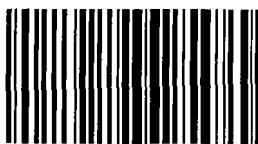


Московский Государственный университет
имени М.В.Ломоносова
Биологический факультет



005000994

С/в /

Леонович Марфа Кирилловна
Terebellidae (Polychaeta) умеренных и холодных вод Евразии.
Таксономия и биогеография

03.02.08 – экология (биология)

и

03.00.18 – гидробиология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

17 Ноя 2011

Москва
2011

Работа выполнена на кафедре гидробиологии Биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова

Научные руководители: доктор биологических наук, профессор В.Д. Фёдоров
доктор биологических наук И.А. Жирков

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор Т.А. Бритаев
кандидат биологических наук Н.В. Кучерук

Ведущая организация: Всероссийский научный институт рыбного хозяйства и
океанографии

Защита состоится 09 декабря 2011 г. в 13 часов на заседании диссертационного совета Д 501.001.55 при Московском государственном университете имени М. В. Ломоносова по адресу: 119899, г. Москва, Ленинские горы, д.1, стр.12, Биологический факультет, ауд.389.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова

Автореферат разослан 7 ноября 2011 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета



Н.В. Карташева

Введение

Актуальность темы. Многощетинковые черви Terebellidae — разнообразная и широко распространенная группа морских беспозвоночных животных. Теребеллиды обитают во всех морях и океанах и встречаются от литорали до ультраабиссали, являются характерным, а иногда и руководящим, во многих донных сообществах. Семейство включает 3 подсемейства, около 60 родов и, по нашим оценкам, не менее 400 видов. Несмотря на длительный период исследования, система семейства до сих пор не устоялась, разные авторы принимают многие виды, рода и даже подсемейства в разном объеме, некоторые даже разделяют семейство на два, тогда как другие считают Terebellidae одним семейством.

В настоящее время существует несколько принципиально несовместимых подходов к биогеографическому районированию. Поэтому общепринятой схемы биогеографического районирования морей России нет, нет даже общепринятого мнения о том, что такая схема должна отражать.

Целью настоящей работы является таксономическая ревизия полихет Terebellidae, обитающих в морях России и проведение на этой базе биогеографического районирования умеренных и холодных вод России.

Для достижения цели нами были поставлены следующие задачи:

1. Выяснить таксономический состав семейства в умеренных и холодных водах Евразии.
2. Оценить таксономическую значимость морфологических признаков, традиционно использующихся в систематике семейства, для этого:
 - исследовать внутривидовую изменчивость.
 - изучить разнообразие ультраструктуры щетинок теребеллид;
3. Выделить типы распространения Terebellidae в умеренных и холодных водах России.
4. Провести биогеографическое районирование умеренных и холодных морей России.

Научная новизна. Проведён таксономический анализ полихет семейства Terebellidae умеренных и холодных вод России. Описаны 3 новых для науки вида, 1 вид сведён в синонимы, 1 вид признан *incertae sedis*. 6 видов впервые указаны для фауны морей России.

Проведён биогеографический анализ распространения теребеллид, позволивший выявить ареалы биот в бентали Российских вод.

Теоретическое и практическое значение работы. Полученные результаты уточняют данные о таксономическом составе одной из таких важных составляющих макробентоса, как многощетинковые черви. Материалы работы используют в системе мониторинга России и Евросоюза в рамках европейской Biological Effects Quality Assurance in Monitoring Programmes и английской National Marine Biological Analytical Quality Control Scheme (BEQUALM/NMBAQC). Полученные данные могут быть использованы при составлении определителей многощетинковых червей, а также в лекционных курсах и учебных руководствах по зоологии и биогеографии.

Полученные результаты биогеографического районирования могут позволить строить прогнозы о предполагаемых дальнейших находках видов и изменении морского бентоса boreальных и арктических регионов Евразии в рамках исследований изменения климата планеты.

Апробация работы. Результаты работы были представлены на 10 международной конференции по многощетинковым червям (Lecce, Италия, 2010), а также использованы на семинарах BEQUALM/NMBAQC (Newcastle, Великобритания, 2008) и на занятиях таксономических школ (Bath, Великобритания, 2011) и летних таксономических школ по бентосу (Plymouth, Великобритания, 2011), проводимых Marine Ecological Surveys Ltd совместно с Marine Biological Association of the UK.

Структура и объём работы. Диссертация состоит из Введения, шести глав, выводов, списка литературы из 176 наименований, 82 из которых на иностранных языках, и Приложения. Общий объём диссертации без приложения 133 страницы, 12 рисунков, 4 таблицы. Приложение состоит из 57 рисунков.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 3 печатные работы, две из них из списка ВАК, 3 работы находятся в печати.

Глава 1. Обзор литературы

Глава содержит три раздела. В разделе 1.1. описана история изучения Terebellidae в мире, в разделе 1.2. - в изучаемом регионе. В разделе 1.3. рассматривается история зоогеографических исследований региона, рассмотрены основные подходы к таким исследованиям, дан обзор ранее предложенных схем районирования.

Глава 2. Материалы и методы

При работе использовали коллекции: кафедры гидробиологии МГУ им. М.В. Ломоносова (Москва, Россия), Института океанологии им П.П. Ширшова РАН (Москва, Россия), Зоологического института РАН (Санкт-Петербург, Россия), Зоологического музея МГУ им. М.В. Ломоносова (Москва, Россия), Всероссийский

научный институт рыбного хозяйства и океанографии (Москва, Россия), Natural History Museum (London, UK), Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН (Москва, Россия), Thomson Unicormarine (Letchworth, UK), Marine Ecological Surveys (Bath, UK). Всего было изучено свыше 10000 экземпляров из 3000 проб.

Червей окрашивали раствором красителя метиленового синего, что позволяло лучше разглядеть отдельные структуры. Для изучения ультраструктуры щетинок сделано более 500 снимков на сканирующем микроскопе Camscan S-2 Cambridge instruments 20 кВ, в лаборатории электронной микроскопии МГУ, материал для сканирования подготавливали методом сушки в критической точке или сушки на воздухе и покрывали Au-Pd слоем 25 нм.

Биогеографический анализ производили методом конкретных биот (Жирков, 2010).

Глава 3. Морфологическая часть

В разделе 3.1. дана общая характеристика морфологии червей семейства.

В разделе 3.2. рассмотрены наиболее значимые диагностические признаки отдельных таксонов внутри семейства, например: место прикрепления ротовых щупалец, наличие/отсутствие жабр, форма жабр, порядковый номер сегмента с первой параподией, количество торакальных щетинконосных сегментов и пр.

Порядковый номер сегмента с первой параподией. Этот признак имеет уровень не ниже родового. Если в описании родового диагноза встречается вариабельность сегмента начала параподий, то это, по нашему мнению, указывает на сбornoсть рода. У *Neolepra* первая нотоподия расположена на СТ-3, что не встречается больше ни у одного рода *Terebellini*, по этому признаку Hessle (1917) описал этот род. Однако Moore (1904), в описании типового вида рода, не столь категоричен с нумерацией сегментов: то ли на сегменте с последней жаброй, то ли на следующем. Возможно, из-за отсутствия ярко выраженной кольчатости спинной стороны тела червей, исследователи видят последнюю пару жабр и первые нотоподии на одном сегменте, и в действительности сегмент начала нотоподий у *Neolepra* тот же, что и у остальных *Terebellini*. Для проверки этого предположения нужны исследования изменчивости внешней морфологии и анатомии.

Сегмент появления брюшной ветви параподии имеет родовое значение в подсемействе *Terebellinae*. У большинства родов — 2 ТЩС, но у некоторых они начинаются на других сегментах, например, у *Proclea* и у *Neolepra* — с 3 ТЩС, у

Laphania — с 8 (иногда 7) ТЦС. В подсемействе Polycirtinae сегмент появления первой невроподии имеет видовое значение.

Излияние двойного ряда неврохет в невроподиях торакальных сегментов. Признак присущ только *Terebellini* и *Artacamini*. У *Thelepus cincinnatus* часто можно наблюдать хаотичность щетинок в невроподии, когда несколько щетинок выдаются из общего ряда и образуется как бы параллельное расположение нескольких звеньев в ряду, однако расположение так и не становится двурядным. У некоторых видов двойной ряд неврохет встречается и в невроподиях абдоминальных сегментов, как правило, в 2–3 первых.

Излияние лопастей — очень стабильный признак в семействе. Форма и место прикрепления часто имеет родовое значение, а уж видовое — всегда. Лопасти могут располагаться по бокам тела на переднем крае параподий (боковые лопасти), на переднем крае брюшных железистых щитков (брюшные лопасти) или быть очень маленького размера и прикрепляться к небольшому фрагменту параподии (например, *Pista incarrientis*). Так же существуют виды с лопастями на спине: многие виды *Leaena* и *Scionella*.

Форма щетинок. В описании видов традиционно исследователями указывается опушённость или гладкость нотоподиальных щетинок. В большинстве случаев, исследователи довольствуются только изучением щетинок под световым микроскопом, что не даёт достаточной ясной картины поверхности щетинок. При исследовании под СЭМ у всех изученных видов щетинки покрыты большим количеством одинаковых коротких волосков (Leontovich & Jirkov, 2011). Те же результаты были получены Nogueira et al. (2010). По-видимому, при описании нотохет, имеет смысл говорить об опущённости/гладкости только вершины нотохет, так как этот признак может являться родовым. Так существует путаница в различии некоторых видов из родов *Amphitrite* и *Eurolymnia* между собой: количество жабр и ТЦС однаковое, а не нумерологические морфологические признаки часто подвержены порче в процессе фиксации и хранения. Однако виды этих родов очень хорошо различимы по формой вершин нотохет и строением неврохет.

Исследование нотохет на сканирующем микроскопе выявило некоторые неточности в описаниях родов в семействе. Считалось, что *Leaena* и *Lanassa* отличаются зазубренностью нотохет, но у видов обоих родов присутствуют зубчики на конце щетинок.

Мы так же обнаружили, что нотоподии большинства видов семейства несут щетинки разного размера, часто образуя два пучка. При описании некоторых ро-

дов, исследователи особо выделяют эти пучки как диагностический признак. В нашем исследовании мы показали, что этот признак более широко распространён среди родов и видов семейства и не может нести диагностическую нагрузку.

Форма неврохет признаётся многими исследователями значимой при систематической работе с теребеллидами. Holthe (1986b) предложил номенклатуру неврохет из 13 названий, но она кажется очень громоздкой и, видимо поэтому, так и не прижилась. Мы так же предприняли попытку классификации неврохет (Leontovich & Jirkov, 2011).

Глава 4. Систематическая часть

Как уже говорилось, система семейства до сих пор остаётся спорной. Взгляды на неё разных авторов рассмотрены в обзоре литературы. Нами (Жирков И. А., Леонтович М. К., Сафонова М.А., 2001) была предложена система семейства, состоящая из трёх подсемейств, в одном из которых выделяются три трибы. Показано, что различия таксонов надродового уровня, выделяемых в Terebellidae s.lato (Terebellinae, Artacaminae, Thelepiniae, Polycirrinae и Trichobranchinae) неравноценны. Первые три таксона обнаруживают значительно больше сходства между собой, тогда как отличия их от Polycirrinae и Trichobranchinae, и последних между собой, примерно равнозначны. Придание Trichobranchinae ранга семейства, для соблюдения принципа равнозначности различий таксонов одного ранга, требует одновременного рассмотрения в ранге семейства и Polycirrinae. Однако при этом различия этих трёх семейств между собой оказываются меньше различий остальных семейств отряда.

Табл. 1. Список видов и подвидов исследованного района, типы их распространения и изученный материал.

| латинское название | экземп-ляров | проб | тип распространения |
|---|--------------|------|---|
| <i>Amaeana</i> sp. | 11 | 1 | с неясным таксономическим положением |
| <i>Amaeana trilobata</i> (Sars, 1863) | 12 | 9 | атлантический нижнебореальный в Атлантике, широко распространённый в бореальной Северной Пацифике |
| <i>Amphitrite affinis</i> Malmgren, 1866 | 164 | 75 | широко распространенный арктическо- boreальный |
| <i>Amphitrite cirrata</i> Muller, 1771 | 485 | 227 | арктическо-верхнебореальный |
| <i>Amphitrite figulus</i> (Dalyell, 1853) | 57 | 41 | атлантический boreальный верхнесублиторальный в Атлантике, тихоокеанский нижнебореальный верхнесублиторальный группы I в Пацифике |

| | | | |
|--|-----|-----|--|
| <i>Amphitrite grayi</i> Malmgren, 1866 | 47 | 32 | атлантический boreальный шельфовый в Атлантике, субтропический верхнесублиторальный в Пацифике |
| <i>Amphitrite groenlandica</i> Malmgren, 1866 | 249 | 147 | широко распространенный арктическо-бorealный |
| <i>Amphitritides gracilis</i> (Grube, 1860) | 100 | 23 | атлантический нижнебореальный |
| <i>Artacama proboscidea</i> Malmgren, 1866 | 568 | 215 | широко распространенный арктическо-бorealный |
| <i>Baffinia hesslei</i> (Annenkova, 1924) | 16 | 12 | атлантический boreальный шельфовый в Атлантике, тихоокеанский верхнебореальный в Пацифике |
| <i>Eupolymlnia nebulosa</i> (Montagui, 1818) | 16 | 11 | атлантический boreальный шельфовый в Атлантике, с неясным распространением в Пацифике |
| <i>Eupolymlnia nesidensis</i> (delle Chiaje, 1828) | 41 | 9 | атлантический boreальный шельфовый |
| <i>Eupolymlnia trigonostoma</i> (Schmarda, 1861) | 26 | 5 | тихоокеанский нижнебореальный верхнесублиторальный группы I |
| <i>Hauchiella tribullata</i> (McIntosh, 1869) | 7 | 5 | атлантический нижнебореальный в Атлантике, тихоокеанский верхнебореальный в Пацифике |
| <i>Lanassa guari</i> Leontovich sp. nov. | 3 | 1 | единичные находки в Северной Пацифике |
| <i>Lanassa nordenskjoldi</i> Malmgren, 1866 | 69 | 22 | аркто-тихоокеанско-бorealный шельфовый группы II |
| <i>Lanassa venusta pacifica</i> Annenkova, 1938 | 8 | 1 | с неясным таксономическим положением |
| <i>Lanassa venusta venusta</i> (Malm, 1874) | 128 | 45 | аркто-тихоокеанско-бorealный шельфовый группы I |
| <i>Lanice conchilega</i> Pallas, 1766 | 18 | 11 | атлантический нижнебореальный |
| <i>Laphania boeckii</i> Malmgren, 1866 | 128 | 56 | широко распространенный арктическо-бorealный |
| <i>Leaena ebranchiata</i> Sars, 1865 | 381 | 141 | аркто-тихоокеанско-бorealный шельфовый группы I |
| <i>Loimia medusa</i> (Savigny, 1818) | 5 | 2 | атлантический нижнебореальный |
| <i>Lysilla loveni</i> Malmgren, 1866 | 5 | 5 | атлантический boreальный шельфовый |
| <i>Lysilla nivea</i> Langerhans, 1884 | 15 | 4 | атлантический нижнебореальный |
| <i>Lysilla pacifica</i> Hesse, 1917 | 0 | 0 | с неясным таксономическим положением |
| <i>Lysilla</i> sp. | 3 | 2 | с неясным таксономическим положением |
| <i>Neoleprea californica</i> (Moore, 1904) | 21 | 12 | тихоокеанский нижнебореальный верхнесублиторальный группы I |
| <i>Nicolea gracilibranchis</i> (Grube, 1878) | 1 | 1 | тихоокеанский нижнебореальный верхнесублиторальный группы II |
| <i>Nicolea venustula</i> (Montagui, 1818) | 15 | 4 | атлантический нижнебореальный |
| <i>Nicolea zostericola</i> Oersted, 1844 | 27 | 19 | широко распространенный арктическо-бorealный |
| <i>Octobranchus floriceps</i> Kingston et Mackie, 1980 | 1 | 1 | атлантический нижнебореальный |
| <i>Paramphitrite birulai</i> (Ssolowiew, 1899) | 24 | 13 | аркто-тихоокеанско-бorealный шельфовый группы II |
| <i>Phisidia aurea</i> Sothward, 1956 | 2 | 2 | атлантический boreальный шельфовый в Атлантике, широко распространенный в boreальной Северной Пацифике |
| <i>Pista bansei</i> Safranova, 1988 | 603 | 198 | атлантический boreальный шельфовый в Атлантике, широко распространенный в boreальной Северной Пацифике |

| | | | |
|--|------|-----|---|
| <i>Pista brevibranchiata</i> Moore, 1923 | 210 | 71 | широко распространённый в boreальної Северной Пацифики |
| <i>Pista cristata</i> (Muller, 1776) | 37 | 20 | с неясным таксономическим положением |
| <i>Pista elongata</i> (Moore, 1909) | 73 | 22 | тихоокеанский нижнебореальный верхнесублиторальный группы II |
| <i>Pista flexuosa</i> (Grube, 1860) | 308 | 91 | аркто-тихоокеанско- boreальный шельфовый группы I |
| <i>Pista incarriensis</i> Annenkova, 1925 | 94 | 47 | широко распространённый в boreальної Северной Пацифики |
| <i>Pista maculata</i> (Dallyell, 1853) | 698 | 141 | арктическо-верхнебореальный |
| <i>Pista malmgreni</i> Saphronova, Jirkov, 2001 | 57 | 30 | атлантический нижнебореальный |
| <i>Pista mirabilis</i> McIntosh, 1885 | 112 | 14 | широко распространённый глубоководный |
| <i>Pista wui</i> Safronova, 1988 | 199 | 19 | тихоокеанский нижнебореальный верхнесублиторальный группы I |
| <i>Polycirrus arcticus</i> Sars, 1865 | 32 | 3 | единичные находки в Арктике |
| <i>Polycirrus aurantiacus</i> Grube, 1860 | 1 | 1 | атлантический нижнебореальный |
| <i>Polycirrus eos</i> Annenkova, 1924 | 9 | 5 | тихоокеанский нижнебореальный верхнесублиторальный группы II |
| <i>Polycirrus fedorovi</i> Jirkov et Leontovich, 2001 | 29 | 6 | высоко-арктический глубоководный |
| <i>Polycirrus latidens</i> Eliason, 1962 | 0 | 0 | атлантический нижнебореальный |
| <i>Polycirrus medusa</i> Grube, 1850 | 251 | 95 | широко распространенный арктическо- boreальный |
| <i>Polycirrus medusa sachaliensis</i> Buzhinskaja, 1985 | 1 | 1 | с неясным таксономическим положением |
| <i>Polycirrus norvegicus</i> Wollebaek, 1912 | 10 | 9 | атлантический boreальный шельфовый |
| <i>Polycirrus plumosus</i> (Wollebaek, 1912) | 0 | 0 | атлантический нижнебореальный |
| <i>Polycirrus</i> sp. | 5 | 17 | с неясным таксономическим положением |
| <i>Proclea emmi</i> Annenkova, 1937 | 6 | 5 | тихоокеанский верхнебореальный |
| <i>Proclea graffi</i> (Langerhans, 1880) | 60 | 38 | арктическо-верхнебореальный |
| <i>Scionella vinogradovi</i> (Uschakov, 1955) | 19 | 13 | тихоокеанский глубоководный |
| <i>Streblosoma bairdi</i> (Malmgren, 1866) | 28 | 12 | атлантический boreальный шельфовый в Атлантическом секторе и широко распространённый в boreальной Северной Пацифики |
| <i>Streblosoma intestinale</i> Sars, 1872 | 0 | 0 | атлантический boreальный шельфовый |
| <i>Sitschapovella tatjanae</i> Levenstein, 1957 | 3 | 1 | тихоокеанский глубоководный |
| <i>Terebella ehrenbergi</i> Grube, 1870 | 9 | 2 | тихоокеанский субтропический верхнесублиторальный |
| <i>Terebellides stroemi</i> Sars, 1835 | 1453 | 429 | повсеместно |
| <i>Terebellides williamsae</i> Jirkov, 1989 | 180 | 65 | эврибатный арктический |
| <i>Thelepus cincinnatus</i> (Fabricius, 1780) | 2969 | 404 | арктическо-верхнебореальный |
| <i>Thelepus plagiostoma</i> Schmarda, 1861 | 3 | 1 | единичные находки в Северной Пацифике |
| <i>Trichobranchus glacialis</i> Malmgren, 1866 | 12 | 12 | широко распространенный арктическо- boreальный |
| <i>Trichobranchus roseus</i> (Malm, 1874) | 5 | 5 | арктическо-верхнебореальный |
| <i>Trichobranchus sikorskii</i> Leontovich et Jirkov, 2001 | 6 | 3 | атлантический нижнебореальный |

В главе приводится описание всех изученных видов, таксономические замечания и характеристика их распространения. Рисунки и карты находок вынесены в Приложение.

Глава 5. Биогеографический анализ

Исследованный нами район географически очень протяжён: от вод, омывающих юг Британских островов до северной части Японского моря через Северный Ледовитый океан. Он целиком входит в состав аркто- boreальной области, которую мы понимаем в самом широком смысле.

5.1. Типизация ареалов

Типизацию ареалов проводили классическим способом (Несис, 1985: 53). Название выделенным типам ареалов давали, учитывая рекомендации А.Н. Голикова (1982). Мы относили к верхнесублиторальным виды, отчётливо приуроченные к прибрежным районам. В связи с большим количеством неправильных определений, для типизации распространения видов нами были использованы в первую очередь наши данные. Ареалы многих исследованных видов выходят за пределы рассматриваемого региона, поэтому мы говорим только о распространении в пределах изученного района. При этом различия в ареалах за пределами исследуемого района считались несущественными. Мы типизировали независимо атлантическую и тихоокеанскую части ареала, так как распространение видов в атлантическом и тихоокеанском секторах исследованного региона не связано и обычно ассиметрично.

В результате были выделены следующие типы распространения:

Высоко-арктический глубоководные виды - 1 вид.

Эврибатные арктические виды - 1 вид.

Аркто-тихоокеанско- boreальные. В атлантическом секторе распространены как арктические виды, комплементарно атлантическим бореальным шельфовым (Рис. 1). Кажущееся перекрытие их ареала с атлантическими бореальными шельфовыми объясняется тем, что в глубоководных фьордах Норвегии, в Мотовском и Кольском заливах обитает реликтовая арктическая фауна (Филатова, 1957: 200; Анисимова, 2000: 248). Выявление подобных рефугиумов обычно возможно только в крупном картографическом масштабе. В мелком масштабе они создают обманчивое впечатление размытости биогеографических границ. В Тихом океане, по крайней мере, в Охотском и Японском морях, они не поднимаются в верхнюю сублитораль. Здесь их распространение комплементарно верхнесублиторальным

видам. По распространению в Тихом океане могут быть подразделены на две группы.

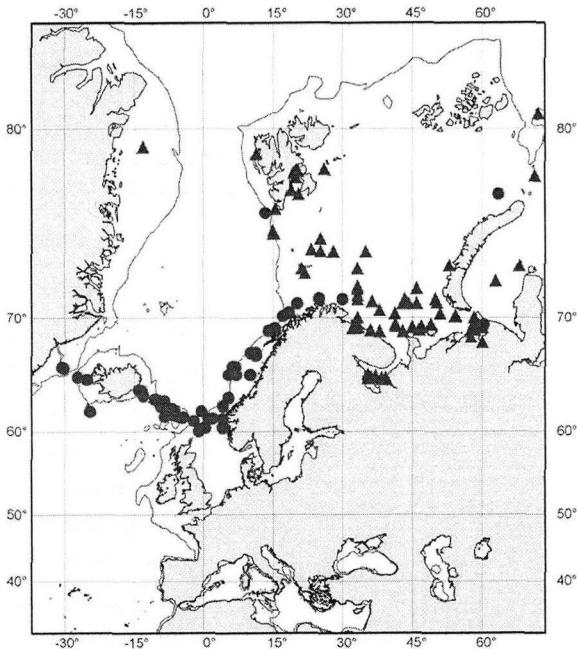


Рис. 1. Распространение аркто-тихоокеанско- boreальных видов (треугольники) и комплементарное им распространение атлантических boreальных шельфовых видов (кружки).

Аркто-тихоокеанские бореальные шельфовые группы I: 3 вида. В Тихоокеанском секторе на юг идут до границы исследованного района.

Аркто-тихоокеанские бореальные шельфовые группы II: 2 вида. В Тихом океане не обитают южнее Татарского пролива, комплементарно **тихоокеанским нижнебореальным верхнесублиторальным видам группы I**.

Широко распространенные арктическо-бoreальные виды обитают повсеместно на шельфе от Северного до Японского моря включительно — 7 видов.

Арктическо-верхнебореальные виды обитают повсеместно на шельфе от Северного моря до южного берега Камчатки, отсутствуют в самых южных тихоокеанских регионах области (Японское море) — 5 видов. В Тихом океане компле-

ментарны тихоокеанским нижнебореальным верхнесублиторальным видам группы II.

Широко распространённые в бореальной Северной Пацифике — 5 видов. Обитают как в азиатской, так и в американской части Тихого океана, с севера распространение ограничено кромкой шельфа Берингова моря.

Тихоокеанские верхнебореальные — 3 вида. Распространены от Татарского пролива до южной части Чукотского моря, включительно. На юге их распространение комплементарно тихоокеанским нижнебореальным верхнесублиторальным видам группы I. Из эндемов Тихого океана только виды этой группы проникают в Чукотское море, на западе Чукотского моря их ареал комплементарен арктическим шельфовым видам — типом распространения, выделенным по другим группам полихет.

Следующие группы видов проникают в исследуемый район с юга. Они обитают в дальневосточных морях в хорошо прогреваемых водах верхней сублиторали. Южные тепловодные виды, проникающие в дальневосточные моря, отмечались многими исследователями (Кобякова, 1936, Ушаков, 1949, 1955, Голиков, 1963, Скарлато, 1981) В Terebellidae таких групп три, различающиеся дальностью проникновения:

Тихоокеанские субтропические верхнесублиторальные — 2 вида. Виды с таким типом распространения встречены только на мелководьях самого юга исследованного района (заливы Посыета, Петра Великого).

Тихоокеанские нижнебореальные верхнесублиторальные группа I — 4 вида. Виды с таким типом распространения встречены только на мелководьях юга исследованного района. Они проникают на север значительно дальше субтропических верхнесублиторальных видов, их ареал включает заливы Анива и Терпения, небольшой район на западе Охотского моря и южные Курилы. На севере их распространение комплементарно аркто-тихоокеанско-бореальным шельфовым видам группы II.

Тихоокеанские нижнебореальные верхнесублиторальные группа II — 3 вида. Виды этой группы распространены на север дальше видов предыдущей группы, встречаясь у западной Камчатки и северных Курил, комплементарно арктическо-верхнебореальным видам.

Нижнебореальные и высокобореальные виды выделяли в Северной Пацифике Василенко (1973), Голиков (1978, 1980), Скарлато (1981).

Атлантические boreальные верхнесублиторальные — 3 вида. Распространены в прибрежных районах до Мурмана, некоторые заходят на мелководья Белого моря.

Атлантические boreальные шельфовые — 6 видов. В северной части ареала комплементарны аркто-тихоокеанско-бoreальным шельфовым видам (

Рис. 1). В отличие от видов предыдущей группы, широко распространены в отдалении от берегов.

Атлантические нижнебореальные — 13 видов. Южные по происхождению виды, северная граница распространения которых проходит у границы Северного и Норвежского морей. Вдоль Скандинавии виды встречаются преимущественно в прогреваемых частях фьордов.

Тихоокеанские глубоководные — 2 вида.

Широко распространённые глубоководные — 1 вид (в глубоководных районах всех океанов, за исключением Северного Ледовитого).

Виды с неясным распространением:

Повсеместно в широком диапазоне глубин: *Terebellides stroemi*.

Известные по единичным находкам: *Eupolymnia nebulosa* (тихоокеанская часть ареала), *Polycirrus arcticus*, *Lanassa guari*, *Lysilla loveni* (тихоокеанская часть ареала), *Thelepus plagiostoma*.

Виды с неясным таксономическим положением: *Pista cristata*, *Lysilla pacifica*, *Lysilla* sp., *Amaeana* sp., *Lanassa venusta pacifica*, *Polycirrus* sp., *Polycirrus medusa sachaliensis*.

Большинство выделенных нами типов распространения выделяли исследователи, анализировавшие распространение других таксонов бентоса. Поэтому мы можем утверждать, что они не являются специфическими для теребеллид, а присущи остальным группам бентоса, т.е. отражают общие закономерности распространения бентоса.

5.2. Биогеографическое районирование

На основании перечисленных выше типов распространения, можно выделить ареалы следующих биот (Рис. 2). По аналогии с данными, полученными С.М. Разумовским (1999) при биогеографическом районировании суши, мы считаем, что все они имеют ранг провинции.

1. **Северополярная глубоководная провинция.** Выделяется нами по границам окружающих её регионов. Из теребеллид в глубинных участках Северного Ледовитого океана

довитого океана встречаются только *Polycirrus fedorovi*, *Terebellides williamsae* и *T. stroemii*.

2. **Северополярная нижнесублиторально-батиальная провинция.** По распространению тербеллид эту провинцию выделить невозможно, поскольку лишь *Terebellides williamsae* мог бы в той или иной степени очертить её границы, но его распространение известно ещё очень плохо. Провинция была выделена нами (Jirkov, Leontovich, в печати) по распространению полихет других семейств. Из авторов, районировавших Северный Ледовитый океан лишь З.А. Филатова (1957) выделяет в Северном Ледовитом океане Евразийскую морскую батиальную провинцию, которую можно рассматривать как аналог нашей нижнесублиторально-батиальной провинции.
3. **Северополярная шельфовая провинция.** Многие тербеллиды населяют эту провинцию, но эндемов среди них нет. Все границы провинции, за исключением границы с высокобореальной провинцией в Чукотском море, очерчивают границы распространения *Pista flexuosa*, *Leaena ebranchiata*, *Lanassa nordenskjoldi*. Эту провинцию в той или иной форме выделяет большинство авторов. Однако изучение ареалов видов полихет показывает, что шельфовые виды отнюдь не распространены по всему шельфу Северного Ледовитого океана. Это не позволяет включать в неё весь шельф, как делают практически все авторы (Гурьянова, 1951, Василенко, 1974, Кусакин, 1979, Голиков, 1980 и др.) Придавать Северополярной шельфовой провинции ранг области, эквивалентный рангу остальных рассматриваемых провинций вместе взятых (Шмидт, 1948, Гурьянова, 1964 и др.) или хотя бы подобласти (Зезина, 1971, Несис, 1982 и др.) нет никаких оснований, её отличия от других провинций не превышают их различия между собой.
4. **Норвежско-морская шельфовая провинция.** Занимает юго-запад Баренцева моря, за исключением мелководий. Индикаторами этой провинции являются *Amphitrite grayi*, *Eupolymnia nebulosa*, *E. nesidensis* – атлантические бореальные шельфовые виды.
5. **Нижнебореальная атлантическая провинция.** Провинция, только слегка касающаяся исследованного региона, занимает шельф Атлантического океана у европейских берегов, в Норвежском море только очень прогретые бухты. Виды-индикаторы: *Lanice conchilega*, *Amphitritides gracilis*, *Polycirrus aurantiacus*, *Polycirrus plumosus* и др. Южнее её расположена Лузитанская провинция, индикатором её может служить *Loimia medusa*, для проведения её границ в на-

шем распоряжении данных недостаточно, поэтому на Рис. 2 она показана приблизительно.

6. **Скандинавская мелководная провинция.** Занимает прибрежные водные массы у Скандинавии. Мелководье Белого моря, по нашему мнению входит в эту провинцию, тогда как глубоководье — в Северно-полярную шельфовую. Виды-индикаторы: *Amphitrite sigulus* и *Baffinia hesslei*.
7. **Тихоокеанская провинция кромки шельфа.** На карте в виде узкой полоски, повторяющей кромку шельфа от мыса Наварин и вдоль всего азиатского берега на юг, включая Камчатку, Сахалин, Алеутскую дугу, Командорские острова и острова Курильской гряды. Для этой провинции характерны *Pista incarrienteis* и *P. bansei*.
8. **Тихоокеанская высокобореальная шельфовая провинция** — единственная, заходящая в Северный Ледовитый океан бореальная провинция Пацифики. В Чукотском море она граничит с шельфовой северополярной провинцией, на юге включает самую северную часть Охотского моря. Границы этой провинции совпадают с границами распространения *Proclea emmi*. Южная граница провинции так же совпадает с южной тихоокеанской границей распространения арктическо-верхнебореальных видов. Здесь обитают эндемичный тихоокеанский вид *Proclea emmi*, амфибореальные виды *Baffinia hesslei* и *Hauchiella tribullata*, распространение которых в Тихом океане ограничено этой провинцией, и все арктическо-бореальные виды теребеллид.
9. **Охотоморская шельфовая провинция.** С севера граничит с предыдущей провинцией, южную границу очерчивают ареалы *Lanassa nordenskjoldi*, *Paramphithrie birulai*, это аркто-бореальные виды, общие для Северного Ледовитого океана, и северных районов Пацифики. Так же эту провинцию населяют широко распространенные арктическо-бореальные виды, ни одного эндемика Тихого океана в провинции нет. Охотоморскую провинцию, ограничивая её границами Охотского моря, исключая южную часть, выделяли многие (Ушаков, 1953, 1955, Briggs, 1974, Кусакин, 1979, Голиков, 1980, Скарлато, 1981 и др.). Fauna провинции в таких границах включает виды с разным распространением: верхнебореальные, бореально-арктические, гляциально-охотоморские, субтропические. Даже если исходить только из гидрологических условий, на протяжении этой провинции сменяются несколько водных масс — от прогреваемых вод заливов запада и берегов Камчатки до слоя с отрицательными температурами, занимающего большую часть бассейна. По нашим данным, тихоокеанские

верхнебореальные и арктическо-верхнебореальные виды не встречаются вместе с субтропическими, а заселяют противоположные участки Охотского моря, так же как невозможна встреча видов кромки шельфа с верхнесублиторальными.

10. **Тихоокеанская нижнебореальная шельфовая провинция.** С юга ограничена районом исследования, с севера граничит с предыдущей провинцией. Виды-индикаторы: *Pista flexuosa*, *Leaena ebranchiata*, *Lanassa venusta*, *Amphitrite affinis*, *A. groenlandica*, *Artacama proboscidea*, *Laphania boecki*, *Nicolea zostericola*, *Polycirrus medusa*, *Trichobranchus glacialis*. Провинция выглядит на карте узкой полоской вдоль берега, так как зона шельфа в Японском море очень узкая.
11. **Охотоморская верхнесублиторальная провинция.** Ограничена островами Курильской гряды, и западным берегом Камчатки, так же вокруг островов юго-западной части Охотского моря. *Nicolea gracilibranchis*, *Pista elongata*, *Polycirrus eos*.
12. **Североприморская верхнесублиторальная провинция** ограничена верхнесублиторальными районами Японского моря, а также заливами Анива и Терпения, небольшой акваторией на западе Охотского моря и южными Курильскими островами. Индикаторами этой провинции являются: *Amphitrite figulus*, *Eupolytmia trigonostoma*, *Neoleprea californica*, *Pista wui*.
13. **Южноприморская верхнесублиторальная провинция** подходит к предыдущей с юга и в описываемом районе представлена только отдельными участками в прогреваемых бухтах залива Петра Великого и Посьета. Индикаторами этой провинции являются: *Amphitrite grayi*, *Terebella ehenbergi*. Населена так же видами двух верхних провинций.
14. Глубоководные виды *Pista mirabilis*, *Scionella vinogradovi*, *Sitschopovella tatjanae* очерчивают **глубоководную тихоокеанскую провинцию**. Судя по другим группам беспозвоночных, эту провинцию следует разделить на несколько, но данные по теребеллидам не позволяют это сделать.

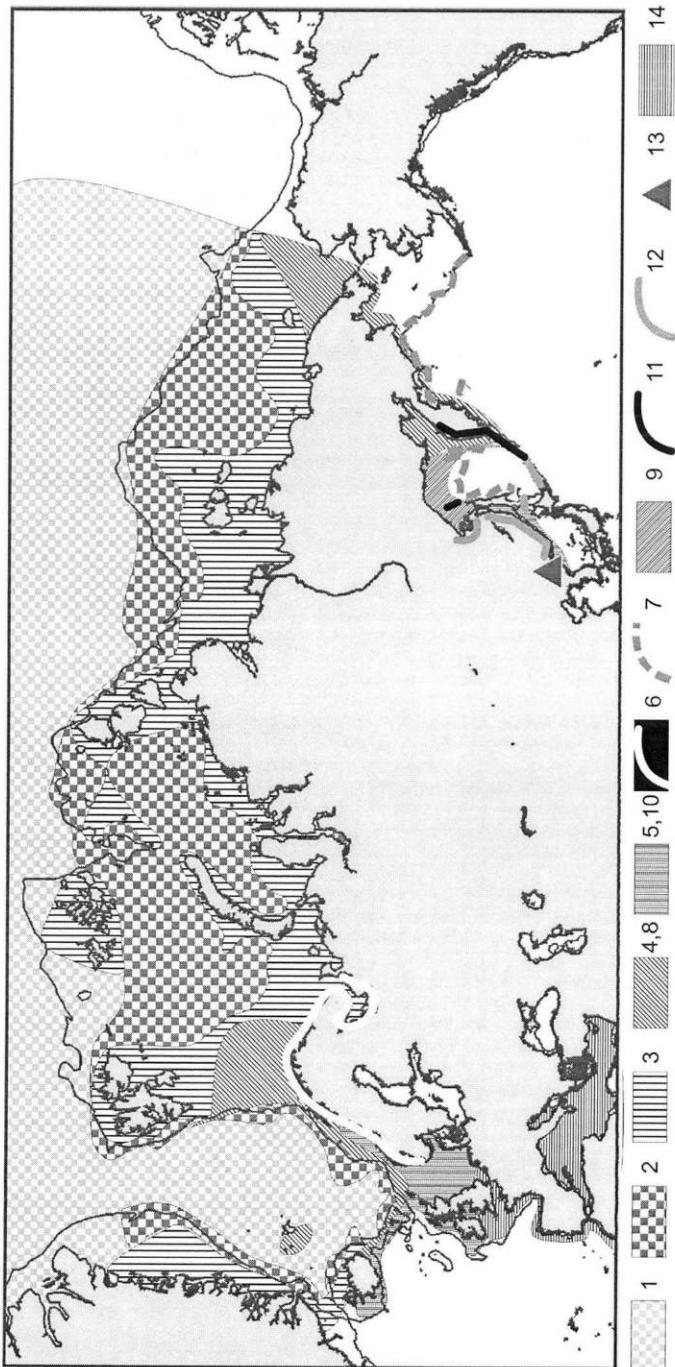


Рис. 2. Ареалы основных биот бентали умеренных и холодных вод России.

Анатотичные провинции в Атлантике и Пацифике показаны однай заливкой. Провинции: 1 — Северополярная глубоководная, 2 — Северополярная нижнесублиторальная, 3 — Северополярная верхнесублиторально-верхнейбатимальная, 4 — Северополярная шельфовая, 5 — Нижнеобореальная атлантическая, 6 — Скандинавская мелководная, 7 — Тихоокеанская кромки шельфа, 8 — Тихоокеанская высокобореальная шельфовая, 9 — Охотоморская шельфовая, 10 — Тихоокеанская нижнеобореальная шельфовая, 11 — Охотоморская верхнесублиторальная, 12 — Североприморская верхнесублиторальная, 13 — Южноприморская верхнесублиторальная, 14 — Лузитанская. Не показана глубоководная тихоокеанская. Проведена 500-м изобата.

Глава 6. Обсуждение результатов

6.1. Систематическая часть

Систематика семейства очень запутана, и на сегодняшний день определение даже родовой принадлежности некоторых видов очень затруднительно. Особенно затруднения вызывают определения видов подсемейства *Polycirrinae*. По-видимому, виды родов *Amaeana*, *Lysilla* и *Hauchiella* представляют собой сборную группу. Так же вызывает вопрос такой признак в роде *Polycirrus* как сегмент появления первой параподии (СТ-2 или СТ-3) — для всех остальных родов семейства *Terebellidae* порядковый номер сегмента появления параподий фиксирован. Такие сложности с определением таксономических статусов видов подсемейства связаны с исторически сложившейся тенденцией описывать рода в подсемействе по редукции какой-либо структуры: у *Hauchiella* редуцированы полностью параподии, у *Lysilla* — невроподии и т.п. Все новые виды с какой-либо редукцией, не вписывающиеся в описанные рода, попадают в род *Polycirrus*, который на сегодняшний момент, по-видимому, представляет сборную группу. Описывать новые виды, найденные нами в дальневосточных морях, по нашему мнению, нельзя без ревизии всего подсемейства.

В подсемействе *Terebellinae* так же имеется несколько спорных родов. Род *Phisidia*, по нашему мнению, нуждается в уточнении диагноза и сравнении с близкими видами родов *Leaena* и *Lanassa*, так как единственным отличительным родовым признаком на данный момент считается наличие двух типов нотохет в каждой нотоподии — этот же признак присутствует у многих видов других родов теребеллид (Leontovich & Jirkov, 2011). *Leaena* и *Lanassa*, в свою очередь, так же нуждаются в ревизии и уточнении родовых диагнозов, так как в данный момент зазубренность нотоподиальных щетинок — единственное различие между этими родами, указываемое исследователями (Ушаков, 1955, Day, 1967, Fauchald, 1977, Holthe, 1986). Наше исследование щетинок *Terebellidae* показало, что у типового вида рода *Leaena ebranchiata* концы нотохет так же зазубрены, как это описано для рода *Lanassa* (Leontovich & Jirkov, 2011).

Группа видов *Axionice* и *Pista* нуждаются в ревизии, и попытки её провести уже давно предпринимаются, но без убедительных результатов.

Требует пересмотра система подсемейства *Trichobranchinae* — мы склонны согласиться с предложением Muir (2011) проводить родовое деление в подсемействе по сегменту появления ното- и невроподий. В этом случае, требуется пересмотр

всех родовых диагнозов в подсемействе, а за ними и видовых, что так же невозможно сделать без просмотра типового материала.

Тихоокеанский регион до сих пор остаётся очень плохо исследованным по-лихетологами, по многим семействам до сих пор нет определителей. Теребеллид на данный момент можно определять только по региональному определителю Ушакова (1955), что сразу приводит к неточностям, так как отсылает к данным 20-30-х годов XX в. Многие виды были описаны несколько раз: из российских вод, вод Америки и вод юго-восточной Азии. Прояснить их таксономический статус возможно только после изучения типового материала, это было сделано только для видов *Pista*, описанных Н.П. Анненковой (Леонович, Жирков, 2011). Аналогичная проблема и с выяснением статусов видов-двойников из Атлантики и Пацифики, например *Pista malmgreni* и *Pista wui*, или *Thelepus plagostoma* и *Thelepus setosus*.

6.2. Биogeографическая часть

1. Как уже отмечено выше в обзоре литературы, большинство предыдущих авторов не выделяли верхнесублиторальных видов. Даже в тех случаях, когда такое выделение проводили, его никак не использовали при биogeографическом районировании. Причина этого на наш взгляд в том, что исследователи априорно не допускали возможности существования нескольких вертикальных зон в пределах шельфа. Надо отметить, что верхнюю и нижнюю сублитораль как самостоятельные биogeографические регионы выделяли авторы XIX в., но в XX в. от такого деления отказались. Каких-либо причин этого изменения взглядов на вертикальную зональность шельфа нам обнаружить не удалось.

Однако в пределах шельфа могут располагаться несколько водных масс, разделяемых фронтами, в каждой из которых может формироваться своя ценотическая система. В частности, практически повсеместно в исследуемом районе на шельфе расположен прибрежный фронт, отделяющий прибрежные водные массы от водных масс открытого шельфа (Longhurst, 1998; Жирков, 2010). Точная привязка положения прибрежного фронта к глубине невозможна, поскольку она пропорциональна кубу скорости течения (Longhurst, 1998). Это означает, что в местах сильным течением она может быть расположена на глубинах в несколько десятков метров, тогда как в закрытых бухтах — на глубине нескольких метров. Анализ распространения видов по глубине без учета гидрологии, который приходится проводить при обычном недостатке данных, существенно сглаживает различия биот. В тех же случаях, когда проводили детальный анализ распространения видов, всегда были

показаны существенные различия биоты разных глубин (Андряшев, 1939; Кобякова, 1956; Голиков, 1963, 1980, 1982, Озолиньш, 1988, Каменев, 1995). Поэтому мы рассматриваем верхнесублиторальные виды как обладающие особым типом ареала.

2. Многие виды, встречающиеся в атлантическом и тихоокеанском секторах, имеют резко ассиметричные ареалы. Это противоречит широко распространённому мнению о том, что распространение видов ограничивают абиотические условия, делающими невозможным нормальное существование вида. Реальную картину распространения видов редко когда удается объяснить только лишь с точки зрения их отношения к абиотическим факторам. Форму таких ареалов можно объяснить существованием ценотических систем (подробно о теории ценотических систем: Жирков, 2010). Их биота формируется при возникновении, в дальнейшем новые виды проникнуть в них уже не могут, даже если абиотические условия местности позволяют.

3. Ранее предложенные схемы биogeографического районирования региона основаны на сравнении фаун акваторий, выделенных по самым разным критериям, из которых ареалы видов никогда не были единственным. Часто фаунистический состав вовсе игнорировали или даже прямо писали, что его учитывать не надо. Наш анализ биогеографии, напротив, основан исключительно на видовых ареалах. Выявленные синператы разделяют ареалы основных биот бентали умеренных и холодных вод России. Каждый из этих ареалов (биogeографических провинций) населен практически единой биотой. Нельзя сказать, какая из схем более правильная: наша или общепринятая. При создании этих схем разными методами преследовались разные цели, поэтому получены разные результаты.

Выводы

1. Fauna Terebellidae холодных и умеренных вод Евразии включает 67 видов, относящихся к 27 родам. 14 видов встречаются только в атлантических водах, 2 эндемы Арктики, 13 видов тихоокеанские и 9 амфибorealных видов.

Описано 3 новых вида: *Polycirrus fedorovi*, *Trichobranchus sikorskii* и *Lanassa guaris*. *Pista schizugawaensis* сведен в синоним *Pista brevibranchiata*, *Pista zachsi* признан incertae sedis. 6 видов впервые указаны для фауны морей России: 3 новых для науки, *Pista brevibranchiata*, *Amaeana trilobata* и *Hauchiella tribulata*. 3 вида ждут своего описания.

2. Оценена таксономическая значимость диагностических признаков внешней морфологии и ультраструктуры щетинок. Показано, что 3 рода и 2 подсемейства нуждаются в ревизии и уточнении диагнозов.

3. Выделено 17 типов распространения теребеллид в арктических и умеренных водах России. Большинство выделенных нами типов распространения так же выделяли исследователи, анализировавшие распространение других таксонов бентоса. Поэтому они не являются специфическими для теребеллид, а отражают общие закономерности распространения бентоса.

Арктические виды: высоко-арктические глубоководные (1 вид), эврибатные арктические (1 вид). Аркто- boreальные виды: широко распространенные арктическо- boreальные виды (8 видов), северные арктическо- boreальные виды (5 видов), аркто-тихоокеанско- boreальные шельфовые группы I (2 вида), аркто-тихоокеанско- boreальные шельфовые группы II (2 вида). Бореальные и субтропические виды: широко распространённые в бореальной Северной Пацифике (5 видов), тихоокеанские субтропические верхнесублиторальные (2 вида), тихоокеанские нижнебореальные верхнесублиторальные группы I (4 вида), тихоокеанские нижнебореальные верхнесублиторальные группы II (3 вида), тихоокеанские верхнебореальные (4 вида); атлантические бореальные шельфовые (6 видов), атлантические бореальные верхнесублиторальные (3 вида), атлантические нижнебореальные (14 видов). Глубоководные виды: тихоокеанские глубоководные (2 вида), широко распространённые глубоководные (1 вид). Виды с неясным распространением (13 видов).

4. Распространение видов в атлантическом и тихоокеанском секторах изученного региона независимо и, обычно, несимметрично. Это справедливо как для амфибoreальных, так и для аркто- boreальных видов. Среди последних есть виды, заселяющие Пацифику и Северный Ледовитый океан, но отсутствующие в Атлантике, но нет видов, заселяющих Атлантику и Северный Ледовитый океан, и не заходящих в Пацифику.

5. Выявлены ареалы основных биот бентали умеренных и холодных вод России, выделено 14 провинций.

6. Наличие вполне различающихся типов распространения полихет, позволяющих провести резкие границы ареалов биот, опровергает широко распространённое мнение о непригодности полихет для целей биогеографии.

По теме диссертации опубликованы:

Жирков И. А., Леонтович М. К., Сафонова М.А., 2001. Terebellidae // В: Жирков, М: Янус-К, с. 495–531.

Леонтович М. К., Жирков И.А. 2011. Новые данные о видах рода *Pista* (Polychaeta: Terebellidae) из дальневосточных морей России // Биология моря, Т.37, №5, с. 391–395.

Leontovich M. K. & Jirkov I. A. 2011. New data on chaetal morphology of Terebellinae (Polychaeta: Terebellomorpha) // Italian Journal of Zoology, V.78 (S1): 242–248 pp., DOI:10.1080/11250003.2011.580568.

Леонтович М.К. Новый вид *Lanassa* (Polychaeta, Terebellidae) из Северной Пацифики // Зоологический журнал (в печати).

Leontovich M.K., Jirkov I.A. Identification keys for Terebellomorpha (Polychaeta) of the Eastern Atlantic and the North Polar Basin. I. Pectinariidae and Terebellidae // Invertebrate Zoology (в печати).

Jirkov I.A., Leontovich M.K. Biogeography of Polychaeta of the Eurasian North Polar Basin // Invertebrate Zoology (в печати).

Благодарности. Автор благодарит научных руководителей В.Д. Фёдорова и И.А. Жиркова за помощь в данном исследовании, коллектив кафедры гидробиологии МГУ за доброжелательную атмосферу. Большое спасибо за предоставление возможности работать с материалом: А. Muir (NHM), Г.Н. Бужинской и В.В. Потину (ЗИН РАН), А.Н. Миронову и Н.Е. Будаевой (ИО РАН), В.И. Соколову (ВНИРО), А.В. Ржавскому (ИПЭЭ РАН), А.В. Сикорскому (Akvaplan-Niva, Norway), Dr. L.J. Seiderer, Dr. B. Pearce и Emma Delduka (MES, UK), D. Hall и T. Worsfold (Thomson Unicomarine Ltd., UK), сотрудникам лаборатории электронной микроскопии МГУ за помощь в получении электронных фотографий.

Заказ № 305-i/11/2011 Подписано в печать 03.11.2011 Тираж 100 экз. Усл. п.л. 1.0



ООО "Цифровичок", тел. (495) 649-83-30
www.cfr.ru ; e-mail:info@cfr.ru