигала 570 μ длины (рис. 15, в). Еще сохранились ресничные пучки. Четвертый сегмент нес 2—3 щетинки в простом мешке, который позже разделился на ното- и невроподиальный. На простомииуме сформировались пальпы. На дорзальной стороне головной лопасти перед двумя парами глаз появились небольшие пигментные пятнышки, которые на стадии 5 сегментов исчезают. Хорошо видны челюсти с двумя зубами.

Личинка в возрасте одного месяца имела 5 щетинковых сегментов и была около 1 мм длины. На челюстях увеличилось количество зубов. Значительно больше стали пальпы.

19-сегментный червь был 2,5—3 мм длины, совершенно бесцветен. Ясно виден спинной кровеносный сосуд.

Личинка *Nereis diversicolor*, по наблюдениям Дейлса, мало подвижна. На стадии 3 сегментов личинка может ползать по субстрату и плавать, прижимая параподии со щетинками. Плавание продолжается не более

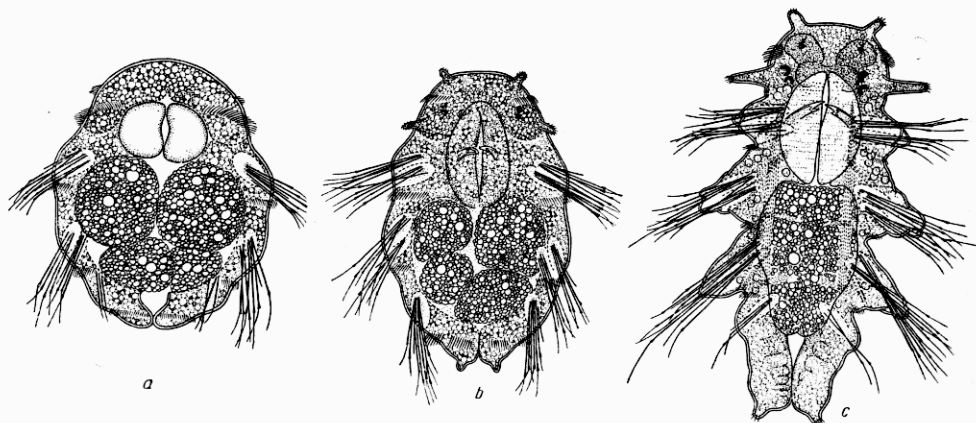


Рис. 15. Личинки *Nereis diversicolor* (по Дейлсу, 1950):

а — личинка в возрасте 10 дней; б — личинка в возрасте 2 недель; с — личинка в возрасте 4 недель

двух секунд. До стадии 10 сегментов личинка лецитотрофная и лишь после этого начинает активно питаться.

Осевшие черви роют V-образные ходы.

Род *Platynereis* Kinberg

Platynereis dumerilii (Aud. et M. Edw.)

У *Platynereis dumerilii* рядом авторов было отмечено несколько форм размножения. Так, Клапаред (Claparede, 1870) в районе Неаполя описал следующие четыре формы *P. dumerilii*:

1) мелкие гетеронереидные, пелагические; 2) крупные гетеронереидные, непелагические; 3) нереидные, однополые и 4) нереидные гермафродитные формы. Гемпельманн (Hempelmann, 1911) наблюдал мелкие и крупные нереидные и гетеронереидные формы и описал превращение нереидных форм в гетеронереидные.

Изображение личинок *P. dumerilii* и некоторые сведения по биологии этого червя приводит Герпин (Herpin, 1925). Автор полностью соглашается с данными Гемпельманна о существовании у *P. dumerilii* диссогонии. Торсон (1946) никогда не встречал в планктоне в районе Зунда пелагических личинок *P. dumerilii*. Это наводит на мысль, что в исследуемом автором районе *P. dumerilii* размножается с непелагической личинкой.

Хауеншильд (Hauenschild, 1951) исследовал гетеронереидные и нереидные формы *P. dumerilii*. Автор отметил, что яйца и спермии гетеронереидных особей отличаются от яиц и спермиев нереидных экземпляров *P. dumerilii*, что делает невозможным их скрещивание.

Хауеншильд провел тщательные наблюдения над циклами развития нерейдных и гетеронерейдных форм *P. dumerilii* и отметил, что потомство нерейдных форм не переходит в гетеронерейдные. Диссогонии у *P. dumerilii* нет, а две половые формы следует рассматривать, как два самостоятельных вида: гетеронерейдную как *P. dumerilii* и нерейдную атокную как *P. massiliensis*.

Разбирая опыты Гемпельмана, на основании которых последний пришел к выводу о существовании диссогонии у *P. dumerilii*, Хауеншильд показывает их неточность и ошибочность.

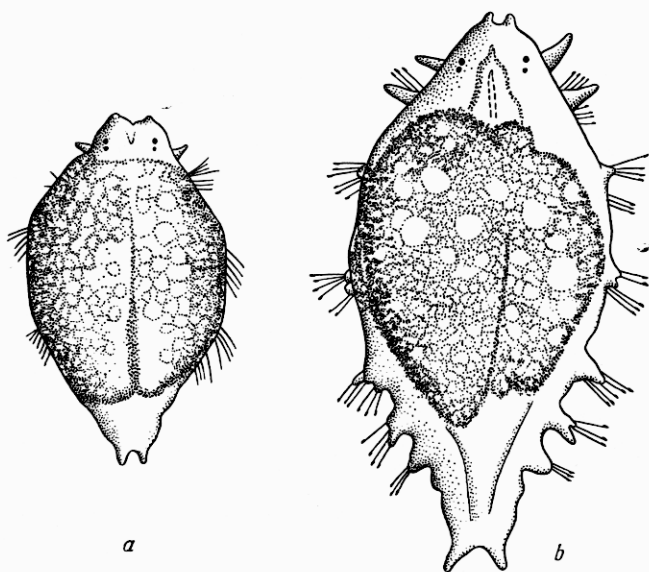


Рис. 16. Личинки *Platynereis dumerilii* (по Герпину, 1925):

a — ранняя нектохета; b — более поздняя нектохета

Мы не беремся судить о правильности вышеприведенных данных, так как специальных наблюдений над развитием *P. dumerilii* нами не проводилось. Однако из литературных данных известно, что *P. dumerilii* в Черном море при наступлении половозрелости становится эпитокной формой (Виноградов, 1949), поэтому даже при применении новой систематики, предложенной Хауеншильдом, за ним сохраняется прежнее видовое название.

Вследствие отсутствия у нас подробного морфологического описания личинки *P. dumerilii* мы ограничиваемся приведением рисунков личинок этого вида, выполненных Герпиным (1925) (рис. 16, a, b). Половозрелые, гетеронерейдные формы *P. dumerilii* в Черном море в районе Карадага, по данным Виноградова (1949), встречаются с июня по сентябрь. Плодовитость колеблется от 2000—5000 яиц у малых гетеронерейдных особей до 24 000—37 000 яиц у больших гетеронерейдных самок, при диаметре яиц 100—175 м.

Мы наблюдали гетеронерейдных самок *P. dumerilii* в мае 1952 г. Диаметр неоплодотворенных яиц был около 160 м. Самки величиной 1,5—2 см содержали от 7000 до 9000 яиц

СЕМЕЙСТВО *NEPHTHYDIDAE*

В Черном море обитают три вида рода *Nephtys*: *N. hombergii*, *N. cirrosa*, *N. longicornis*. Из литературных данных и по собственным наблюдениям известно, что *Nephtyidae* имеют пелагическую личинку. В ряде работ приводится описание личинки *Nephtys hombergii* (Gravely, 1909; Fuchs, 1911; Wilson, 1936; Thorson, 1946). Мы даем материал по развитию двух видов личинок *Nephtys* sp., отличающихся друг от друга по размеру.

Род *Nephtys* Cuvier*Nephtys* sp.

Личинки *Nephtys* были встречены нами в планктонных сборах с мая по декабрь при температуре воды от 11 до 25°. В основном личинки держались в слое 14—5 м (при общей глубине 14 м). В поверхностном горизонте 5—0 м отмечалось лишь единичное попадание личинок *Nephtys*. Максимальное количество личинок отмечалось в сентябре (рис. 17).

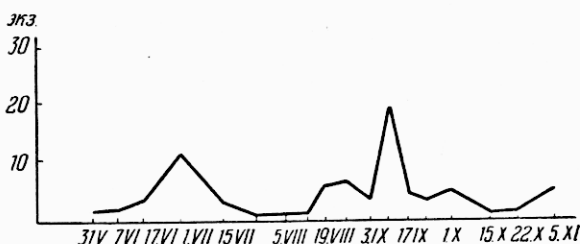


Рис. 17. Количество личинок *Nephtys* в планктонных пробах

В летних сборах 1951—1952 гг. в планктоне встречались нектохеты *Nephtys*, в значительной степени отличающиеся по величине. Так, одни, 9-сегментные нектохеты, имели в длину 550 μ , другие—740 μ . Можно предположить, что это личинки двух разных видов *Nephtys*.

Мы даем описание обоих типов личинок *Nephtys*,

встреченных в планктоне, обозначая их условно, как *Nephtys* sp. I и *Nephtys* sp. II с указанием размера личинок.

Нектохеты *Nephtys* sp. I имеют в длину до 740 μ , при ширине 150 μ (рис. 18). Личинка имеет 9 щетиновых сегментов. Очень характерна форма головы нектохеты. Простому лопатовидный, сильно уплощенный спереди. Приблизительно на расстоянии 150 μ от его переднего края на уровне 2-й группы щетинок располагаются два черных глаза.

Первые 2 сегмента не имеют параподиальных выступов и несут только пучки щетинок (по 4—5 щетинок в каждом пучке). Параподии короткие (их длина не превышает 80 μ), двуветвистые. В спинной и брюшной ветвях по 5—7 щетинок двух типов. Длина щетинок от 120 до 150 μ .

Хорошо развит телотрох. Пигидиум округлый, посередине имеет небольшой бугорок — «почку».

Через стенку тела просвечивают мощная глотка и наполненный темным содержимым кишечник. Глотка тянется от 2-го до 6-го сегмента. При раздражении личинка быстро выворачивает ее. Нектохета сероватого оттенка. Передняя часть простомуума окрашена в зеленовато-желтый цвет. Пигидиум содержит зерна красного пигмента, которые концентрируются у основания ресничного кольца.

Через восемь дней после первого наблюдения на переднем крае простомуума появились зачатки будущих щупалец.

Личинка содержалась в лаборатории в чашке с илистым грунтом в течение месяца и, не проявив за это время видимых изменений, погибла.

Описание метатрохофоры *Nephtys* sp. II. Длина метатрохофоры около $400\text{ }\mu$ (рис. 19, а). Простомииум спереди округлой формы. На головном конце личинки располагается пара черных глазных пигментных пятен и прототрох. Хорошо видны 7 сегментов. На каждом из них находится ресничное кольцо. Сквозь стенки тела просвечивает кишечник, в передней части которого ясно выделяются голубовато-зеленые гранулы, присутствие которых очень характерно для метатрохофоры. На пигидиуме, снабженном телотрохом, видна слабая розовая пигментация. Личинка быстро плавает.

Через несколько дней метатрохофора превращается в нектохету (рис. 19, б). Длина 9-сегментной нектохеты *Nephtys* sp. II приблизительно равна $550\text{ }\mu$ при ширине $100\text{ }\mu$. Простомииум, так же как и у предыдущего вида, сильно уплощен спереди. Глаза находятся на уровне 2-го щетинкового сегмента. 1-й и 2-й сегменты лишены развитых параподий и несут



Рис. 18. Нектохета
Nephtys sp. I

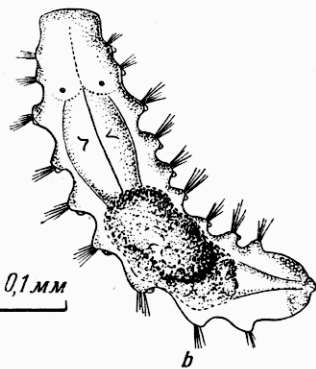
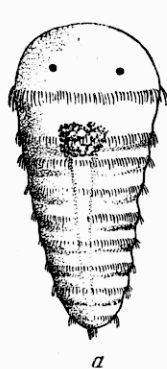


Рис. 19. Личинки *Nephtys* sp. II:
а — метатрохофора; б — нектохета

только пучки щетинок, расположенных на небольших бугорках. 7-й пар параподий снабжены щетинками длиной $60\text{--}80\text{ }\mu$ (т. е. в два раза короче, чем у вышеописанного вида). У нектохеты уже не было ресничных колец. Пигидиум посередине несет «почку». Через стенку тела просвечивает глотка, которая тянется от 2-го до 6-го сегмента, и кишечник, наполненный темным содержимым. Передняя часть головы окрашена в коричневый цвет, на пигидиуме выступает розовая пигментация. Личинка малоподвижна, ползает, червеобразно изгибая тело. Мы пытались культивировать нектохеты *Nephtys* в лабораторных условиях. Личинки содержались в сосудах разной емкости с тремя видами грунта: песок, ил, илистый песок. В воду в одних случаях приливалась культура бентосных диатомовых водорослей, в других — помещались куски ульвы.

Нектохета быстро зарывалась в грунт и оставалась там почти неподвижной. Личинки жили в лабораторных условиях один-полтора месяца, не обнаруживая никаких видимых морфологических изменений.

Виноградов (1949) отмечает, что, несмотря на попытки культивации личинок *Nephtys* в лабораторных условиях Карадагской биостанции, положительные результаты достигнуты не были.

Nephthys hombergii Aud. et M. Edw.

Мы приводим имеющиеся в литературе сведения о развитии личинок этого вида.

Факс (Fuchs, 1911) и Вильсон (Wilson, 1936) выводили личинок *Nephthys hombergii* в лабораторных условиях путем искусственного оплодотворения яиц.

Личинки жили две-три недели и погибали на стадии трохофоры.

По данным упомянутых авторов, яйца *Nephthys hombergii* почти сферические, тонко гранулированные, непрозрачные. При отраженном свете они имеют розоватый оттенок.

Яйца 112 μ в диаметре окружены оболочкой в 1,5—2 μ толщины.

Через 12—16 часов после оплодотворения личинки начинают плавать. Они имеют сферическую форму. Виден апикальный пучок длинных ресничек и прототрохиальные мерцающие реснички по экватору. Личинка заполнена жироподобными включениями. Коричневый пигмент разбросан неравномерно.

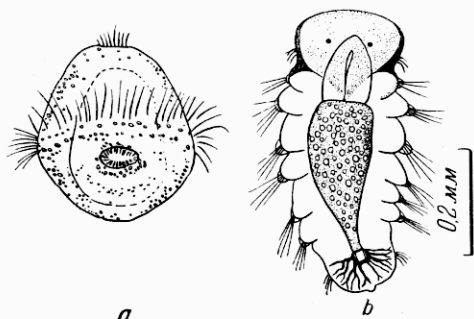


Рис. 20 Личинки *Nephthys hombergii*:

a — трохофора (по Факсу, 1911); b — нектохета (по Торсону, 1946)

После двух-трех дней апикальный пучок исчезает, и на его месте появляются короткие, но более многочисленные реснички (рис. 20, a). Прототрох состоит из трех поясов ресничек: средний наиболее широкий, несет самые длинные ресницы, передний пояс наиболее узкий, с короткими ресничками. Перед прототрохом несколько латерально видны искривленные полоски мерцающих ресничек. Позади прототроха, с левой стороны, находится пучок длинных, должно быть чувствительных ресниц. Рот, располагающийся среднеventрально на нижнем полушарии, окаймлен ресничками.

Трохофора непрозрачная, окрашена в бледнорозовый цвет. Темные коричневые пигментные пятна разбросаны неравномерно, особенно они многочисленны над прототрохом. Зеленовато-желтые гранулы различного размера расположены близко к поверхности и часто лежат над коричневыми пигментными пятнами. Блестящая почти полностью занят кишкой.

Краткие сведения о метатрохофоре *Nephthys hombergii* приводятся Гравели (Gravelly, 1909).

Семисегментная метатрохофора, по Гравели, имеет 500 μ в длину при ширине в 350 μ . На простомииуме находятся два черных глаза и прототрох, в основании которого концентрируется коричневый пигмент. Виден нейротрох. На пигидиуме заметен зеленый пигмент.

Описание нектохеты *Nephthys hombergii* дает Торсон (1946) (рис. 20, b).

Вызывает сомнение утверждение автора о количестве сегментов у нектохеты *Nephthys hombergii*. Торсон отмечает только 6 сегментов у личинки, тогда как по другим источникам (Gravelly, 1909) и по нашим наблюдениям известно, что количество ларвальных сегментов у *Nephthydidae* — минимум 7. Длина личинки, наблюдаемой Торсоном, — 510 μ .

Простомииум очень широкий, уплощенный спереди, со светлорозовой пигментацией на спинной и брюшной сторонах. Видны два черных

глаза. Пигидиум имеет очень характерную темнокоричневую пигментацию вокруг ануса. Эта пигментация, по мнению Торсона, является отличительным видовым признаком личинки.

СЕМЕЙСТВО *EUNICIDAE*

Используя литературные данные и собственные наблюдения, можно прийти к выводу о разнообразии типов развития у *Eunicidae*. Многие представители семейства *Eunicidae* для размножения переходят в планктон и выметывают половые продукты, из которых развиваются пелагические личинки. Однако наблюдаются случаи, когда пелагические личинки выходят не из выметанных в воду яиц, а из яиц, отложенных в кладку. Примером может служить *Onuphis magna* (Thorson, 1946). У ряда других представителей семейства *Eunicidae* (у *Diopatra neapolitana*, *Staurocephalus chiaji*) личинки вообще не имеют пелагической стадии (Thorson, 1946).

Отмечено, что пелагические личинки семейства *Eunicidae* являются личинками лецитотрофного типа: в период своей пелагической жизни они не питаются планктоном, развиваясь за счет запасов желтка.

Литературных данных о развитии черноморских *Eunicidae* нет. Нами приводится описание личинки *Lysidice ninetta*.

Род *Lysidice* Savigny

Lysidice ninetta Aud et Edw.

Трохофоры *Eunicidae* были встречены в планктонных пробах 1952 г. с середины июля до конца сентября при температуре воды 21—25°C (рис. 21).

Личинки распределяются более или менее равномерно по всей толще от 14 до 0 м (при общей глубине 14 м).

Нами была определена плодовитость одной самки *Lysidice ninetta*. Червь длиной в 4 см содержал 16 500 яиц.

Яйца округлые, сильно гранулированные, с хорошо заметным светлым пятнышком, при падающем свете имеют голубоватый оттенок.

Трохофора *Lysidice ninetta* имеет шаровидную форму (рис. 22, а). Диаметр ее равен 200 м. Личинка бросается в глаза своей темной серовато-зеленоватой окраской. Трохофора совершенно непрозрачная из-за огромного количества включений. В средней части личинки эти включения наиболее мелки и многочисленны и придают центральной части трохофоры более темную окраску. Отдельных ресничных поясов не заметно, но вся поверхность личинки покрыта короткими ресничками. У верхнего полюса трохофоры помещаются два красных, широко расставленных глаза. Личинка активно плавает.

Через сутки форма тела становится яйцевидной. Уменьшается количество включений (рис. 22, б). Через пять дней личинка оседает на дно, оставаясь такой же формы, но у нее исчезают реснички, а в задней части тела появляется по паре щетинок с каждой стороны (рис. 22, в). Одна из щетинок

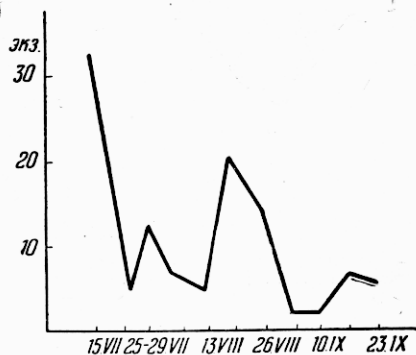


Рис. 21. Количество личинок *Eunicidae* в планктонных пробах

простая, другая — сложная. Длина их около 45 μ . Личинка почти неподвижна. Время от времени выпячивает, а затем опять втягивает щетинки.

Через шесть дней после оседания личинка приобретает типичную для нектохеты форму: можно различить простомииум с парой крупных глаз, 2 щетинковых сегмента и пигидиум, оканчивающийся 2 широкими анальными придатками (рис. 22, *d*). В каждой пароподии по 2 щетинки: простая и сложная, как и на предыдущей стадии.

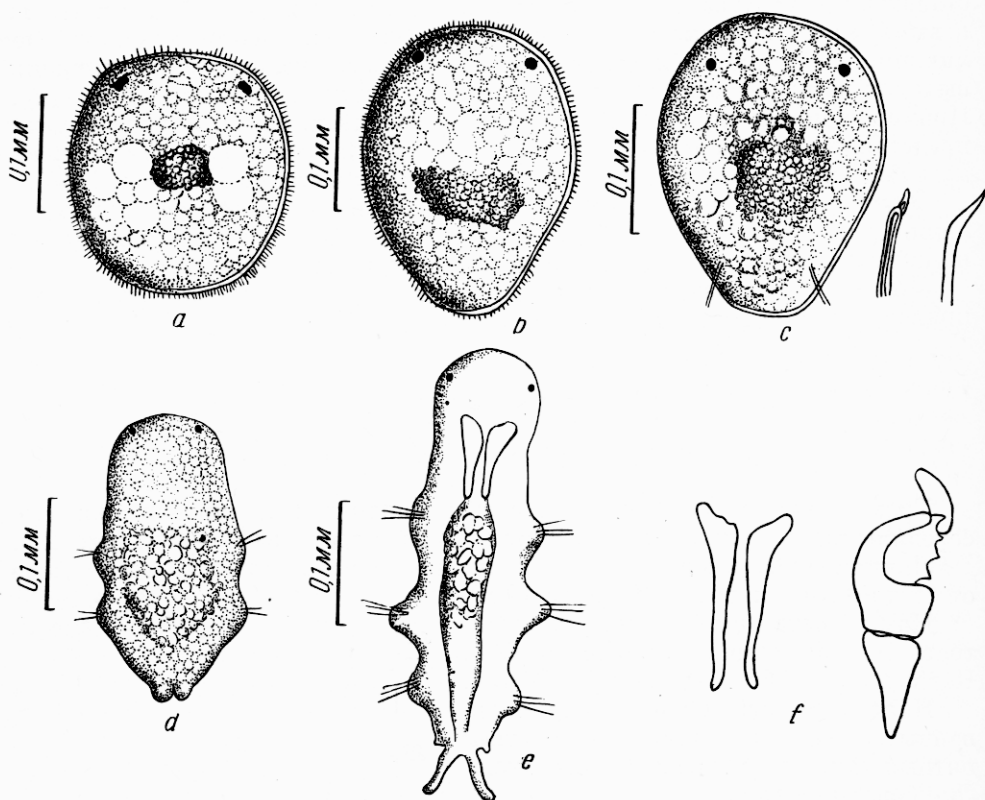


Рис. 22. Личинки *Lysidice ninetta*:

a — ранняя трохофора; *b* — более поздняя трохофора; *c* — личинки с одним щетинковым сегментом, справа — щетинки; *d* — 2-сегментная личинка; *e* — 3-сегментная личинка; *f* — челюстной аппарат молодого червя

Еще через два дня личинка превращается в 3-сегментную нектохету, 350 μ длины (рис. 22, *e*). Головной конец не несет никаких придатков. На простомииуме хорошо видны две пары глаз: первая пара глаз, более крупных, расположена терминально, вторая пара — небольшие глаза — расположена под ней.

Первый щетинковый сегмент располагается на расстоянии 80—100 μ от заднего края простомииума. Параподии 1-го и 2-го сегментов несут по три щетинки, 3-го сегмента — две. Через стенку тела между простомииумом и 1-м щетинковым сегментом просвечивают челюсти. Кишечник наполнен желто-коричневым содержимым. На пигидиуме два довольно длинных анальных усика. Личинка передвигается по дну сосуда очень медленно.

Следует отметить в развитии *Lysidice ninetta* необычайный для полихет способ закладки ларвальных сегментов. Как правило, ларвальные сегменты у полихет возникают почти одновременно. При развитии же *Lysidice ninetta* наблюдается постепенная закладка сегментов: в описываемом нами случае первые три сегмента у личинки формировались последовательно в течение восьми дней.

3-сегментная нектохета жила более двух месяцев. За это время сегментов не прибавилось. На простомииуме по-прежнему оставалось две пары глаз и не появилось никаких придатков. Челюсти стали ясно обозначенными (рис. 22, f), и их строение позволило отнести описываемый объект к *Lysidice ninetta*. На пигидиуме, помимо анальных усиков, появились еще короткие боковые придатки.

Литературных данных о развитии личинок *Lysidice ninetta* нет.

СЕМЕЙСТВО SPIONIDAE

Из литературных источников известно, что у представителей этого семейства встречаются различные типы развития. Так, *Nerine foliosa* выметывают яйца в воду и из них выходят пелагические личинки (Thorson, 1946). У *Polydora ciliata*, *Pygospio elegans*, *Spio filicornis* и др. яйца откладываются в капсулы и ранние личиночные стадии проходят под защитой специальных оболочек. Личинки на более поздних стадиях часто ведут пелагическое существование. Развивающиеся в капсулах личинки питаются или студенистой массой, в которую они отложены, или «кормными яйцами» («nurse-eggs»).

У одного и того же вида *Spionidae* личинки бывают различными в зависимости от сезона или места обитания. Примером могут служить личинки *Spio filicornis* (Söderström, 1920; Mesnil, Caullery, 1917). Сроки развития личинок в капсулах у различных видов *Spionidae* варьируют в значительной степени: от двух до трех дней у дальневосточных *Spio filicornis* (Okuda, 1946) до шести недель у *Polydora hoplura* (Wilson, 1928).

В Черном море обитают 10 родов и 13 видов семейства *Spionidae*. Мы приводим сведения по развитию личинок *Polydora ciliata*, *Microspio meznikowianus*, *Nerine cirratulus* по своим наблюдениям и *Pygospio elegans*, *Spio filicornis*, *Scolecopsis fuliginosa* по литературным данным.

Личинок, относящихся к семейству *Spionidae*, довольно легко узнать по удлинённому телу, пучкам длинных провизорных щетинок, по довольно крупным пальпам (у некоторых видов).

Личинки *Spionidae* встречаются в планктоне Черного моря почти в течение всего года (они не наблюдались только в январе и феврале 1953 г.).

Наблюдения над поведением личинок *Spionidae* показали, что они способны выносить постепенное осолонение до 40‰, не теряя активности, и при отсутствии благоприятного субстрата могут месяцами задерживать метаморфоз.

Род *Polydora* Bosk

Личинки представителей рода *Polydora*, описанные для северных морей, развиваются в капсулах. Личинки *Polydora ciliata* и *P. hoplura* питаются кормными яйцами. Эмбрионы *P. natrix* поедают ткани эпитокных сегментов тела материнского животного, кутикула которых образует «выводковые капсулы» (Thorson, 1946).

В Черном море отмечен один представитель рода *Polydora* — *P. ciliata*.

Polydora ciliata (Johnston)

Подробное описание и изображение всех стадий развития *Polydora ciliata* дано Вильсоном (Wilson, 1928). По наблюдениям этого автора, яйца *P. ciliata* не откладываются в воду, как это описывал Лешк (Leschke, 1903), а лежат в мешках из тонкой прозрачной мембраны. По всей вероятности, *Polydora ciliata* может размножаться двумя способами, в зависимости от экологических условий. Мешки соединяются между собой в тяжи

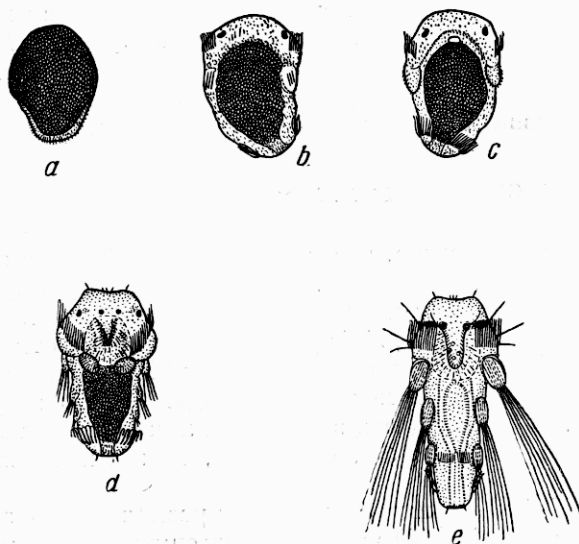


Рис. 23. Личинки *Polydora ciliata* (по Вильсону, 1928):

a — яйцо; b, c — формирующиеся личинки; d — 3-сегментная личинка; e — личинка, выпедшая из яйцевого мешка

и двумя отростками прикрепляются к стенке трубки. В каждом тяже насчитывается до 15—20 мешков, в которых находится около 300—400 личинок.

Яйца (диаметр 130—140 μ) непрозрачные, набиты желтком. При отраженном свете они имеют розовато-желтый оттенок. На ранней стадии яйцо еще очень компактное. Задний конец его наиболее прозрачен, и на нем видна полоска коротких ресничек, прерывающаяся на спинной стороне (рис. 23, a). Спереди располагается другая полоска коротких, трудно различимых ресничек, которая прерывается в двух местах: на спинной и на брюшной сторонах. Вероятно, это первые зачатки прототроха и телотроха. На более поздней стадии (рис. 23, b, c) появляются латеральные глаза, видны следы будущего рта. Прототрох по бокам простомиума состоит из одного ряда ресничек. Телотрох сформирован довольно длинными ресницами, прерывающимися на спинной стороне. Личинка почти неподвижна.

Через 24 часа после последнего наблюдения у личинки выступают три пары пучков провизорных щетинок (рис. 23, d). В центре на вентральной стороне простомиума формируется рот. Появляется средняя пара глаз и хроматофоры.

Через день или два личинки выходят из яйцевых мешков через разрыв в стенке (рис. 24).

Личинка прозрачная с желтоватым оттенком и коричневатым пигментом на пигидиуме (рис. 23, e). Кишечник зеленовато-желтого цвета. Две пары глаз и два разветвленных хроматофора, которые распространяются и на глазную область. Видны три пары пучков щетинок. В первой паре пучков щетинок наиболее длинные и содержат по 18 щетинок в каждом пучке, во второй паре около 9, в третьей — 6. На 3-м сегменте появляется нототрох. По мере развития в планктоне на каждом новом сегменте перед телотрохом формируется нототрох, черный пигмент и щетинки. Образуются дорзальные паранодияльные лопасти.

Через месяц после освобождения из яичного мешка у личинки появляются вентральные лопасти параподий. Видны измененные щетинки 5-го сегмента, но на нем еще есть пучки провизорных щетинок. Щупальцы только намечаются. Длина 12-сегментной личинки в этот период 770 μ .

Через шесть недель после своего освобождения личинка имеет 19 щетинковых сегментов (рис. 25). Крупный пигидиум несет телотрох. На простомииуме пара длинных пальп с ресничными желобками. Позади глаз начинается срединдорзальный гребень, который идет до переднего края 2-го



Рис. 24. Выход личинок *Polydora ciliata* из яичных мешков (по Вильсону, 1928)

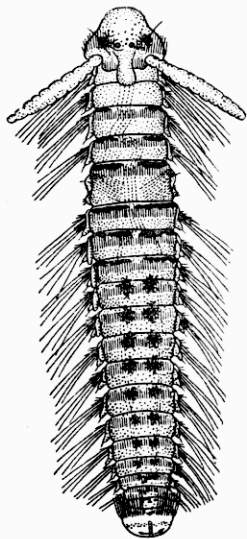


Рис. 25. 19-сегментная личинка *Polydora ciliata* (по Вильсону, 1928)

сегмента. Прототрох прерывается на спинной стороне. Параподии хорошо развиты. Уже есть вентральные лопасти со щетинками. Первые 6 сегментов несут саблевидные щетинки. Начиная с 7-го сегмента добавляются щетинки с капюшоном. За исключением 5-го сегмента, дорзальные пучки параподий снабжены длинными провизорными щетинками. Бесцветные жабры видны с 7-го по 12-й сегмент. 5-й сегмент приобрел вид, характерный для взрослой формы *Polydora*. 3-й и все последующие сегменты несут нототрох.

Личинка довольно прозрачная, коричневого цвета. На простомииуме черные глаза и пара разветвленных хроматофоров. С 3-го по 8-й сегмент идут полосы черного пигмента. На 9-м и последующих сегментах видны звездчатые пигментные пятна. Пигидиум с выемкой на дорзальной поверхности.

Оседание личинок *Polydora* Вильсон не наблюдал, так как все они погибали.

Единичные экземпляры личинок *Polydora* мы встречали как в весенне-летний, так и в осенне-зимний периоды. Наблюдаемые личинки имели 7, 14 и 20 щетинковых сегментов. 7-сегментная личинка достигает в длину до 500 μ (рис. 26, а). На 3-м, 4-м, 5-м и 6-м сегментах и на пигидиуме видны

ресничные пояса. На дорзальной стороне простомиума ресничное кольцо прерывается в медиальной части, а на вентральной стороне переходит на края V-образной ротовой щели. Щетинковые сегменты несут пучки длинных личиночных щетинок.

Личинка характерно окрашена. Между сегментами находятся темные зерна пигмента, располагающиеся в поперечные полосы. На простомиуме две группы крупных темных хроматофоров. Сама личинка желтовато-сероватого цвета. Через стенку тела просвечивает кишечный тракт. V-образный рот, окаймленный ресничками, ведет в кишечник, слегка расширяющийся

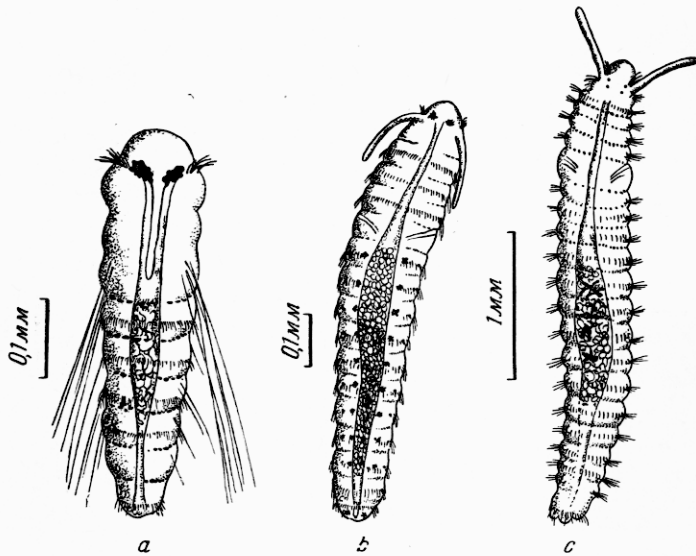


Рис. 26. Личинки *Polydora ciliata* из планктона Черного моря:

а — 7-сегментная личинка; б — 14-сегментная личинка; в — 20-сегментная личинка

в среднем отделе. Иногда в кишечнике можно заметить проглоченные диатомовые водоросли. Пальпы на этой стадии еще нет. 14-сегментная *P. ciliata* имеет в длину 850 μ (рис. 26, б). На всех сегментах, кроме 5-го, остались ресничные пояса. Простомиум с длинными пальпами. 5-й сегмент модифицирован. Пигментация в значительной степени варьирует. У описываемого экземпляра на простомиуме ясно выступали крупные, разветвленные хроматофоры, с 1-го по 6-й сегмент пигмент распределялся поперечными полосами, с 6-го сегмента по анальный черные зерна пигмента располагаются отдельными крупными и мелкими пятнами. На всех сегментах, кроме 5-го, появились параподии со щетинками, характерными для взрослых форм *Polydora*, которые во время плавания личинки прижимаются к телу. Длинные щетинки, наблюдаемые у 7-сегментной *Polydora*, у 14-сегментной личинки отсутствуют.

20-сегментная личинка *P. ciliata* длиной до 3 мм (рис. 26, в). Личинка ползает, изгибаясь червеобразно, и плавает за счет сохранившихся еще ресничных поясов. Ресничные пояса видны на всех щетинковых сегментах (кроме 5-го), на пигидиуме и частично на простомиуме. Параподии развиты лучше, чем у предыдущего экземпляра. Видны небольшие дорзальные усики. У наблюдавшейся нами личинки *Polydora ciliata* на простомиуме видны две пары глаз, располагающиеся одна под другой, и пара небольших хроматофоров. Сегменты ясно отграничиваются пигментными полосами.

На некоторых сегментах видны сильно разветвленные хроматофоры. Кишечник набит зернистым содержимым. На пигидиуме заметно образование будущей присоски.

Род *Nerine* Johnston

Nerine cirratulus (Delle Chiaje)

Личинки *Nerine cirratulus* отмечались нами в планктонных пробах в мае — июне при температуре воды 15—20°.

Встреченные пелагические личинки *N. cirratulus* имели 14 и 23 сегмента. Было просмотрено несколько экземпляров тех и других.

14-сегментная личинка имеет в длину до 860 μ , 23-сегментная — до 1 мм (рис. 27). Простомиум спереди заострен. Видны две пары небольших черных глазков. По бокам простомиума выступают довольно крупные пальпы. У 14-сегментной личинки на простомиуме и всех последующих сегментах располагаются ресничные кольца. У 23-сегментной личинки реснички сохраняются только на простомиуме и пигидиуме. Жабры на сегментах еще не развиты. Параподии в виде небольших выступов несут пучки щетинок.

Бросается в глаза окраска кишечника: желто-зеленая в передней части и темнокоричневая на всем остальном протяжении. Кишка четковидная за счет сужения на границе между сегментами.

Личинка плавает, несколько подворачивая хвостовой конец. При добавлении в чашку грунта личинка быстро оседает. При этом у нее исчезают ресничные кольца, значительно удлиняются пальпы. Намечаются жабры. Становится хорошо заметной анальная присоска с темнозеленой пигментацией. Кишечник окрашен менее интенсивно.

Изображение наблюдаемой нами личинки совпадает с данными Клапареда и Мечникова (Claparede, Metchnikoff, 1869).

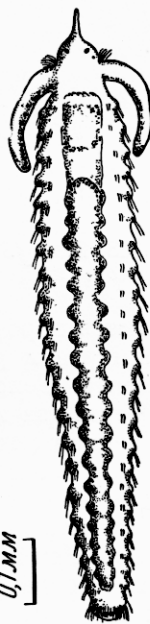


Рис. 27. Личинка *Nerine cirratulus*

Род *Scoeleps* Blainville

Scoeleps fuliginosa (Claparede)

Этот вид указан для Севастопольской бухты Л. И. Якубовой (1930). Данных о развитии *S. fuliginosa* в Черном море не имеется.

Дей (Day, 1934) проводил наблюдения над метаморфозом *S. fuliginosa* на Плимутской станции и дал подробное описание всех стадий развития этого вида.

Яйца *S. fuliginosa* пелагические, эллипсоидной формы, около 160 μ длины и 100 μ ширины (размеры могут варьировать) (рис. 28).

Через 24 часа после оплодотворения появляется активная трохофора. Она дорзо-вентрально уплощена, около 200 μ длины, коричневатого цвета. Между краем яичной мембраны и развивающейся массой клеток находится прозрачное пространство. Прототрох составлен группами ресничек: 8 дорзальных групп и 6 вентральных. Реснички проходят через

щель в яйцевой мембране («egg-membrane»). На апикальном конце 5 тонких ресничек. На простомииуме пара широко расставленных глаз. Вначале глаза красного цвета, позже — черного. Рот и анус еще не сформированы. По мере роста трохофоры простомияльная часть у нее уплощается.

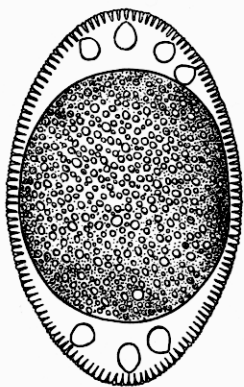


Рис. 28. Яйцо *Scolelepis fuliginosa* (по Дею, 1934)

На уровне прототроха образуется выступ. Появляются 2-я, а затем и 3-я пары глаз, располагающиеся между первыми. Подобно первой паре, 2-я и 3-я изменяют цвет с красного на черный. Округлое углубление на вентральной поверхности указывает место образования будущего рта. Яйцевая мембрана на этом месте растворяется, и личинка начинает питаться. Округлый рот вскоре удлиняется и приобретает Т-образную форму. Вслед за образованием рта формируется анус. Через 36 часов после оплодотворения появляется телотрох (рис. 29, а). Подобно прототроху, он не сплошной, а состоит из 5 отдельных групп: 2 дорзальных и 3 вентральных. Постепенно границы между этими группами исчезают и образуется сплошной поясok ресничек.

Дорзальные реснички прототроха удлиняются и служат для плавания, вентральные реснички остаются короткими и не отличаются от оральных, формирующихся по краям рта и распространяющихся на вентральную поверхность первого сегмента. Телотрох на дорзальной стороне прерывается.

Через два дня хорошо видны провизорные, или личиночные, щетинки. На первом сегменте эти щетинки наиболее длинные (до 150 μ), достигающие заднего конца личинки (рис. 29, б). На пигидиуме образуются железистые клетки.

3-сегментная личинка длиной 280 μ приобретает цилиндрическую форму. Дей пишет, что яйцевая мембрана у личинки сливается с эктодермой, образуя кутикулу. (Это утверждение весьма сомнительно, так как подобных явлений никогда не наблюдалось.) Личинка светло-коричневая, с более темной средней частью (рис. 29, с). По краям ротовой щели выступают губы. Узкий пищевод ведет в желудок, который характеризуется присутствием темных пигментных клеток. Анус окружен ресничками. Личинка растет медленно.

На 18-й день 7—9-сегментные личинки имеют длину около 776 μ . Хорошо развиты параподии, заметны нотоподий и невроподий. Нотоподий подразделяется на бронхиальную и щетинковую части. В дорзальном пучке 3-го сегмента формируются дефинитивные щетинки.

Позади ресниц прототроха Дей отмечает появление образований, которые он называет пальпами. Но, как известно из эмбриологии (Иванов, 1945), пальпы всегда возникают на предротовой лопасти, т. е. перед прототрохом, поэтому к образованиям, описываемым Деом, этот термин применить нельзя. Автор сам далее оговаривает, что образования, которые он обозначает пальпами, в действительности идентичны щупальцам, описанным Мак Интошем (1915). Однако, несмотря на это замечание, Дей при дальнейшем изложении сохраняет за ними название «пальп».

На вентральной поверхности 3-го, 5-го и 7-го сегментов 18-дневной личинки находятся гастротрохи. Нототрох развивается на дорзальной поверхности всех сегментов со 2-го по 6-й. Их роль в плавании невелика. Они не исчезают при метаморфозе. На дорзальной стороне 3-го, 4-го, 5-го и 6-го сегментов видны пигментные пятна.

Между параподиями появляются небольшие группы ресничек, которые названы «межсегментными ресничками». Вероятно, они удерживают личиночные щетинки на месте во время плавания.

34—36-дневная личинка имеет 14 сегментов (рис. 29, *d*), около 1 мм длины. Тело уплощено дорзо-вентрально. Личинка светлорыжевато-коричневого цвета, с разбросанными хромотофорами на задних сегментах. Невроподии 3-го сегмента темнокоричневые. На 3-м, 4-м, 5-м и 6-м сегментах пигментные пятна. Задняя гранулированная часть пигидиума синеватого цвета. Щупальцы («пальпы», по Дею) широкие и уплощенные. На параподиях в дорзальных и вентральных ветвях присутствуют дефинитивные щетинки. С 8-го сегмента появляются крючковидные щетинки. На пигидиуме две пары анальных усиков с чувствительными волосками.

При наличии подходящего субстрата личинка зарывается в него головой вперед. Червь выделяет слизь, к которой приклеиваются песчинки. Личиночные щетинки отпадают. Возможно, под влиянием вбуравливания щупальцы («пальпы», по Дею) изменяют свое положение. Они удлиняются и направлены теперь вперед. Исчезают гастротрохи, прототрохи, телотрохи и нейротрохи. Нототрохи, оральные, анальные и межсегментные реснички не отпадают. Две дорзальных пары глаз образуют прямой угол, третья пара глаз остается без изменения латерально. Такие личиночные черты, как третья пара глаз, темный пигмент средней кишки, 3-го сегмента и задней части пигидиума, исчезают постепенно.

Таким образом, заключает Дей, при благоприятных условиях личинка оседает на стадии 14 сегментов, которая наступает после шести недель свободного плавающего состояния. Предполагается, что скорость развития в море приблизительно такая же, как и в аквариуме.

Дей и Вильсон (Day and Wilson, 1934) ставили опыты, позволяющие выяснить скорость метаморфоза у *Scoelepis fuliginosa*, в зависимости от субстрата. Для этого брались четыре сосуда емкостью в 30 см³. Один из сосудов был оставлен без грунта, во второй помещен песок, в третий — илистый песок, в четвертый — ил. Через 24 часа после того, как в эти сосуды были пересажены личинки *Scoelepis fuliginosa*, в чашке с илистым песком все личинки закончили метаморфоз. В трех остальных сосудах у личинок метаморфоз затягивался на дни и даже на недели. Таким образом,

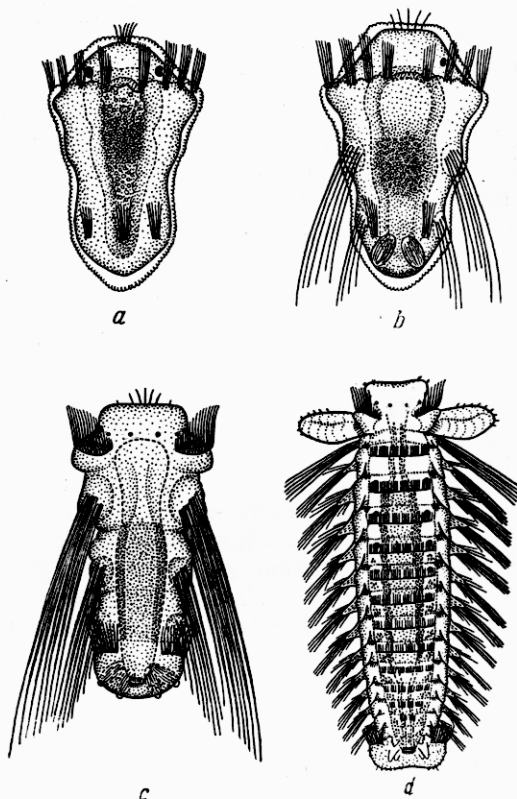


Рис. 29. Личинки *Scoelepis fuliginosa* (по Дею, 1934):

a — ранняя личиночная стадия; *b* — личинка с двумя щетинковыми сегментами; *c* — 3-сегментная личинка; *d* — 14-сегментная личинка

илистый песок оказался наиболее благоприятным субстратом для оседания и дальнейшего развития личинок. Способность личинок задерживать метаморфоз увеличивает их возможности в отыскании благоприятного для оседания грунта.

Род *Spio* Fabricius

Spio filicornis (O. Müller)

О развитии *Spio filicornis* имеются краткие сведения в работах Мениля (Mesnil, 1916), Мениля и Коллери (Mesnil, Caullery, 1917), Окуда (Okuda, 1946) и Торсона (Thorson, 1946).

Мениль и Коллери (1917) описывают у *Spio filicornis* два типа кладок: кладку А и кладку В.

Кладка А обычна весной. Она сплюсненно-цилиндрической формы, 10—16 мм длины и 1,25—1,50 мм ширины, желтоватого цвета. Яйца желтовато-оранжевые, около 150 μ в диаметре. Личинки выходят на стадии 3 щетинковых сегментов, около 300 μ длины и 130—140 μ ширины. Глаз три пары. Между простомием и первым сегментом два белых пятна. Видны длинные личиночные щетинки. На сегментах парные пигментные пятна. Вокруг ануса четыре небольших анальных усика. Кишечник с зеленовато-желтым пигментом.

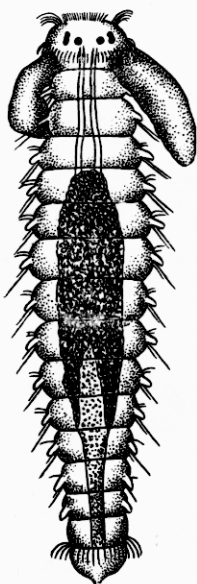


Рис. 30. Личинка *Spio filicornis* (по Торсону, 1946)

Личинка переходит к бентоническому существованию на стадии 15 щетинковых сегментов.

Кладка В обычно встречается в августе. Она такой же формы, как и кладка А, но меньшего размера: длина 10 мм, ширина 0,65 мм, беловатого цвета. Яйца с диаметром 130 μ подразделяются в кладке на отдельные группы, одетые мембраной. В каждой такой группе насчитывается по 6—12 яиц, причем некоторые из них превращаются в «кормные». У более крупных эмбрионов в кишечнике отмечались яйца и мелкие эмбрионы.

Личинки развиваются внутри кладки до приобретения 15 сегментов. У них нет провизорных щетинок. Глаз три пары. Щетинки с капюшонами появляются с 10-го сегмента. По бокам простомиема в основании будущих щупалец заметны два пятна бело-кремового пигмента. На пигидиуме четыре анальных усика.

Более подробные данные о развитии *Spio filicornis* приводятся Окуда (1946) для района Японии (апрель — июнь).

Автор указывает, что вначале развитие у *Spio filicornis* протекает в студенистой массе (величиной 10—13 мм $\times$ 5—6 мм), которая содержит большое количество желто-зеленых яиц эллипсовидной формы до 300 μ в диаметре.

Через 12 часов после оплодотворения формируется трохофора 330 $\times$ 250 μ с двумя парами глаз, чувствительными ресничками на переднем полюсе, прототрохом и телотрохом, состоящими из 12 групп ресничек. Появляется первая пара провизорных щетинок.

Через 30 часов группы ресничек сливаются, образуя сплошные пояса прототроха и телотроха. Формируется 2-я пара пучков щетинок. Между пучками намечается сегментация. Несколько позже намечается 3-й сегмент.

Через два-три дня личинка освобождается из студенистой массы, в которой проходило развитие, и переходит к пелагическому образу жизни. Вскоре после освобождения у личинки формируется 4-й пучок щетинок. На вентральной поверхности 3-го сегмента, а несколько позже и на других появляются парные гастротрохи.

При дальнейшем развитии все реснички опадают, кроме нототрохов, которые развиты на дорзальной поверхности 2—8-го сегментов. В основании простомиума появляется пара щупалец. Головная лопасть веретеновидная с непарным коротким щупальцем спереди. Глаз две пары. С 10-го сегмента наблюдаются параподии, несущие щетинки с капюшонами.

Личинка быстро плавает, используя нототрох и провизорные щетинки.

Мы приводим изображение личинки *Spio filicornis*, данное Торсоном (1946) (рис. 30).

Род *Pygospio* Claparede

Pygospio elegans Claparede

Согласно литературным данным, *Pygospio elegans* имеет несколько способов развития: без вынашивания яиц и с вынашиванием яиц, с пелагической стадией (при этом бывает несколько типов личинок) и без пелагической стадии.

Зодерштрём (Söderström, 1920) описывает развитие *Pygospio elegans* с вынашиванием яиц. Яйца лежат в капсулах, которые соединяются между собой. Таких капсул около 16 и каждая содержит 50—60 яиц диаметром 100 μ . Из этих яиц только 7—9 развиваются в эмбрионы, тогда как другие идут на питание развивающихся личинок. Эмбрионы 200 μ длины и такой же ширины с двумя парами параподий, двумя парами глаз и слабо развитым прототрохом. Развитие в капсуле продолжается до тех пор, пока личинка не достигнет стадии 12 щетинковых сегментов. Такая личинка имеет в длину 1—1,2 мм и снабжена парой коротких щупалец. Иногда эмбрионы выходят из капсул на более поздних стадиях.

Зодерштрём считает, что *P. elegans* размножается разными способами в зависимости от времени года.

Торсон (1946) отмечает три вида пелагических личинок *P. elegans*, которые он обозначает как А, В, С.

Предполагается, что личинка А развивается в яйцевой капсуле без вынашивания яиц, тогда как В и С развиваются из вынашиваемых яиц.

Торсон выдвигает гипотезу, что капсулы, из которых развиваются личинки типа В, содержат больше эмбрионов, чем капсулы, из которых развиваются личинки типа С, и поэтому личинки С выходят более развитыми, чем личинки В. Автор объясняет происхождение разных типов личинок *Pygospio elegans* тем, что последние покидают капсулы на разных стадиях развития, а это в свою очередь связано с количеством пищи, которое имеется внутри капсулы. Это предположение не подтвердилось на личинках *P. elegans* из залива Вадден-зе (Северное море), исследованных Смидом (Smidt, 1951).

Смидт обнаружил в планктонных пробах 3-сегментных личинок *Pygospio elegans*. У личинок было две пары глаз, довольно дифференцированный кишечник, на сегментах видны щетинки. Эти личинки при дальнейшем развитии превращались в три типа личинок (тип I, тип II и тип III), сходных с типами личинок, описанными Торсоном. Следовательно, все эти три типа личинок начинают пелагическую жизнь на одной и той же стадии и их различие нельзя объяснить степенью зрелости при появлении в планктоне.

Смидт дает описание всех трех типов личинок *P. elegans*. Тип I — сравнительно небольшая личинка, которая при оседании достигает длины 0,7—0,9 мм (рис. 31, а). Число щетиновых сегментов при оседании 13—16, а в некоторых случаях 11—18. На голове пара щупалец, две пары глаз и прототрох. На сегментах тела длинные личиночные щетинки, которые исчезают при оседании. На пигидиуме виден телотрох. Личинка довольно богато пигментирована: черный пигмент находится на кишечнике, глотке и поперечными рядами маленьких пятен на сегментах. Коричневый пигмент располагается у двух щетиновых пучков. У поздней планктонной личинки на пигидиуме развиваются анальные придатки.

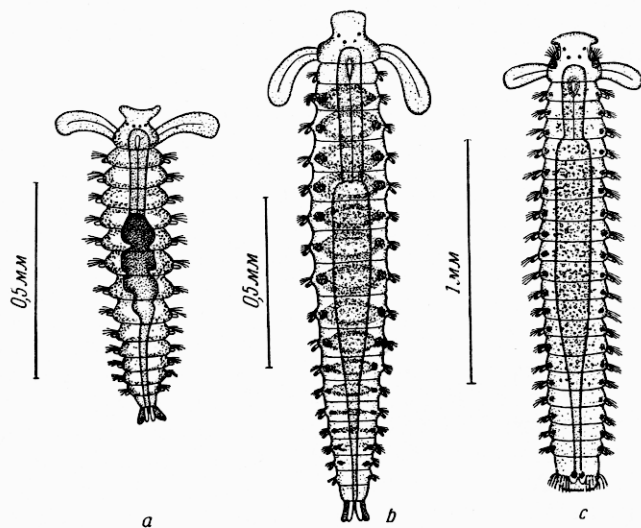


Рис. 31. Личинки *Pygospio elegans* (по Смидту, 1951):
а — личинка I типа; б — личинка II типа; с — личинка III типа

Личинки II типа перед оседанием достигают 1 мм длины при 17 щетиновых сегментах (рис. 31, б) и отличаются от личинок первого типа пигментацией. Вдоль спинной стороны располагаются два ряда черных пигментных пятен (по паре пятен на каждом сегменте, кроме первого). Как и у первого типа личинок, вдоль пучков щетинок находится коричневый пигмент. Имеются четыре анальных придатка.

Личинки III типа наиболее крупные: до 2 мм при 20 щетиновых сегментах. Пигментация более слабая, чем у первого и второго типов. Наиболее заметна пигментация на глотке и на последнем сегменте. Коричневый пигмент располагается вдоль пучков щетинок и разбросан на брюшной стороне (рис. 31, в).

Иногда встречаются личинки *Pygospio elegans*, занимающие по своей морфологии как бы промежуточное положение между этими тремя типами.

Смидт не дает никакого объяснения встречаемости трех типов личинок *Pygospio elegans*.

Автор приводит данные о скорости оседания личинок *P. elegans* при влиянии различных грунтов.

Естественный субстрат (песок, ил) стимулирует метаморфоз, тогда как отсутствие субстрата задерживает оседание. По всей вероятности, на скорость метаморфоза влияет присутствие органических частиц в грунте,

так как такие субстраты, как галька и стерильный песок, свободные от органических веществ, задерживают оседание личинок.

Личинки, которые содержались без субстрата, не оседали в течение двух месяцев.

Род *Microspio* Mesnil

Microspio mecznikowianus (Claparede)

Личинки *M. mecznikowianus* встречаются в планктоне с весны по осень. Нами отмечались пелагические личинки *M. mecznikowianus* с 9—18 сегментами, длиной от 0,7 до 1,4 мм. Личинки с 9—10 сегментами еще не имеют хорошо развитых пальп (рис. 32, а). На простомииуме и пигидиуме ли-

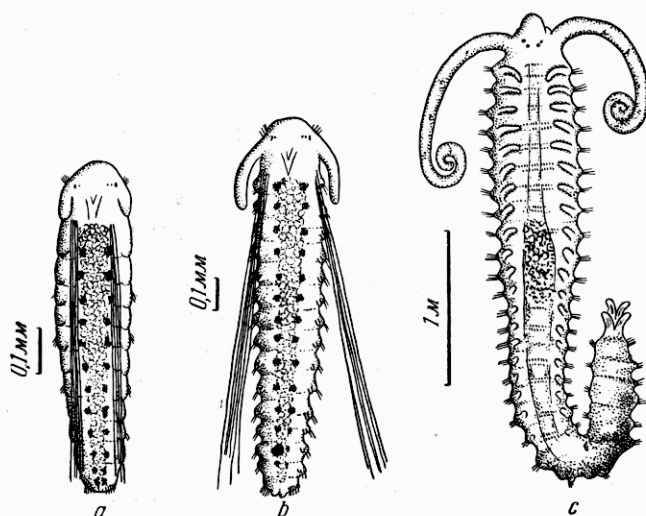


Рис. 32. Личинки *Microspio mecznikowianus*:

а — 10-сегментная личинка; б — 14-сегментная личинка; с — личинка, осевшая на грунт

чинки заметны ресничные пояса. На нечетных сегментах, начиная с 3-го, развиты гастротрохи. Глаз три пары. С вентральной стороны простомииума располагается воронковидный рот, который ведет в кишечник, набитый жироподобными включениями. Личинка несет пучки длинных провизорных щетинок с едва заметными шипиками. Щетинок с капюшоном еще не видно. Пигидиум на этой стадии не имеет никаких придатков. На всех сегментах располагаются два ряда черных пигментных пятен.

14-сегментная личинка имела в длину более 1 мм (рис. 32, б). Простомииум закругленный. На дорзальной стороне головной лопасти видны три пары глаз, расположенных в одну поперечную линию. По бокам от заднего края простомииума отходят пальпы длиной до 270 μ . Ниже их располагаются пучки длинных провизорных щетинок с шипиками.

На простомииуме и щетинковых сегментах видны пятна черного пигмента. Параподии еще слабо развиты, но на них уже заметны небольшие спинные усики, слегка пигментированные на концах. Параподии несут пучки щетинок. Щетинки с капюшоном появляются в брюшных ветвях с 9-го сегмента. На простомииуме, пигидиуме и нечетных щетинковых сегментах

(начиная с 3-го) заметны пояса коротких ресничек. Воронковидный рот, расположенный в основании простомиума, ведет в кишечник, выстланный ресничным эпителием. На пигидиуме намечаются анальные придатки.

Личинка активно плавает, обнаруживая положительный фототаксис. При добавлении в чашку грунта личинка быстро оседает. У осевшей личинки долгое время сохраняются ресничные пояса на сегментах и на простомиуме (рис. 32,с). Увеличиваются жабры, покрытые ресничным эпителием. Глаз образуется две пары. Заметно удлиняются пальпы, на которых видны 5—6 пятен, кажущихся черными в проходящем свете и чуть желтоватыми в падающем свете. Пигидиум несет 4 анальных усика. Сквозь стенки тела просвечивает кишечник, набитый детритом и водорослями. Пищевые частицы подхватываются пальпами и доставляются к ротовой щели. Пальпы, фронтальная сторона простомиума и жабры несут чувствительные волоски.

Червь строит прозрачную трубку, из которой время от времени высывает длинные пальпы.

Более ранняя стадия *M. meznikowianus* описана и изображена Клапаредом и Мечниковым (Claparede, Metschnikoff, 1869). В районе Неаполя самки *M. meznikowianus*, по данным этих авторов, откладывают яйца в трубку, где идет их дальнейшее развитие.

СЕМЕЙСТВО *MAGELONIDAE*

Представители семейства *Magelonidae* размножаются с пелагической личинкой. В литературе есть данные о размножении и развитии *Magelona papillocornis* (Gravely, 1909; Thorson, 1946). Работ по развитию черноморской *Magelona rosea* не имеется.

Мы даем описание личинки *Magelona rosea* и приводим ее изображение.

Род *Magelona* F. Müller

Magelona rosea Moore

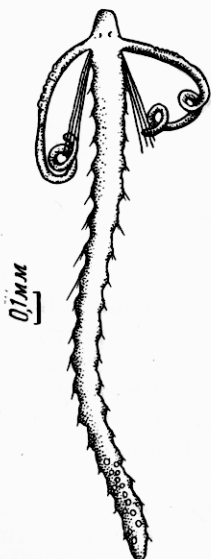


Рис. 33. Личинка
Magelona rosea

Личинки *Magelona* отмечались нами единично в планктонных пробах в мае — июле, при температуре воды 15—22°. В основном личинки (нектохеты) держались в слое 10—5 м, при общей глубине 14 м. Все наблюдения относятся к стадии нектохеты.

20-сегментная личинка была 1,6 мм длины при 80—100 м ширины (рис. 33). Простомиум трапециевидной формы, несет пару довольно длинных пальп, на которых в передней части заметны папиллы. Видны две пары красновато-коричневых глаз. Пара удлиненных глаз располагается на дорзальной стороне простомиума, пара круглых глаз — на вентральной стороне в основании пальп. По бокам простомиума на границе с первым сегментом видны пучки тонких простых щетинок длиной до 600 м. На сегментах заметны небольшие в виде сосочков параподии. На первых девяти сегментах в брюшных и спинных ветвях параподий находится по 2—3 простых щетинок, с 10-го сегмента появляются капюшонированные щетинки. На некоторых сегментах еще сохраняются длинные капиллярные щетинки, должно быть, провизорные.

Тело стекловидное, совершенно не пигментировано. Видны движения полостной жидкости и питательные включения. На вентральной стороне в основании простомииума заметен щелевидный рот. Пигидиум конусовидный, без придатков. Личинка довольно быстро плавает.

СЕМЕЙСТВО *CAPITELLIDAE*

В семействе *Capitellidae* наиболее полно изучено развитие *Capitella* и *Notomastus* (Eisig, 1887, 1899).

У *Capitella capitata* отмечена копуляция. Из отложенных в трубку яиц выходит пелагическая личинка лецитотрофного типа.

Черноморские личинки *Capitellidae* в литературе не описаны. Мы приводим сведения о развитии личинки *Capitella capitata*.

Род *Capitella* Blainville

Capitella capitata (Fabricius)

Личинки *Capitellidae* встречаются в планктоне почти в течение всего года при температуре от 10 до 25°.

Максимум личинок *Capitellidae* отмечался нами в планктоне в июле при температуре 19—22° С и в ноябре при температуре 15° С.

Личинки *C. capitata*, найденные в планктоне, были на стадии метатрохофоры. Последняя довольно быстро проделывала метаморфоз, переходя к бентоническому образу жизни.

У метатрохофоры *Capitella capitata* было 11 хорошо выраженных сегментов, при длине в 300 μ и при ширине в 90 μ (рис. 34). Форма тела несколько вальковатая. Личинка очень быстро плавает при помощи хорошо развитых прототроха и телотроха.

Простомииум конусовидной формы несет пару красноватых глазков. Торакальные сегменты несут по две щетинки с каждой стороны: на 1-м—3-м сегментах щетинки капиллярные, с 3-го по 11-й — крючковидные. Пигидиум крупный, закругленный, весь покрыт короткими ресничками. Анальный конец выделяется синевато-черной пигментацией, которая, очевидно, сосредоточена в ректальной части кишечника. Метатрохофора почти не пигментирована. Через стенки тела видны питательные включения.

В чашку с метатрохофорой *Capitella capitata*, выловленной 6 января из планктона, 7-го был добавлен песчанистый грунт.

Через три дня личинка стала время от времени оседать на грунт и на шестой день окончательно перешла к донному образу жизни.

У молодого червя, только что перешедшего к бентосному существованию, насчитывается 13 щетинковых сегментов. При вытягивании во время ползания длина червя доходит до 800 μ , ширина — 80 μ . *Capitella capitata* быстро ползает то передним, то задним концом вперед и при этом наблюдается перегонка полостной жидкости из одного конца тела в другой.

На простомииуме и пигидиуме исчезают ресничные кольца. На головной лопасти видно два красноватых глаза. На границе простомииума и первого щетинкового сегмента находится ротовая щель, через которую время от

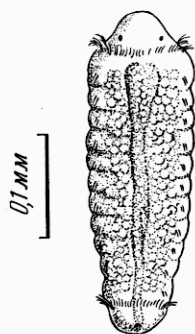


Рис. 34. Личинка *Capitella capitata*

времени высовывается глотка. Щетинки распределяются так же, как и у метатрохофоры: с 1-го по 3-й сегмент — капиллярные, на остальных — крючковидные. Червь прозрачный и бесцветный, лишь на анальном конце просвечивает синеватая окраска заднего отдела кишечника.

По литературным данным известно, что *Capitella capitata* копулирует (Eisig, 1887, 1899), причем наблюдались случаи, когда самцы копулируют с незрелыми самками. Сперма вносится в сперматофорах и сохраняется активной до тех пор, пока яйца не будут готовы к оплодотворению. Яйца откладываются в трубку и оберегаются самкой до выхода из них личинок. С момента оплодотворения до появления личинки проходит 10—12 дней летом и 12—14 дней зимой. У вылупившейся личинки 13 щетинковых сегментов, прототрох и телотрох.

Через семь дней после вылупления личинка погружается на дно. Число сегментов молодой донной стадии, как и у личинки, 13, но после оседания быстро увеличивается.

Количество щетинковых сегментов у личинок *Capitella capitata*, взятых из разных морей, не совпадает. Так, Гофкер (Hofker, 1930) описывает личинку *C. capitata* из залива Зейдер-зе (Северное море) с 6—7 щетинковыми сегментами 380 μ длины. По данным Торсона (1946), личинки *C. capitata* из Зунда имели 12 щетинковых сегментов при вылуплении и 17 сегментов при оседании.

Описание личинки *C. capitata*, даваемое Торсоном, совпадает с нашим. Разница наблюдается в расположении глаз: у личинки, изображаемой Торсоном, глаза находятся позади прототроха, у нашей личинки *C. capitata* глаза впереди прототроха.

СЕМЕЙСТВО SABELLARIIDAE

Представители семейства *Sabellariidae* размножаются с пелагической личинкой.

В Черном море обитает один вид *Sabellaria* — *S. spinulosa* (= *S. taurica*), личинка которой кратко описана Н. В. Бобрецьким (1873) под названием *Centrocorone*.

Под *Sabellaria* Lamarck

Sabellaria spinulosa Leuckart

В массовом количестве личинки *Sabellaria spinulosa* наблюдались в сентябре — начале октября при температуре воды 20—25°С.

В этот период насчитывалось до 2600 личинок *Sabellaria spinulosa* в 1 м³.

Довольно подробное описание и изображение личинок *S. spinulosa* на разных стадиях развития дается Вильсоном (Wilson, 1929—1930). По наблюдениям этого автора, яйца *S. spinulosa* мелкие, розоватого цвета. Ранние личиночные стадии характеризуются выступающей, как капюшон, складкой, что придает личинке грибовидную форму (рис. 35, а). Прототрох состоит из переднего ряда длинных ресниц и двух рядов коротких ресничек. Из больших щетинковых мешков выступают по четыре длинных личиночных щетинки. На этих личиночных щетинках, приблизительно на расстоянии 8,5 μ , располагаются кольца зубчиков. Последние настолько малы и прозрачны, что с трудом различаются даже при применении иммерсии. По всему телу личинки разбросаны хроматофоры. Выше прототроха видны красные глаза.

Личинка оседала в возрасте почти двух месяцев, имея в длину 665—670 μ (рис. 35, b).

У ранней донной стадии (рис. 35, c) отмечается замещение первичного венца щетинок короны вторичным комплектом. На сегментах видны ното-трохи. Короткий нототрох помещается между двумя парами глазных пятен.

Наблюдаемые нами личинки *S. spinulosa* имели в длину 470 μ , при наибольшей ширине переднего отдела тела в 200 μ (рис. 36). На простомииуме с дорзальной стороны располагаются два длинных щупальца, достигающих до 400 μ . Щупальцы покрыты ресничками и содержат отдельные зернистые включения. Можно наблюдать, как личинка «прощупывает» этими щупальцами субстрат. В основании щупалец видны две пары небольших черных глазков, расположенных одна под другой.

На простомииуме выше щупалец располагается ресничный пояс, прерывающийся на спинной стороне.

На вентральной стороне простомииума помещается V-образный рот, отороченный короткими ресничками. В основании простомииума по бокам выступают короткие придатки, на концах которых видно по несколько, должно быть, чувствительных волосков. Выше этих выступов помещаются щетинковые сумки (по одной с каждой стороны), несущие пучки длинных личиночных щетинок. В спокойном состоянии щетинки прижаты к дорзальной стороне личинки. При раздражении личинка подворачивает головной конец, выставляя щетинки в разные стороны.

Тело личинки состоит из 7 довольно слабо очерченных сегментов, только 1-й и 2-й сегменты выступают наиболее четко, благодаря поперечным полосам черного пигмента. На 3-м сегменте полоска черного пигмента короткая и занимает лишь среднюю часть его, 6-й и 7-й сегменты заполнены мелкими гранулами. Пигидиум опушен короткими ресничками. В основании его располагается телотрох. Ниже ресничного кольца видна полоска темного пигмента.

Вся личинка окрашена в желтовато-серый цвет. Желтый пигмент локализуется на простомииуме и на пигидиуме. Следы его заметны на щупальцах и на последних сегментах. Личинка активно плавает, обнаруживая положительный фототаксис.

Личинки *Sabellaria spinulosa* содержались в чашках с илистым и с песчаным грунтом. В сосуде с илистым грунтом ни одна личинка не осела. На песчаном грунте из 10 личинок к донному образу жизни перешла только одна, которая на следующий день погибла.

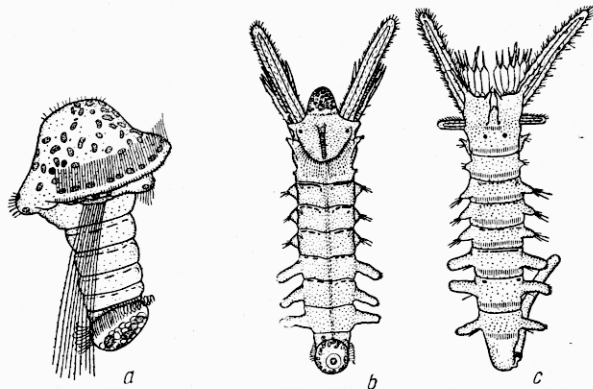


Рис. 35. Личинки *Sabellaria spinulosa* (по Вильсону, 1929—1930):

a — ранняя пелагическая личинка; b — личинка в возрасте 2 месяцев; c — ранняя донная стадия

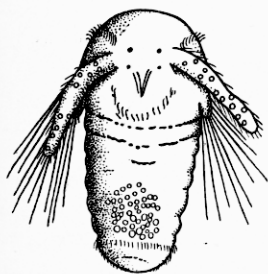


Рис. 36. Личинка *Sabellaria spinulosa* из планктона Черного моря

СЕМЕЙСТВО AMPHICTENIDAE

Представители семейства *Amphictenidae* рода *Pectinaria* выметывают половые продукты в воду и из оплодотворенных яиц развивается пелагическая личинка.

В Черном море встречается один вид рода *Pectinaria* — *P. neapolitana*. Краткое описание черноморской личинки *Pectinaria* дано Н. В. Бобрецьким (1873).

Из других морей личинки *Pectinaria* описаны Вильсоном (Wilson, 1936), Гравели (Gravely, 1909), Торсоном (Thorson, 1946) и др.

Род *Pectinaria* Lamarck*Pectinaria neapolitana* Claparede

Личинки *P. neapolitana* (метатрохофоры и молодые нектохеты в прозрачных трубках) были встречены в планктонных пробах в мае, июне, июле, сентябре и октябре при температуре воды от 16 до 20°.

Раннюю трохофору *Pectinaria neapolitana* наблюдал и описал Вильсон (1936). По данным этого автора, диаметр яйца *P. neapolitana* около 62 μ . Через три дня после оплодотворения формируется типичная для *Pectinaria* трохофора (рис. 37, а) с нависающими над ртом, как кашпошон, большими губами. Ресничный покров очень усложнен и трудно прослеживается. Однако апикальный пучок и прототрох заметны хорошо. Прототрох состоит из двух полос ресничек: узкой передней и широкой задней. Трохофора прозрачная, желтоватого цвета, довольно быстро плавает апикальным концом вперед, иногда вращаясь вокруг продольной оси тела. Довести трохофору до следующей стадии не удалось, так как личинки гибли.

Описание метатрохофоры *Pectinaria* приводится Гравели (1909) и Торсоном (1946). В основном эти данные близки к нашим (не совпадают размеры и отчасти описание пигментации).

Метатрохофору *P. neapolitana* легко узнать по складке, нависающей над ртом и окаймленной ресничками. Эта «губа» придает личинке в профиль Г-образную форму. По нашим данным, 10-сегментная метатрохофора имеет в длину 350 μ и в ширину 100 μ (рис. 37, б). В области прототроха ширина личинки около 280 μ .

Фронтальная часть простомиума выпуклая. В основании головной лопасти прототрох образован довольно длинными ресничками. «Губа», нависающая над ртом, окаймлена короткими ресничками. На простомиуме видна пара красных глазков. Сквозь стенки 1—5-го сегментов просвечивают щетинки опахала (по 6 с каждой стороны). Между последним сегментом и пигидиумом виден несегментированный участок, лишенный пигмента.

При большом увеличении на сегментах заметны щетинки. Личинка сильно пигментирована. В области прототроха на простомиуме, на щетинковых сегментах и в основании телотроха располагаются поперечные полосы зерен пигмента, которые при падающем свете кажутся зеленовато-желтыми, при проходящем — черными. На вершине простомиума и на конце пигидиума пигментные зерна разбросаны беспорядочно. Кишечник, видимый сквозь стенки тела, несколько расширен в своем переднем отделе и суживается к заднему концу. Под микроскопом заметно мерцание ресничек эпителия, выстилающего кишечный тракт.

Личинка быстро плавает, вращаясь вокруг оси.

Наблюдаемые нами нектохеты *Pectinaria neapolitana*, построившие прозрачные трубки, были встречены в горизонтах 14—10 и 10—5 м (при общей глубине 14 м). Длина трубок колебалась от 700 до 900 μ при ширине устья около 200 μ . Такая нектохета способна плавать и ползать по дну сосуда. Плавание происходит толчками. При этом личинка сильно сокращается, производит волнообразные движения телом, вращается внутри вокруг оси и проталкивает воду через трубку. При ползании нектохета выставляет из трубки передний конец тела и, загребая растопыренными щетинками опашала, подтягивает трубку. Передвигается личинка медленно, проползая 1 мм за 1,5—2 минуты.

Нектохета *Pectinaria neapolitana* имеет 13 довольно хорошо выраженных сегментов. У нее исчезает складка на головном конце, уже нет прототроха. На простомииуме выступают наружу 12 щетинок опашала и появляются пять придатков: два парных щупальца и одно непарное. Парные щупальца располагаются на вентральной и латеральной сторонах простомииума (рис. 37, c). Медиальное щупальце непарное.

На простомииуме пара глаз, и в основании его заметно скопление мелких зерен темного пигмента. Такая же пунктирная пигментация отмечается на сегментах.

Кишечник в средней части набит зернистым содержимым и окрашен в светлозеленый цвет, который ниже переходит в голубоватый и затем в желтоватый оттенок. В заднем отделе кишечник изгибается петлеобразно. Пигидиум оканчивается непарным медиальным отростком.

Две нектохеты были помещены в аквариум с мелким песком. Через 20 дней трубки оказались пустыми. Длина их достигала 1,5 и 2 мм. Диаметры входных отверстий равнялись 310 μ . Обе трубки наполовину, начиная от устья, были инкрустированы песчинками диаметром в 70—120 μ (рис. 37, d). Под большим увеличением видно, что вся неинкрустированная часть трубки имеет мелкоячеистое строение. Ячейки многогранные, величиной в 4—8 μ .

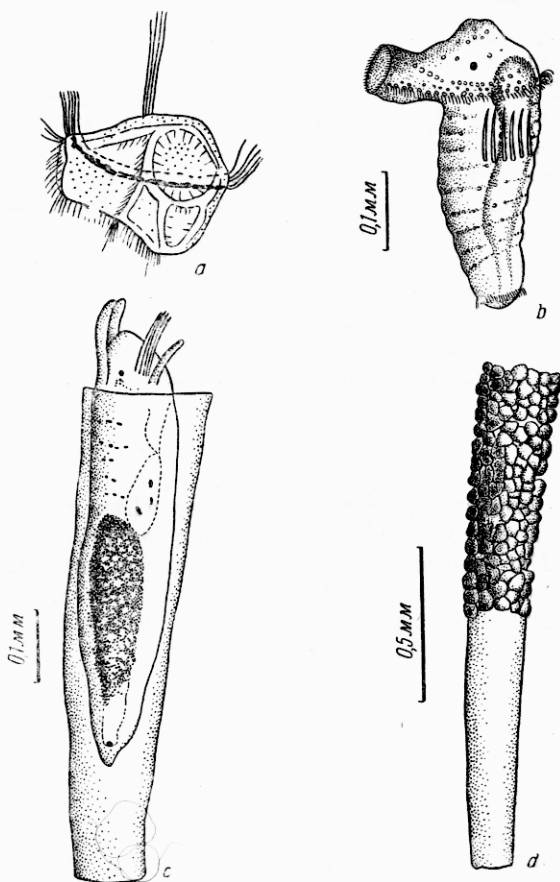


Рис. 37. Личинки *Pectinaria neapolitana*

a — трохофора (по Вильсону, 1936); b — метатрохофора;
c — нектохета; d — трубка нектохеты

По имеющимся литературным данным (Thorson, 1946), процесс превращения метатрохофоры, у которой щетинки опахала находятся еще внутри тела, в нектохету длится всего несколько часов. Выдвижение щетинковых опахал наружу происходит в течение полутора часов (Thorson, 1946).

Гравели (Gravelly, 1909) наблюдал как щетинки опахала прорывают дорзальную стенку тела почти посередине первого сегмента.

Постройка трубки *Pectinaria* была подробно изучена Ватсоном (Watson, 1928). Молодой червь двумя буккальными щупальцами собирает песчинки (размером от $\frac{1}{1000}$ до $\frac{1}{500}$ дюйма) и переносит их в рот, который расположен у основания щупалец. Частицы песка лимитированы в размере диаметром кишечника и величиной заднего конца трубки. Песчинки, которые пригодны для постройки, перекачиваются на короткое время в рот, затем откладываются на край трубки. Червь выдвигается несколько вперед и прикладывает к песчинкам лопасти цементного органа, который помещается несколько ниже вентрального края простомия. Движением вверх и вниз червь сглаживает вновь сформированную стенку трубки. При повреждении узкого конца трубки червь выделяет обильную слизь, которая скапливается у места поломки. Слизь выстилается тонкой песочной пылью темнокоричневого цвета, которая не реагирует ни с соляной кислотой, ни со щелочью.

СЕМЕЙСТВО SERPULIDAE

Семейство *Serpulidae* по классификации Фавеля (Fauvel, 1927) подразделяется на три подсемейства: *Serpulinae*, *Filograninae* и *Spirorbinae*.

Мы рассмотрим развитие личинок двух видов спирорбисов подсемейства *Spirorbinae*: *Spirorbis pusilla* и *Spirorbis militaris*; основываясь на литературных данных, приводим описание личинки *Pomatoceros triqueter* из подсемейства *Serpulinae*.

Под *Spirorbis* Daudin

Spirorbis pusilla Rathke

Взрослые экземпляры *Spirorbis pusilla* встречаются в значительном количестве на цистозире и камнях в прибрежной зоне. Плотность поселения на цистозире доходит до 90 экз. на 1 см^2 .

Во время сборов, произведенных в начале апреля 1951 г., были обнаружены половозрелые особи *S. pusilla* (температура воды в этот период была $9-11^\circ$). Диаметр трубок спирорбисов, содержащих в крышечках эмбрионы, колебался от 1,2 до 1,3 мм. В выводковых камерах насчитывалось от 7 до 25 яиц, диаметром от 120μ до 150μ . При падающем свете яйца матовожелтого цвета, сильно гранулированные. Создается впечатление, что яйцевая мембрана неплотно прилегает к зародышевой массе. Эмбрион, развившийся под защитой яйцевой оболочки, находится в изогнутом положении, подвернув abdomen. При помощи ресничных поясов прототроха он вращается вокруг оси внутри яйцевой мембраны (рис. 38, а, б). Хорошо видны две пары красных глазков и цементные железки белого цвета. Заметны щетинки на торакальных сегментах. Эмбрион активно освобождается от яйцевой мембраны и выходит из камеры, которая раскрывается в нижней части.

Развитие от яйца до стадии пелагической личинки длится приблизительно 15 дней (при температуре воды 10°C). Выходящие из выводковой

камеры личинки около секунды остаются запутанными в пальцы, и, освободившись, плывут к освещенной стороне сосуда, обнаруживая положительный фототаксис.

Длина пелагической личинки *S. pusilla* около 200 μ . Тело отчетливо делится на расширенный торакальный отдел и узкий абдоминальный (рис. 39). Простомии, ограниченный протрохом, несет на апикальном конце несколько чувствительных ресничек. Видны две пары красных глазков, одна из которых округлой, другая почти треугольной формы. Торакальный отдел состоит из трех щетинковых сегментов. По бокам торакса заметны складки будущего воротничка, на конце которого видны тонкие чувствительные реснички. Ниже прототроха находятся две округлые цементные железы. Абдомен слегка складчатый, с несколькими довольно длинными чувствительными ресничками на конце. На абдомене заметны телотрохи и две небольшие полоски ресничек. Одна из них расположена почти у основания абдомена, другая — приблизительно в его средней части. Личинка сильно гранулирована, что придает ей сероватую окраску. Особенно сильное скопление гранул отмечается по средней линии в основании торакального отдела.

Личинки оживленно плавают, держась в основном у уреза воды. Время от времени они оседают на стенки сосуда, но затем вновь всплывают. Пелагическая жизнь у *Spirorbis pusilla*, по нашим наблюдениям, может длиться от 1 до 6 часов.

Перед образованием трубки личинка быстро передвигается по стенке сосуда, часто меняя направление. После 2—3 минут такого движения она останавливается и, прижавшись тораксом к стенке сосуда, пускает белое облачко извести, которое окутывает переднюю часть тела личинки. Абдоменом личинка делает медленные колебательные движения, как бы способствуя равномерному распределению извести.

У-образно изогнутая личинка все время сближает передний конец с абдоменом, то медленно выползая из трубки, то снова возвращаясь в нее. Через 15 минут после оседания абдомен еще не был одет известковой трубкой. К этому времени большие изменения претерпевает простомияльный отдел: исчезает прототрох, с левой стороны образуется крышечка; справа видны зачатки пальцев. Глаза еще сохраняются.

Через 25 минут все тело червя было заключено в трубку (в некоторых случаях образование трубки длилось около часа). Диаметр входного отверстия трубки только что осевшего червя приблизительно 80 μ . Диаметр первого завитка трубки 157 μ (рис. 40, а). Червь медленно выдвигается из трубки, надстраивая ее. При этом, должно быть, существенную роль играет воротничок, который все время отогнут, прикрывая около четверти трубки.

Через час трубка увеличивается и диаметр завитка становится равен почти 196 μ (рис. 40, б). Теперь уже между концом трубки и абдоменом

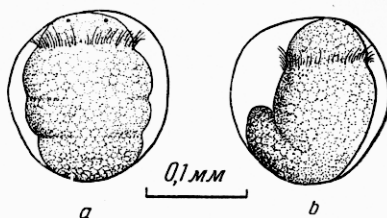


Рис. 38. Эмбрионы *Spirorbis pusilla*:

а — вид со спинной стороны;
б — вид сбоку

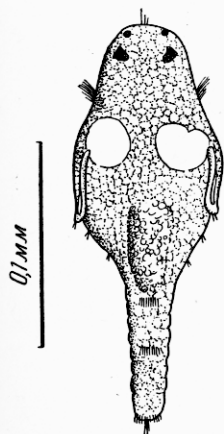


Рис. 39. Пелагическая личинка *Spirorbis pusilla*

есть небольшое свободное пространство. При раздражении червь прячется в трубку, закрывая входное отверстие крышечкой. Создается такое впечатление, что abdomen своим концом довольно плотно прикрепляется к трубке и остается в таком фиксированном состоянии даже когда червь прячется в трубку.

Через 3 часа усложняется правая сторона простомиума — идет формирование жаберного аппарата.

Через 23 часа диаметр трубки становится равным $230\ \mu$ при диаметре входного отверстия $80\ \mu$. Исчезают глаза.

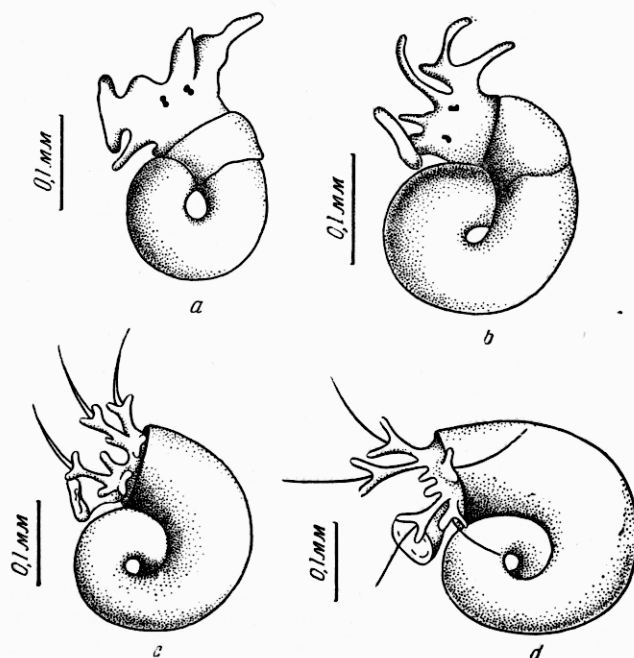


Рис. 40. Увеличение трубки и формирование жаберного аппарата у *Spirorbis pusilla*:

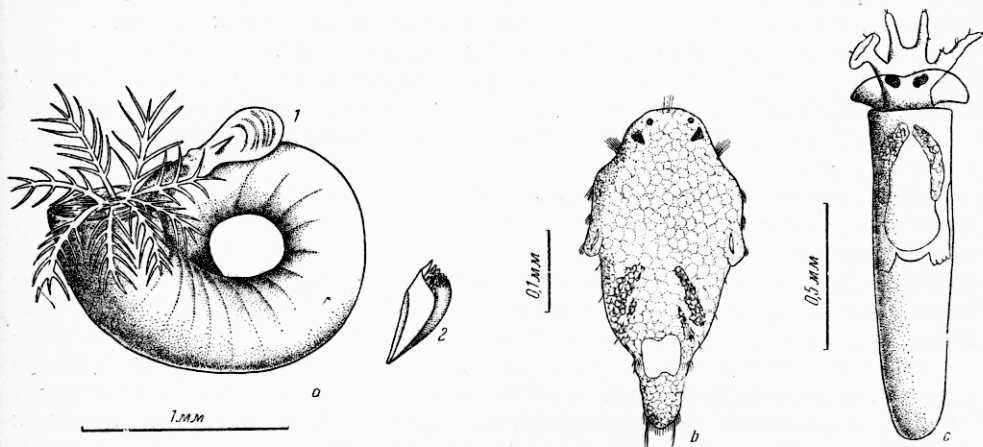
a — червь сразу же после оседания; *b* — через час после оседания; *c* и *d* — через сутки после оседания

На жаберных лучах появляются пинуды (рис. 40, *c*, *d*). По нашим наблюдениям в сентябре, в лабораторных условиях, при температуре воды $20-22^\circ$, диаметр трубки *Spirorbis pusilla* увеличивается ежедневно, приблизительно на 18% в течение первой десятидневки (к этому времени диаметр трубки достигает $620\ \mu$), после чего темп роста трубки заметно снижается. Скорость нарастания трубки червя может варьировать в значительной степени: за 27 дней в июле диаметр трубки некоторых спирорбисов увеличился только до $510\ \mu$ (при первоначальном диаметре $160\ \mu$), тогда как в сентябре наблюдалось за 10 дней увеличение трубки до $630\ \mu$ (при исходной величине диаметра $160\ \mu$).

При наступлении метаморфоза мы не отмечали у личинок резкого изменения реакции на свет. В основном все они сохранили при оседании положительный фототаксис, строя трубки на освещенной стороне аквариума. Период размножения у *Spirorbis pusilla* длится с апреля по декабрь.

Spirorbis militaris Claparede

Взрослые формы *S. militaris* встречаются в прибрежной зоне на стволах цистозир в довольно большом количестве. На участке ствола цистозир площадью в 0,5 см² насчитывалось до 40 экземпляров этих червей. Половозрелые формы *S. militaris* были встречены нами в апреле. Эмбрионы наблюдались только у крупных форм спирорбисов с диаметром трубок от 2 мм и больше. В выводковой камере находилось от 9 до 14 эмбрионов. Интересно отметить, что у неполовозрелых форм *Spirorbis militaris* крышечка сильно сплющена, без характерного для этого вида гребня (рис. 41, а).

Рис. 41. *Spirorbis militaris*:

а — два типа крышечек: 1 — крышечка неполовозрелой особи; 2 — крышечка половозрелой особи; б — пелагическая личинка; в — личинка в первичной трубке

Яйца оранжево-красного цвета, диаметром около 230 μ . Личинка *S. militaris* имеет в длину 390 μ . Тело ясно поделено на туловищный и абдоминальный отделы (рис. 41, б). Абдомен довольно короткий — 80 μ . В туловищном отделе можно различить простомииум и три щетинковых сегмента, ограниченных один от другого легкими перетяжками. В передней части торакса видна складка будущего воротничка, на которой заметны по три пучка ресничек с каждой стороны. На абдомене располагается телотрох и пояс ресничек на границе торакса и хвостового отдела. От анального конца абдомена отходят длинные, должно быть, чувствительные волоски. На простомииуме хорошо заметны две пары красных глазков: первая пара — небольшие округлые, вторая — более крупные, треугольные. Апикально располагается пучок чувствительных ресниц. В задней части торакса бросается в глаза темнокрасный печеночный пигмент. Ниже его, на границе тораксального и абдоминального отделов, видна цементная железа. Личинка гранулированная, окрашена в яркий оранжево-красный цвет.

Вышедшие из камеры личинки оживленно плавают у самого уреза воды на освещенной стороне аквариума. Время от времени личинки оседают и медленно ползают, но через несколько секунд снова всплывают. Перед началом оседания личинки ползают, несколько подогнув абдомен, как бы прощупывая простомииумом субстрат. При этом они часто меняют направление. Часть личинок перед образованием трубки сидит неподвижно, изредка шевеля абдоменом.

Через 30 минут после оседания наблюдалось трубкообразование. Личинка все время сокращается, как бы выдавливая известь из железки, расположенной в задней части торакса. Легкое известковое облачко распределяется на abdomen, образуя замкнутую сзади трубку. Личинка вращается вокруг оси то в одну, то в другую сторону и медленно вдвигается в трубку, как бы растягивая ее.

Вскоре все тело личинки оказывается заключенным в прямую известковую трубку (рис. 41,с). Размер ее равен 390 μ , при диаметре входного отверстия 120 μ . Личинка выдвигает из трубки головной конец и отгибает воротничок, опущенный с внутренней стороны короткими ресничками. В первый момент еще сохраняется прототрох, но через несколько минут он исчезает. На простомииуме обозначаются зачатки пальп и крышечки.

Заметно видоизменяется задний конец личинки. С правой и левой сторон видно по одному параподиеобразному выступу, направленному назад. Эти образования позволяют личинке прочно удерживаться в трубке.

Глаза у наблюдаемой нами личинки сохраняются в течение трех дней после метаморфоза.

Через сутки длина трубки молодого червя была 780 μ при прежнем диаметре устья. В трубке можно различить два отдела: первичный — прямой, почти прозрачный, цилиндрический и вторичный — несколько изогнутый, непрозрачный, представляющий по форме рассеченный тангенциально цилиндр. Червь помещается во втором отделе. Даже при раздражении он не уходит в первичную трубку. По мере роста трубка заворачивается спирально и пересекает границу первичного и вторичного отделов. Через некоторое время первичная трубка полностью разрушается.

Для сравнения морфологического строения и развития личинок *Spirorbis pusilla* и *Spirorbis militaris* мы приводим следующие данные:

Spirorbis pusilla

1. Личинка сероватого цвета. Имеет в длину около 200 μ
2. У личинки, помимо прототроха и телотроха, две полосы ресничек на abdomenе
3. На воротничковой складке чувствительные реснички заметны только по краям
4. Две цементные железки расположены в передней части торакса
5. На абдоминальном конце личинки после оседания не видно параподиевидных выступов
6. Образование трубки начинается с торакса. Abdomen покрывается трубкой несколько позже
7. Трубка сразу же завернута спирально

Spirorbis militaris

1. Личинка оранжево-красного цвета. Длина 390 μ
2. Помимо прототроха и телотроха, один ресничный пояс на границе торакса и abdomenа
3. На воротничковой складке располагается по три пучка ресничек с каждой стороны
4. Двойная цементная железка лежит на границе торакса и abdomenа
5. На абдоминальном конце у молодого червя видно два параподиевидных выступа, позволяющих червя плотно удерживаться в трубке
6. Abdomen сразу же одевается полупрозрачной трубкой
7. Первичная трубка прямая. Нарастая, трубка заворачивается и пересекает первичный отдел, который впоследствии совсем разрушается.

Род *Pomatoceros* Philippi

Pomatoceros triqueter Linne

Из литературных данных известно, что при развитии *P. triqueter* происходит как выметывание половых продуктов в воду, так и живорождение (Gravier, 1923). По указанию Ортон (Orton, 1946), *Pomatoceros triqueter* достигает половозрелости в возрасте четырех месяцев.

Черви раздельнополы. Самцы содержат беловатую сперму, самки — красно-пурпуровые яйца, имеющие форму линзы с наибольшим диаметром 75—86 μ , наименьшим — 44 μ (в случае выметывания половых продуктов в воду). В опытных условиях из оплодотворенного яйца через три дня развивается трохофора.

Подробное описание личиночных стадий *P. triqueter* дано в работе Сегрова (Segrove, 1941).

Только что вышедшая трохофора не превышает размера яйца. На 6—7-й день после оплодотворения длина личинок достигает 200 μ при наибольшей ширине 160 μ . На границе эписферы и гипосферы расположен про-

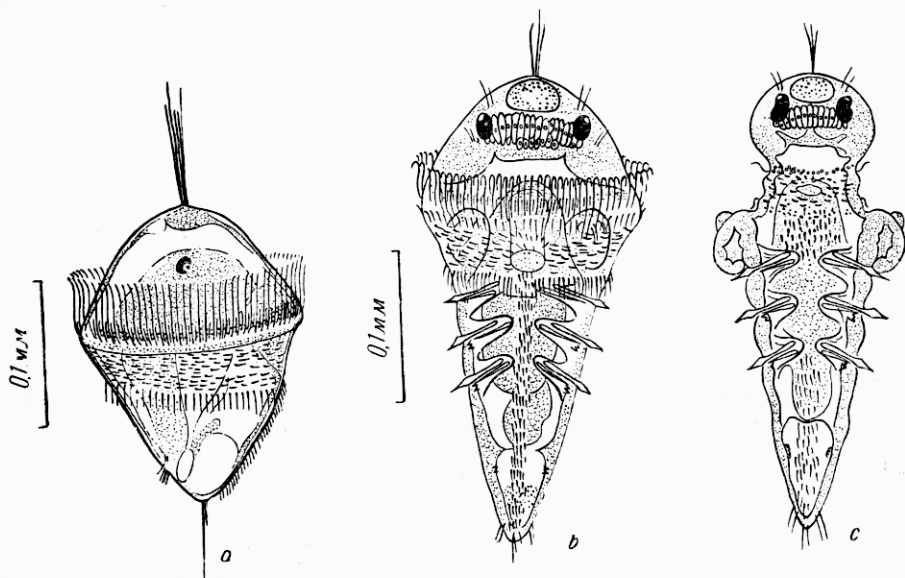


Рис. 42. Личинки *Pomatoceros triqueter* (по Сегрову, 1941):

а — трохофора; б — личинка в возрасте 3 недель; с — ползающая стадия

тотрох, состоящий из двух поясов ресничек (рис. 42, а). Помимо этих локомоторных ресничек, видно посторальное кольцо ресничек и нейротрох, идущий от рта к заднему концу личинки. Чувствительные апикальные реснички достигают длины до 90 μ .

Личинка выходит из яйца с небольшим запасом желтка и активно питается во время пелагической жизни. Пища подгоняется ко рту специальными ресничками, расположенными широким поясом между прототрохом и посторальным кольцом. На анальном конце трохофоры виден анальный пузырек, как бы смещающий анус на дорзальную сторону. После метаморфоза пузырек исчезает, и анус занимает терминальное положение. На эписфере виден сначала один глаз с правой стороны. Позже появляется второй. Хорошо виден объемистый кишечник.

При дальнейшем развитии у личинки удлиняется гипосферическая часть. Трехнедельная личинка имеет в длину 320 и в ширину 150 μ (рис. 42, б). Появляется третий венчик ресниц в прототрохе. В эктодерме эписферы рассеяны зерна голубого пигмента. Наибольшей концентрации они достигают у пучка апикальных ресниц и в основании прототроха. В гипосферической части формируются три щетинковых сегмента. Происходит регресс локомоторных ресниц. Формируется воротничок. Появляется

сужение между головой и воротничком (рис. 42, с). Эту стадию можно назвать ползающей.

Дальнейшее развитие заключается в уменьшении головы и развитии брахиальной короны. Жабры и крышечка появляются в виде почковидных выступов, постепенно увеличивающихся в длине.

При оседании личинки обнаруживают положительный фототаксис, строя трубки у уреза воды. Трубка вначале много короче тела, так что голова и хвост червя остаются свободными. Вскоре достраивается передний конец трубки, несколько позже — задний.

При наблюдениях в естественных условиях (Thorson, 1946) трубка *P. triqueter* выросла до 6,5 мм в течение шести недель. У годовалого червя трубка была 16—18 мм длины.

Гравье (Gravie, 1923) наблюдал живорождение у *P. triqueter*. У половозрелой самки в полости абдомена были обнаружены эмбрионы (диаметром в 440 μ).

СЕМЕЙСТВО POLYGORDIIDAE

Под *Polygordius* Schneider

Polygordius neapolitanus Fraipont *ponticus* Salensky

Трохофоры *Polygordius* отмечались нами в планктонных сборах с начала июля до начала ноября при температуре от 25 до 10° (рис. 43). Личинки преимущественно держались в слое 14—5 м (при общей глубине места 14 м). В горизонте 5—0 м трохофоры *Polygordius* были встречены только три раза (осенью).

Диаметр трохофор в наших пробах колебался от 230 до 860 μ .

По данным Заленского (Salensky, 1907), следует различать в роде *Polygordius* три типа личинок: североморскую эндоларву, понтическую эндоларву и экзоларву.

Североморская эндоларва характерна для *Polygordius lacteus* и *P. appendiculatus*. Личинка этого типа прodelывает все развитие до стадии молодого, полностью сформировавшегося червя под защитой особой оболочки, которую Заленский назвал «мембраной тела». Тело эндоларвы, одетое этой оболочкой, собрано в складки. В период метаморфоза мембрана тела у североморской эндоларвы, по указанию Вольтерека (Woltereck, 1902), отпадает сразу, «катастрофически».

У понтической личинки тело менее складчатое, чем у предыдущего вида. У эндоларвы понтической развитие червя идет под защитой мембраны тела, но последняя отпадает в стадии метаморфоза постепенно, и у освобожденного от оболочки червя не все органы достигают полного развития.

Экзоларва характерна для *Polygordius neapolitanus*. Развитие личинки этого типа происходит без защитной оболочки. Тело почти не складчатое.

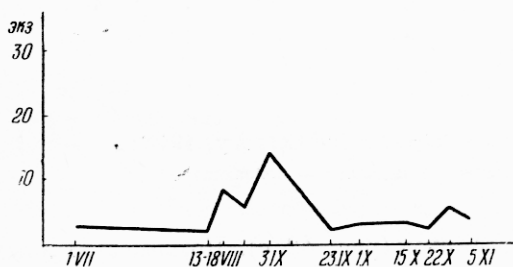


Рис. 43. Количество личинок *Polygordius* в планктонных пробах

Эндоларва понтическая, как указывает Заленский, занимает промежуточное положение между эндоларвой североморской и экзоларвой. К сожалению, автор не дает внешней морфологии и рисунков всех трех видов личинок *Polygordius*, останавливаясь в основном на их гистологии.

А. В. Иванов (1941) не разделяет эндоларв на понтическую и североморскую и относит личинку *Polygordius ponticus* просто к типу эндоларвы. Рисунки, сделанные автором с тотального препарата, напоминают несколько наблюдаемых нами личинок, но в точности не соответствуют им.

Во время наших наблюдений мы отмечали два типа трохофор *Polygordius*. Одни личинки напоминали типичную экзоларву, другие были близки по внешнему виду к североморской эндоларве (Söderström, 1924). Мы содержали оба вида этих трохофор в лабораторных условиях и никогда не замечали перехода одного типа личинки в другой. Эндоларва обычно культивировалась очень легко, быстро вырастая в молодого червя. Личинка типа экзоларвы в наших опытах долгое время оставалась на стадии трохофоры и погибала, не превращаясь во взрослого червя.

По данным Н. А. Ливанова (1940), планктонное существование экзоларвы продолжается месяцы.

Пока трудно сказать, являются ли описываемые нами личинки разными стадиями одного и того же вида *Polygordius* или в Черном море встречается два вида этой архианнелиды. Дальнейшее культивирование экзоларвы до взрослого червя даст возможность установить видовую принадлежность данной личинки.

Мы даем описание двух типов наблюдаемых нами личинок, обозначая их как экзо- и эндоларву.

Экзоларва довольно прозрачная. Прототрохом личинка делится на верхнюю часть — эписферу и нижнюю — гипосферу (рис. 44, а). В основании ресничного кольца лежат зерна коричнево-черного пигмента. Такова же пигментация на анальном конце личинки. Под прототрохом располагается рот, отороченный ресничками. Рот ведет в кишечник, раздутый в передней части и занимающий большую часть эписферы. Задний конец кишечника сужен.

На эписфере терминально располагается теменная пластинка, от которой к прототроху отходят ретракторы.

Личинка слегка желтоватого оттенка со следами нежнорозовой пигментации на гипосфере.

Трохофора плавает, медленно вращаясь вокруг оси.

Трохофора эндоларвы менее прозрачна. Внутреннее строение скрыто складчатостью. Виден хорошо развитый прототрох (рис. 44, б). Личинка окрашена в желтый цвет. На следующий день трохофора эндоларвы перешла в стадию, предшествующую донной (рис. 44, в). Длина личинки 780 μ при наибольшей ширине 470 μ . В основании ресничного кольца находится скопление черного и желтого пигмента. На верхнем полюсе личинки, отороченном ресничным кольцом, видны два черных глазка. Тело личинки несимметричное: складки справа и слева располагаются не в одинаковой последовательности. Через стенку тела просвечивает кишечник. Последний сильно расширен в передней части, а затем резко суживается. Помимо пигментации в основании прототроха, полоска черного пигмента находится еще на анальном конце личинки. Тело личинки желтое, со следами розового пигмента в передней части. Личинка медленно плавает.

Через день, а иногда несколько позже личинка превращается в молодого *Polygordius* (рис. 44, д). Длина его 2 мм при ширине 160 μ . Голова

червя с двумя небольшими черными глазами несет пару придатков, на которых при большом увеличении видны чувствительные волоски. Тело червя имеет слабые следы сегментации. Хорошо виден выстланный ресничным эпителием кишечник, расширяющийся у головного конца.

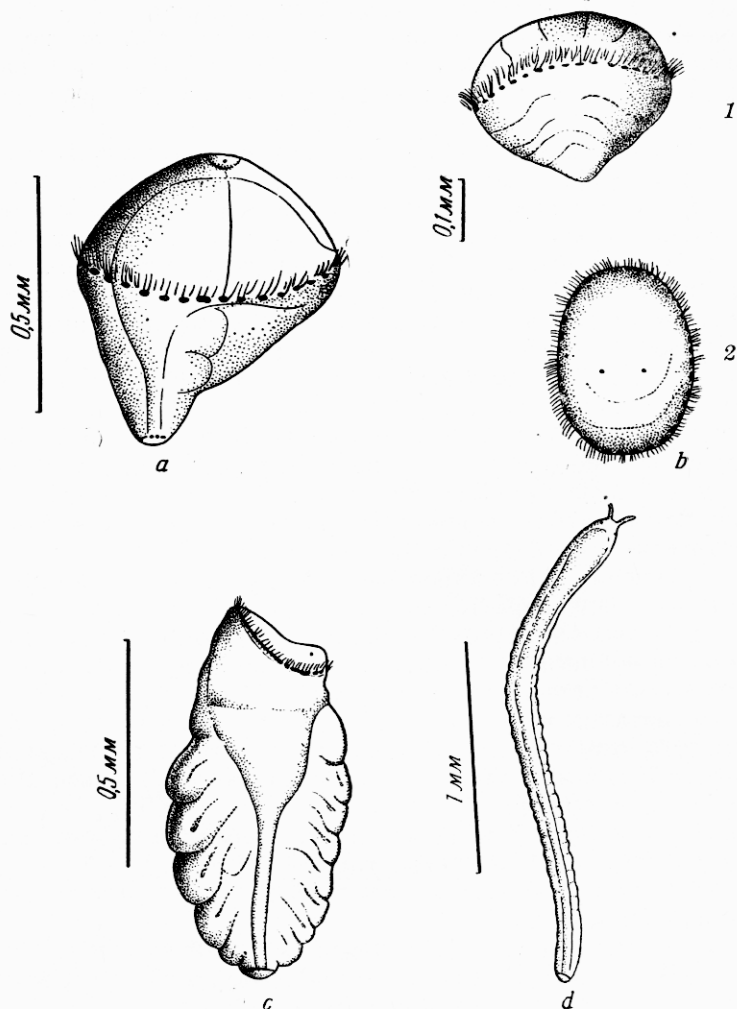


Рис. 44. Развитие *Polygordius neapolitanus ponticus*:

a — экзоларва; b — эндоларва, трохофора: 1 — вид сверху; 2 — вид снизу; c — стадия, предшествующая донной; d — молодой червь

Червь светложелтого цвета с более темно окрашенным кишечником. У головного конца сохраняется розоватая пигментация. На анальном конце видна полоска темного пигмента. Пигидиум конусовидный.

СЕМЕЙСТВО *PROTODRILIDAE*

Род *Protodrilus* Hatschek

Protodrilus purpureus (Schneider)

Личинки *Protodrilus* встречались в планктонных сборах, произведенных в мае — июне и в сентябре 1952 г., при температуре воды 15—25°.

Количество экземпляров в одной планктонной пробе не превышало трех-четырех.

9 мая нами была обнаружена личинка *Protodrilus* около 400 μ длины (рис. 45, а).

У личинки хорошо заметны четыре ресничных кольца: три в первой половине тела и четвертое на анальном конце. Видны слабые следы сегментации. На простомииуме два буроватых глаза. Через стенки тела просвечивает кишечник, наполненный серым содержимым в первых $\frac{2}{3}$ своей длины и красновато-коричневым — в последней трети. Личинка очень подвижна. 26 мая длина личинки стала 1,5 мм (рис. 45, б). Молодой *Protodrilus* перешел к донному существованию. На голове с правой и с левой стороны появилось по два придатка, в основании которых располагаются два красно-коричневых глаза. Ресничные пояса исчезли, но при большом увеличении видно, что вентральная сторона червя выстлана ресничным эпителием. Такой покров обеспечивает плавное скольжение *Protodrilus*. Сегментация очень слабо выражена. На пигидиуме находятся три анальных придатка. Помимо коротких ресничек, служащих для передвижения, на головных придатках и на терминальном конце простомииума заметны по несколько более длинных ресничек, которые, по-видимому, чувствительны. В придатках простомииума намечаются полости, которые соединяются со ртом личинки. Рот округлой формы ведет в кишечник, наполненный коричнево-черным содержимым.

Справа, ниже глаза и ближе к средней линии тела, видно скопление (15—16) зерен светлокрасного цвета. Их назначение неизвестно. Исходя из строения головного и анального концов, мы относим описываемый вид к *Protodrilus purpureus* (Schneider). В. П. Ульянин (1877) дает описание половозрелых особей и ранних стадий дробления яиц у *Protodrilus purpureus* и *Pr. flavocapitatus* (которые он обозначает как *Polygordius*). Оба исследуемых Ульяниным вида гермафродиты. Женские половые органы помещаются во всех сегментах тела, мужские же только в задних, начиная с 10—13 сегмента. В каждом сегменте находится большое количество капсул, в которых развивается одновременно от 8 до 10 яиц в каждой. По мере созревания яиц оболочка капсулы разрывается, и яйцо выпадает в общую полость тела. Яйцо состоит из светлого зародышевого пузырька, облеченного довольно прозрачным желтком. Особой оболочки на яйцах различить не удалось. В пору половой зрелости яйца и живчики переполняют всю полость тела животного. В полости тела происходит, как кажется, и оплодотворение яиц. Нередко в полости тела наблюдались яйца, находящиеся уже на первых стадиях развития, следовательно, уже оплодотворенные. Яйца выходят из тела на брюшной стороне последнего сегмента.

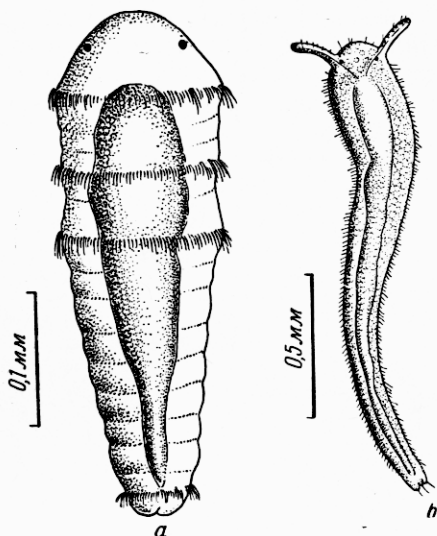


Рис. 45. *Protodrilus purpureus*:

а — личинка; б — молодой червь

Выметанные яйца очень малы, так что их трудно различить при слабых увеличениях лупы. Под микроскопом яйца представляются правильно шарообразной формы, лишенными оболочки и состоящими из довольно прозрачного серого желтка, облегающего довольно крупное светлое зародышевое ядро.

СЕМЕЙСТВО *SACCOCIRRIDAE*

Род *Saccocirrus* Bobretzky

Saccocirrus papillocercus Bobretzky

Сведения о развитии *Saccocirrus papillocercus* приводит Н. В. Бобрецкий (1872). *S. papillocercus* относится к раздельнополым животным. Яйца мелкие, с темноватым желтком и с множеством блестящих крупинок. Автор предполагает, что оболочка выделяется стенками яйцевода, так как

зрелое яйцо, оставаясь в полости тела, еще не имеет оболочки. Через 12 часов после выхода яйца из него образуется подвижный зародыш.

Самая молодая личинка, наблюдавшаяся Бобрецьким, продолговато-шаровидной формы, с пучком мерцательных волосков на переднем полюсе и круговым поясом ресничек на экваторе. «Внутри личинки уже просвечивает кишечная полость, окруженная зернистой массой, между тем как наружная стенка личинки, выстланная тонкой однородной перепонкой, имеет вид светлой прозрачной мякоти с рассеянными в ней кругловатыми тельцами, похожими на ядра. Около переднего конца пищеваритель-

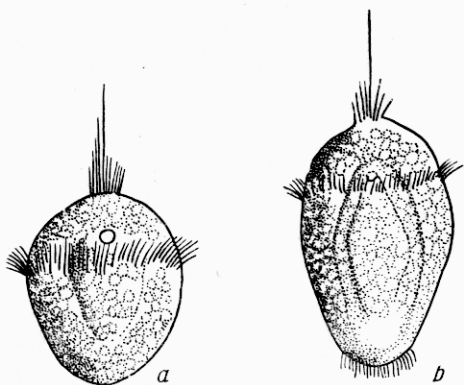


Рис. 46. Личинки *Saccocirrus papillocercus* (по Бобрецькому, 1872):

a — ранняя трохофора; *b* — трохофора с двумя ресничными поясами

ной полости проглядывает уже ротовое отверстие. На следующей стадии очертание кишечного канала становится ясно заметным и показывает три различных отделения, которые можно назвать передней, средней и задней кишкой. В полости кишечного канала, особенно в средней части, наблюдается мерцательное движение, и довольно толстые стенки его принимают зеленовато-бурый цвет. Тело личинки вытянулось в длину и стало более плоским. Ротовое отверстие, теперь ясно заметное и ведущее в короткий пищевод, находится почти на самом уровне поперечного мерцательного пояса и со всех сторон окружено ресничками (рис. 46, *a*, *b*). На следующей стадии, кроме переднего мерцательного пучка и поперечного ресничного пояса, еще и на самом заднем суженном конце тела появляется венчик мерцательных волосков. Немного впереди поперечного ресничного пояса на теле личинки, которое еще более удлинилось, образовался перехват, отделяющий переднюю, головную часть от задней — туловищной. На спинной стороне передней части тела появилась по бокам пара красноватых глазных пятен. На некотором расстоянии от поперечного мерцательного пояса в задней половине тела торчат вдоль на каждой стороне по 6 светлых, очень нежных игольчатых щетинок, которые, казалось, соединены

между собой попарно. Соответственно прикреплению таких щетинок тело более зрелых экземпляров показывало легкие перехваты, как бы следы кольчатости».

Л И Т Е Р А Т У Р А

- Беляев Г. М. О развитии некоторых черноморских беспозвоночных в каспийской воде. Зоологич. журнал, 1939, т. XVIII, вып. 2.
- Беляев Г. М. Биология *Nereis succinea* в Северном Каспии. Сборник работ по акклиматизации *Nereis succinea* в Каспийском море, 1952.
- Бобрецкий Н. В. Материалы для фауны Черного моря. Аннелиды. Зап. Киев. об-ва ест., 1870, т. 1.
- Бобрецкий Н. В. *Saccocirrus papillocercus* n. gen. et. sp.—тип нового семейства аннелид. Сравнительно анатомический очерк. Зап. Киев. об-ва ест., 1872, т. II.
- Бобрецкий Н. В. К истории развития аннелид. Зап. Киев. об-ва ест., 1873, т. III, вып. 3.
- Виноградов К. А. К фауне кольчатых червей Черного моря. Тр. Карадаг. биол. ст., 1949, вып. 8.
- Воробьев В. П. Бентос Азовского моря. Тр. Аз.-Черн. НИРО, 1949, вып. 3.
- Зернов С. А. К вопросу об изучении жизни Черного моря. Зап. Имп. Ак. наук, 1913, т. XXXII, № 1.
- Иванов А. В., Петрушевский Г. К., Полянский Ю. И., Стрелков А. А. Большой практикум по зоологии беспозвоночных. Л., 1941.
- Иванов П. П. Руководство по общей и сравнительной эмбриологии. Л., 1945.
- Карпевич А. Д. и Осадчих Ф. В. Влияние солености, газового режима воды и характера грунта на *Nereis succinea*. Сборник работ по акклиматизации *Nereis succinea* в Каспийском море, 1952.
- Ливанов Н. А. Класс полихет (*Polychaeta*). Руководство по зоологии, т. II. Л.—М., 1940.
- Ульянин В. П. Наблюдения над *Polygordius*, живущими в Севастопольской бухте. Bull. S. Imp. d. Natur., 1877, vol. II, I.
- Яблонская Е. А. Питание *Nereis succinea* в Каспийском море. Сборник работ по акклиматизации *Nereis succinea* в Каспийском море. 1952.
- Якубова Л. И. Список Archiannelidae и Polychaeta Севастопольской бухты Черного моря. Изв. АН СССР, 1930, № 1.
- Agassiz A. On the young stages of a few Annelids. Ann. and Mag., of Nat. Hist., 1867, vol. XIX, 3 series, XXXVII.
- Claparède E. Les Annelides Chaetopodes du golfe de Naples. Suplement. Mem. Soc. Phys. de Geneve, 1870, XX.
- Claparède E. und Metschnikoff E. Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte der Chaetopoden. Zeitschr. Wiss. Zool., 1869, vol. 29.
- Dales P. The reproduction and larval development of *Nereis diversicolor*. Journ. Mar. Biol. Assoc., 1950, vol. XXIX No 2.
- Day J. H. The development *Scolecipis fuliginosa* Claparede. Journ. Mar. Biol. Assoc., 1934, vol. XIX, № 2.
- Day J. H. and Wilson D. P. On the relation of the substratum to the metamorphosis *Scolecipis fuliginosa*. Journ. Mar. Biol. Assoc., 1934, vol. XIX. No 2.
- Eisig H. D. Die Capitelliden des Golfes von Neapel. Fauna und Flora des Golfes vol Neapel, 1887, vol. 16.
- Eisig H. D. Zur Entwicklungsgeschichte der Capitelliden. Mitt. Zool. st. Neapel, vol. 13, 1899.
- Fauvel P. Faune de France. Polychetes errantes, Paris, 1923.
- Fauvel P. Faune de France. Polychetes sedentaires. Paris, 1927.
- Finke D. Zur Formbildung der Parapodien von *Nereis diversicolor*. Zool. Jahrb. Anat., 1936, Bd. 61.
- Fuchs H. M. Note on the early larvae of Nephthys and Glycera. Journ. Mar. Biol. Assoc., 1911, vol. IX, № 2.
- Gravelly F. H. Polychaet larvae. Liverpool Mar. Biol. Com., 1909.
- Gravier C. La ponte et l'incubation chez les Annelides Polychètes. Ann. Sci. Nat. Zool., 1923, t. 6.
- Hauenschild C. Nachweis des sogenannten atoken Geschlechtsform des Polychaeten *Platynereis dumerilii* als eigene Art auf Grund von Zuchtversachen. Zool. Jahrb., 1951, Bd. 63, H. 1.
- Hempelmann F. Zur Naturgeschichte von *Nereis dumerilii*. Zoologica, 1911, vol. 62, H. 1.

- Herpin R. Recherches biologiques sur la reproduction et le développement de quelques Annélides Polychètes. Bull. Soc. Sci. Nat. de l'Ouest de la France, 1925, vol. 5, s. 4.
- Hofker J. Faunistische Beobachtungen in der Zuidersee während der Trockenlegung. Zeitschr. Morphol. Ökol. der Tiere, 1930, vol. 18.
- Leschke M. Beiträge zur Kenntnis der pelagischen Polychetenlarven der Kieler Förde. Wiss. Meeresunters., N. F. Abt. Kiel, 1903, vol. 7.
- MacIntosh W. Notes from the Gatty Marine Laboratory, st. Andrews, n XXVIII; on the reproduction of Nereis diversicolor. Ann. and Mag. of Nat. Hist., 1907, ser. 7, XX.
- MacIntosh W. A monography of the British marine Annelids Ray, Society, 1915, vol. 3, London.
- Mesnail F. Sur la ponte d'une Annelide Polychete *Spio martinensis* Mesnil. Bull. Soc. Zool. 1916, vol. 41.
- Mesnail F., Caullery M. Un nouveau type de dimorphisme évolutif chez une Annelide (*Spio martinensis*)... C. R. Acad. Sci., 1917, vol. 165.
- Okuda S. Studies on the development of Annelida. Journ. Fas. Sci. Hokkaido Imp. Univ., 1946, ser. VI, vol. IX, No 2.
- Orton J. H. Sea-temperature, breeding and distribution of marine animals. Journ. Mar. Biol. Assoc., 1920, vol. 12.
- Peres J. M. et Rancurel P. Observations sur la ponte de *Perinereis cultrifera* Grube dans le Golfe de Marseille. Bull. Soc. Zool. France, 1948, LXXIII, № 2.
- Salensky W. Etudes sur le développement des Annelides. Extrait des Archives der Biol., 1882, vol. III.
- Salensky W. Morphogenetische Studien an Würmern. Memoires de l'Academie des Sciences des Peterbourg, 1907, t. 19.
- Segrove F. The development of the serpulid *Pomatoceros triquetus*. Quart. Journ. Micr. Sci., N. S., 1941, vol. 82, No 3.
- Smidt E. Biological studies of the invertebrate fauna of the harbour of Copenhagen. Vidensk. Medd. Naturh. Foren. Kjob., 1944, vol. 107.
- Smidt E. Animal production in the danish waddensea. Medd. fra komm. for dan. fisk. Havunders, Serie fiskeri, 1951, Bd. XI.
- Söderström A. Studien über die Polychaetenfamilie Spionidae. Uppsala, 1924.
- Söderström A. Das problem der Polygordius endolarve. Uppsala, 1924.
- Thorson G. The larval development, growth and metabolism of arctic marine bottom invertebrates compared with those of other seas. Medd. om Grenland, 1936, vol. 100, No 6.
- Thorson G. Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates, with special reference to the planktonic larval in the Sound. Medd. fra komm. for dan. fisk. Havunders, 1946, Bd. IV.
- Watson A. T. Observations on the habits and life history of *Pectinara koreni*. Proceedings and trans. of the Liverpool biol. society, 1928, vol. XLII.
- Wilson D. P. The larvae *Polydora ciliata* and *P. hoplura*. Journ. Mar. Biol. Assoc., 1928, vol. XV, № 2.
- Wilson D. P. The larvae of the British Sabellarians. Journ. Mar. Biol. Assoc., 1929—1930, vol. XVI.
- Wilson D. P. Note on the early stages of two Polychaetes *Nephtys hombergi* and *Pectinaria koreni*. Journ. Mar. Biol. Assoc., 1936, vol. XXI, 1.
- Woltereck R. Ueber die Histologie der Larve und die Entstehung des Annelids beiden Polygordius-Arten der Nordsee. Zoologica, 1902, H. 34.