

Московский Государственный университет
имени М.В.Ломоносова
Биологический факультет



005000994

A handwritten signature in black ink, appearing to be a stylized name or initials.

Леонтович 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 руководящими, 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 используемых 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.

4/10

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 бореальных и арктических регионов Евразии в рамках исследований изменения климата планеты.

Апробация работы. Результаты работы были представлены на 10 международной конференции по многощетинковым червям (Лесце, 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 Unicmarine (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 сборность рода. У *Neolepra* первая нотоподия расположена на СТ-3, что не встречается больше ни у одного рода *Terebellini*, по этому признаку Hesse (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) ТЩС. В подсемействе Polycirrinae сегмент появления первой невроподии имеет видовое значение.

Наличие 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.

Наличие лопастей — очень стабильный признак в семействе. Форма и место прикрепления часто имеет родовое значение, а уж видовое — всегда. Лопастей 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 incarriensis*). Так же существуют виды с лопастями на спине: многие виды *Leaena* и *Scionella*.

Форма щетинок. В описании видов традиционно исследователями указывается опушенность 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 опушенности/гладкости только вершины нотохет, так как этот признак может являться родовым. Так существует путаница в различии некоторых видов из родов *Amphitrite* и *Eupolytnia* между собой: количество жабр и ТЩС одинаковое, а не нумерологические морфологические признаки часто подвержены порче в процессе фиксации и хранения. Однако виды этих родов очень хорошо различимы именно 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., Сафронова 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*, *Thelepininae*, *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 равноценны. Придание *Trichobranchinae* ранга семейства, для соблюдения принципа равноценности 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 нижебореальный в Атлантике, широко распространённый в бореальной Северной Пацифике
<i>Amphitrite affinis</i> Malmgren, 1866	164	75	широко распространённый арктическо-бореальный
<i>Amphitrite cirrata</i> Muller, 1771	485	227	арктическо-верхнебореальный
<i>Amphitrite figulus</i> (Dalyell, 1853)	57	41	атлантический бореальный верхнесублиторальный в Атлантике, тихоокеанский нижебореальный 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-boreальный
<i>Amphitritides gracilis</i> (Grube, 1860)	100	23	атлантический нижнеboreальный
<i>Artacama proboscidea</i> Malmgren, 1866	568	215	широко распространенный арктическо-boreальный
<i>Baffinia hesslei</i> (Annenkova, 1924)	16	12	атлантический boreальный шельфовый в Атлантике, тихоокеанский верхнеboreальный в Пацифике
<i>Eupolymnia nebulosa</i> (Montagui, 1818)	16	11	атлантический boreальный шельфовый в Атлантике, с неясным распространением в Пацифике
<i>Eupolymnia nesidensis</i> (delle Chiaje, 1828)	41	9	атлантический boreальный шельфовый
<i>Eupolymnia trigonostoma</i> (Schmarda, 1861)	26	5	тихоокеанский нижнеboreальный верхнесублиторальный группы I
<i>Hauchiella tribullata</i> (McIntosh, 1869)	7	5	атлантический нижнеboreальный в Атлантике, тихоокеанский верхнеboreальный 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-boreальный 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-boreальный шельфовый группы I
<i>Lanice conchilega</i> Pallas, 1766	18	11	атлантический нижнеboreальный
<i>Laphania boeckii</i> Malmgren, 1866	128	56	широко распространенный арктическо-boreальный
<i>Leaena ebranchiata</i> Sars, 1865	381	141	аркто-тихоокеанско-boreальный шельфовый группы I
<i>Loimia medusa</i> (Savigny, 1818)	5	2	атлантический нижнеboreальный
<i>Lysilla loveni</i> Malmgren, 1866	5	5	атлантический boreальный шельфовый
<i>Lysilla nivea</i> Langerhans, 1884	15	4	атлантический нижнеboreальный
<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 нижнеboreальный верхнесублиторальный группы I
<i>Nicolea gracilibranchis</i> (Grube, 1878)	1	1	тихоокеанский нижнеboreальный верхнесублиторальный группы II
<i>Nicolea venustula</i> (Montagui, 1818)	15	4	атлантический нижнеboreальный
<i>Nicolea zostericola</i> Oersted, 1844	27	19	широко распространенный арктическо-boreальный
<i>Octobranchus floriceps</i> Kingston et Mackie, 1980	1	1	атлантический нижнеboreальный
<i>Paramphitrite birulai</i> (Ssolowiew, 1899)	24	13	аркто-тихоокеанско-boreальный шельфовый группы II
<i>Phisidia aurea</i> Sothward, 1956	2	2	атлантический нижнеboreальный
<i>Pista bansei</i> Safronova, 1988	603	198	атлантический boreальный шельфовый в Атлантике, широко распространённый в boreальной Северной Пацифике

<i>Pista brevibranchiata</i> Moore, 1923	210	71	широко распространённый в бореальной Северной Пацифике
<i>Pista cristata</i> (Muller, 1776)	37	20	с неясным таксономическим положением
<i>Pista elongata</i> (Moore, 1909)	73	22	тихоокеанский нижебореальный верхнесублиторальный группы II
<i>Pista flexuosa</i> (Grube, 1860)	308	91	аркто-тихоокеанско-бореальный шельфовый группы I
<i>Pista incarrientis</i> Annenkova, 1925	94	47	широко распространённый в бореальной Северной Пацифике
<i>Pista maculata</i> (Dallyell, 1853)	698	141	арктическо-верхнебореальный
<i>Pista malmgreni</i> Saphronova, Jirkov, 2001	57	30	атлантический нижебореальный
<i>Pista mirabilis</i> McIntosh, 1885	112	14	широко распространённый глубоководный
<i>Pista wui</i> Safronova, 1988	199	19	тихоокеанский нижебореальный верхнесублиторальный группы I
<i>Polycirrus arcticus</i> Sars, 1865	32	3	единичные находки в Арктике
<i>Polycirrus aurantiacus</i> Grube, 1860	1	1	атлантический нижебореальный
<i>Polycirrus eous</i> Annenkova, 1924	9	5	тихоокеанский нижебореальный 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 нижебореальный
<i>Polycirrus medusa</i> Grube, 1850	251	95	широко распространённый арктическо-бореальный
<i>Polycirrus medusa sachaliensis</i> Buzhinskaja, 1985	1	1	с неясным таксономическим положением
<i>Polycirrus norvegicus</i> Wollebaek, 1912	10	9	атлантический бореальный шельфовый
<i>Polycirrus plumosus</i> (Wollebaek, 1912)	0	0	атлантический нижебореальный
<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> (Ushakov, 1955)	19	13	тихоокеанский глубоководный
<i>Streblosoma bairdi</i> (Malmgren, 1866)	28	12	атлантический бореальный шельфовый в Атлантическом секторе и широко распространённый в бореальной Северной Пацифике
<i>Streblosoma intestinale</i> Sars, 1872	0	0	атлантический бореальный шельфовый
<i>Stschapovella tajjanae</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	эрибатный арктический
<i>Thelepus cincinnatus</i> (Fabricius, 1780)	2969	404	арктическо-верхнебореальный
<i>Thelepus plagiotoma</i> Schmarda, 1861	3	1	единичные находки в Северной Пацифике
<i>Trichobranchus glacialis</i> Malmgren, 1866	12	12	широко распространённый арктическо-бореальный
<i>Trichobranchus roseus</i> (Malm, 1874)	5	5	арктическо-верхнебореальный
<i>Trichobranchus sikorskii</i> Leontovich et Jirkov, 2001	6	3	атлантический нижебореальный

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-бореальной 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-бореальные. 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.

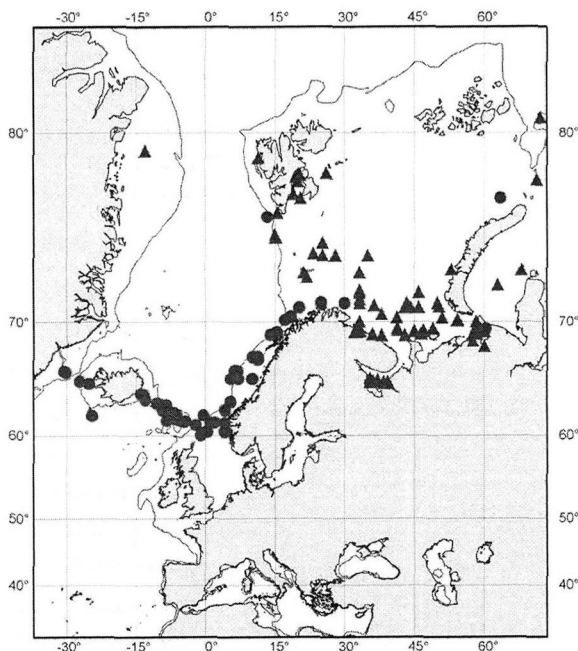


Рис. 1. Распространение аркто-тихоокеанско-бореальных видов (треугольники) и комплементарное им распространение атлантических бореальных шельфовых видов (кружки).

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

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

Широко распространенные арктическо-бореальные 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 Посъета, 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 бореальные верхнесублиторальные — 3 вида. Распространены в прибрежных районах до Мурмана, некоторые заходят на мелководья Белого моря.

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

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

Атлантические нижебореальные — 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*, *Janassa guari*, *Lysilla loveni* (тихоокеанская часть ареала), *Thelepus plagiostoma*.

Виды с неясным таксономическим положением: *Pista cristata*, *Lysilla pacifica*, *Lysilla* sp., *Amaeana* sp., *Janassa 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 Ле-

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

2. **Северополлярная нижнесублиторально-батиальная провинция.** По распространению теребеллид 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. **Северополлярная шельфовая провинция.** Многие теребеллиды 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 Северополлярной 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 отличия между собой.
4. **Норвежскоморская шельфовая провинция.** Занимает юго-запад Баренцева моря, за исключением мелководий. Индикаторами этой провинции являются *Amphitrite grayi*, *Eupolyornia 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 неё 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. Видоиндикаторы: *Amphitrite figulus* 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 incarriensis* и *P. bansei*.
8. **Тихоокеанская высокобореальная шельфовая провинция** — единственная, заходящая в Северный Ледовитый океан бореальная провинция Пацифики. В Чукотском море она граничит с шельфовой северополлярной 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*, *Paramphitrite 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.). Фауна 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 boeckii*, *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 eous*.
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*, *Eupolymnia 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 Посъета. Индикаторами этой провинции являются: *Amphitrite grayi*, *Terebella ehenbergi*. Населена так же видами двух верхних провинций.
14. Глубоководные виды *Pista mirabilis*, *Scionella vinogradovi*, *Stschapovella tajjanae* очерчивают **глубоководную тихоокеанскую провинцию**. Судя по другим группам беспозвоночных, эту провинцию следует разделить на несколько, но данные по теребеллидам не позволяют это сделать.

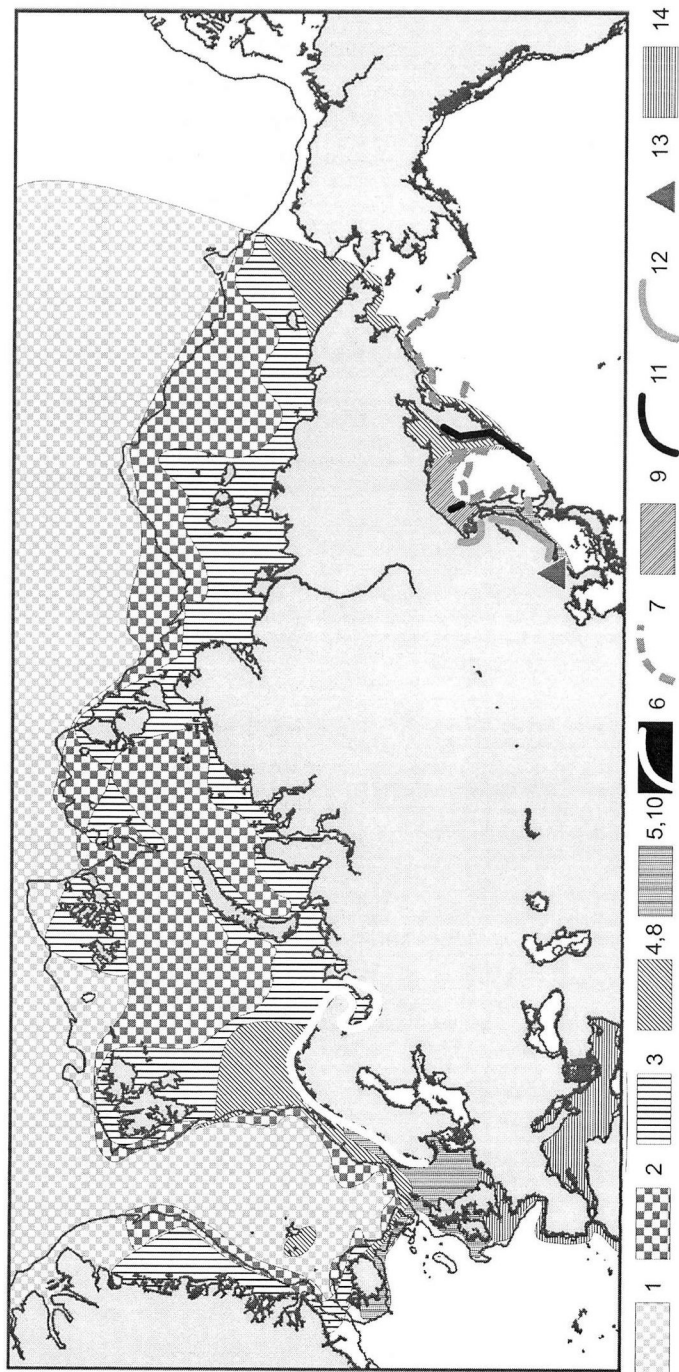


Рис. 2. Ареалы основных биот умеренных и холодных вод России.

Аналогичные провинции в Атлантике и Пацифике показаны одной заливкой. Провинции: 1 — Северополарная глубоководная, 2 — Северополарная нижнесубиторально-верхнебатальная, 3 — Северополарная шельфовая, 4 — Норвежскоморская шельфовая, 5 — Нижнебореальная атлантическая, 6 — Скандинавская мелководная, 7 — Тихоокеанская кромки шельфа, 8 — Тихоокеанская высокобореальная шельфовая, 9 — Охотоморская шельфовая, 10 — Тихоокеанская нижнебореальная шельфовая, 11 — Охотоморская верхнесубиторальная, 12 — Североприморская верхнесубиторальная, 13 — Южноприморская верхнесубиторальная, 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.

Требуется 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 полихетологами, 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 (Леонтович, Жирков, 2011). Аналогичная проблема и с выяснением статусов видов-двойников из Атлантики и Пацифики, например *Pista malmgreni* и *Pista wui*, или *Thelepus plagiostoma* и *Thelepus setosus*.

6.2. Биогеографическая 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 биогеографическом 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 биогеографические 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 с 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 (Андрияшев, 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 удаётся объяснить только лишь с точки зрения их отношения к абиотическим факторам. Форму таких ареалов можно объяснить существованием ценогических систем (подробно о теории ценогических 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 биогеографического 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 (биогеографических 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. Фауна 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 амфибореальных видов.

Описано 3 новых вида: *Polycirrus fedorovi*, *Trichobranchus sikorskii* и *Lanassa guari*. *Pista schizugawaensis* сведён 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-бореальные виды: широко распространенные арктическо-бореальные виды (8 видов), северные арктическо-бореальные виды (5 видов), аркто-тихоокеанско-бореальные шельфовые группы I (2 вида), аркто-тихоокеанско-бореальные 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 амфибореальных, так и для аркто-бореальных 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 входящих 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., Сафронова 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. V. Pearce и Emma Delduka (MES, UK), D. Hall и T. Worsfold (Thomson Unicmarine Ltd., UK), сотрудникам лаборатории электронной микроскопии МГУ за помощь в получении электронных фотографий.

Заказ № 305-и/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