

ОСЕДАНИЕ ЛИЧИНОК *POLYDORA CILIATA* (Johnston) НА РАЗЛИЧНЫЕ СУБСТРАТЫ

Г. А. КИСЕЛЕВА

Институт биологии южных морей АН УССР

Одним из массовых представителей многощетинковых червей Черного моря является *Polydora ciliata*, перфорирующий раковины моллюсков, известняковые камни, домики баланусов. Интересно отметить, что в Черном море живет также полихета *P. ciliata* ssp. *limicola* Аппенкова (Лосовская, Нестерова, 1964), постоянным местом обитания которой являются прибрежные районы моря, где она строит домики из песчинок и детрита. Морфологическое отличие этого червя от изучаемого нами заключается в меньшей величине специализированных щетинок пятого сегмента. Многочисленные измерения этих щетинок у взрослых полихет позволили нам сделать заключение, что массовым видом, обитающим в районе Севастопольской бухты (где вылавливались личинки), является *P. ciliata*.

Развитие ранних стадий личинок проходит в яйцевых мешках, которые прикреплены к стенкам домика взрослого червя. В планктон они выходят на стадии трехсегментной нектохеты. Личинки характеризуются длительным пелагическим периодом, который по данным Дорсет (Dorsett, 1961a), в районе Плимутской биологической станции составляет 6 недель. В Черном море продолжительность пелагического существования личинок пока точно не установлена.

Вырастить личинок *P. ciliata* от ранних стадий развития до метаморфоза в экспериментальных условиях очень трудно. Наши неоднократные попытки, а также наблюдения других авторов (Wilson, 1928; Hempel, 1957) не привели к желаемым результатам — выращенные в искусственных условиях личинки не заканчивали свой метаморфоз. Поэтому в опытах мы использовали личинок, выловленных из планктона на стадии 16—18-сегментных нектохет.

В качестве экспериментальных сосудов применялись чашки Бовери (емкостью 0,25 см³). Для изучения оседания личинок в

условиях свободного выбора субстрата чашки Петри разделялись плексигласовыми перегородками на 6—8 сегментов. Воду в таких сосудах наливали выше перегородок на 1—1,5 см, так что личинки могли переплывать из одного сектора в другой. Для этой же цели использовались специально сконструированные из органического стекла камеры с 10—12 двориками.

Субстраты для оседания были естественные — песок фракций 0,25; 0,5; 1,0; 2,0 мм и искусственные — битая ракушка, толченное стекло, битая вулканическая пемза (фракции 0,25 мм). Для получения грунтов различных фракций естественные пески просеивали через систему сит с величиной ячеек 0,25; 0,5; 1,0 и 2,0 мм. Для очистки песка от органических примесей его промывали в течение 2—3 суток водопроводной водой и прокаливали в муфельной печи в течение 2,5—3 час. Для удобства наблюдения за личинками грунты насыпали тонким слоем — не более 0,25 см. В опытах для наблюдения за буравящей деятельностью личинок использовались также раковины *Ostrea taurica*, *Venus gallina*, *Nassa reticulata* и известняковые камни. Субстраты заливали чистой морской водой, которую в большинстве случаев перед употреблением не фильтровали для сохранения одноклеточных водорослей и бактерий, которыми питаются личинки. После этого в чашки помещали активно плавающих личинок: в чашки Бовери — по 30 личинок, в чашки Петри — по 100—150 личинок, в камеры — по 200—250 личинок. Каждый опыт ставили одновременно в трех повторностях. Контролем во всех опытах служили чашки с чистой морской водой, куда выпускали такое же количество личинок. В ходе наблюдений мы стремились выяснить влияние живой бактериально-водорослевой пленки, покрывающей субстраты, на оседание личинок. Бактериально-водорослевую пленку выращивали на субстратах, погруженных в морскую проточную воду в течение 2—3 суток. Перед некоторыми экспериментами живую такую пленку облучали ультрафиолетовым светом бактерицидной лампы на протяжении 1,5—2 час. Под действием ультрафиолетового света живые клетки бактериально-водорослевой пленки погибали, но структура пленки (физические свойства ее) оставалась прежней.

Экспериментальные данные обработаны методами вариационной статистики. Для каждого количества осевших личинок подсчитывали число единиц совокупности n , среднюю арифметическую величину $\bar{x}$, среднее квадратичное отклонение $\sigma_{\bar{x}}$ и для установления достоверности разницы между средними арифметическими двух разных совокупностей подсчитали критерий Стюдента t .

Личинки *P. ciliata* на ранних стадиях развития фотопозитивны, на более поздних перед оседанием на дно положитель-

ная реакция к свету меняется на нейтральное отношение личинок к условиям освещенности. Однако под действием силы тяжести личинки опускаются на дно и приступают к поискам субстрата, подходящего для оседания и окончания метаморфоза.

Таблица 1

Количество осевших личинок *P. ciliata* на песок различных фракций

№ опыта	Конт-роль	Фракции песка, мм			
		0,25	0,5	1,0	2,0
1	2	27	13	7	18
2	3	28	8	9	16
3	2	20	14	11	15
4	4	23	10	8	12
5	1	24	13	8	16
6	3	21	7	10	13
7	2	25	—	—	—
8	3	20	—	—	—
9	2	23	—	—	—
10	3	24	—	—	—
$\bar{n}$	10	10	6	6	6
$\bar{x}$	3	24	11	9	15
$\sigma_{\bar{x}}$	0,26	2,6	2,8	1,4	2,2
t	20		9,3	10,2	7

Таблица 2

Количество осевших личинок *P. ciliata* на различные субстраты фракции 0,25 мм

№ опыта	Песок	Ракуша	Стекло	Пемза
1	26	22	23	18
2	28	26	20	21
3	27	22	16	24
4	23	26	22	19
5	25	20	24	20
6	24	22	18	25
7	21	—	23	—
8	20	—	—	—
9	23	—	—	—
10	20	—	—	—
$\bar{n}$	10	6	7	6
$\bar{x}$	24	23	21	21
$\sigma_{\bar{x}}$	2,7	2,5	2,8	2,6
t		0,7	2,1	2,0

В результате обработки полученных результатов выяснилось, что при наличии благоприятного субстрата личинки быстро оседают и через некоторое время метаморфизируются. При отсутствии субстрата они обладают способностью задерживать окончание метаморфоза. Суммированные данные более чем 100 опытов показали, что на шестой день от начала экспериментов 82% личинок оседало при наличии субстрата. Наоборот, лишь 14% личинок оседало в контрольных сосудах. При отсутствии субстрата некоторые личинки погибали, у других окончание метаморфоза задерживалось до 18 дней. Эти данные свидетельствуют о важности наличия субстрата для оседания и более быстрого окончания метаморфоза личинок.

Интересно установить, как происходит первоначальное оседание личинок — на случайный субстрат или они активно выбирают наиболее подходящий. Для этой цели была поставлена серия опытов, в которых использовались пески различных фракций: 0,25; 0,5; 1,0 и 2,0 мм. На второй-третий день личинки начинали пальцами «ощупывать» грунты, состоящие из частиц разного характера. В табл. 1 приведены результаты экспериментов по выбору личинками песка, подходящего для оседания.

Опыты продемонстрировали, что личинки *P. ciliata* способны отличать один субстрат от другого. Наиболее удобными для оседания оказались грунты с небольшим диаметром зерна (меньше 0,25 мм). Однако личинки оседают и на пески с величиной частиц 0,5; 1,0 и 2,0 мм, но позже и в меньшем количестве. Осевшие личинки начинают быстро строить и-образные домики из песчинок, склеивая их мукусным секретом. Отбор строительного материала для трубки происходит пальпами. При этом пальпы появляются из домика и прикасаются реснитчатым желобком к субстрату, по которому при помощи ресничек передвигаются частицы для постройки трубки. Величина этого желоба не позволяет личинкам использовать строительный материал, частицы которого больше 0,25 мм. Такое положение пальп отличается от положения их во время питания, когда при помощи колебательного движения собираются взвешенные в воде частицы. Ресницы на пальпах бьют по направлению к голове и как материал для постройки трубки, так и пищевые частицы собираются у рта. Лучшая выживаемость личинок наблюдалась на грунтах с величиной частиц 0,25 и 2,0 мм. Вероятно, на субстрате, где величина частиц 2,0 мм, для личинок удобны промежутки между ними, где из мельчайших частиц можно построить первичную жилую трубку.

Следующая серия экспериментов была поставлена для выяснения отношения личинок к минеральному составу субстрата, наиболее удобного по своим физическим свойствам для строительства личинками первичной жилой трубки (табл. 2).

Минеральный состав грунта не оказывает влияния на выбор личинками субстрата. Они равномерно оседают на песок, битую ракушу, толченное стекло, битую вулканическую пемзу с одинаковой величиной частиц — меньше 0,25 мм.

Таким образом, по нашим наблюдениям, личинки *P. ciliata* выбирают субстрат для оседания и метаморфоза не по минеральному составу, а по величине частиц грунта. Наше мнение не совпадает с выводами Хемпель (Hempel, 1957), которая, изучая постройку домика четырьмя видами взрослых Spionidae, отмечала, что качество и вес частиц — наиболее важные факторы, определяющие отбор строительного материала для постройки домика. Однако Дорсет (Dorsett, 1961b) в отличие от Хемпель утверждает, что величина частиц является главным фактором, влияющим на выбор определенного субстрата для постройки трубки взрослыми полихетами.

Многочисленные наблюдения позволили установить, что оседающие личинки не могут самостоятельно перфорировать раковины или камни. Для окончания метаморфоза они строят первичные жилые трубки, а впоследствии уже метаморфизировавшие черви сверлят различные твердые поверхности. В условиях активного выбора субстрата личинки не оседают на кам-

ни и раковины, а строят домики из различных грунтов. При отсутствии выбора субстрата личинки собирают мельчайшие частицы с поверхности камня или раковины и строят первичную жилую трубку, приклеивая ее к твердой поверхности. Они забираются также в щели камней или раковин и надстраивают основную часть трубки из мельчайших частиц и слизи.

Сверление субстрата у взрослых *P. ciliata* осуществляется при помощи специализированных щетинок пятого сегмента. У оседающих личинок эти специализированные щетинки и мускулатура,двигающая их, развиты недостаточно сильно. Поэтому личинки не могут перфорировать раковины или камни. Однако у личинок *P. ciliata* обнаружены в вентральном направлении от щетинок пятого сегмента железы, соединяющиеся со щетиночными пазухами и выделяющие кислый секрет (Hannerz, 1956). При помощи этого секрета личинки могут подвергать твердый субстрат первичному разрушению, но настоящая бурильная деятельность осуществляется при помощи только щетинок пятого сегмента. После окончания метаморфоза железы, выделяющие кислый секрет, редуцируются (Hannerz, 1956; Hempel, 1960) и вместо них укрепляется мускулатура,двигающая эти специализированные щетинки.

Опыты продемонстрировали, что на оседание личинок *P. ciliata* химические свойства субстратов не оказывают влияния. Личинки после некоторой задержки метаморфозируют и на субстратах, очищенных от органических веществ. Задержка оседания личинок в данных опытах, очевидно, вызвана тем, что на прокаленных грунтах отсутствует живая бактериально-водородная пленка, которая при естественных условиях способствует более быстрому оседанию и метаморфозу.

Интересно отметить, что ресничная ямка, являющаяся органом химической чувствительности, характерная для большинства личинок сем. Spionidae, отсутствует у личинок р. *Polydora* (Hannerz, 1956). Возможно, этим фактом можно объяснить отсутствие у личинок *P. ciliata* избирательной способности субстрата по его химическим свойствам.

Для выяснения роли живой бактериально-водородной пленки на оседание личинок *P. ciliata* были поставлены опыты, в которых предварительно выращенная бактериально-водородная пленка перед началом экспериментов убивалась ультрафиолетовым светом бактерицидной лампы (табл. 3).

Достоверность различий между количеством осевших личинок на субстраты, покрытые живой и убитой бактериально-водородной пленкой, очень высокая, что свидетельствует о стимуляции оседания личинок *P. ciliata* живыми организмами бактериально-водородной пленки. Через некоторое время после облучения пленки начинается быстрый рост сапрофитных бактерий благодаря наличию мертвого микробентоса. Возмож-

но, поэтому живая бактериально-водорослевая пленка образуется очень быстро и через некоторое время вызывает оседание

Таблица 3
Влияние живой бактериально-водорослевой пленки на количество осевших личинок *P. ciliata*

№ опыта	Песок	
	с живой пленкой	с убитой пленкой
1	26	11
2	27	16
3	24	13
4	25	10
5	23	12
6	22	15
7	23	14
8	22	13
$\bar{n}$	8	8
$\bar{x}$	24	13
$\sigma_{\bar{x}}$	2,6	1
t		10

плавающих личинок. В большинстве опытов констатировано групповое оседание личинок ближе к уже имеющимся поселениям. Очевидно, личинки способны улавливать органические вещества, выделяемые взрослыми особями, в растворе морской воды, что вызывает у них ответную реакцию — оседание вблизи уже имеющихся поселений *P. ciliata*.

Таким образом, личинки *P. ciliata*, прежде чем начнут перфорировать какие-либо известняковые поверхности, которые являются их постоянным местом обитания, должны построить первичную жилую трубку. В этой трубке они заканчивают свой метаморфоз и уже 28-сегментные молодые черви сверлят домики в раковине или камне. Для оседания наиболее удобным является любой грунт, величина частиц которого меньше 0,25 мм. Постройка первичной жилой трубки происходит пальцами, которые и отбирают соответствующий субстрат по величине частиц. Минеральный состав не влияет на выбор личинками строительного материала для домика. Очевидно, в естественных условиях оседание и метаморфоз личинок не может надолго задерживаться, так как субстраты нужной для них величины есть везде. Факторами, способствующими оседанию личинок *P. ciliata* на определенном субстрате, являются наличие живой бактериально-водорослевой пленки, покрывающей поверхность субстратов, и присутствие поселений особей своего вида.

ЛИТЕРАТУРА

- Лосовская Г. В., Нестерова Д. А. О массовом развитии новой для Черного моря формы многостетинкового червя *Polydora ciliata* ssp. *limicola* Аппенкова в Сухом лимане (Северо-западная часть Черного моря). — Зоол. журн., 43, 10, 1964.
- Dorsett D. A. The reproduction and maintenance of *Polydora ciliata* (Johnst.) at Whitstable. — J. Mar. Biol. Assoc., 41, 1961a.
- Dorsett D. A. 1961b. The behaviour of *Polydora ciliata* (Johnst.) Tube-building and burrowing. — J. Mar. Biol. Assoc., 41, 1961 b.
- Hannerz L. Larval development of the Polychaete families Spionidae Sars, Disomidae Mesnil and Poecilochaetidae n. Fam in the Gullmar Fiord (Sweden). — Zool. Bidrag, 1956.
- Hempel. C. Über den Rohrenbau und die Nahrungsaufnahme einiger Spioniden der deutschen Küsten. — Helgol. Wiss. Meeresunters., 6, 1, 1957.
- Wilson D. P. The larvae of *Polydora ciliata* (Johnston) and *Polydora hoplura* Claparede. — J. Mar. Biol. Assoc., 15, 1928.