

Research Published in this Volume was supported by Akvaplan-Niva AS, TromsØ PolarmiljØ senteret, 9296 TromsØ, Norway
Tel 77 75 03 00
Fax 77 75 03 01

Издение осуществлено при финансовой поддержке Akvaplan-Niva AS, TromsØ PolarmiljØ senteret, 9296 TromsØ, Norway
Tel 77 75 03 00
Fax 77 75 03 01

ACVADAN Fax 77

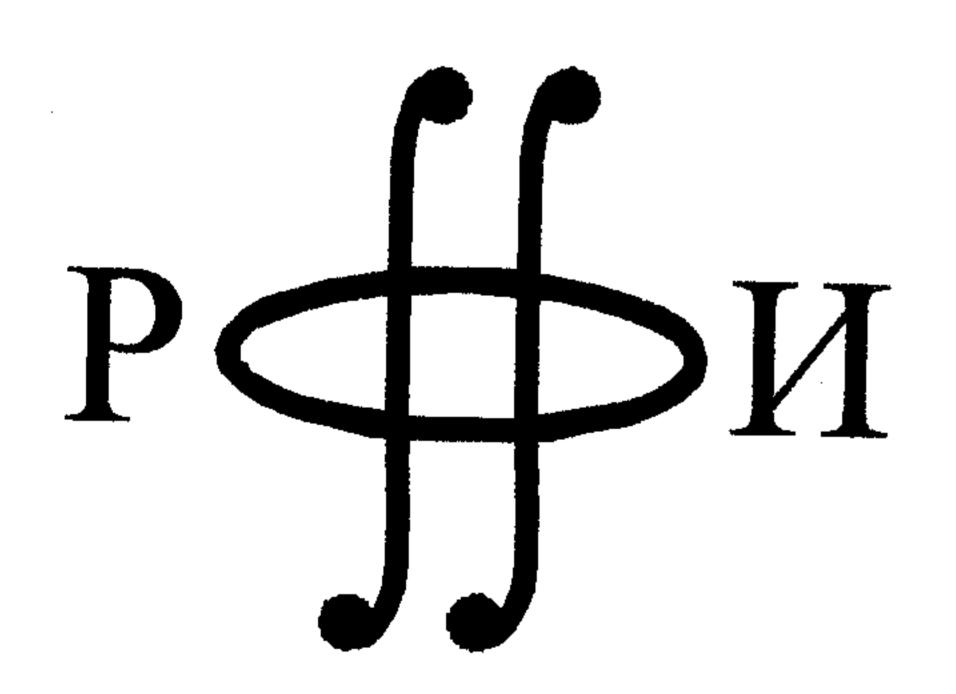
Жирков И. А., 2001. Полихеты Северного Ледовитого океана – М., Янус-К, 632 стр.

Монография посвящена таксономии и распространению в Северном Ледовитом океане одной из основных групп морского макрозообентоса — полихетам. Охвачены все глубины акватории от юга Норвежского и Гренландского морей до Берингова пролива. Рабога состоит из двух частей: в общей части описывается внешняя морфология, методики сбора и хранения полихет. Подробно анализируется распространение полихет в пределах Северного Ледовитого океана. В систематической части даны оригинальные рисуночные определительные таблицы семейств и видов. Составлены оригинальные описания изученных видов, большая часть описаний иллюстрирована оригинальными рисунками и сопровождается картами распространения видов в Северном Ледовитом океане, основанными на оригинальных данных. Описано 9 новых видов: Brada streltzovi, Brada tzetlini, Micronephthys hartmannshcroederi, Phyllochaetopterus bhaudi, Pista malmgreni, Polycirrus fedorovi, Spio malmgreni, Spio tzetlini, Trichobranchus sikorskii. Проведена ревизия родов семейства Ampharetidae. Библ. 592 назв.

# Jirkov I. A., 2001. Polychaeta of the Arctic Ocean - Moskva, Yanus-K, 632 pp.

The monography is dedicated to the taxonomy and distribution within the Arctic Ocean of one of basic groups marine macrozoobenthos – Polychaeta. All depths of a water area from the south of the Norwegian Sea and the Greenland Sea up to Bering straight are enveloped. The book consists of two parts. In the general part the external morphology, technique of the collecting and storage the Polychaeta is described. Distribution of Polychaeta within the Arctic has been analyzed in details. In the taxonomy part the original pictorial friendly keys and description of species are included. Species descriptions are mainly based on original material and richly illustrated by original drawings and accompanied by maps of distribution within the Arctic based on original data. Nine new species: Brada streltzovi, Brada tzetlini, Micronephthys hartmannshcroederi, Phyllochaetopterus bhaudi, Pista malmgreni, Polycirrus fedorovi, Spio malmgreni, Spio tzetlini, Trichobranchus sikorskii are described. Generic revision of Ampharetidae has been made. Lit. 592.

Научный редактор А. Н. Миронов



Издание осуществлено при поддержке Российского Фонда Фундаментальных Исследований по проекту № 97-04-62004

Издательство "Янус-К"
Лицензия на издательскую деятельность ЛР 064784 от 02.10.96 109319, Москва, ул. Стройковская д.12, корп. 2 подписано к печати 20 сентября 2001 г.

ISBN 5-8037-0077-0

отпечатано с полным соответствием с качеством предоставленного оригинал-макета в издательско-полиграфическом центра "Дейтон" 103460, Москва, Зеленоград, корпус 100 ИПЦ "Дейтон"

© Жирков И.А., 2001

Какого бы рода проблема перед нами ни стояла, нам всегда не хватает информации, чтобы решить ее окончательно.

Дж. Симпсон "Великолепная изоляция"

# Предисловие

Полихеты — одна из ведущих групп морского макробентоса. Изменение методики сбора бентосных проб (переход к использованию при промывке сита с размером ячеи 0.3...0.5 мм вместо 1 мм), показало, что роль полихет в донных сообществах еще более велика, чем представлялось ранее. Согласно Blake (1997) полихеты доминируют в донных сообществах шельфа и материкового склона и обычно дают 45...50% общего числа видов и до 80% общего числа экземпляров. Велика их роль и как кормовой базы рыб и промысловых беспозвоночных. Многие виды полихет являются индикаторами загрязнения. Большое число видов полихет даже в районах с обедненной фауной делает эту группу удобной для проведения детального биогеографического анализа.

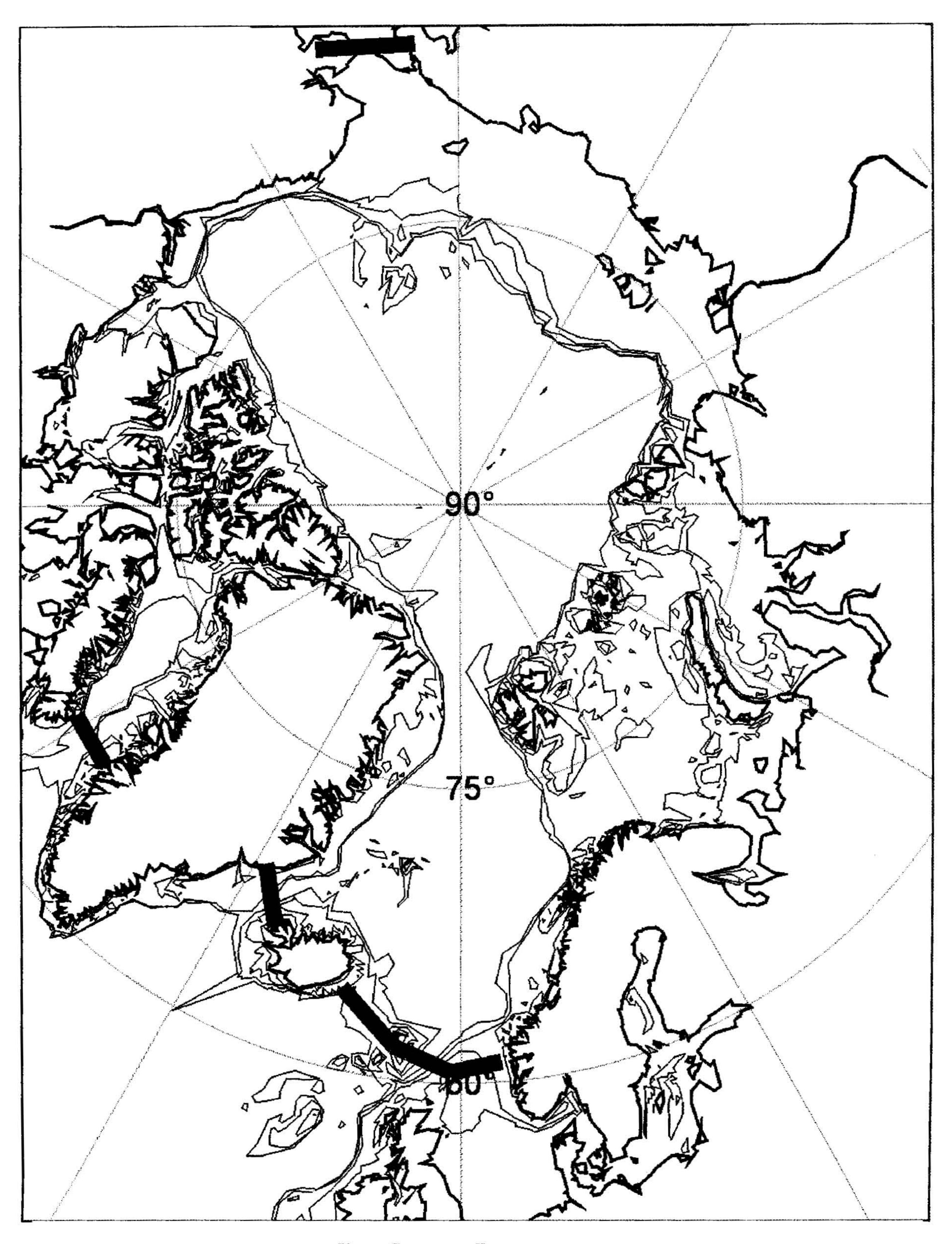
Северный Ледовитый океан — наименьший из четырех океанов Земного шара и занимает всего 4,1% площади Мирового океана. В СССР название "Северный Ледовитый океан" было официально принято постановлением ЦИК СССР от 27 июня 1935 г.

Известно (Майр, 1971), что "ни одно научное... исследование не может быть выполнено без самого тщательного определения всех видов". Хотя первые виды полихет Северного Ледовитого океана были описаны еще О. Fabricius и О. F. Muller, до сих пор его фауна изучена недостаточно, полная таксономическая сводка его фауны отсутствует. Оригинальные описания старых видов совершенно неудовлетворительны, а между тем многие из них — типовые виды родов. За прошедшие века эти виды были найдены в разных частях Мирового океана, их описания дополнялись по этим материалам. В результате трактовка видов и родов расплывалась, и, как показывают современные исследования, под одним названием в настоящее время зачастую скрываются комплексы видов. Длинный список синонимов и неправильных определений сделал затруднительным использование данных по экологии и распространению, что даже привело к возникновению и почти общему признанию представления о неприменимости полихет для биогеографических исследований. Описание материалов из Северного Ледовитого океана имеет, таким образом, более широкое поле приложения, нежели чисто региональное исследование. Целью данной монографии является обобщение имеющихся в настоящее время сведений по таксономии и распространению Polychaeta Северного Ледовитого океана.

Наиболее полный определитель по Северному Ледовитому океану (Зацепин, 1948) за полвека, прошедшие с момента его опубликования (написан он до войны), сильно устарел. Кроме того, в нем не рассматривается фауна Норвежского и Гренландского морей, обогащенная видами, заходящими в Северный Ледовитый океан из Атлантики и не проникающими далее, а также глубоководная фауна, недостаточно известная в то время. Монографические работы по отдельным таксонам (Стрельцов, 1973; Ушаков, 1972, 1982; Хлебович, 1996; Arwidsson, 1906; Fauchald, 1963, 1974, 1992; Holthe, 1986a; George, Hartmann-Schrüder, 1985; Gidholm, 1966; Muir, Chambers, 1998; Paxton, 1986; множество работ М. Pettibone; Pleijel, 1993; Stop-Bowitz, 1941, 1945 а, b, 1948 и др.) охватывают далеко не все семейства и/или в той или иной степени устарели. К тому же границы рассматриваемых в них акваторий не совпадают с границами Северного Ледовитого океана. В учебном пособии "Донная фауна морей СССР. Полихеты" (Жирков, 1989) рассмотрена только часть семейств, включающая примерно 1/5 фауны полихет Северного Ледовитого океана. В нем также отсутствуют сведения по распространению и аутоэкологии.

Практика работы с полихетами и изучение мирового опыта убедили меня в невозможности одному специалисту на одинаково высоком уровне обрабатывать одновременно все семейства: настолько велики их различия и, как следствие, основы системы. Признаки, являющиеся таксономическими в одних семействах, часто не имеют значения в других, более того, нередко соответствующие структуры вовсе отсутствуют. Поэтому я привлек к написанию этой монографии максимально возможное число специалистов. Полный список соавторского коллектива с указанием разделов, в написании которых коллеги принимали участие, приведен ниже, соавторы также указаны непосредственно под заголовком разделов, в написании которых они принимали участие. Биогеографические характеристики всех видов были даны мною, по возможности, они были обсуждены с авторами соответствующих разделов.

Изученность семейств, рассматриваемых в монографии, неравномерна. На одном полюсе расположены



Карта Северного Ледовитого океана. Жирной линией указаны принятые границы океана, проведены изобаты 100 м, 200 м, 500 м и 1000 м.

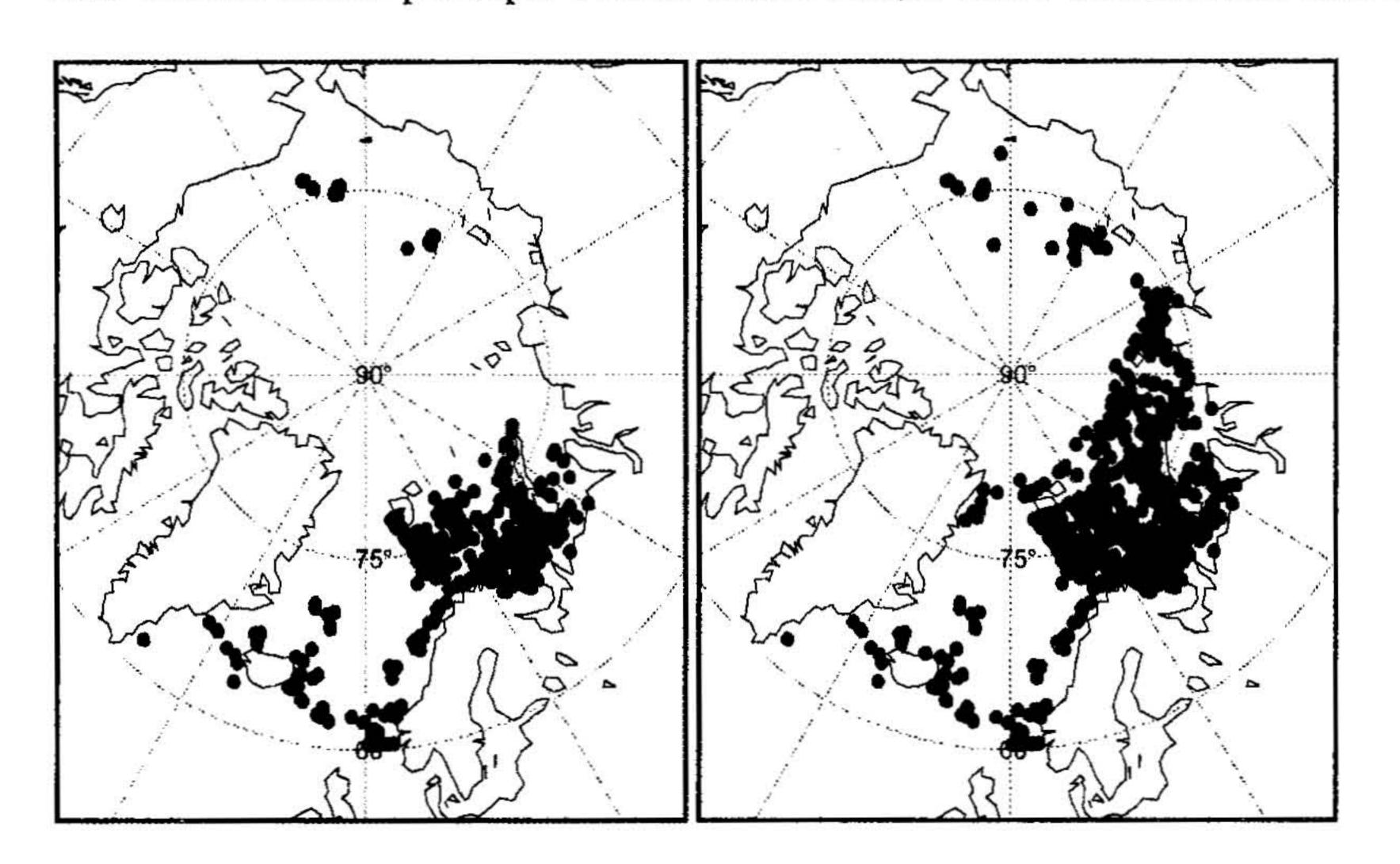
семейства, фауна Северного Ледовитого океана которых изучена сравнительно хорошо: Ampharetidae, Aphroditidae, Eunicidae, Flabelligeridae, Glyceridae, Goniadidae, Nephtyidae, Nereidae, Onuphidae, Pectinariidae, Phyllodocidae, Sabellariidae, Serpulidae, Spionidae, Spirorbidae, Terebellidae и ряд других. В этих семействах число новых видов, оставшихся неизвестными, не считая видов, распространенных южнее и заходящих лишь в приграничные районы, вряд ли превышает несколько процентов. Материалы из Северного Ледовитого океана по перечисленным выше семействам изучены во всех доступных российских коллекциях и во многих иностранных. На другом полюсе расположены оставшиеся почти не исследованными Capitellidae, Cirratulidae, Hesionidae, Magelonidae, Polynoidae, Syllidae. Хотя по этим семействам и имеется большое число работ, в том

числе и монографического характера, оригинальные коллекции из Северного Ледовитого океана остались почти или вовсе неизученными или же результаты их изучения показали необходимость исследования фауны заново на основе обширных материалов. Так, П. В. Ушаков в предисловии к своей недавно вышедшей монографии по Aphroditoformia писал: "В ходе обработки имевшихся у нас материалов стало совершенно очевидным, что многие виды, встреченные в наших коллекциях, нуждаются в более глубокой ревизии..." (Ушаков, 1992: 4). По нашей оценке, фауна наиболее слабо изученных семейств полихет Северного Ледовитого океана включает не менее трети новых для науки видов, число не отмеченных в океане видов еще больше, диагнозы же известных видов обычно нуждаются в уточнении или изменении. При подобном положении таксономии групп дать надежные определительные таблицы видов для них не представляется возможным. Все же для удобства пользователей, после долгих раздумий и консультаций со специалистами, в некоторых случаях были даны скомпилированные обзоры таксонов, указанных из Северного Ледовитого океана. Их следует рассматривать как сугубо предварительные, точное определение видов возможно только после таксономического изучения материалов из Северного Ледовитого океана, что, вероятно, в полном объеме будет реализовано не ранее, чем через несколько десятилетий. Для некоторых семейств даны только их характеристики. Многие семейства занимают промежуточное положение, по ним приведены определительные таблицы и указаны оставшиеся нерешенными таксономические проблемы.

По разным семействам полнота охвата фауны, обитающей на границе океана, неодинакова, наиболее полно эта фауна охвачена в хорошо изученных нами семействах. То же справедливо и для описаний видов: таксоны, подробно изученные нами описаны более подробно. По границе Северного Ледовитого океана с Атлантическим проходит очень значимая биогеографическая граница, поэтому в южных районах Северного Ледовитого океана возможно нахождение большого числа видов, пока там не найденных; в определительные таблицы включены некоторые из них, особенно, если по ним нами был изучен материал.

Не всегда у нас была уверенность в правильном понимании объема вида. Многие старые оригинальные описания недостаточно подробны, а типовые экземпляры не всегда доступны, утеряны или никогда не обозначались. В таких случаях мы исходили из того, что главное — правильное описание реально существующих таксонов и максимально полная инвентаризация фауны. Названия же впоследствии могут быть уточнены.

Фауна Северного Ледовитого океана изучена полнее остальных, это – лучше всего изученная часть Мирового океана такого размера. Тем не менее общее число оставшихся неизвестными видов фауны Северного Ле-



довитого океана, без сомнения, превышает 10% и достигает, возможно, половины от известного числа видов.

В процессе подготовки монографии были изучены многие коллекции, их список с принятыми сокращениями приводится ниже. Основой послужили коллекции КГБ и ЗММУ. Они были достаточно представительны по Норвежскому, Баренцеву и Чукотскому морям, в которых фактически встречаются все виды полихет океана. По возможности полно изучены также российские коллекции, во многих случаях удалось изучить и зару-

бежные. Эти коллекции, и в первую очередь коллекция ЗИН, позволили существенно дополнить представление о распространении видов, что видно из двух приводимых карт. На этих картах показан изученный материал Nothria hyperborea — вида, по которому в нашем распоряжении было наибольшее число находок, левая карта построена исключительно на основании коллекций КГБ и ЗММУ, правая — по всем изученным материалам. Более подробно изученный по каждому виду материал и его принадлежность указаны в последнем абзаце при описании вида; там же указаны диапазоны глубин и температур, при которых вид был нами найден в пробах. На картах распространения видов и типов ареалов преимущественно даны только изученные нами находки, литературные данные (светлые кружки) даны только для немногих видов. Расшифровка аббревиатур использованных в монографии коллекций приведена ниже. Всего было изучено свыше десяти тысяч проб и более 200 000 червей. И все же некоторые виды отсутствовали в просмотренных материалах, их описание дается по работам, приведенным в синонимии.

Синонимия ограничена преимущественно работами по Северному Ледовитому океану, сопровождающимися описаниями, достаточно подробными для уверенности в правильности определения, и работами, материалы которых просмотрены нами. Работы, не относящиеся к этим двум категориям, включены в синонимию только в случаях, когда неверное определение является крайне маловероятным. Для многих видов в синонимии указаны типовая местность и местонахождение типового материала.

# Соавторский коллектив

(биогеографические характеристики видов во всех случаях даны мною)

Наталья Николаевна Детинова — лаборатория донной фауны, Институт океанологии РАН, Красикова 23, Москва, 117218; Natalya N. Detinova, Laboratory of bottom fauna, Institute of Oceanology, Krasikova 23, 117218, Moscow, Russia — Maldanidae.

Наталия Юрьевна Днестровская (Паракецова) – кафедра гидробиологии, Биологический факультет Московского Государственного университета, Москва, 119899; Natalya Yu. Dnestrovskaya (Paraketsova), Department of Hydrobiology, Biological faculty, Moscow State University, 119899, Moscow, Russia – Nephtyidae

Анна Эльмировна Жадан – кафедра зоологии беспозвоночных, Биологический факультет Московского Государственного университета, Москва, 119899; Anna E. Zhadan, Department of Invertebrate Zoology, Biological faculty, Moscow State University, Moscow, 119899, Russia – Orbiniidae.

Елена Константиновна **Куприянова**, Elena K. Kupriyanova – Department of Biological Sciences, Flinders University of South Australia, G.P.O. Box 2100, Adelaide, SA, 5001 Australia – Serpulidae.

Марфа Кирилловна Леонтович – кафедра гидробиологии, Биологический факультет Московского Государственного университета, Москва, 119899; М. К. Leontovich, Department of Hydrobiology, Biological faculty, Moscow State University, 119899, Moscow, Russia – Terebellidae.

Анастасия Владимировна **Миронова** – кафедра гидробиологии, Биологический факультет Московского Государственного университета, Москва, 119899; Anastasija V. Mironova, Department of Hydrobiology, Biological faculty, Moscow State University, 119899, Moscow, Russia – Dorvilleidae.

Александр Владимирович Ржавский – лаборатория экологии и морфологии морских беспозвоночных ИПЭЭ РАН, Alexandr V. Rzhavsky – Laboratory of Morphology and Ecology of Marine Invertebrates, A. N. Severtzov Institute of Ecology and Evolution, RAS, Moscow, Russia – Spirorbidae.

Марина Александровна Сафронова, Храм Живоначальной Троицы у Сылтыкова моста, ул. Самокатная, Москва, Marina A. Saphronova, Moscow – Terebellidae (*Pista*).

Ирина Владимировна Стрюкова – кафедра гидробиологии, Биологический факультет Московского Государственного университета, Москва, 119899; Irina V. Strukova, Department of Hydrobiology, Biological faculty, Moscow State University, 119899, Moscow, Russia – Eunicidae и Onuphidae.

Андрей Владимирович Сикорский, Зоологический музей МГУ, Б. Никитская 6, 103009, Москва — Andrew V. Sikorski, Zoological Museum of Moscow State University, Bolshaja Nikitskaja 6, 103009, Russia — Spionidae.

Анна Владимировна Филиппова – кафедра зоологии беспозвоночных, Биологический факультет Московского Государственного университета, Москва, 119899; Anna V. Philippova, Department of Invertebrate Zoology, Biological faculty, Moscow State University, 119899, Moscow, Russia – Flabelligeridae.

Владислав Вильгельмович **Хлебови**ч – Зоологический институт РАН, Университетская наб. 1, Санкт-Петербург; Khlebovich, Zoological Institute RAN, Univesitetskaja Emb. 1, St. Petersburg, 199034, Russia – Nereidae.

Markus **Buggemann** – Section Marine Everteebraten II, Senckenberg, Senckenberganlage 25, 60325 Frankfurt am Main, Germany – Glyceridae.

При редактировании текста глав, написанных коллегами, я старался максимально сохранить присущий им стиль.

# Список использованных коллекций

аббревиатура ее расшифровка

ДВГМЗ Дальневосточный государственный морской заповедник

ЗБП Кафедра зоологии беспозвоночных Биологического факультета МГУ

3ИН Зоологический институт РАН ЗММУ Зоологический музей МГУ

ИЭМЭЖ Институт эволюционной морфологии и экологии животных РАН

ИО РАН Институт океанологии РАН

КГБ Кафедра гидробиологии Биологического факультета МГУ

КИЭП Камчатский институт экологии и природопользования ДВО РАН

ММБИ Мурманский морской биологический институт КО РАН (Дальние Зеленцы)

Akvaplan-niva (consulting firm, Tromso, Norway)

BM Bergen Museum, Norway

CMN Canadian Museum of Nature, Canada

GMNH Guteborg Museum of Natural History, Germany

MCZ Museum of Comparative Zoology, Harward University, USA

MUT Museum of Tromso, Norway

NHM National History Museum, бывший British Museum (National History), UK

NHMLA National History Museum Los Angeles County

NMCA National Museum Canada

NSMT National Scientific Museum of Tokyo, Japan

Salv личная коллекция Dr. Salvador Garcia-Martin (Cadiz), Spain

SAM South African Museum, Cape Town, South Africa SMNH Stockholm Museum of Natural History, Sweden

USNM Smithsonian Institution, USA

UUZM Zoological Museum of Uppsala University, Sweden

ZMB Zoological Museum of Berlin, Germany

ZMH Zoologisches Institut und Zoologisches Museum, Universitat Hamburg, Germany

ZMUK Zoological Museum of University of Kobenhavn ZMUO Zoological Museum, University of Oslo, Norway

Многие коллеги оказали помощь в работе советами и предоставлением материалов и коллекций: В. Г. Аверинцев (ММБИ КФ РАН), И. В. Агранович (УГКС), Д. А. Александров (С-ПбГУ), Г. Н. Бужинская (ЗИН РАН), С. С. Дробышева (ПИНРО), В. Е. Жуков, В. Н. Кобликов (ТИНРО), В. О. Мокиевский (ИО РАН), Л. И. Москалев (ИО РАН), В. В. Потин (ЗИН), Л. А. Риттих (КГБ МГУ), А. Б. Цетлин (ЗБП МГУ), G. Hartmann-Schruder (ZМН), М. Petersen (ZMUK), G. Paterson, D. George и А. Muir (NНМ).

Большое содействие в работе оказали бывшие студенты кафедры гидробиологии: Е. Б. Булыгина, А. В. и И. Г. Ермолаевы, М. В. Колесников, А. К. Карамышев.

Большую помощь в математической обработке данных оказали В. Н. Носов и А. И. Азовский.

Неоценимую поддержку оказали М. Б. Анисимов и Н. Н. Кананина, а также А. И. Иващенко.

Л. А. Риттих проделала большую работу по переставлению запятых в нужные места и другой правке орфографии, синтаксиса и пунктуации.

А. Н. Миронов (ИО РАН) взял на себя тяжелый труд редактирования рукописи.

Коллекция Akvaplan-niva собрана благодаря финансовой поддержке Phillips Petroleum Company Norway, Amoco Norway Oil Company, BP Norway Ltd., Statoil, Elf Petroleum Norge AS, Esso Norge as, Saga Petroleum, Norsk Hydro. Мы благодарим Akvaplan-niva за предоставленные в наше распроряжение материалы.

Следущие коллеги и организации оказали финансовую поддержку в работе с коллекциями: DAAD (ZMH), The Royal Society и British Consil (NHM); Lerner Gray Fund for Marine Research (UUZM - Uppsala University Zool. Museum и SMNH), American Museum of Natural History при помощи money Dr. Brenda Williams (работа со шведскими коллекциями); Dr. M. Petersen (ZMUK).

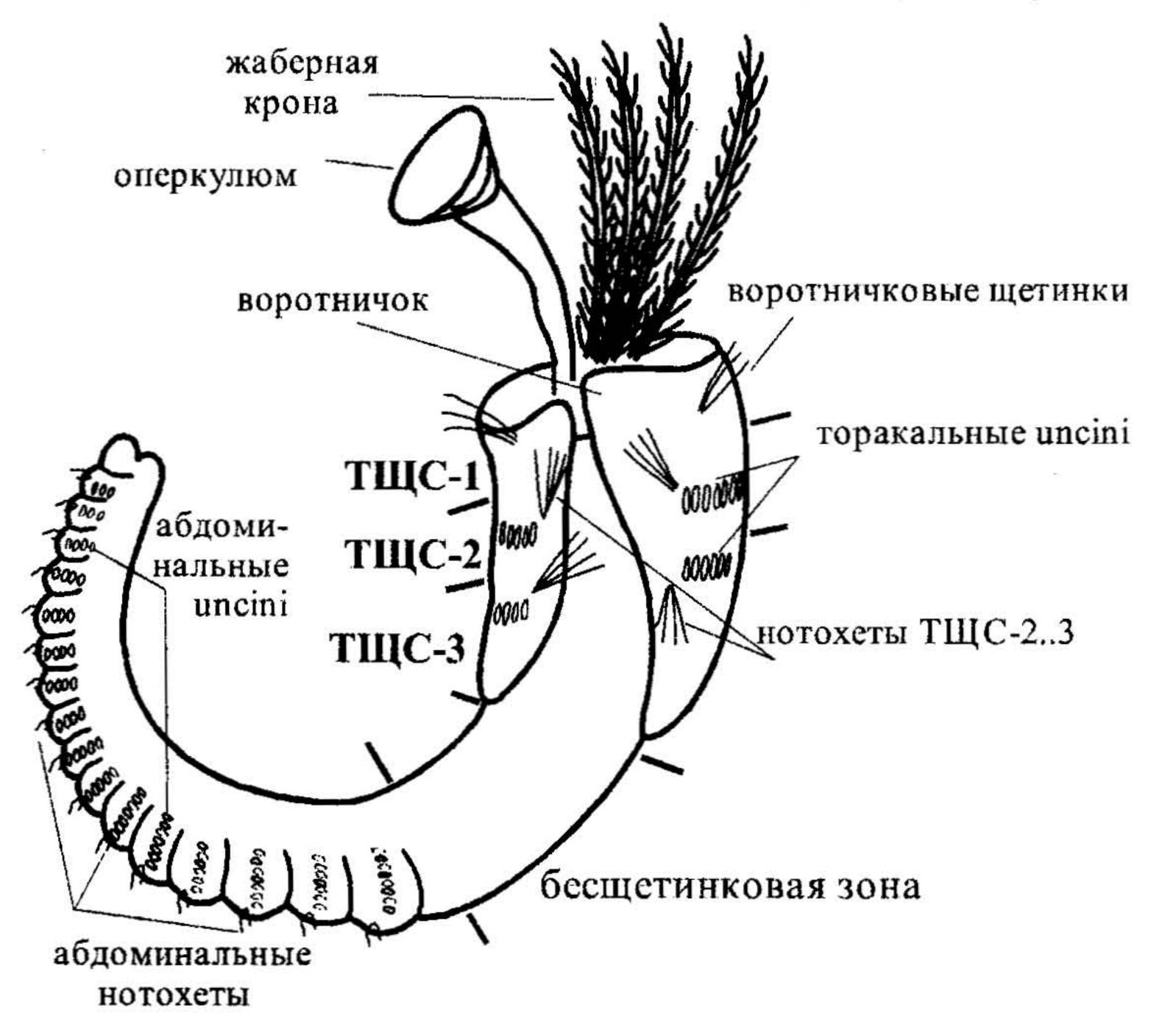
РФФИ выделил средства, достаточные для публикации монографии в начале 1998 г. К сожалению, по пути до издательства средства из-за финансового кризиса 17 августа 1998 г. уменьшились многократно и уже они не покрывали необходимые расходы. Этим объясняется существенная задержка с публикацией. Только благодаря финансовой помощи Akvaplan-niva, причем сделанной по инициативе директора Dr. Salve Dahle стало возможным появление этой монографии.

Считаем своим долгом выразить глубокую благодарность указанным коллегам и организациям.

Мы будем признательны всем, сообщившим свои замечания в любой форме по указанным выше адресам или мне по адресу: кафедра гидробиологии, Биологический факультет Московского Государственного университета, Москва, 119899; Department of Hydrobiology, Biological faculty, Moscow State University, 119899, Moscow, Russia, e-mail: jirkov@ijirkov.home.bio.msu.ru.

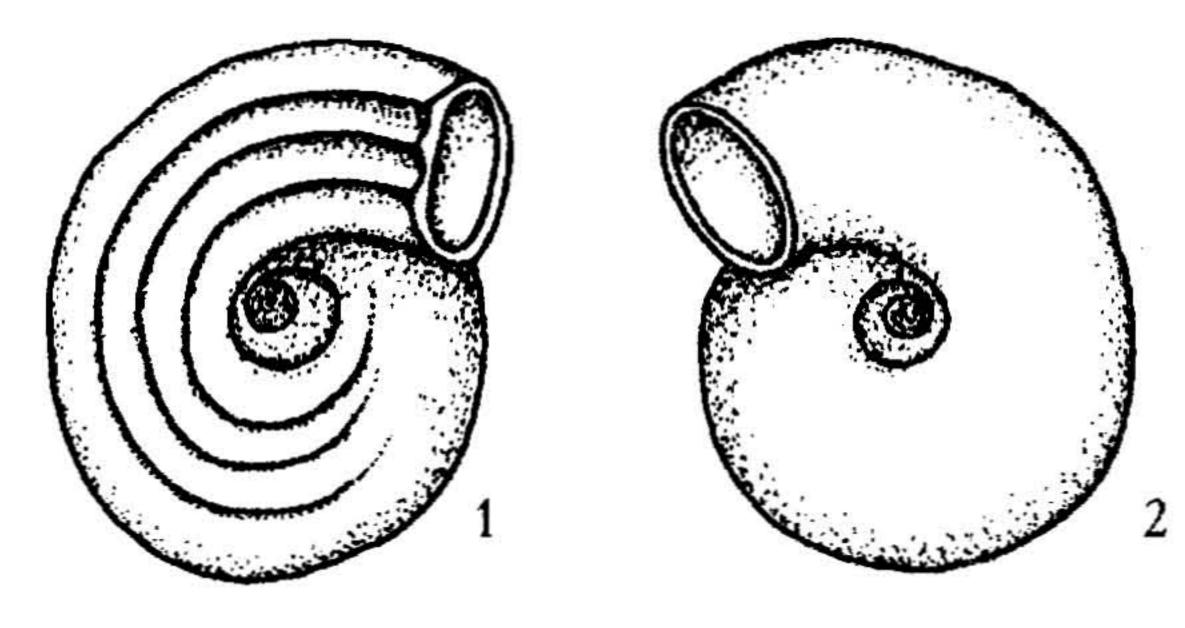
# Spirorbidae Chamberlin, 1919

#### А. В. Ржавский



Спирорбиды – небольшие черви, живущие в спирально закрученных известковых трубках с диаметром домика (спирали) 1,5...4 (реже до 8) мм у взрослых особей. Домики прикреплены к субстрату, в том числе к различным беспозвоночным животным и макрофитам. Известен единственный вид в южном полушарии Helicosiphon biscoeensis Gravier, 1907, трубки которого во взрослом состоянии оказываются свободно погружены в ил после того, как они отламываются от ювенильных оборотов, прикрепленных ко дну (Knight-Jones et al., 1973; Knight-Jones, 1978).

Трубка. Обороты спирали могут быть закручены по часовой стрелке (левозакрученные трубки) или против часовой стрелки (правозакрученные трубки). Большинство видов имеет одно направление спирали, но у некоторых предста-



1 – левозакрученная трубка с продольными
 гребнями; 2 – правозакрученная трубка без гребней

вителей рода Spirorbis трубки в норме могут быть закручены в обе стороны (в Арктике эти виды не отмечены). У некоторых видов Circeinae и Januinae (большинство из которых правозакрученные) особи с противоположным направлением оборотов могут встречаться в виде исключения.

Обычно трубки планоспиральные, с плотно прилегающими к субстрату оборотами, но нередко последние обороты могут быть раскручены и приподняты над субстратом, налегать друг на друга или стелиться вдоль субстрата, не образуя спирали. Поверхность трубок может нести продольные ребра, альвеолы, поперечные ли-

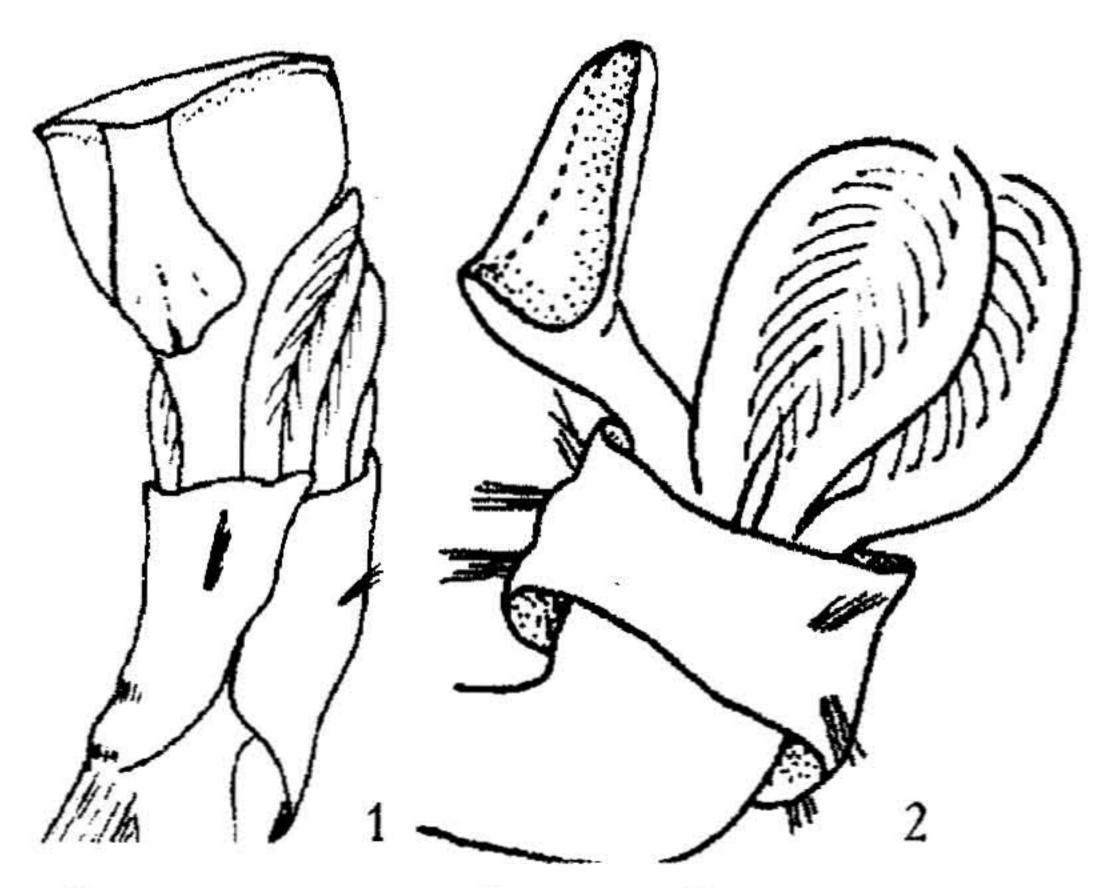
нии роста и др. При этом просматриваются некоторые тенденции в морфоэкологической изменчивости трубок (Rzhavsky, 1994).

Трубки большинства спирорбид белые, непрозрачные (или слегка полупрозрачные), с матовой поверхностью. У некоторых видов поверхность трубок может быть блестящая (фарфоровидная). Известны виды со стекловидными трубками, через прозрачные стенки которых просвечивает внутренняя выстилка трубки или само тело червя, придавая иногда необычную для трубок спирорбид окраску (например, ярко-розовую или темнофиолетовую у некоторых *Paradexiospira*).

Туловище. Туловище изогнуто соответственно направлению закрученности трубки и подразделяется на торакальный и абдоминальный отделы, между которыми лежит бесщетинковая зона, иногда довольно протяженная (например, у *Protoleodora*). Именно в бесщетинковой зоне происходит перекручивание тела (торсион). Однако, в отличие от остальных Serpulomorpha, абдомен плавно повернут относительно торакса приблизительно на 90° (а не резко на 180°). Получается так, что в торакальном отделе туловище червя обращено к субстрату более-менее спиной, а на большей части протяжения абдомена боком или слегка вентро-латерально. В связи с таким асимметричным строением тела при описании спирорбид затруднительно использовать столь привычные термины, как дорзальный, вентральный, правый, левый и т.д., а наиболее удобно различать выпуклую и вогнутую стороны тела или же обращенную к субстрату и противоположную от него.

Число ТЩС обычно 3 или 4 и постоянно для каждого рода. В редких случаях ювенильные особи видов с 4-х сегментным тораксом (например, *Paradexiospira*) имеют только 3 ТЩС, но у взрослых они всегда представлены полностью. Известны также 2 редко встречающихся вида с 5 ТЩС (см. Vine, 1972; Knight-Jones, 1973) и один, вероятно, с 7 ТЩС (см. Zibrowius, 1972), которые в водах Арктики не отмечены. Число АЩС не фиксировано и колеблется обычно в пределах 10-30.

На переднем конце тела находится жаберный пучок. Жаберные лучи немногочисленные, оперенные, без глазных пятен. Один из жаберных лучей преобразован в оперкулюм (крышечку) с гладкой ровной ножкой. Как правило, он расположен в пределах жаберного пучка и, по-видимому, только у *Protoleodora* лежит за его пределами. Подробнее о морфологии оперкулюма см. ниже.



Типы воротничков: 1 — со свободными краями; 2 — спаяный (1 — по Knight-Jones, 1984; 2 — по Knight-Jones, 1995)

Торакс окружен кожистой складкой — торакальной мембраной, называемой у спирорбид чаще воротничком. Воротничок на стороне, обращенной к субстрату, со свободными краями или, у представителей некоторых таксонов, полностью или частично спаянными. Обычно воротничок слабо асимметричен и достигает границ последнего торакального сегмента, но у некоторых видов его край с выпуклой стороны тела может образовывать большую латеральную губу (например, S. spirorbis) или простираться вплоть до АЩС-7...8 (род Protoleodora).

Прижизненная окраска многих спирорбид неизвестна, но у большинства видов все туловище, очевидно, имеет более-менее равномерную телесную окраску или бесцветно. Однако некоторые виды окрашены в коричневые, оранжевые, красные, зеленые, палевые тона (обычно жабры и абдомен, реже торакс) и в роде *Spirorbis* прижизненная окраска туловища даже имеет диагностическое и систематиче-

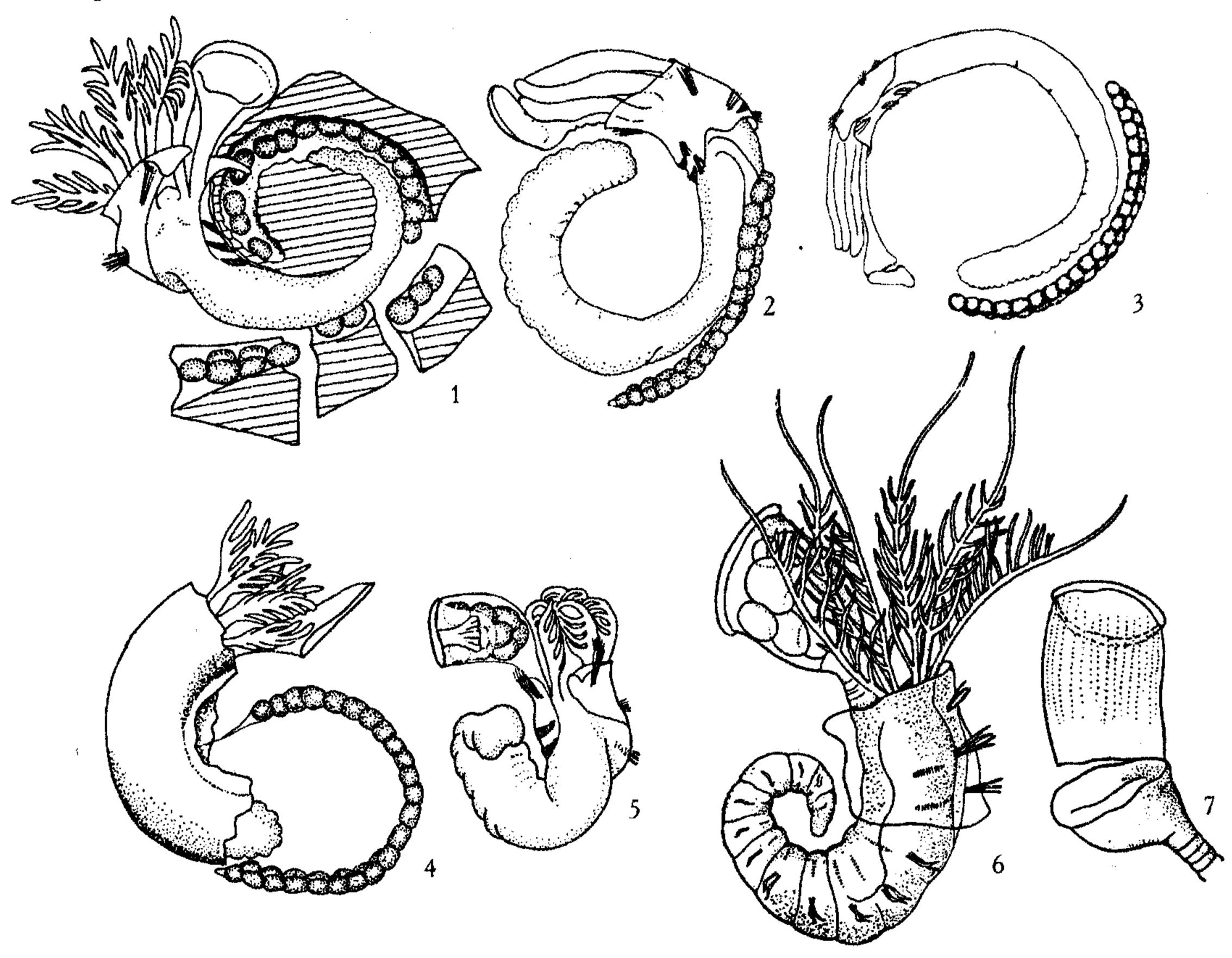
ское значение. У фиксированных экземпляров окраска через некоторое время меняется или выцветает.

У некоторых представителей подсемейства Pileolariinae, особенно *Pileolaria*, в задней части торакса на стороне, прилегающей к субстрату, имеются ирридирующие **пигментные пятна** (crystalline patches) красных, розовых, пурпурных тонов, как правило, сохраняющие свою окраску после фиксации. Природа этих пятен не ясна. Они являются не пигментированным участком эпителия, а, по-видимому, результатом деятельности каких-то желез секреции, так как расположены поверх эпителия и довольно легко могут соскребаться пре-

паровальной иглой.

Способы инкубации эмбрионов. В систематике спирорбид и при их диагностике очень важно знать способ вынашивания эмбрионов, поскольку именно он положен в основу деления на подсемейства. В 4 случаях инкубация эмбрионов связана с трубкой и в 2 – с оперкулюмом.

1) Нить эмбрионов лежит свободно в абдоминальной фекальной бороздке — Paralaeospirinae (в Арктике не известны); 2) Эмбрионы собраны в сумку, крепящуюся эпителиальным отростком либо к тораксу, либо к передней части абдомена — Romanchellinae (в Арктике неизвестны); 3) Эмбрионы соединены друг с другом и непосредственно прикреплены к внутренней стенке трубки в задней ее части — Circeinae; 4) Нить эмбрионов крепится к внутренней стенке трубки в задней ее части — Spirorbinae; 5) Эмбрионы вынашиваются в выводковой камере, сформированной впячиванием оперкулюма, камера может использоваться неоднократно — Pileolariinae. Деление подсемейства на рода основано в первую очередь на степени сформированности и защищенности выводковой камеры; 6) Эмбрионы вынашиваются в кутикулярной выводковой камере, сформированной снаружи дистальной части оперкулюма, для каждой порции эмбрионов образуется новая выводковая камера — Januinae

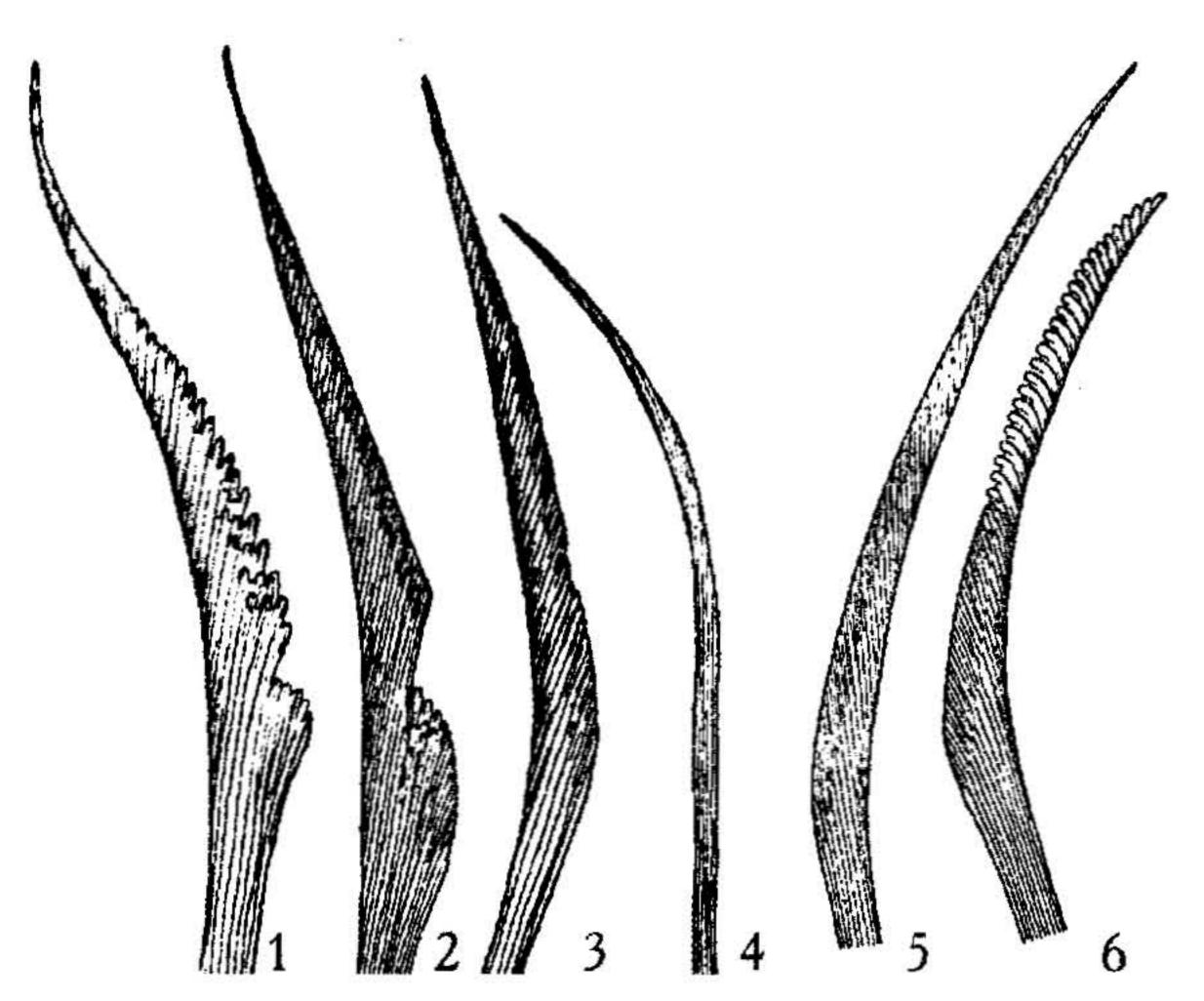


Способы инкубации эмбрионов у Spirorbidae: 1 — Circeinae; 2 — Romanchellinae; 3 — Paraelospirinae; 4 — Spirorbinae; 5 — Pileolariinae; 6, 7 — Januinae; 7 — отделяющаяся камера после выхода эмбрионов (1, 2, 4, 5 — по Knight-Jones et Vine, 1972; 3 — Knight-Jones, Walker, 1972; 6, 7 — Okuda, 1934); 1-3, 5 — вид со стороны субстрата, 4, 6 — вид сверху.

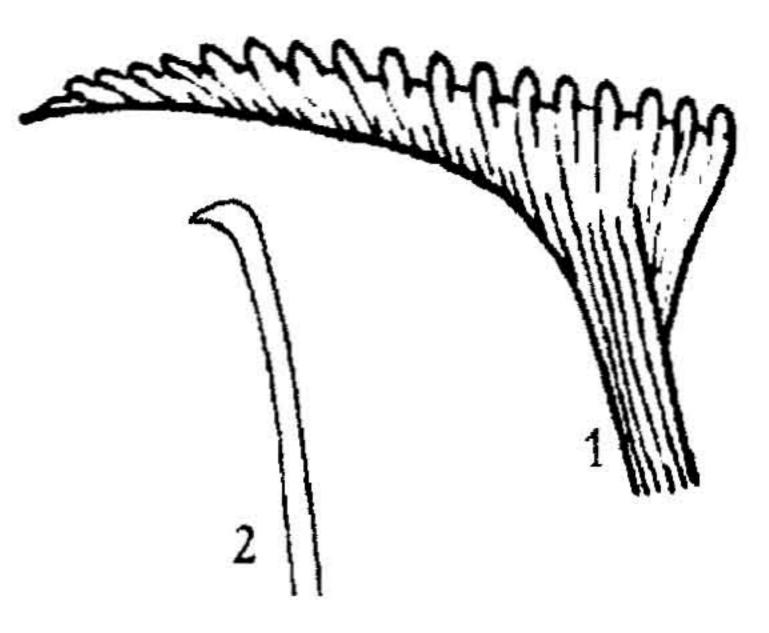
**Щетинки**. В связи с асимметричным нестандартным строением туловища и его положением в трубке (см. выше) возникают разночтения относительно того, что называть ното- и неврохетами соответственно. Здесь, как и в остальных моих публикациях, эти термины применяются в онтогенетическом и морфологическом смысле, независимо от реального положения щетинок на туловище взрослого червя.

Щетинки ТЩС-1 представлены только нотохетами, которые носят название воротничковых щетинок. Они могут быть простыми волосовидными или с крыловидным придатком, отделенным гладким пространством от лезвия. Иногда в основании лезвия может иметься небольшая выемка или выпуклость, несущая более крупные зубчики, чем на лезвии, но не отделенная от остальной части лезвия гладким пространством. Щетинки такого типа также относятся к простым. Лезвие воротничковых щетинок, как правило, зазубрено (иногда очень тонко), простые воротничковые щетинки могут быть с гладким лезвием. Оба типа щетинок могут иметь на лезвии поперечные ряды зубчиков, видимые в микроскоп как поперечная исчерченность лезвия. Воротничковые щетинки с выпуклой стороны тела обычно более крупные и с более выраженной зазубренностью и поперечной исчерченностью лезвия. Кроме того, в пучках часто присутствуют волосовидные капишлярные щетинки.

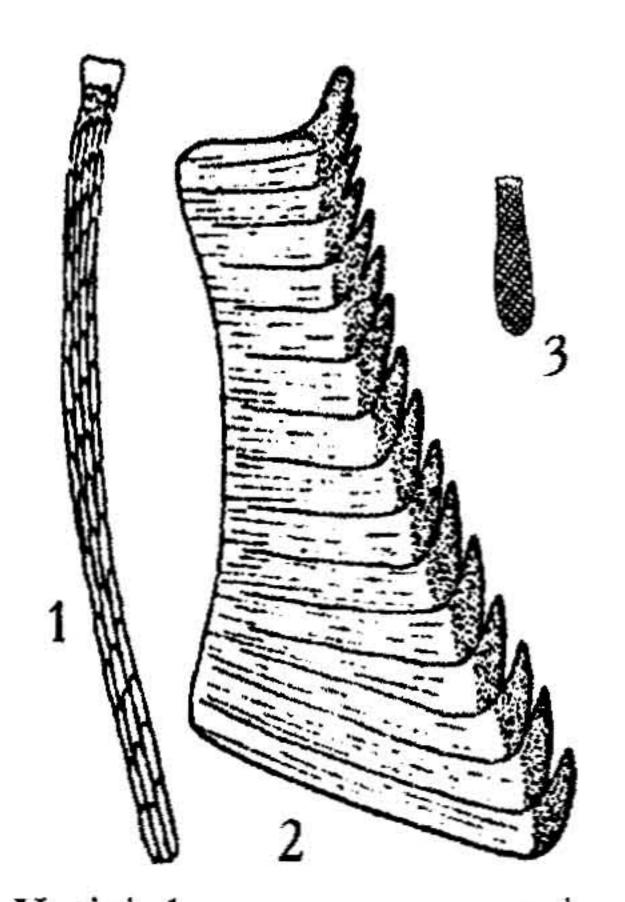
Нотохеты ТІЦС-2 представлены простыми волосовидными окаймленными щетинками с гладким или очень слабо зазубренным лезвием и их строение практически идентично у всех спирорбид.



Торакальные нотохеты. Воротничковые щетинки (1...3): 1 - с крыловидным придатком и поперечными рядами зубчиков; 2 — с крыловидным придатком и без поперечных рядов зубчиков; 3 — простая без поперечных рядов зубчиков; 4 — сопровождающая капиллярная волосовидная щетинка 1-го сегмента; 5 — простая волосовидная щетинка ТЩС-2...3; 6 — серповидная щетинка ТЩС-3 (1...3 — по Knight-Jones et al., 1979; 5,6 — по Knight-Jones, Fordy, 1978)



Абдоминальные нотохеты: 1 — геникулирующая щетинка с пяткой; 2 — капиллярная крючковидная щетинка



Uncini: 1 – торакальная uncinus в фас и профиль; 3 – абдоминальная uncinus (1 – по Knight-Jones, Fordy, 1978; 2 – по Knight-Jones, 1984)

У большинства видов нотохеты ТЩС-3 имеют такое же строение, но во многих таксонах к ним добавляются щетинки с зазубренным дистальным кончиком, называющиеся серповидными. И, по-видимому, только в роде *Paradexiospira* нотохеты ТЩС-3 представлены исключительно серповидными щетинками.

У видов с 4 и более ТЩС нотохеты на последующих сегментах, как правило, отсутствуют. У представителей рода *Paradexiospira* для крупных взрослых особей иногда отмечаются нотохеты на ТЩС-4, вероятно тоже серповидные.

Неврохеты на ТЩС появляются с ТЩС-2 и представлены поперечными рядами uncini (щетинки в виде небольших пластинок с многочисленными мелкими зубчиками с одной стороны). У спирорбид ряды uncini называются торусами. На ТЩС-2 и ТЩС-3 uncini имеются как с вогнутой, так и с выпуклой стороны тела у всех видов. Если черви имеют большее число ТЩС, то торакальные uncini на них имеются только с вогнутой стороны тела и собственно по ним и определяется количество этих сегментов. Торакальные uncini имеют довольно однообразное строение, но могут отличаться у разных таксонов ко-

личеством продольных рядов зубчиков (от 1-2 до 10 и более). Передний край uncini, как правило, прямой и ровный, но иногда может быть заостренный, зазубренный, с 3 или 2 зубцами и др.

Абдоминальные нотохеты представлены 1-2 (редко более) резко изогнутыми (**геникулирующими**) щетинками с зазубренным лезвием. Базальная часть лезвия может выступать за ось щетинки, образуя так называемую "пятку".

Различают 3 основных типа этих щетинок. 1) Так называемые "brush-type" – с очень коротким резко суживающимся лезвием и небольшим числом зубчиков (около 10). Эти щетинки типичны для представителей подсемейства Romanchellinae, не встречающемся в водах Арктики. 2) Щетинки с крупным широким лезвием, имеющим примерно одинаковую ширину по всей своей длине и резко сужающимся только в самом конце, никогда не имеют пятки. Такие щетинки являются отличительной особенностью подсемейства Januinae. 3) "Типичные" щетинки с лезвием средней длины, постепенно сужающиеся к своему концу и слегка напоминающие по форме вымпел. Встречаются у представителей остальных 4 подсемейств: Spirorbinae, Circeinae, Paralaeospirinae и Pileolariinae, как правило с пяткой.

Абдоминальные геникулирующие щетинки могут сопровождаться капиллярными крючковидными щетинками, иногда появляющимися только на самых последних сегментах абдомена.

Абдоминальные uncini имеют практически идентичное строение у всех спирорбид – они маленькие, относительно широкие, с многочисленными рядами очень мелких зубчиков и ровным или слегка закругленным передним краем. Наиболее крупные торусы лежат обычно в передней половине абдомена, но иногда в средней его части или даже в задней половине.

Uncini могут быть довольно симметрично распределены по обеим сторонам тела, как у Spirorbinae, Januinae и Pileolariinae, либо их распределение резко асимметрично, как у Circeinae, Paralaeospirinae и Romanchellinae. Во втором случае абдоминальные uncini на выпуклой стороне тела полностью отсутствуют либо представлены в небольшом количестве на 2-3 последних АЩС.

Оперкулюм. Детали строения оперкулюма очень важны при диагностике спирорбид на разных уровнях. В подсемействах, у которых инкубация эмбрионов связана с трубкой, строение оперкулюма остается практически неизменным на протяжении всей жизни. Он состоит обычно из плоской, вогнутой или выпуклой кальци-

дистальная пластинка оперкулюма

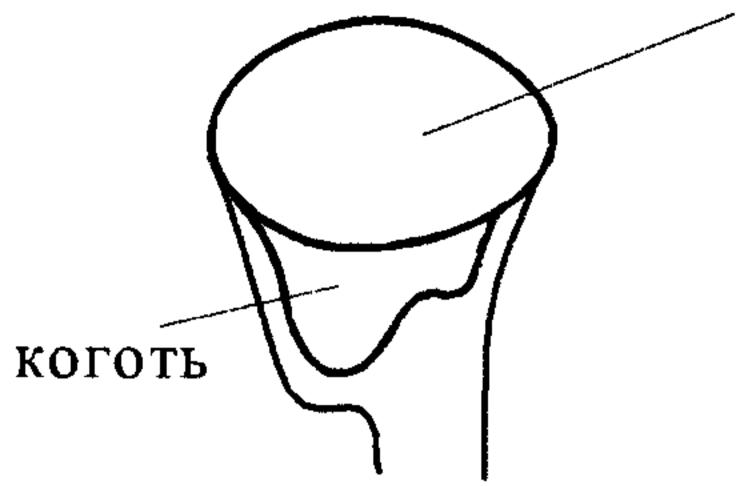
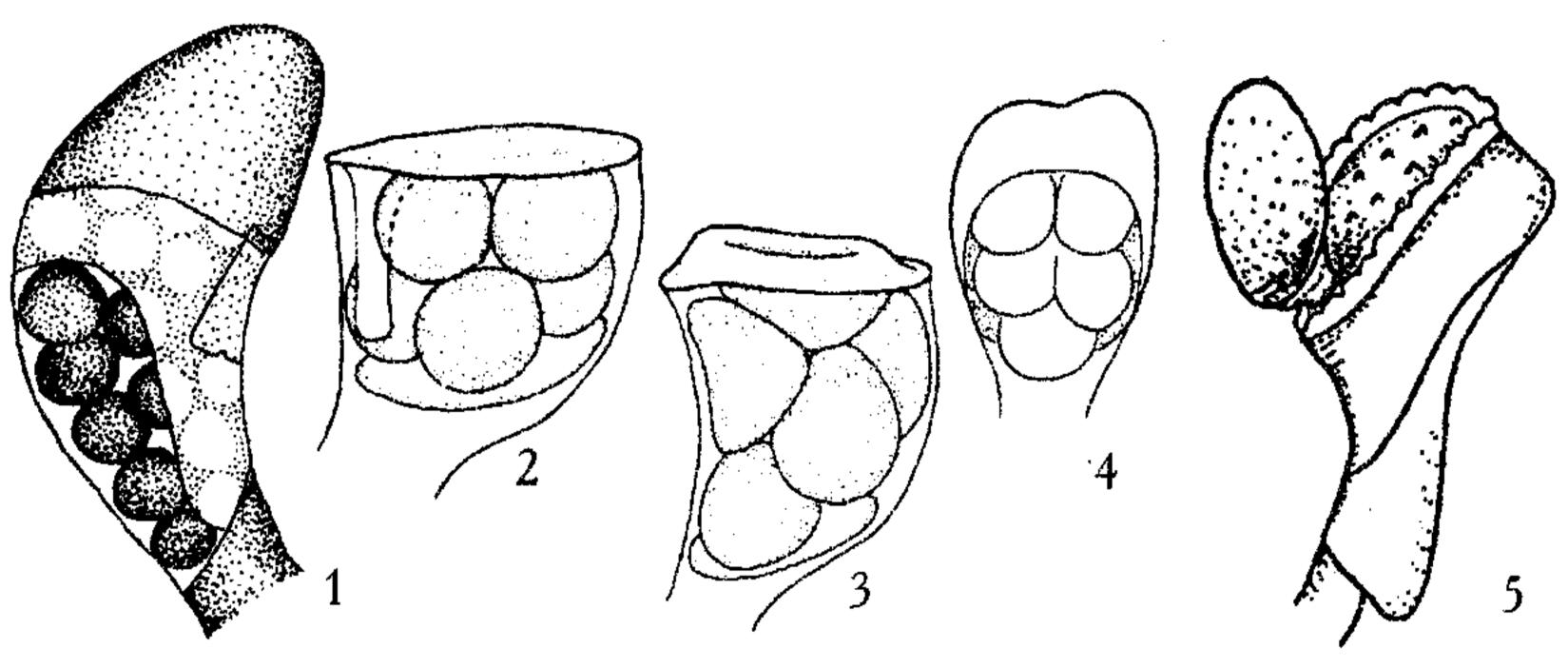


Схема строения оперкулюма видов, вынашивающих эмбрионы в трубке и первичного оперкулюма видов, инкубация эмбрионов у которых связана с оперкулюмом



Типы оперкулюма: 1 — дистальная пластинка первичного оперкулюма спаяна с дистальной частью выводковой камеры, а коготь с её боковой стенкой; 2 — дистальная пластинка первичного оперкулюма служит дистальной частью 1-й выводковой камеры, есть коготь; 3 — последующие камеры с эбрионами - дистальной пластинкой служит основание предыдущей выводковой камеры, когтя нет; 4 — зрелая выводковая камера с отделившимся первичным оперкулюмом; 5 — дистальная пластинка первичного оперкулюма прикреплена к выводковой камере кончиком когтя, выводковая камера с сумкой (1 — Виshiella (Jugaria) kofiadii; 2, 3 — Janua pagenstecheri по Knight-Jones et al., 1975; 4 — Pileolaria по Knight-Jones et al., 1979); 5 — Protoleodora gracilis)

нированной дистальной пластинки и ее выроста, именуемого когтем и направленного в сторону ножки оперкулюма. Форма когтя весьма разнообразна и часто видоспецифична. Виды с уклоняющимся от этого планом строения оперкулюма немногочисленны и в водах Арктики не встречаются.

У представителей же подсемейств Pileolariinae и Januinae строение оперкулюма в течение жизни меняется, что связано с формированием выводковой камеры. Оперкулюм, имеющийся у особей с несформированной выводковой камерой, называется "первичным" и основные черты его строения такие же, как и в остальных подсемействах. С развитием выводковой камеры строение оперкулюма сильно меняется, и план его строения может быть весьма разнооб-

разным. Поэтому в данном обзоре я останавливаюсь только на тех случаях, которые характерны для видов, отмеченных в Арктике. Подробнее о строении выводковых камер см. Knight-Jones, Thorp (1984).

Ріleolariinae. 1) У большей части родов первичный оперкулюм отделяется от выводковой камеры в самом начале или сразу по окончании процесса ее формирования. У рода *Pileolaria*, представитель которого отмечен в водах Арктики, выводковая камера в виде глубокого впячивания, полностью закрывающего эмбрионы и снабжённого порой, способной открываться и закрываться (у представителей других родов выводко-

вая камера может быть полностью или частично открытая). Дистальная часть выводковой камеры и отчасти ее боковая стенка со стороны, противоположной жаберной кроне, кальцинирована. Дистальная часть выпуклая или более-менее ровная, может нести различные выросты и иглы. В области поры и проксимально кальцинация отсутствует. 2) У рода Protoleodora первичный оперкулюм остается прикрепленным к дистальной части выводковой камеры, однако только кончиком своего когтя, и поэтому очень легко отделяется при слабом механическом воздействии. Выводковая камера также в виде глубокого впячивания, полностью закрывающего эмбрионы и снабжённого порой. Дистальная часть выводковой камеры вогнутая, кальцинированная, (может нести иглы или выросты), имеется также кальцинация боковой стенки камеры в виде довольно обширного болееменее треугольного поля со стороны, противоположной жаберной кроне. Со стороны, обращенной к жабрам, формируется тонкостенное выпячивание (сумка, карман) заходящее в фекальную бороздку торакса и предназначенное для увеличения объема камеры. Эта сумка особенно хорошо выражена у особей, вынашивающих эмбрионы, и может быть мало заметной у пустой выводковой камеры. 3) У представителей рода Bushiella выводковая камера тоже полностью закрыта и наиболее тесно ассоциирована с первичным оперкулюмом, который остается плотно к ней прикрепленным. Обычно дистальная пластинка первичного оперкулюма полностью спаяна с дистальной частью выводковой камеры, а коготь – с боковой стенкой камеры со стороны, обращенной наружу от жаберной кроны. У некоторых видов первичный оперкулюм прикрепляется только когтем к боковой стенке камеры (но очень прочно), так что между дистальной пластинкой первичного оперкулюма и дистальной частью выводковой камеры остается небольшое пространство. Дистальная часть выводковой камеры плоская, выпуклая или слегка вогнутая, кальцинированная, без шипиков и т.д. Обычно имеется кальцинация боковой стенки выводковой камеры в области прикрепления когтя.

Јапиіпае. Большинство видов имеют цилиндрическую выводковую камеру, однако, у единственного представителя подсемейства, отмеченного в водах Арктики, она конусовидная. Выводковая камера кутикулярная, со слабо кальцинированными прозрачными или полупрозрачными боковыми стенками. Дистальная ее часть плоская, слабо вогнутая или слабо выпуклая, кальцинированная и у самой первой сформировавшейся выводковой камеры представляет собой дистальную пластинку первичного оперкулюма, коготь которого спаян с боковой стенкой выводковой камеры. К моменту выхода эмбрионов выводковая камера отделяется от оперкулюма (или разрушаются ее боковые стенки). Дистальной частью следующей выводковой камеры становится базальная часть предыдущей, которая у подавляющего большинства видов уже не образует собственного когтя.

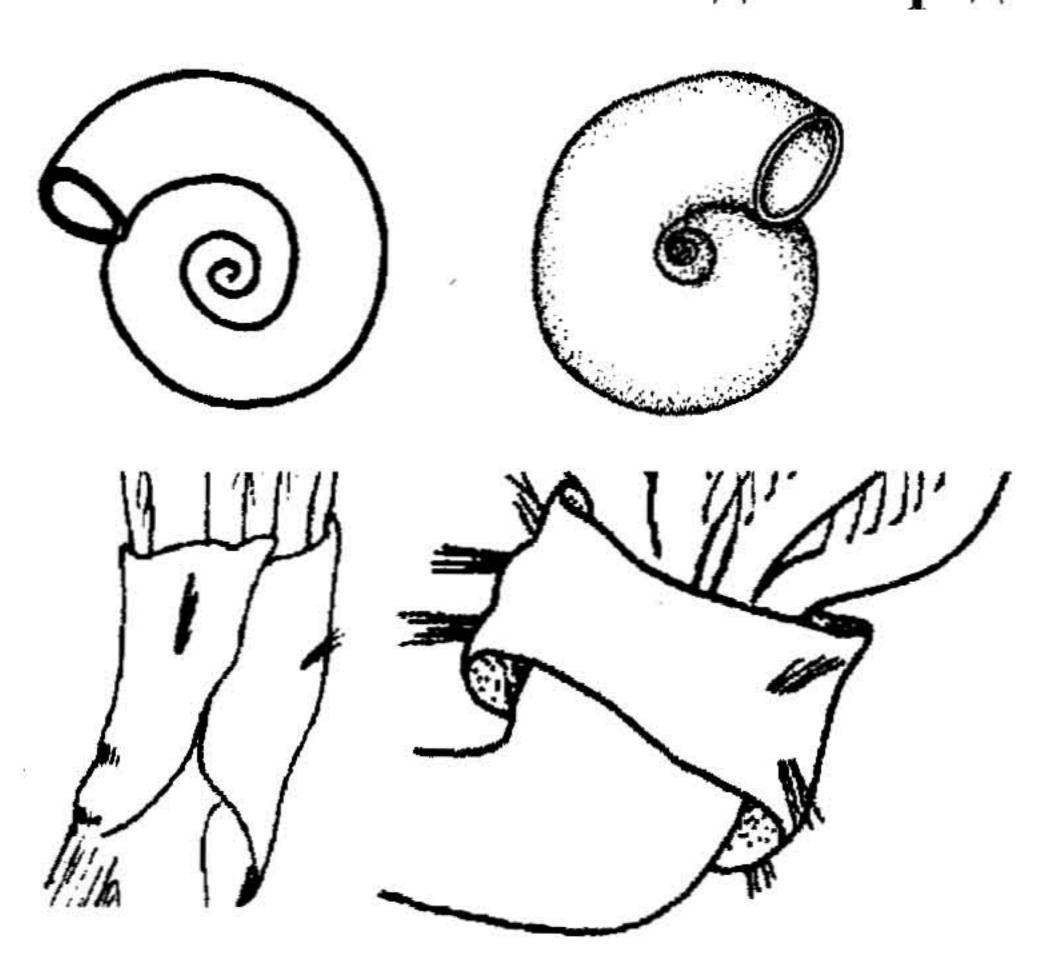
#### Методические замечания

- 1) Для определения направления закрученности трубки ее следует рассматривать "как есть", со стороны, противоположной субстрату. Некоторые исследователи начала середины прошлого века указывали направление закрученности оборотов при рассмотрении со стороны субстрата, что до сих пор иногда приводит к некоторой путанице и разночтениям при проведении таксономических исследований.
- 2) Для того, чтобы правильно определить число ТЩС, необходимо подсчитать количество рядов торакальных uncini непременно на вогнутой стороне тела и прибавить 1.
- 3) Для рассмотрения под бинокуляром деталей строения мягких частей тела (например, воротничка) сразу перед этим червей полезно на 1-2 секунды поместить в концентрированый раствор метиленовой синьки, малахитового зеленого или аналогичного красителя.
- 4) За эмбрионы, лежащие свободно в трубке, можно ошибочно принять зрелые ооциты, вышедшие туда самостоятельно или, скорее всего, из-за повреждений стенок абдомена в ходе препарирования трубки.
- 5) Для изучения щетинок необходимо приготовить тотальный препарат в глицерине, жидкости Фора или другой просветляющей среде. Червяка рекомендуется класть кверху стороной туловища, обращенной к субстрату. Строение щетинок следует, как правило, рассматривать при увеличении объектива не менее 40<sup>X</sup>. Весьма полезно использование фазового контраста.
- 6) При рассмотрении воротничковых щетинок желательно, чтобы они лежали строго латерально. В противном случае, если крыловидный придаток небольшой, с маленькими зубчиками, или пространство, отделяющее его от лезвия щетинки невелико, есть опасность принять такие щетинки за простые.
- 7) Зазубренная дистальная часть серповидных щетинок ТЩС-3 часто бывает оптически прозрачна и поэтому плохо различима. Кроме того, серповидных щетинок может быть всего 1-2 в пучке, или же их дистальная зазубренная часть может быть обломана. Поэтому существует возможность не заметить эти щетинки.

Примечания. Подсемейство Spirorbinae в рамках Serpulidae было установлено Chamberlin (1919). Позднее Pillai (1970) обосновал выделение его в ранг семейства, после чего автором семейства Spirorbidae неправомерно стали указывать Pillai. В настоящее время ряд исследователей следуют мнению Fitzhugh (1989), который на основе кладистического анализа считает выделение самостоятельного семейства Spirorbidae необоснованным, однако я не согласен с его подходом.

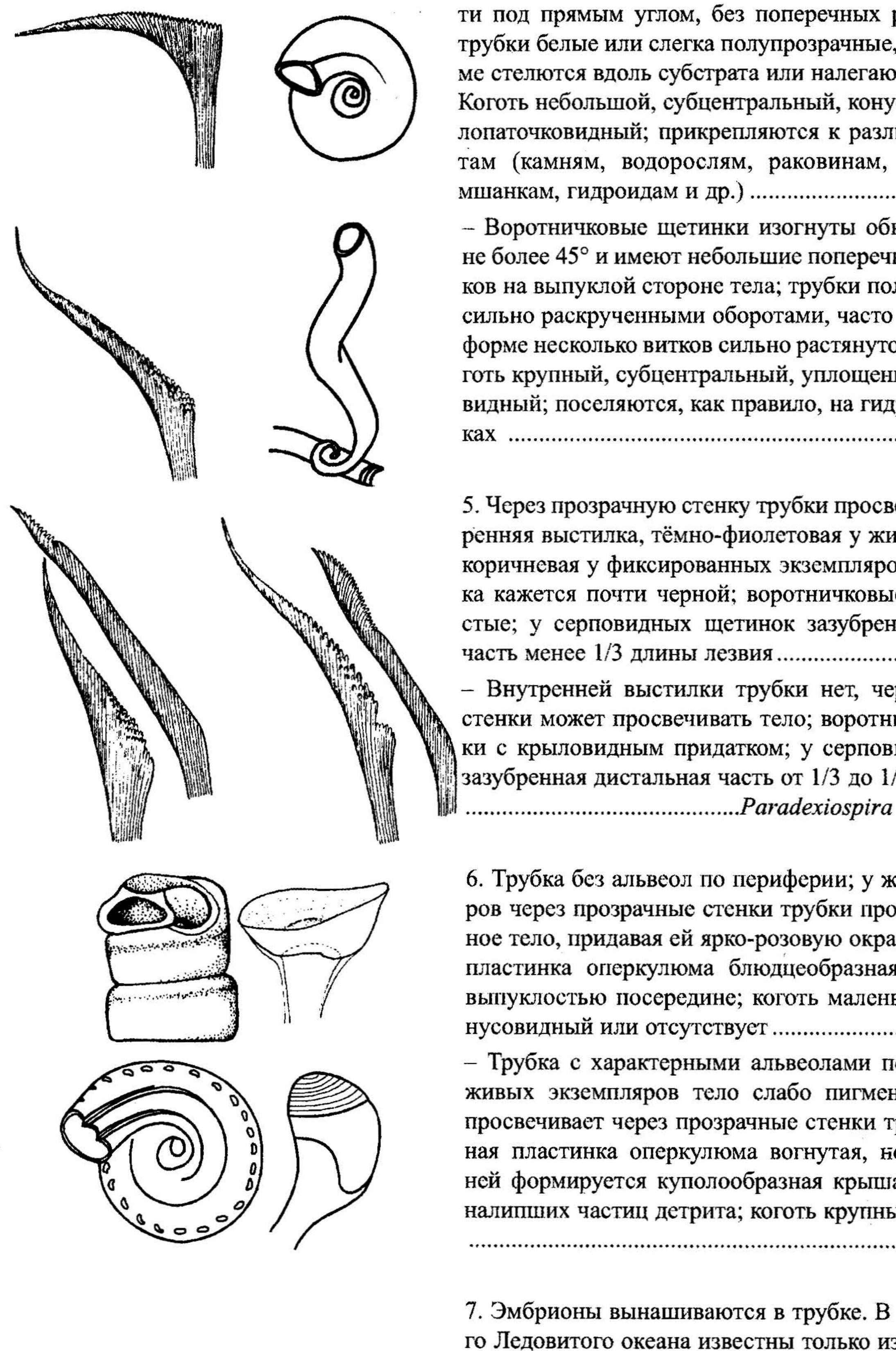
Имеется более 100 публикаций, в которых содержатся сведения о находках спирорбид в бассейне Северного Ледовитого океана. К сожалению, большинство из них сомнительны, особенно когда это касается таких часто цитируемых видов, как Spirorbis spirorbis, Circeis spirillum, Bushiella (Jugaria) granulatus. Поэтому в синонимию я как правило включаю только те работы, материал которых был мною ревизован (для отечественных публикаций) или у меня есть иные основания считать эти сведения достоверными. Кроме того, приводятся принципиальные синонимы и цитируются базовые работы по другим регионам.

## Ключ для определения видов семейства Spirorbidae



- 2. Эмбрионы вынашиваются в трубке, края воротничка свободные, абдоминальные щетинки обычного типа, постепенно сужающиеся к концу. Серповидные щетинки в третьей паре торакальных нотохет отсутствуют или имеются ...3
- Эмбрионы вынашиваются в оперкулюме, края воротничка спаяны, абдоминальные щетинки с крупным широким лезвием, резко сужающиеся к концу. Среди нотохет ТЩС-3 имеются серповидные щетинки

.....Janua pagenstecheri

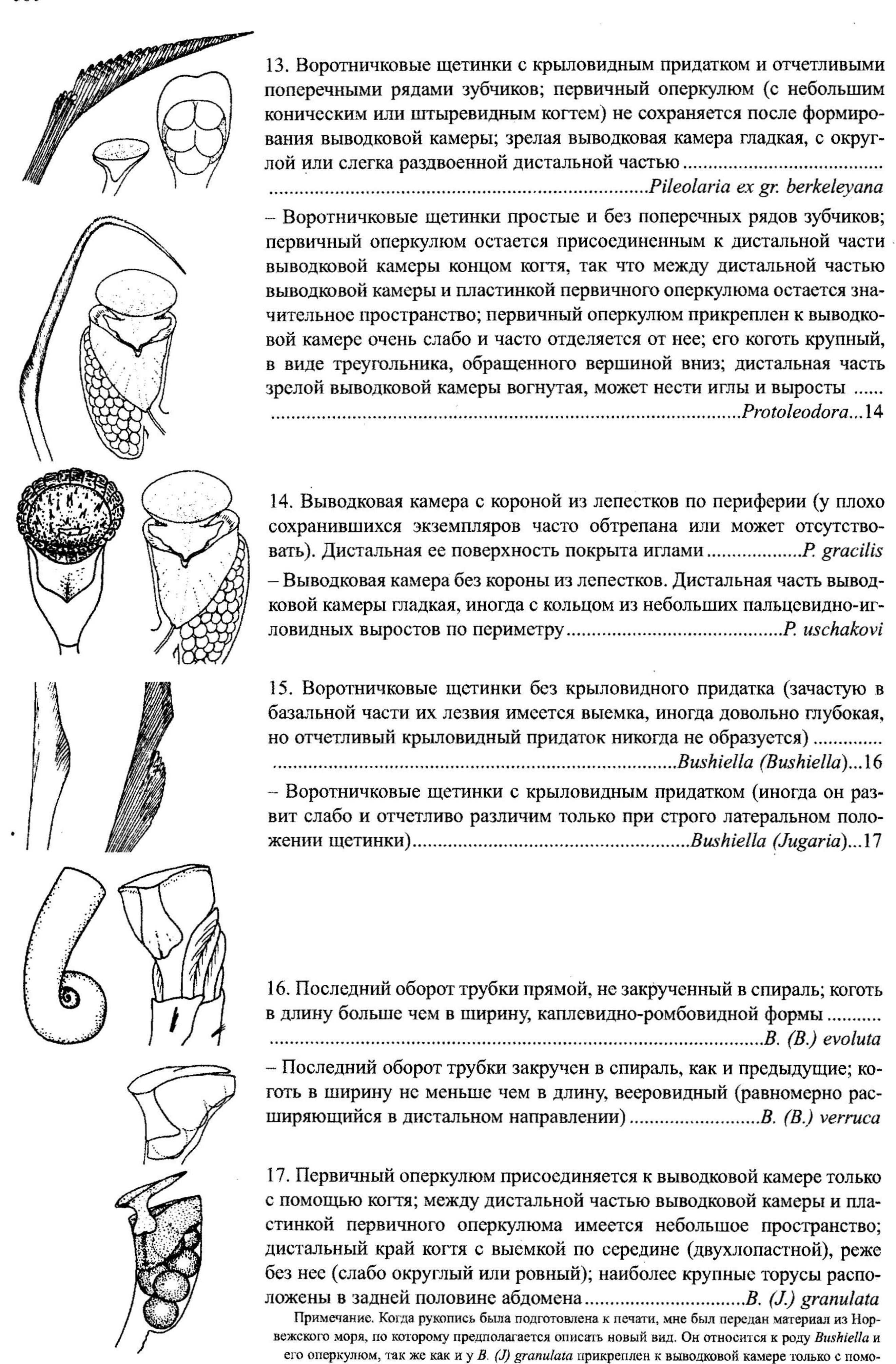


4. Воротничковые щетинки простые, резко изогнуты почти под прямым углом, без поперечных рядов зубчиков; трубки белые или слегка полупрозрачные, обороты в норме стелются вдоль субстрата или налегают друг на друга. Коготь небольшой, субцентральный, конусовидный, реже лопаточковидный; прикрепляются к различным субстратам (камням, водорослям, раковинам, ракообразным, - Воротничковые щетинки изогнуты обычно под углом не более 45° и имеют небольшие поперечные ряды зубчиков на выпуклой стороне тела; трубки полупрозрачные, с сильно раскрученными оборотами, часто напоминают по форме несколько витков сильно растянутой пружины. Коготь крупный, субцентральный, уплощенный, лопаточковидный; поселяются, как правило, на гидроидах и мшан-5. Через прозрачную стенку трубки просвечивает ее внутренняя выстилка, тёмно-фиолетовая у живых или темнокоричневая у фиксированных экземпляров, так что трубка кажется почти черной; воротничковые щетинки простые; у серповидных щетинок зазубренная дистальная - Внутренней выстилки трубки нет, через прозрачные стенки может просвечивать тело; воротничковые щетинки с крыловидным придатком; у серповидных щетинок зазубренная дистальная часть от 1/3 до 1/2 длины лезвия ......Paradexiospira (Spirorbides)...6 6. Трубка без альвеол по периферии; у живых экземпляров через прозрачные стенки трубки просвечивает красное тело, придавая ей ярко-розовую окраску; дистальная пластинка оперкулюма блюдцеобразная, с небольшой выпуклостью посередине; коготь маленький, узкий, конусовидный или отсутствует ......P.(S.) vitrea - Трубка с характерными альвеолами по периферии; у живых экземпляров тело слабо пигментировано и не просвечивает через прозрачные стенки трубки; дистальная пластинка оперкулюма вогнутая, но зачастую над ней формируется куполообразная крыша, состоящая из налипших частиц детрита; коготь крупный..... ......P.(S.) cancellata 7. Эмбрионы вынашиваются в трубке. В водах Северного Ледовитого океана известны только из Атлантического сектора Арктики, Белого и Баренцева морей...... 

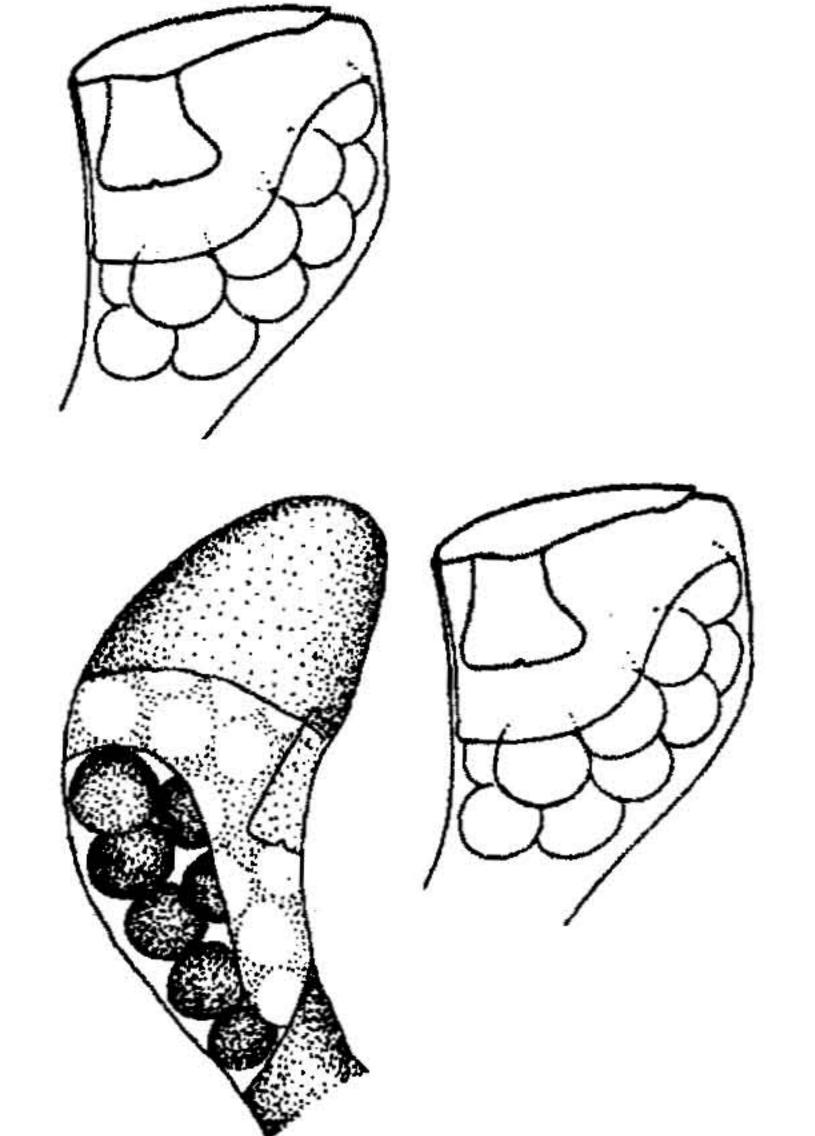
- Эмбрионы вынашиваются в оперкулюме. Встречаются

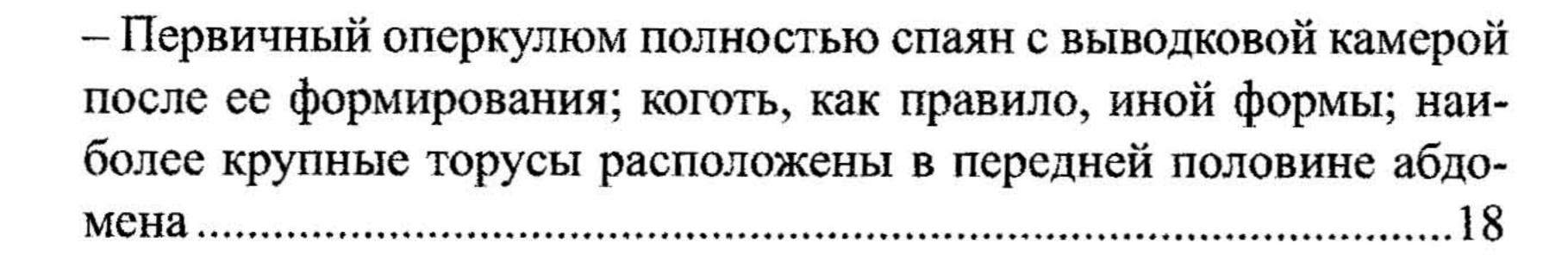
во всех районах Арктики......12

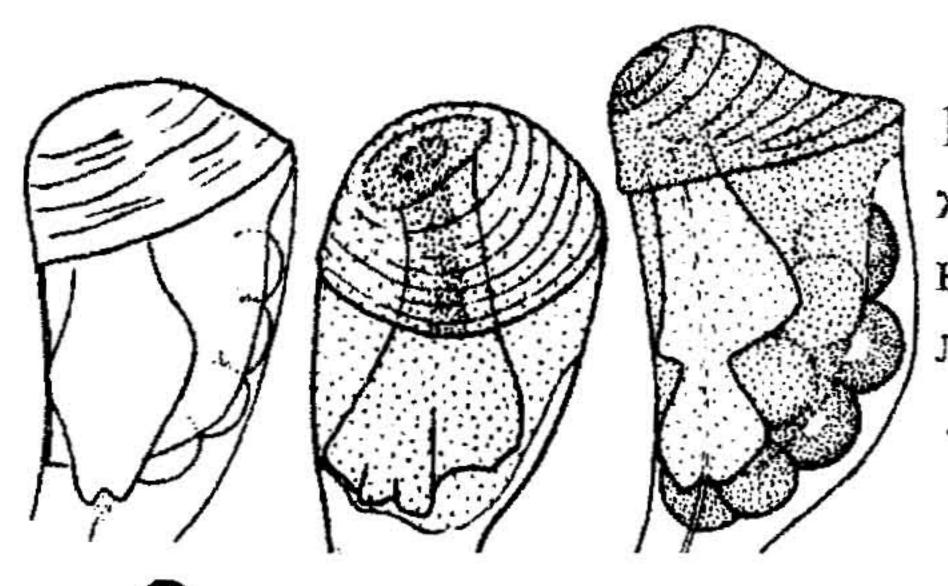
	8. Коготь крупный, длина его не менее ширины9  — Коготь небольшой, в виде узкой полоски, в ширину гораздо больше, чем в длину
	9. Дистальная часть когтя двухлопастная или плоская Трубка гладкая, без продольных гребней; селятся на водорослях
	— Дистальная часть когтя округлая; сам коготь неправильно-зубовидной формы. Трубка обычно с продольными гребнями, прикреплена, как правило, к камням и ракуше
The state of the s	10. Воротничок лишь слегка асимметричный; фронтальная сторона когтя у взрослых особей ровная. Селится почти исключительно на Corallina officinalis, редко на водорослях рода Chondrus
	11. Поселяется на фукусах, реже на других "мягких' водорослях; тело живых особей зеленовато-коричневое; пятка на абдоминальных нотохетах отсутствует
	12. Первичный оперкулюм не сохраняется после формирования выводковой камеры или же прикрепляется к ее дистальной части лишь кончиком когтя и легко отделяется



щью когтя, однако отличается его формой.

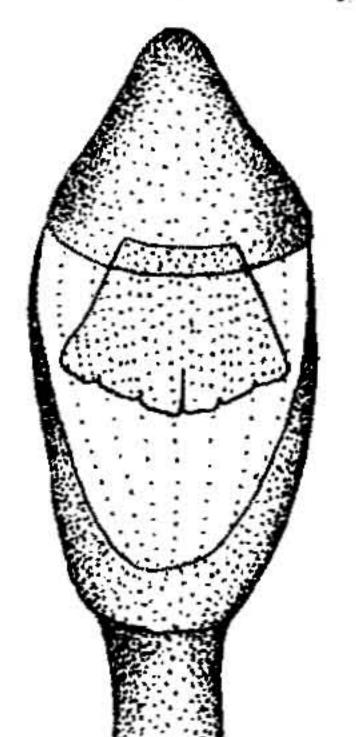






19. Коготь неправильно-ромбовидной формы, в дистальной сужающейся части когтя может быть перетяжка или выемка с одной из сторон ромба. Заселяет различные субстраты, в том числе и водоросли. На трубках полихет рода *Nothria* не встречен....

.....B. (J.) quadrangularis



# Circeinae Knight-Jones, 1978

Типовой род: Circeis Saint-Joseph, 1894.

Все эмбрионы соединены друг с другом и непосредственно прикреплены к внутренней поверхности трубки в задней ее части. Личинки без белых прикрепительных желез. Торакальные uncini с ровным передним краем и 3-15 (чаще 6) продольными рядами зубчиков. Абдоминальные uncini распределены асимметрично, на выпуклой стороне тела они появляются только в задней части абдомена. Наиболее крупные абдоминальные торусы расположены в передней половине тела на вогнутой стороне. Геникулирующие абдоминальные нотохеты с пяткой. Их лезвие не крупнее лезвия самых крупных воротничковых щетинок и сужается к терминальному концу постепенно. Сопровождающие абдоминальные капиллярные крючковидные нотохеты отсутствуют.

Подсемейство представлено родами Circeis и Paradexiospira.

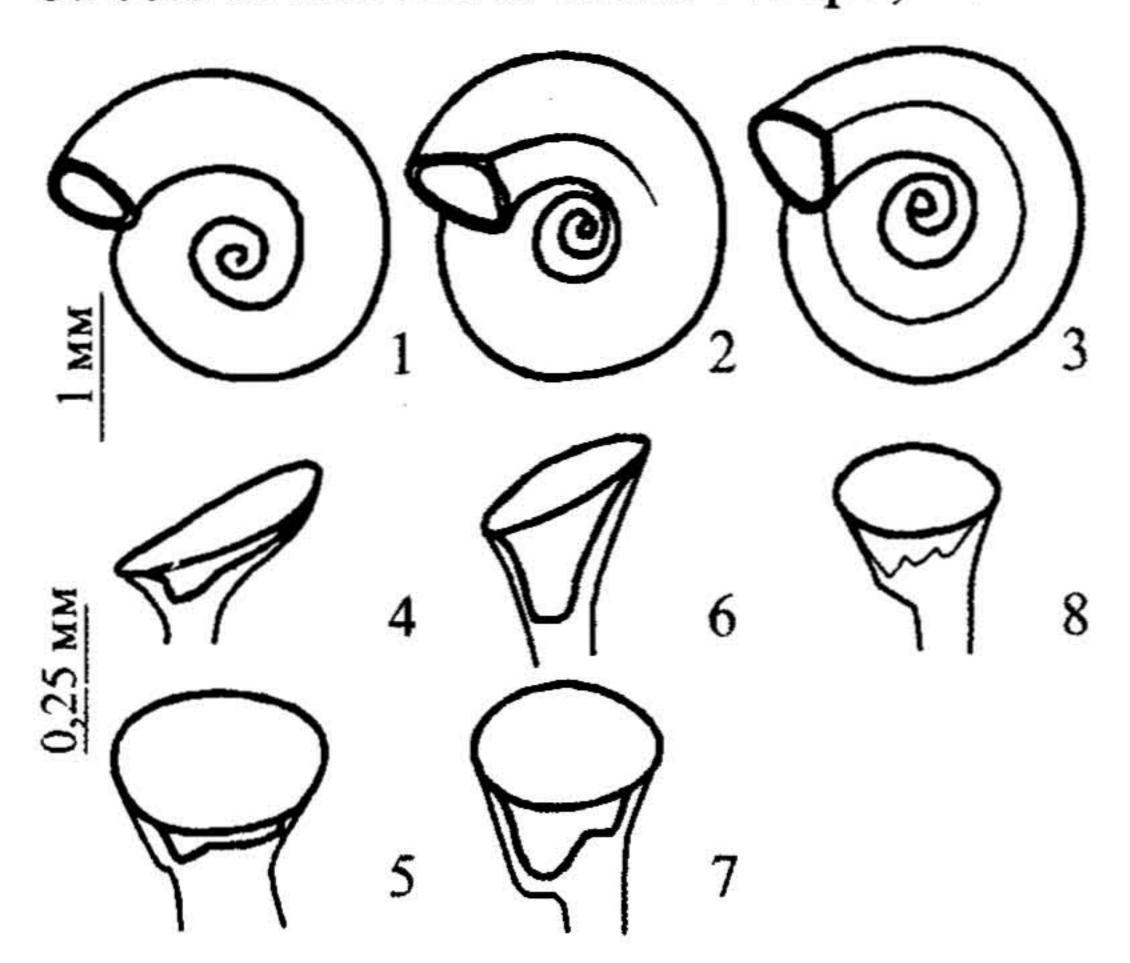
## Circeis Saint-Joseph, 1894

Типовой вид: Circeis armoricana Saint-Joseph, 1894.

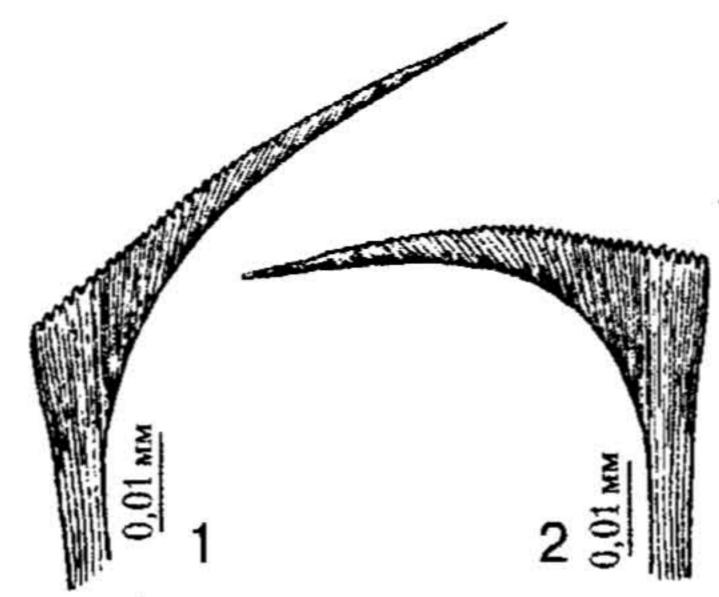
Трубки обычно правозакрученные. Края воротничка свободные. Воротничковые щетинки без крыловидного придатка, поперечные ряды зубчиков отсутствуют или слабо выражены. Серповидные щетинки на третьей паре нотоподий отсутствуют. 3 ТЩС.

Род представлен 6 видами, два из них отмечены в Северном Ледовитом океане.

#### Circeis armoricana Saint-Joseph, 1894



Сirceis armoricana: 1-3 – изменчивость развития продольного гребня на трубках; 4, 5 – наиболее типичный оперкулюм сбоку и спереди; 6, 7 – оперкулюм с крупным когтем; 8 – оперкулюм с зазубренным дистальным краем когтя, спереди (4...7 – по Knight-Jones, 1977)



Circeis armoricana, воротничковые щетинки: 1 -- с выпуклой стороны тела; 2 -- с вогнутой стороны (2 -- по Knight-Jones, 1979)

Circeis armoricana Saint-Joseph, 1894 p. 350, tabl. XIII, fig. 387; Knight-Jones, Knight-Jones, 1977: 468-470, fig. 5 A-C, E-M (non Circeis armoricana paguri: 470, fig. 5 D), (синонимия); Knight-Jones et al., 1979: 427-429, fig. 3 A (a-d), (синонимия); Knight-Jones et al., 1991: 2, fig. 2; Ржавский, 1989: 51-52, рис. 1 A (синонимия); 1992 a: 7-8 (синонимия); 1994: 100; Яковис, 1997: 40-41, рис. 3 a-г.

Spirorbis armoricana — Александров, 1981: 89, табл. XIII, рис. 1. Spirorbis spirillum: Зенкевич, 1925: 5; Закс in Гурьянова, Ушаков, 1928: 16 (рагтіт?); Анненкова, 1932: 189; Зацепин, 1948: 166, Таб. XXXIX, 21(рагтіт?); Стрельцов in Кузнецова, Зевина, 1967: 22; Денисенко, Савинов, 1984: 105; Сикорский, 1989: 60 (non Linne, 1758).

Spirorbis (Dexiospira) spirillum: Pettibone, 1954: 344-345 (non Linne, 1758). Circeis spirillum: Цетлин, 1985: 44, рис. 1 А-Ж (non Linne, 1758).

Трубка в норме правозакрученная, известны случаи нахождения левозакрученных особей (Knight-Jones et al., 1979). Она белая, непрозрачная или иногда слегка полупрозрачная, гладкая или с 1-3 продольными гребнями. Обороты трубки лежат в одной плоскости или налегают друг на друга, последний оборот может быть приподнят над субстратом. Диаметр домика до 2-2,5 мм. Оперкулюм со слегка вогнутой, реже плоской дистальной пластинкой. Коготь, как правило, небольшой, узкий, субцентральный, однако часто он бывает более крупный, уплощенный и напоминает коготь Circeis spirillum. Терминальный край когтя иногда может быть расщеплен на 2-3 лопасти. Воротничок со свободными краями, простирается до конца торакса, слабо асимметричный. Туловище и щупальца живых особей почти бесцветные, через эпителий просвечивают сосуды с зеленоватой кровью и красновато-коричневый желудок. Воротничковые щетинки геникулирующие, с вогнутой стороны тела изогнуты почти под прямым углом. Край их лезвия слабо зазубрен, поперечные ряды зубчиков отсутствуют. Имеются сопровождающие капиллярные волосовидные щетинки. Нотохеты ТЩС-2 и ТЩС-3 простые, волосовидные, с узким гладким лезвием, серповидных щетинок на третьем ТЩС нет. На обеих сторонах тела по 2 ряда торакальных uncini. Торакальные uncini с ровным передним краем. Наиболее крупные uncini, располо-

женные дорсально, имеют до 6 продольных рядов зубчиков, более мелкие 7-8. АЩС около 20. Абдоминальные нотохеты (как правило 2 в пучке), геникулирующие, с выраженной пяткой и зазубренным лезвием. Лезвие самых крупных из них не длиннее лезвия самых больших воротничковых щетинок. Абдоминальные торусы полностью представлены только на вогнутой стороне тела, наиболее крупные (до 25 uncini) в передней половине абдомена. На выпуклой стороне тела они отсутствуют или имеются в зачаточном состоянии на последних сегментах.

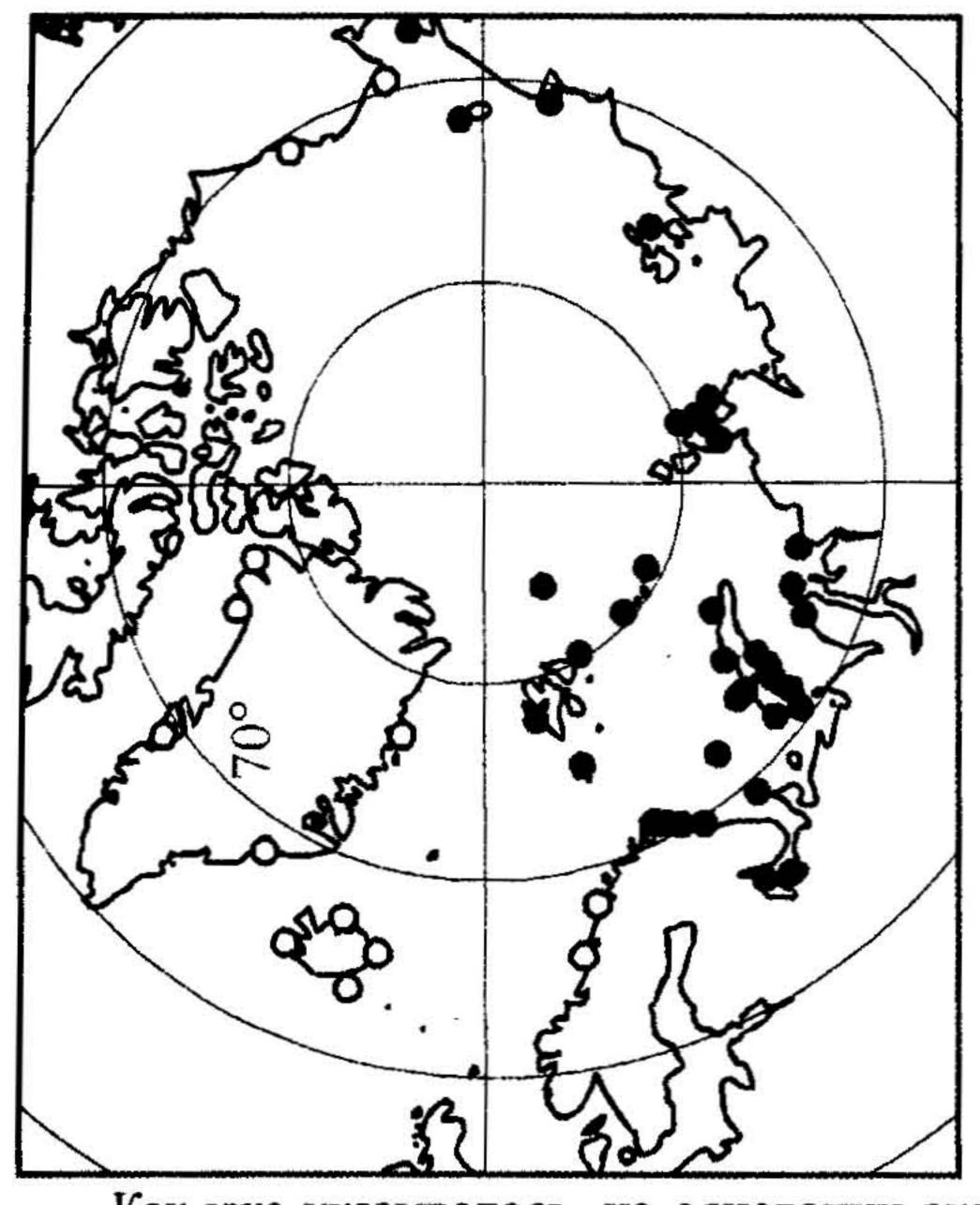
Примечания. Многие исследователи длительное время считали "armoricana" младшим синонимом "spirillum" и большая часть материала, определенного как "spirillum" в действительности относится к настоящему виду. К сожалению, материал, определенный многими отечественными и зарубежными исследователями не сохранился, но, судя по субстрату, к которому были прикреплены трубки (камни, водоросли, ракообразные, моллюски), он, скорее всего, также относится к С. armoricana (см. Knight-Jones, Knight-Jones, 1977; Knight-Jones et al., 1979; Ржавский, 1989; 1992 а).

Виды очень близки, но надежно отличаются строением воротничковых щетинок выпуклой стороны тела, а также строением трубки и оперкулюма. Обычно хорошо отличаются по заселяемым субстратам.

По строению щетинок, тела, трубки и экологии *C. armoricana* идентичен недавно описанному *Circeis gurjanovae* Rzhavsky, 1992 из Северной Пацифики (Ржавский, 1992 а), однако последний резко выделяется строением оперкулюма: выпуклой дистальной частью, массивным когтем, асимметричной мембраной, прикрывающей дистальную пластинку.

В Северной Атлантике было выделено три подвида *С. armoricana* (Knight-Jones E.W et al, 1975; Knight-Jones, Knight-Jones, 1977), практически не отличающихся по морфологии взрослых особей, но отличимых количеством и расположением пар глаз у личинок и экологией. Это *С. a. armoricana*, ассоциированный с омарами и лангустами; *С. a. fragilis* – с ламинарией и другими водорослями; *С. a. paguri* – с раком-отшельником *Eupagurus bernchardus*. Позднее последний был признан валидным видом *Circeis paguri* Knight-Jones, Knight-Jones, 1977(см. Al-Ogily, Knight-Jones, 1981). Однако те же авторы (Knight-Jones et al., 1979), описывая фауну спирорбид тихоокеанского побережья Америки, не выделяют какие-либо подвиды, а среди заселяемых субстратов указывают также различных декапод, раковины, трубки серпулид и др. Проведенные мною исследования у побережья Восточной Камчатки (Ржавский, Бритаев, 1988) не позволяют говорить о существовании в этом регионе самостоятельного вида (или подвида *С. armoricana*), ассоциированного только с раками-отшельниками. Я не подвергаю здесь сомнению валидность *С. радигі* и полагаю, что возможно при более специальном исследовании выявится сборный характер вида *С. armoricana*. Однако в настоящее время просмотренный мною общирный материал из морей России от Японского до Баренцева моря показал, что во всех регионах данный вид заселяет самые разнообразные субстраты, связь между заселяемым субстратом и морфологией взрослых особей не обнаружена, а морфология личинок не исследовалась. Поэтому все просмотренные мною экземпляры я отношу к *С. armoricana* sensu lato не зависимо от региона и заселяемого субстрата.

Распространение. Аркто-атланто-тихоокеанский шельфовый вид. В Северном Ледовитом океане отмечен мною в Гренландском, Баренцевом, Белом, Карском морях, море Лаптевых, Восточно-Сибирском и



Чукотском морях, в центральной части Арктики. По литературным данным (см. Knight-Jones, Knight-Jones, 1977; Knight-Jones et al., 1979; 1991) известен также у м. Барроу, побережья Норвегии, Гренландии, Исландии. В северной Пацифике спускается на юг до зал. Посьета (Россия), о-вов Окинава (Япония) и Акапулько (Мексика), в северной Атлантике до побережья Бретани (Франция) и Новой Шотландии (Канада).

Экология и биология. Самый массовый и обычный вид в бореальных и арктических водах. Встречается на глубинах от 0 до 271 м (чаще 0-50 м). Поселяется на различных водорослях (Laminaria, Fucus, Neoptilota, Analipus, Odonthalia и др.), камнях, зостере, битой ракуше, раковинах живых моллюсков, домиках балянусов, трубках серпулид, различных декаподах, искусственных субстратах и пр. Изредка поселяется на мшанках и гидроидах. Часто образует смешанные поселения со многими видами, в Арктике это Bushiella (Jugaria) quadrangularis, B.(J.) similis, B.(B.) evoluta, Paradexiospira (Spirorbides) vitrea, Protoleodora uschakovi.

Как уже указывалось, на основании экологических наблюдений в северо-восточной части Атлантики в итоге было выделено 2 подвида *С. armoricana* (Knight-Jones E.W. et al., 1975; Knight-Jones, Knight-Jones, 1977; Al-Ogily, Knight-Jones, 1981). Автором у побережья Восточной Камчатки изучались закономерности заселения этим видом двух видов раков-отшельников (Ржавский, Бритаев, 1988). По нашим же данным время размножения *С. armoricana* здесь приходится в основном на апрель-сентябрь, однако эмбрионы у отдельных особей встречаются в течение всего года.

В Японском море *С. armoricana* размножается круглый год, однако если в летнее время почти все взрослые особи вынашивают эмбрионы в трубке, то зимой их число снижается до 20% (Ивин и др., 1990).

В работах Ошуркова (Ошурков, 1985 и др.) отмечено, что при оседании на экспериментальные пластины личинки этого вида предпочитают их нижнюю или боковые стороны.

Данные Полянского (1951) об устойчивости "spirillum" к факторам внешней среды, скорее всего, относятся к С. armoricana.

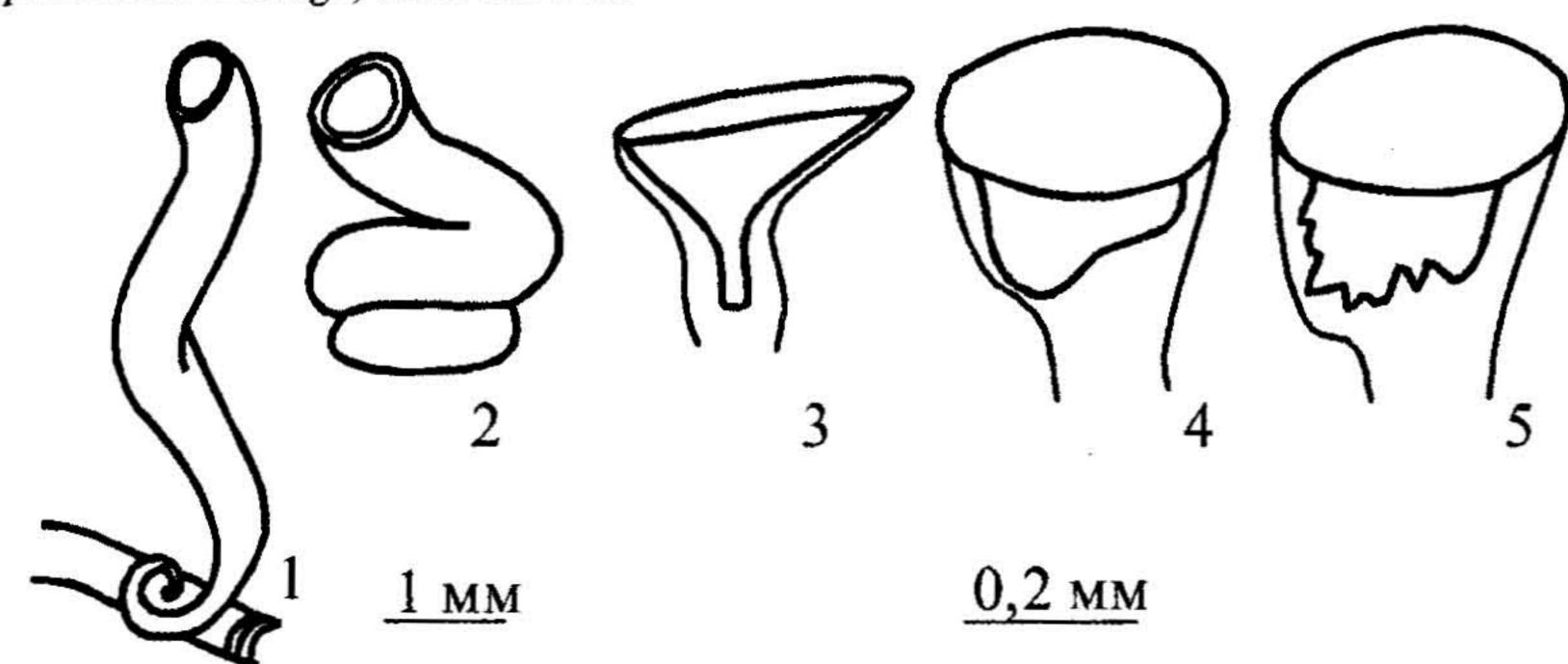
Материал. 154 пробы (более 5 000 экз.) из коллекций ЗИН, ЗММУ, ММБИ, КИЭП.

#### Circeis spirillum (Linne, 1758)

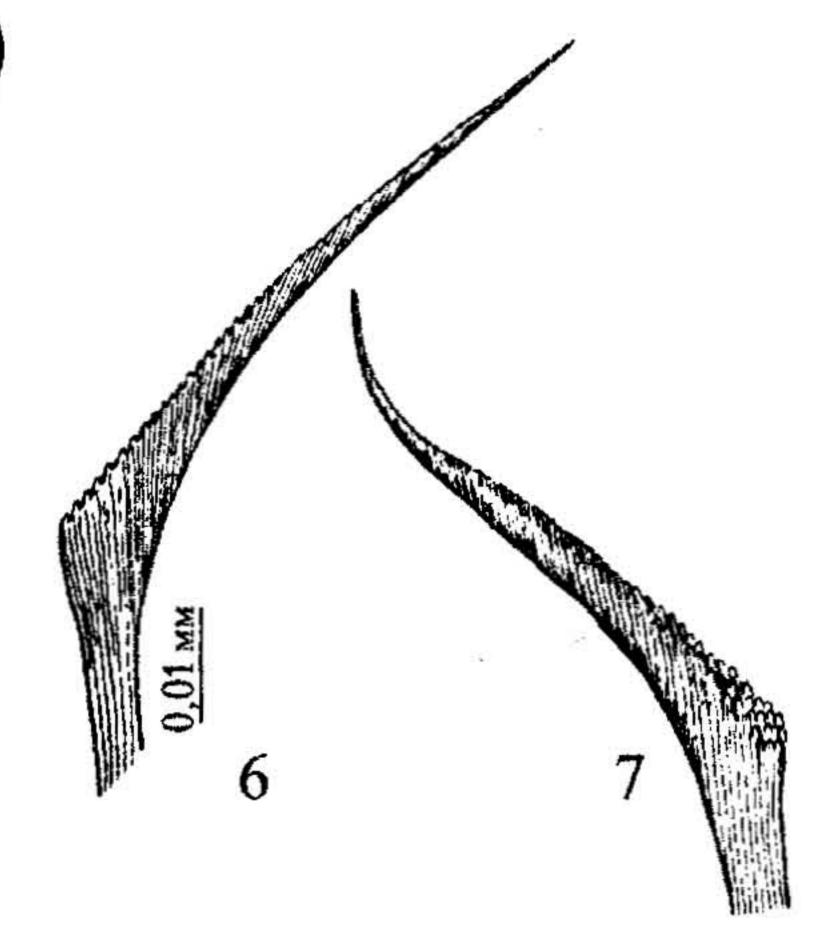
Serpula spirillum Linne, 1758: 786; 1767: 1264.

Spirorbis spirillum - Анненкова, 1952: 137 (partim?); Александров, 1981: 89, табл. XIII, рис. 2.

Circeis spirillum – Knight-Jones, Knight-Jones, 1977: 471, fig. 5 N-U (синонимия); Knight-Jones et al., 1979: 429, fig. 3 В (а-d) (синонимия); 1991: 192, fig. 2; Ржавский, 1989: 53, рис. 1 Б (синонимия); 1992 б: 8 (синонимия); 1994: 100; Яковис, 1997: 41-42, рис. 4 а-г. Serpula lucida: Montagu, 1803: 515-516.



Circeis spirillum: 1, 2 — трубка (1 — типичная, с раскрученными оборотами); 3, 4 — типичный оперкулюм сбоку и спереди; 5 — оперкулюм с зазубренным дистальным краем когтя, спереди; 6, 7 — воротничковые щетинки: 6 — с вогнутой стороны тела; 7 — с выпуклой стороны (3...5 по Knight-Jones, Knight-Jones, 1977; 7 — по Knight-Jones, 1979)



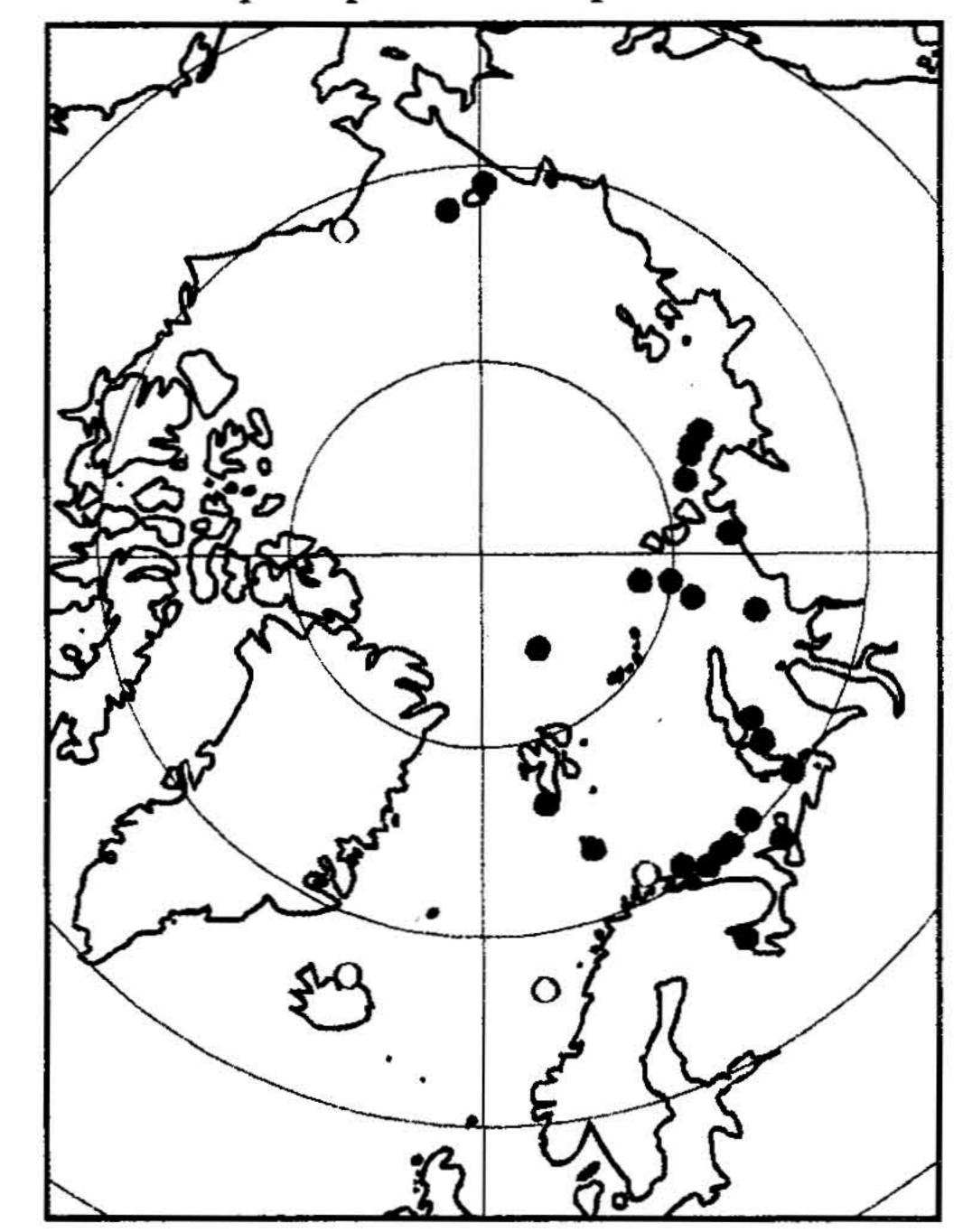
Трубка правозакрученная, фарфоровидная, полупрозрачная, без продольных гребней. Обороты трубки, кроме первого, в норме приподняты над субстратом и сильно раскручены, так что трубка по форме напоминает несколько сильно растянутых оборотов пружины. Длина тела взрослых особей относительно короткая по сравнению с трубкой. Оперкулюм со слегка вогнутой дистальной пластинкой и крупным плоским субцентральным когтем. Терминальный его край обычно гладкий, редко зазубренный. Воротничок со свободными краями, простирается до конца торакса, слабо асимметричный. Туловище и щупальца живых особей почти бесцветные, эпителий просвечивают сосуды с зеленоватой кровью и красновато-коричневый желудок. Воротничковые

щетинки на выпуклой стороне тела слегка изогнуты и несут небольшие поперечные ряды зубчиков в базальной части. Воротничковые щетинки с вогнутой стороны тела, как правило, загнуты сильнее, но не под прямым углом и не имеют поперечных рядов зубчиков, напоминая по строению щетинки C. armoricana и других представителей рода. Имеются сопровождающие капиллярные волосовидные щетинки. Нотохеты 2-го и 3-го торакальных сегментов простые, волосовидные, с узким гладким лезвием, серповидных щетинок на ТЩС-3 нет. На обеих сторонах тела по 2 ряда торакальных uncini. Торакальные uncini с ровным передним краем. Наиболее крупные uncini, расположенные дорсально, имеют до 6 продольных рядов зубчиков, более мелкие 7-8. АЩС около 20. Абдоминальные нотохеты (как правило 2 в пучке) геникулирующие, с выраженной пяткой и зазубренным лезвием. Лезвие самых крупных из них не длиннее лезвия самых больших воротничковых щетинок. Абдоминальные торусы полностью представлены только на вогнутой стороне тела, наиболее крупные (до 25 uncini) в передней половине абдомена. На выпуклой стороне тела они отсутствуют или имеются в зачаточном состоянии на последних сегментах.

Примечания. Лишь небольшая часть материала, определенная предшествующими исследователями как "spirillum" в действительности относится к этому виду. Обычно это экземпляры, описываемые как "spirillum var. ascendens". Основная же часть материала представлена С. armoricana и иногда другими видами. Сборы многих исследователей не сохранились, но, судя по субстрату, они, скорее всего также относятся к С. armoricana (см. Knight-Jones, Knight-Jones, 1977; Ржавский, 1989; 1992 б) или об их принадлежности (Голиков et al., 1985; 1990; Аверинцев, 1990) ничего сказать нельзя. Рисунки, приводимые Зацепиным (1948), соответствуют С. armoricana.

Вид хорошо отличается от большинства представителей рода слабо изогнутыми воротничковыми щетинками с поперечными рядами зубчиков с выпуклой стороны тела. Такие же щетинки имеет только Circeis oshurkovi Rzhavsky, 1998, описанный недавно из Северной Пацифики (Rzhavsky, 1998), но хорошо отличающийся выпуклой дистальной частью оперкулюма и строением когтя. Кроме того, С. spirillum обычно легко отличить по спирально раскрученной полупрозрачной трубке, а также по заселяемому субстрату.

Распространение. Аркто-атланто-тихоокеанский шельфовый вид. По моим данным в Северном Ле-



довитом океане обитает в Гренландском, Баренцевом, Белом, Карском морях, море Лаптевых, Чукотском море и центральном секторе Арктики. По литературным данным (Knight-Jones et al, 1979; 1991) известен также в Норвежском море и у м. Барроу (Аляска). В Северной Пацифике граница распространения достигает, по крайней мере, юга Приморского края (Россия), о. Хонсю (Япония) и Калифорнии (США). У европейского побережья Атлантики спускается на юг до Бретани (Франция), а у американского отмечен пока только у берегов Новой Шотландии (Канада).

Экология и биология. Животные поселяются, как правило, на различных видах гидроидов и мшанок, что хорошо отличает их от остальных представителей рода. Как исключение мною в Японском море было найдено несколько ювенильных экземпляров на биссусе мидии Грэя, а по сообщению Яковиса (1997) этот вид в Белом море встречается также на красной водоросли Ptilota, эпибиоз которой вообще сильно отличается от эпибиоза остальных водорослей, но аналогичен таковому мшанок. Правда, С. armoricana тоже иногда поселяется на мшанках и гидроидах, но не совместно с C. spirillum. Кроме того, C. spirillum никогда не заселяет камни, ракообразных, ра-

ковины, фукусы, ламинариевые водоросли и прочие субстраты, характерных для остальных представителей рода Circeis. Черви встречены на глубинах от 0 до 550 м, но наиболее обычны на глубине 50-100 м. В Северной Пацифике образует смешанные поселения с Bushiella (Jugaria) acuticostalis, B. (J.) quadrangularis и Neodexiospira alveolata.

Сведения о размножении "spirillum" и его устойчивости к абиотическим факторам (Полянский, 1951; Bergan, 1953; Potswald, 1967) относятся, скорее всего, к С. armoricana. Материал. 60 проб (около 1 000 экз.) из коллекций ЗИН, ЗММУ, ММБИ, КИЭП.

# Paradexiospira Caullery, Mesnil, 1897. Типовой вид: Spirorbis violaceus Levinsen, 1883.

Трубки в норме правозакрученные. Края воротничка свободные. Воротничковые щетинки с крыловидным придатком или без него, с отчетливыми поперечными рядами зубчиков. В нотоподиях ТЩС-3 только серповидные щетинки. 4 ТЩС.

Представлен двумя подродами, все известные представители которых встречаются в Арктике.

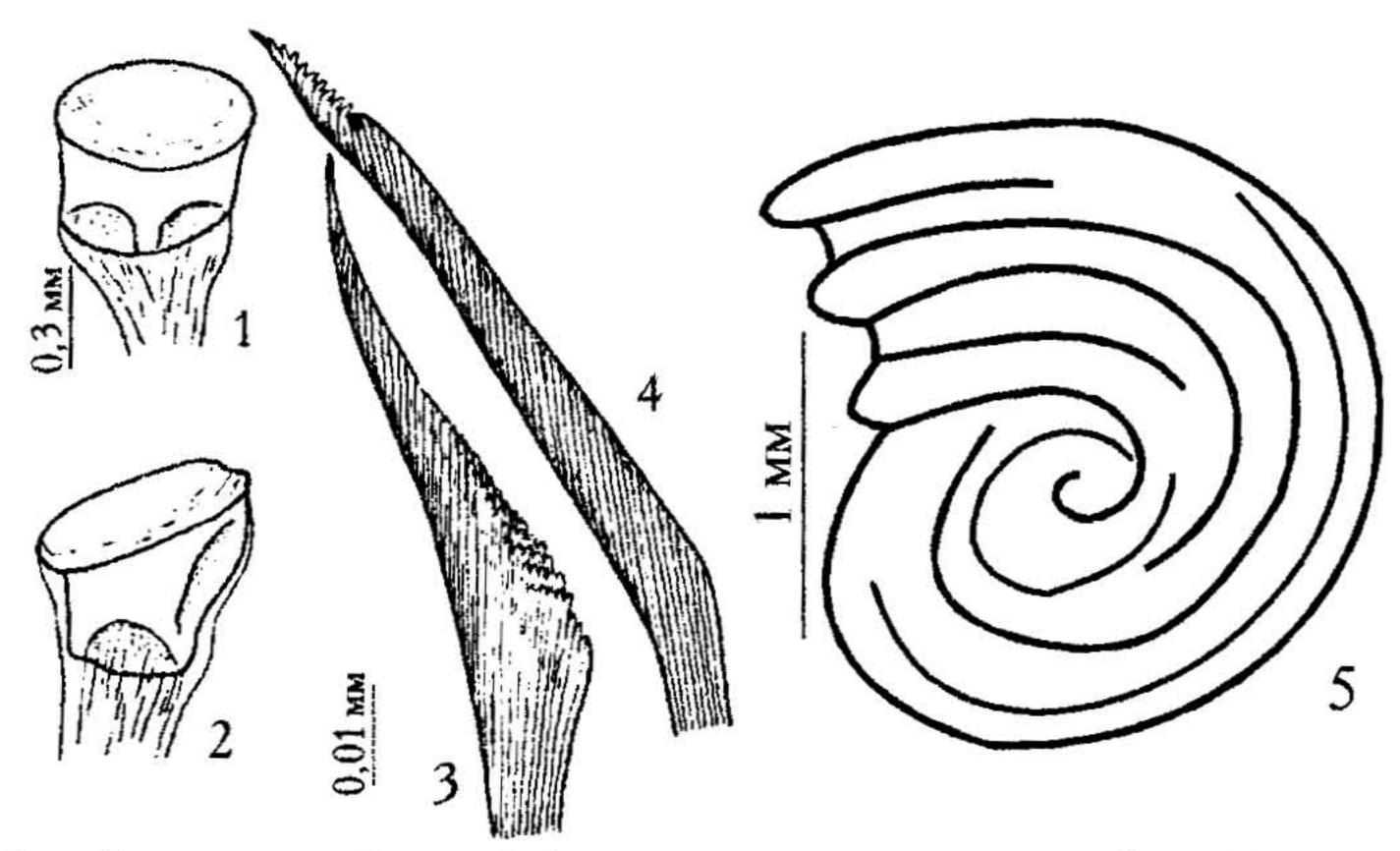
# Paradexiospira (Paradexiospira) Caullery, Mesnil, 1897.

Типовой вид: Spirorbis violacea Levinsen, 1883.

Воротничковые щетинки без крыловидного придатка.

Подрод представлен единственным видом, встречающимся в Северном Ледовитом океане.

#### Paradexiospira (Paradexiospira) violacea (Levinsen, 1883)



Paradexiospira violacea: 1, 2 – оперкулюм, спереди и сбоку; 3 – воротничковая и серповидная щетинки; 4 – трубка (1...3 – по Knight-Jones et al., 1979)

Spirorbis violaceus Levinsen, 1883: 209-210; Augener, 1928, s. 816; 1929, s. 32;: Зацепин, 1948: 166, Таб. XXXIX, 22; Анненкова, 1952: 137; Денисенко, Савинов, 1984: 105.

Spirorbis (Paradexiospira) violaceus - Bergan, 1953 5: 40-41, fig. 5 a-b.

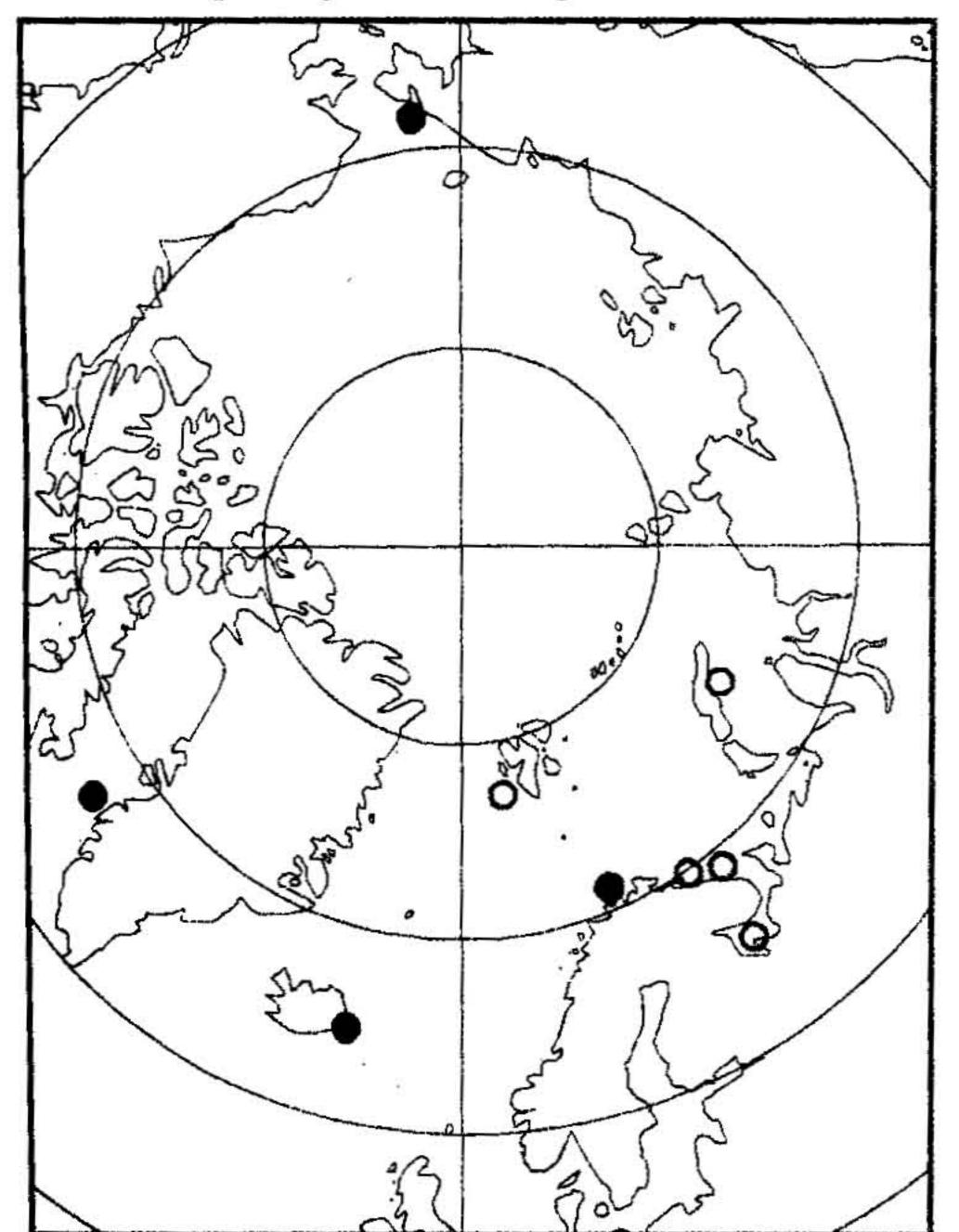
Paradexiospira (Paradexiospira) violacea — Knight-Jones et al., 1979: 429-430, fig. 3 С (а-е) (синонимия); Ржавский, 1989: 53, рис. 1 Г, 2 Г (синонимия); 1992 а: 9; 1994: 101; Яковис, 1997: 43-44, рис. 5 а-г.

Paradexiospira violacea - Knight-Jones et al., 1991:192, fig. 2.

Трубка планоспиральная, правозакрученная, толстостенная, прочная, стекловидная. Имеется 2-3 отчетливых продольных гребня. Через прозрачные стенки трубки просвечивает внутренняя выстилка трубки — тёмно-фиолетовая у живых и темно-коричневая у фиксированных экземпляров. Диаметр домика до 3,5

мм. Оперкулюм с плоской или слегка выпуклой дистальной пластинкой. Коготь крупный, массивный, с двумя отчетливыми выемками. Воротничок со свободными краями, простирается до конца торакса, слабо асимметричный. Воротничковые щетинки слегка изогнуты, с поперечными рядами зубчиков. Крыловидного придатка нет, однако иногда в базальной части лезвия может иметься небольшая выемка. Есть сопровождающие капиллярные волосовидные щетинки. Нотохеты СТ-3 только серповидные, их зубчики по сравнению с представителями других родов крупные, отчетливые. Зазубренная дистальная часть серповидных щетинок невелика и составляет менее 1/3 длины лезвия. На вогнутой стороне тела 3 ряда торакальных ипсіпі, на выпуклой — 2. Они широкие, с ровным передним краем и большим числом (до 15) продольных рядов зубчиков. Геникулирующие абдоминальные нотохеты с хорошо выраженной пяткой и грубо зазубренным лезвием. Абдоминальные ипсіпі обычного строения — небольшие, с ровным передним краем и многочисленными продольными рядами зубчиков, с выпуклой стороны тела отсутствуют или имеются только на последних сегментах.

Распространение. Аркто-тихоокеанский шельфовый вид. По моим данным в Северном Ледовитом океане



встречается в Гренландском, Баренцевом, Белом, Карском и Чукотском морях. По литературным данным (Levinsen, 1883; Augener, 1928; 1929; Bergan, 1953; Knight-Jones et al., 1979) известен с побережья Гренландии (море Баффина), Норвегии, Исландии. В Северной Пацифике у азиатского побережья опускается на юг до Северных Курил (Россия), а у американского отмечен только возле Аляски (США). В Северной Атлантике указан лишь для побережья Ньюфаундленда (Канада).

Экология и биология. Животные встречаются на глубине от 0 до 130 м, чаще от 5 до 50 м. Поселяются на твердых субстратах: камнях, ракуше, балянусах, трубках Serpulidae, раковинах живых моллюсков и брахиопод; иногда на мшанках. Часто образует совместные поселения с Bushiella (Jugaria) quadrangularis, а также с Paradexiospira (Spirorbides) vitrea, P. (S.) сапсевата и некоторыми другими видами.

Примечания. Этот вид неоднократно отмечался отечественными исследователями в Белом, Баренцевом и Карском морях, но их материал в основном не сохранился (Голиков et al., 1985; см. также Ржавский, 1992 а). В принципе *P. violacea* имеет очень характерный облик и действительно обитает в этом регионе, однако просмотр небольшого количества сохранившихся (в основном неопубликованных) материалов показал, что в действительности его, как

правило, путали с Paradexiospira vitrea (см. Ржавский, 1992 а). Вид довольно обычен, но при сборе его легко не заметить на темной поверхности камней или раковин из-за наличия маскирующей внутренней выстилки трубки.

Материал. 30 проб (около 400 экз.) из коллекций ЗИН, ЗММУ, КИЭП.

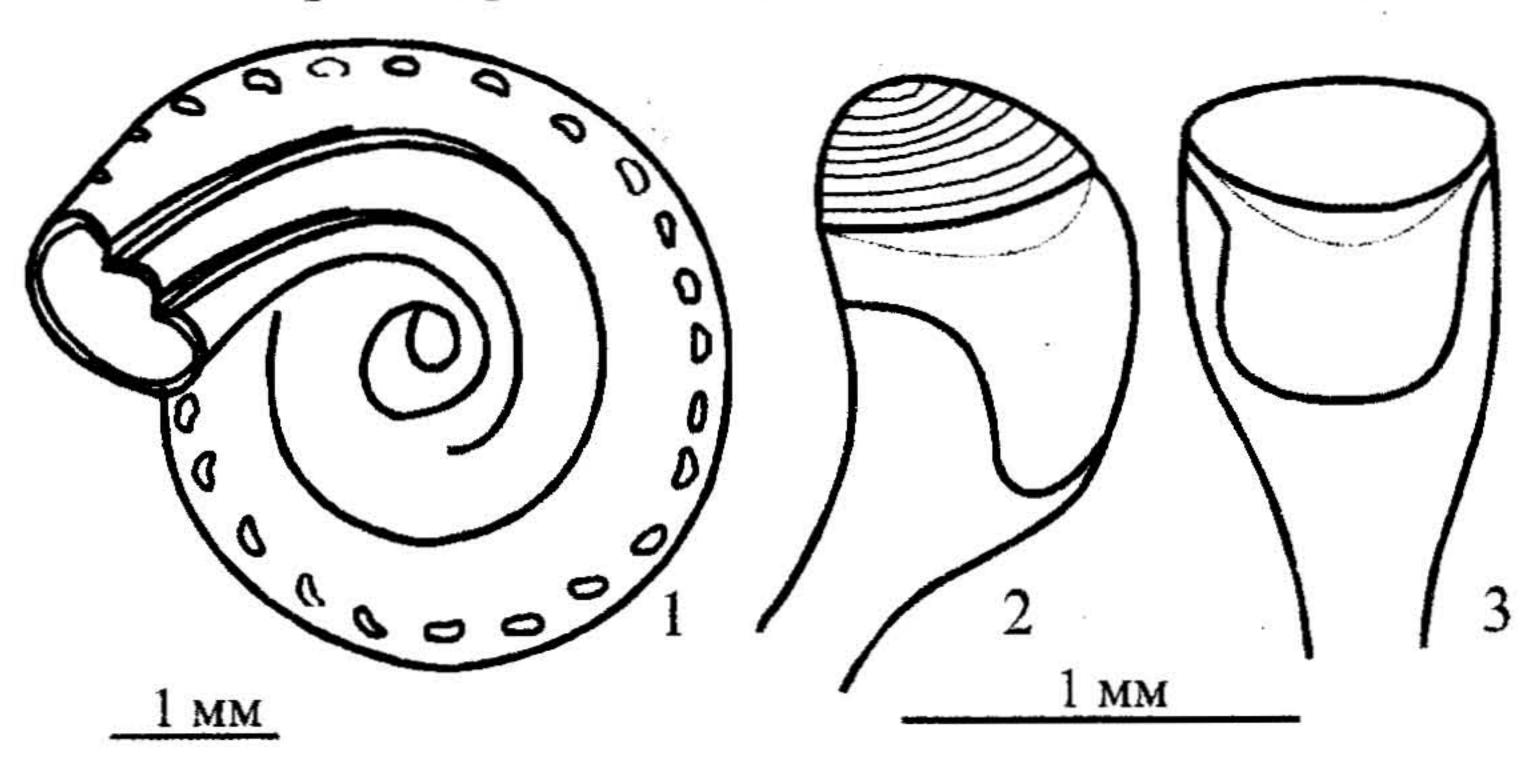
## Paradexiospira (Spirorbides) Chamberlain, 1919

Типовой вид: Serpula cancellata Fabricius, 1870.

Воротничковые щетинки с крыловидным придатком.

Подрод представлен двумя видами, оба встречаются в Северном Ледовитом океане.

## Paradexiospira (Spirorbides) cancellata (Fabricius, 1780)



Paradexiospira cancellata: 1 – трубка; 2 – оперкулюм сбоку, выпуклая дистальная часть. 3 – оперкулюм спереди, выпуклой дистальной части нет, видна вогнутая дистальная пластинка оперкулюма

Serpula cancellata Fabricius, 1780: 383

Spirorbis cancellatus – Levinsen, 1883: 208-209, tabl. II, fig. 8 d, tabl. III, fig. 17, 18; Александров, 1981: 90, табл. XIII, рис. 6.

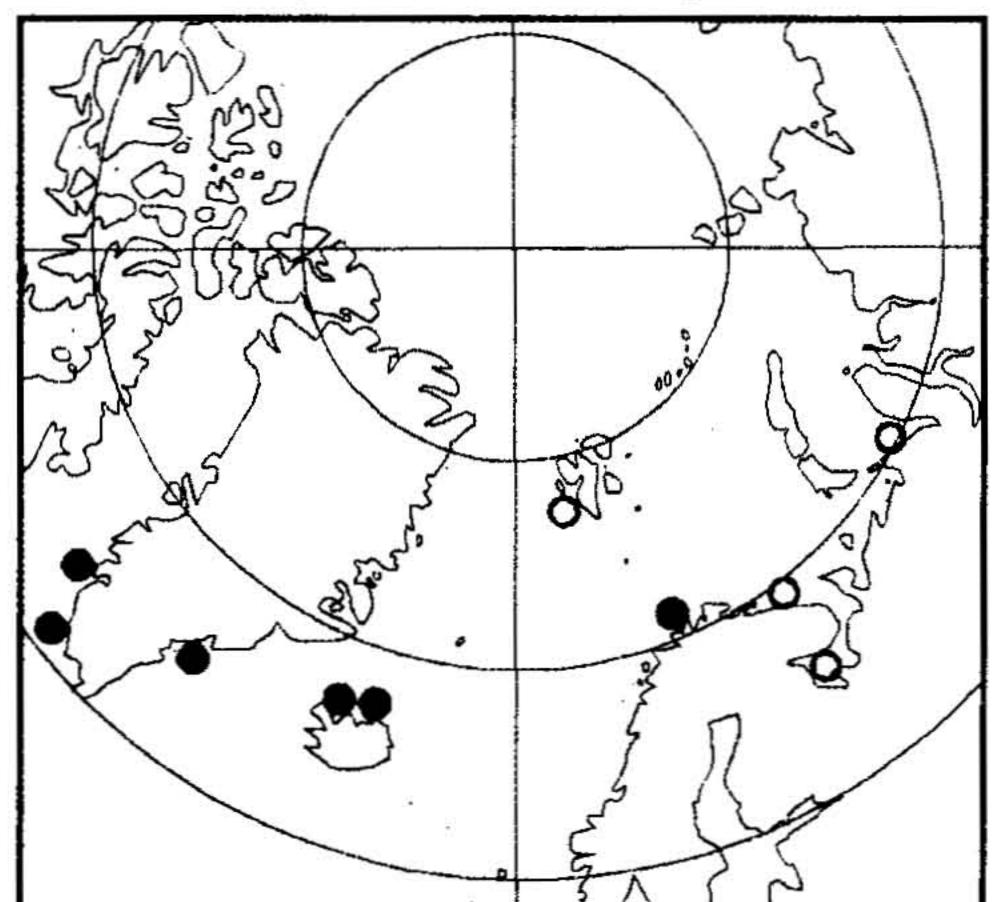
Spirorbis (Paradexiospira) cancellatus - Bergan, 1953 6: 38, fig. 3 a-d.

Рагадехіоspira cancellata — Цетлин, 1985: 44-45, рис. 2 А-Б, 3 А-Д; Knight-Jones et al., 1991: 192, fig. 2. Paradexiospira (Spirorbides) cancellata — Ржавский, 1989, с 55, рис. 1 Ж, 2 Д, 3 Д (синонимия); 1992 а (синонимия), 1994: 101; Яковис, 1997: 45-46, рис. 7 а-д.

Трука правозакрученная, планоспиральная, толстостенная, прочная, стекловидная. Хотя стенки трубки прозрачные, какая-либо пигментация через них не просвечивает, общий вид трубки живых червей белесый. У взрослых особей имеется 2-3 продольных гребня, молодь мо-

жет быть с гладкими трубками. По внешнему краю трубки, ближе к субстрату, располагаются довольно крупные вдавления (альвеолы), являющиеся очень характерным признаком вида. Следует иметь в виду, что иногда при отделении от субстрата трубка отламывается по этим альвеолам, поэтому в отделенном состоянии они могут отсутствовать. Диаметр домика взрослых особей до 4 мм. Особенности строения дистальной части оперкулюма не совсем ясны. Довольно часто она бывает выпуклой, но эта выпуклая составляющая представлена тонкой хитиноидной (?) мембраной и легко разрушается (что происходило и при слабом прикосновении препаровальной иглы у непосредственно изучавшихся фиксированных экземпляров). Под мембраной находится полое пространство и собственно вогнутая (блюдцевидная) дистальная известковая пластинка оперкулюма. Однако часто к дистальной части оперкулюма прочно прикрепляются кусочки детрита и диатомовые водоросли, образуя куполообразный колпачок, имитирующий по форме бывшую выпуклую дистальную часть оперкулюма. Коготь крупный, довольно толстый, лопатовидный. Воротничок со свободными краями, простирается до конца торакса, слабо асимметричный. Туловище и жабры бесцветные, через эпителий просвечивает коричневатый желудок. Воротничковые щетинки с крыловидным придатком. Он отчетливо выражен, однако промежуток между ним и лезвием может быть очень маленьким. Имеются поперечные ряды зубчиков. Есть сопровождающие капиллярные волосовидные щетинки. Нотохеты ТЩС-3 только серповидные, их зубчики по сравнению с представителями других родов крупные, отчетливые. Зазубренная дистальная часть серповидных щетинок ТЩС-3 развита хорошо, составляет от 1/3 до 1/2 длины лезвия. На вогнутой стороне тела 3 ряда торакальных uncini, на выпуклой – 2. Они широкие, с ровным передним краем и большим числом (до 15) продольных рядов зубчиков. Геникулирующие абдоминальные нотохеты с хорошо выраженной пяткой и грубо зазубренным лезвием. Абдоминальные uncini обычного строения – небольшие, с ровным передним краем и многочисленными продольными рядами зубчиков, наиболее крупные в передней половине абдомена. С выпуклой стороны тела они отсутствуют или имеются только на последних сегментах. По некоторым данным (Bergan, 1953 a; б) в ходе онтогенеза у отдельных особей может развиваться четвертая пара нотохет и третий торус на выпуклой стороне тела, однако о строении этих щетинок ничего не сообщается.

Распространение. Аркто-тихоокеанский шельфовый вид. По моим данным в Северном Ледовитом океане обитает в Гренландском, Баренцевом, Белом и Карском морях. По литературным данным (Fabricius, 1780;



Levinsen, 1883; Bergan, 1953 б) известен также с побережья Норвегии, Исландии, Гренландии. В Северной Пацифике отмечен лишь у азиатского побережья (Берингово, Охотское моря, тихоокеанское побережье Камчатки и Командорских островов). В Северной Атлантике – у побережья Ньюфаундленда (Канада).

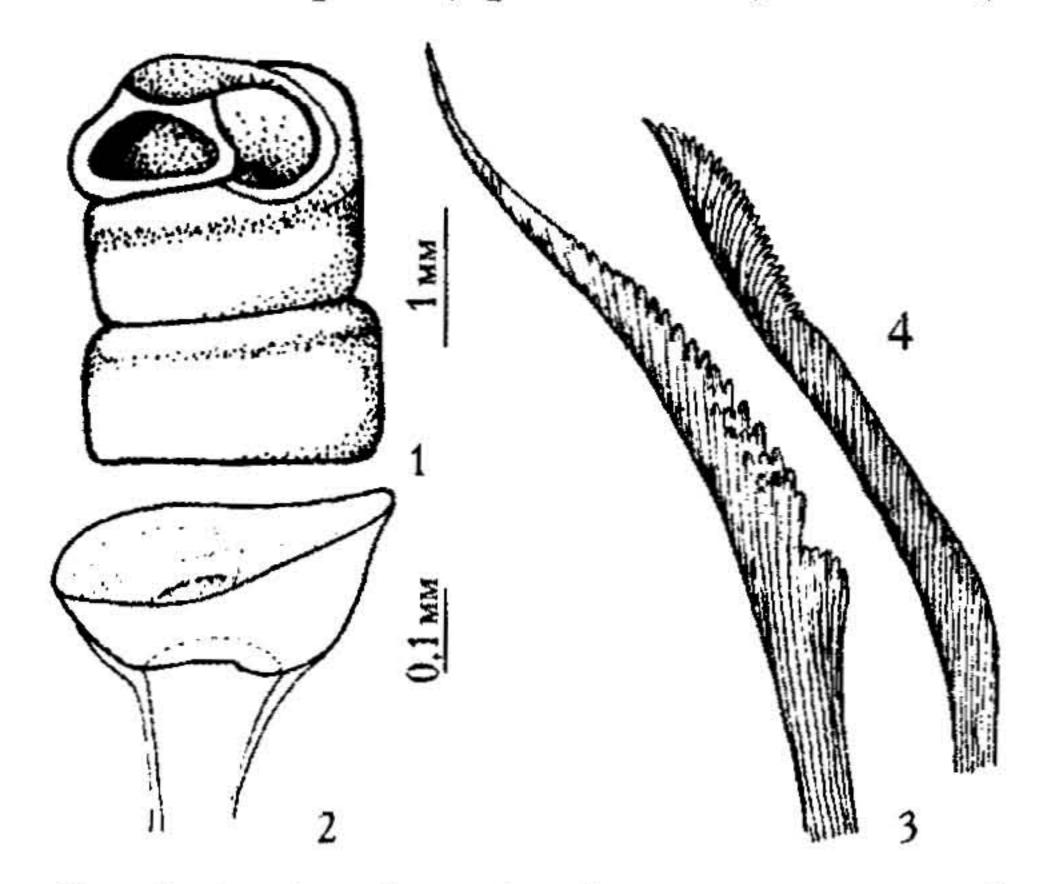
Экология и биология. Черви встречены на глубине 3-120 м (чаще 20-80 м) исключительно на камнях и ракуше. Могут образовывать совместные поселения с Paradexiospira (Spirorbides) vitrea, P.(P.) violacea, Bushiella (Jugaria) quadrangularis, реже с B.(J.) similis и другими видами.

Примечания. В некоторых случаях из-за отсутствия большого разрыва между крыловидным придатком и лезвием воротничковых щетинок они ошибочно воспринимаются как простые (например, Цетлин, 1985).

Этот вид несколько раз отмечался зарубежными и отечественными (для Белого и Баренцева морей, см. Ржавский, 1992 а) исследователями. К сожалению, этот материал не сохранился, а по рисункам его можно идентифицировать только в работах некоторых авторов (Levinsen, 1883; Bergan, 1953 б; Александров, 1981; Цетлин, 1985). С другой стороны, вид имеет настолько характерный облик трубки, что все немногочисленные литературные данные о его нахождении скорее всего достоверны, хотя я и не включаю их в синонимию (на сведения о распространении вида это не оказывает существенного влияния).

Материал. 8 проб (17 экз.) из коллекции ЗИН.

#### Paradexiospira (Spirorbides) vitrea (Fabricius, 1780)



Paradexiospira vitrea: 1 — башенковидная трубка; 2 — оперкулюм; 3 — воротничковая щетинка, 4 — серповидная щетинки (2, 3, 4 — по Knight-Jones et al., 1979)

Serpula vitrea Fabricius, 1780: 382-383.

Spirorbis vitreus — Зацепин: 1948: 166, табл. XXXIX, 23; Денисенко, Савинов, 1984: 105.

Spirorbis semidentatus: Bush, 1905: 237-238, pl. XXYI, fig. 7,10, pl. XLI fig. 13, 17, 23, 26-30.

Spirorbis variabilis: Bush, 1905: 238, pl. XXIX fig. 3 a, pl. XXXIX fig. 24, 25, pl. XL fig. 4, pl. XLIII fig. 16, pl. XLIY fig. 17.

Spirorbis (Paradexiospira) vitreus - Bergan, 1953 6: 38-39, fig. 4 a-d;

Spirorbis (Paradexiospira) violaceus: Стрельцов, 1966: 90 (non Levinsen, 1883). Paradexiospira nakamurai: Uchida, 1971 a: 629-633, fig. 1 A-H, 2 A-H.

Paradexiospira nakamurai: Остоа, 1971 a: 629-633, fig. 1 А-н, 2 А-н.

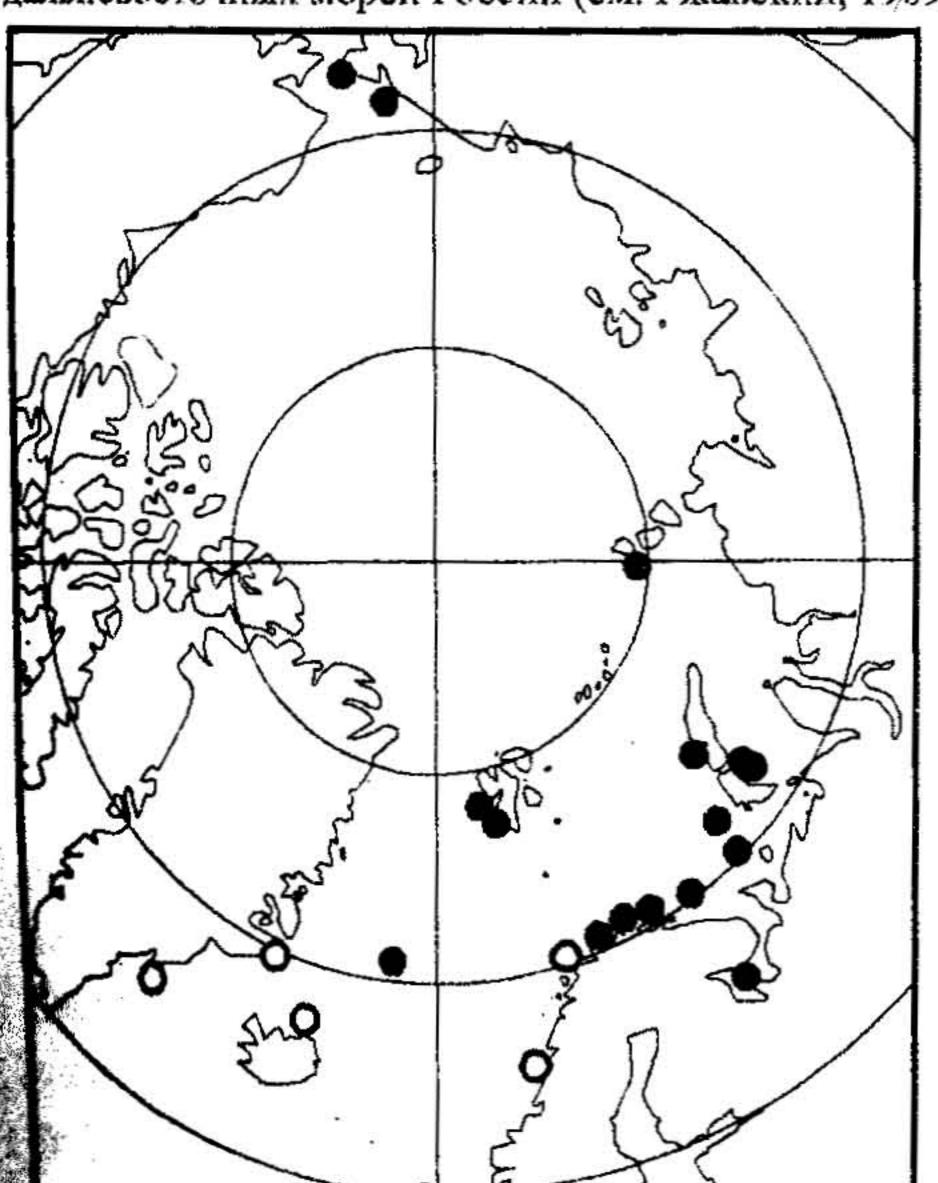
Paradexiospira vitrea — Цетлин, 1985: 45-46, рис. 4, 5 А-Г; Knight-Jones et al., 1991: 192, fig. 2.

Paradexiospira (Spirorbides) vitrea – Knight-Jones, Knight-Jones, 1977: 472-474, fig. 6 A-J (синонимия); Knight-Jones et al., 1979: 430, fig. 3 D (a-f) (синонимия); Ржавский, 1989: 53-55, рис. 1 Г, 2 Г (синонимия); 1992 a, с 9-10 (синонимия); 1994: 101; Яковис: 44-45, рис. 6 а-д.

Трубка обычно правозакрученная, но известны случаи нахождения особей с левозакрученной трубкой (Knight-Jones et al., 1979). Трубка взрослых особей толстостенная, прочная, стекловидная, с 1-3 продольными гребнями. У живых особей через стенку просвечивает красная окраска тела, придающая трубке ярко-розовый цвет. У фиксированных экземпляров ок-

раска тела обычно выцветает и трубка приобретает белесовато-бесцветный облик. Обороты спирали лежат в одной плоскости или часто налегают друг на друга, так что трубка имеет вид башенки и в высоту домик в 1,5 - 2 раза больше, чем в диаметре. Диаметр домика взрослых особей до 2,5 мм, чаще около 2 мм. Трубки молоди гладкие, без продольных гребней, планоспиральные. Узкие извилистые прозрачные участки стенки трубки чередуются с участками молочно-белого цвета. Дистальная часть оперкулюма вогнутая, блюдцевидная, с небольшой центральной выпуклостью. Коготь очень маленький, узкий, конусовидный или отсутствует. Воротничок со свободными краями, простирается до конца торакса, слабо асимметричный. По моим наблюдениям живых особей из прикамчатских вод, их абдомен и жабры ярко-красные или оранжево-красные. Knight-Jones, Knight-Jones (1977) же для экземпляров из прибрежья Великобритании сообщают, что их туловище палевое, переходящее в оранжевый, желудок и яйца красноватые или коричневато-оранжевые, кровеносные сосуды зелёные. Воротничковые щетинки с отчётливым плоским крыловидным придатком. Имеются поперечные ряды зубчиков. Есть сопровождающие капиллярные волосовидные щетинки. Нотохеты 3-го сегмента только серповидные, их зубчики по сравнению с представителями других родов крупные, отчетливые. Зазубренная дистальная часть серповидных щетинок ТЩС-3 развита хорошо, составляет от 1/3 до 1/2 длины лезвия. На вогнутой стороне тела 3 ряда торакальных uncini, на выпуклой – 2. Они широкие, с ровным передним краем и большим числом (до 15) продольных рядов зубчиков. АЩС около 30. Геникулирующие абдоминальные нотохеты с хорошо выраженной пяткой и грубо зазубренным лезвием. Абдоминальные uncini обычного строения - небольшие, с ровным передним краем и многочисленными продольными рядами зубчиков, наиболее крупные в передней половине абдомена. Распределены асимметрично - с выпуклой стороны тела отсутствуют или имеются только на последних сегментах. У молодых особей могут быть развиты только 2 ряда торакальных uncini на вогнутой стороне тела (с возрастом недостающий сегмент появляется обязательно).

Примечания. По мнению Knight-Jones et al. (1979) S. semidentatus и S. variabilis — незрелые особи P. (S.) vitrea, соответственно правои левозакрученные и имеющие всего по 2 торуса на вогнутой стороне тела. Сохранившийся же материал отечественных исследователей из дальневосточных морей России (см. Ржавский, 1989; 1992 a), определенный ранее как "semidentatus", оказался в основном представлен ти-



пичными P. vitrea с полным набором торакальных сегментов. Очевидно, ошибка в определении связана с тем, что число торусов подсчитывалось с выпуклой, а не с вогнутой стороны тела.

Многочисленные сообщения отечественных и зарубежных ученых о нахождении "vitreus" в северном полушарии и не подтверждённые материалом или описаниями, скорее всего в большинстве случаев действительно относятся к этому виду, но могут быть и ошибочные определения, поэтому я не включаю их в синонимию (Голиков et al., 1985; см. также Ржавский, 1989; 1992 a).

По сообщению Knight-Jones, материал из Южной Орегоны с выпуклым оперкулюмом, определенный как P(S) vitrea (Knight-Jones et al., 1979) возможно в действительности является новым видом.

От остальных видов рода P.(S.) vitrea хорошо отличается часто башенковидной розовой трубкой, строением оперкулюма и воротничковых щетинок.

Указание в ряде работ (Crisp et al., 1967; Цетлин, 1985) на отсутствие поперечной исчерченности воротничковых щетинок ошибочно.

Распространение. Аркто-атланто-тихоокеанский шельфовый вид. По моим данным в Северном Ледовитом океане обитает в Гренландском, Баренцевом, Белом, Карском, и Чукотском морях. По литературным данным известен у побережья Норвегии, Гренландии, Исландии (Fabricius, 1780; Bergan, 1953; Knight-Jones et al., 1991). В Северной Пацифике распространен, по крайней мере, до юга Приморского края (Россия) и Калифор-

нии (США), обычен у берегов Японии. В Северной Атлантике спускается на юг до побережья Бретани (Франция), а также известен у побережья Ньюфаундленда (Канада).

Экология и биология. Глубина обитания от 0 до 242 м, чаще 3-50 м. Поселяется на твердых субстратах: камнях, ракуше, раковинах живых моллюсков, Brachiopoda, на домиках балянусов, трубках Serpulidae. Имеются единичные находки молоди на ризоидах Laminaria и гидроиде Abietinaria. Часто образует совместные поселения с Р. (P.) violacea, P. (S.) cancellata, Bushiella (Jugaria) quadrangularis, B. (J.) similis, Circeis armoricana, реже с другими видами.

По моим наблюдениям и данным Potswald (1967) *P. (S.) vitrea* размножается круглый год, хотя относительное число особей, вынашивающих эмбрионы, в зимнее время снижается. Однако по сообщению Bergan (1953) размножение этого вида у побережья Норвегии приходится на зимние месяцы (с октября по апрель).

Трубки *P* (S.). vitrea обнаружены нами в желудках морских ежей рода Strongylocentrotus, обитающих у побережья Камчатки, а по визуальным наблюдениям эти черви могут служить пищей для морских звезд. Материал. 37 проб (около 250 экземпляров) из коллекций ЗИН, ММБИ, КИЭП.

## Januinae Knight-Jones, 1978

Типовой род: Janua Saint-Joseph, 1894.

Эмбрионы вынашиваются в кутикулярной выводковой камере, располагающейся снаружи дистальной части оперкулюма. Для каждой порции эмбрионов формируется новая выводковая камера. Личинки имеют пару белых торакальных прикрепительных желез. Торакальные uncini с заостренным (иногда 3-зубым) передним краем и несколькими (4-8) продольными рядами зубчиков. Абдоминальные uncini распределены равномерно по обеим сторонам тела. Наиболее крупные абдоминальные торусы расположены обычно в передней половине абдомена. Абдоминальные геникулирующие нотохеты, как правило, без пятки. Обычно их лезвие широкое, крупнее лезвия воротничковых щетинок, резко сужающееся лишь у терминального конца. Сопровождающие капиллярные крючковидные абдоминальные щетинки отсутствуют.

Подсемейство представлено 4 родами, один из которых отмечен в водах Арктики.

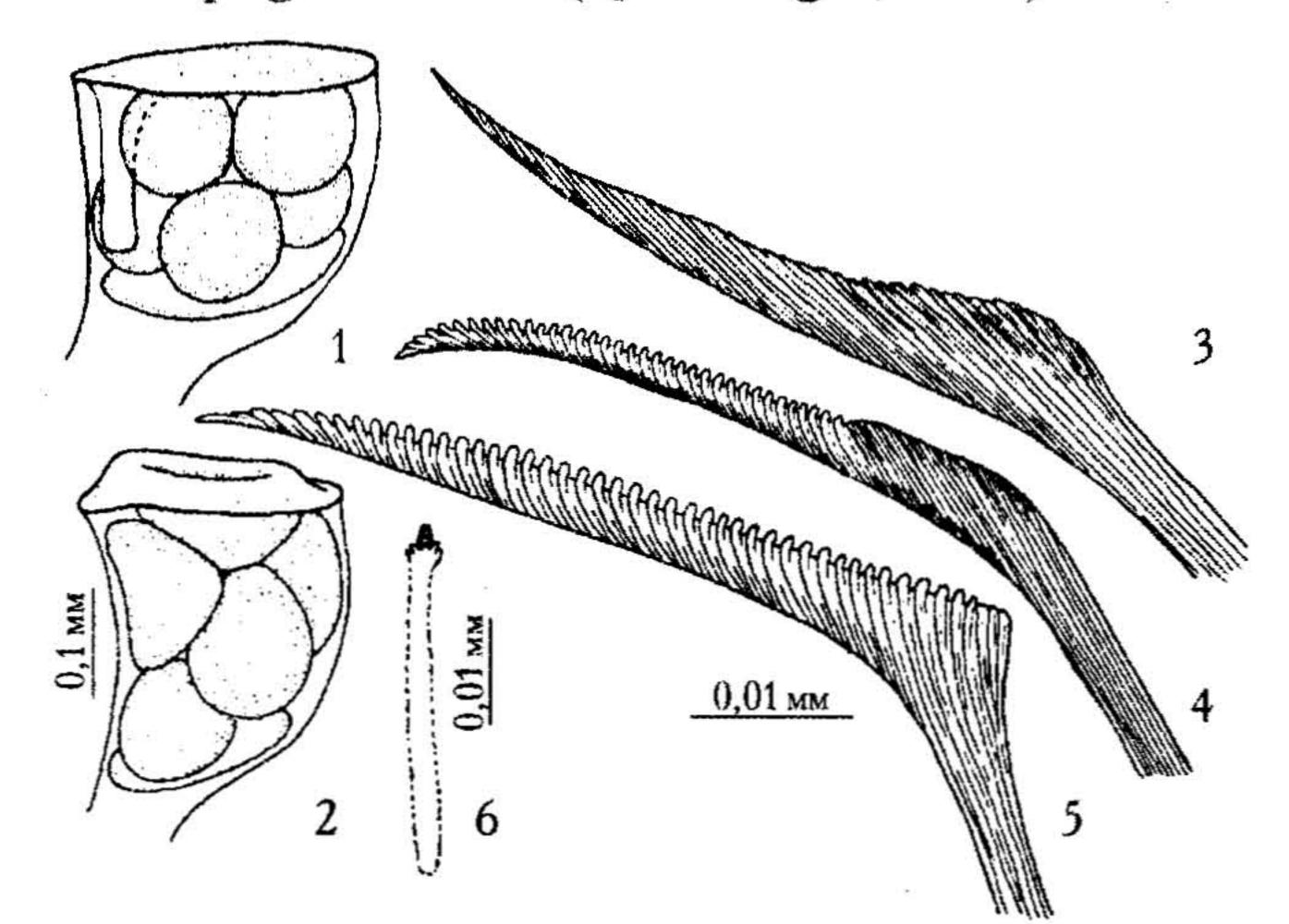
## Janua Saint-Joseph, 1894

Типовой вид: Spirörbis pagenstecheri Quaterfages, 1865.

Выводковая камера конусовидная или чашковидная, с прозрачными не кальцинированными боковыми стенками. Коготь имеется только у самой первой выводковой камеры, так как ее дистальную часть образует дистальная пластинка первичного оперкулюма, последующие выводковые камеры без когтя. Трубки в норме правозакрученные. Края воротничка спаяны по всей длине. Воротничковые щетинки без крыловидного придатка и без поперечных рядов зубчиков. Серповидные щетинки 3 пары нотохет имеются. З ТЩС.

Род, по-видимому, представлен единственным широко распространенным видом.

#### Janua pagenstecheri (Quaterfages, 1865)



Janua pagenstecheri: 1 – первичная выводковая камера с эмбрионами; 2 – последующие выводковые камеры с эмбрионами; 3 – воротничковая щетинка; 4 – серповидная щетинка; 5 – абдоминальная геникулирующая щетинка; 6 – торакальная uncini (1...5 – по Knight-Jones et al., 1975; 6 – по Knight-Jones et al., 1979)

Spirorbis pagenstecheri Quaterfages, 1865: 491.

Janua (Janua) pagenstecheri – Knight-Jones et al., 1975: 111-113, fig. 3 A-H (синонимия); Knight-Jones, Knight-Jones, 1977: 486-488, fig. 12 A-H (синонимия); Knight-Jones et al., 1979: 432, fig. 4 A (a-d).

Janua pagenstecheri -- Knight-Jones, 1984: 110; Ржавский, 1992 б: 37-39 (синонимия).

Spirorbis (Dexiospira) pagenstecheri – Bergan, 1953 6: 42-43, fig. 7 a, b.

? Spirorbis ponticus: Eichwald, 1830, s. 198.

? Spirorbis pusilla: Rathke, 1837, s. 407 (partim).

Mera pusilla: Saint-Joseph, 1894: 351, pl. XIII, fig. 388-392.

Spirorbis pusilloides: Bush, 1905: 250.

Spirorbis unicornis: Bailey, Harris, 1968: 180, fig. 16 a-h.

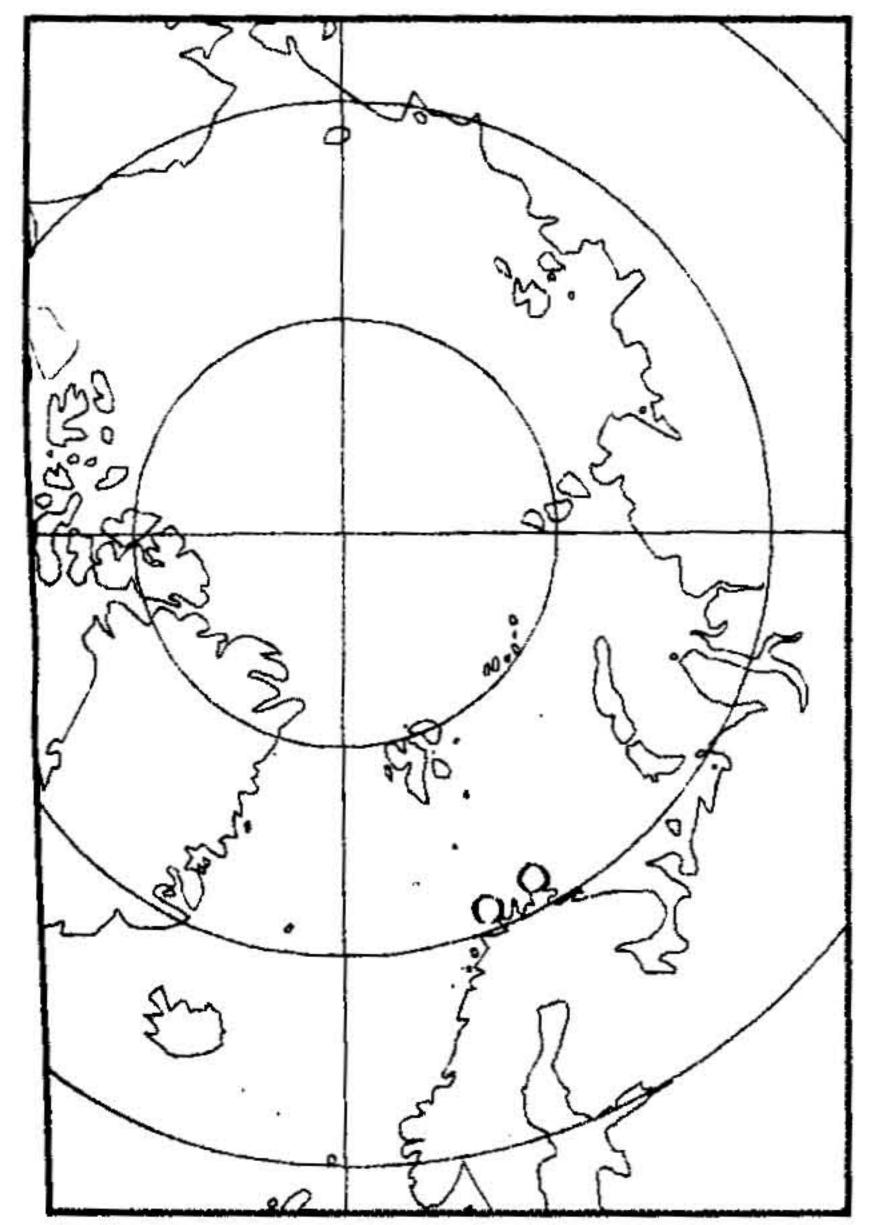
Spirorbis (Janua) gnomonicus: Bailey, 1969: 376-377, fig. 11 A-G. Spirorbis (Janua) epichysus: Bailey, 1970: 73-75, fig. 148-159.

Трубка белая, непрозрачная, правозакрученная, обычно планоспиральная, но зачастую обороты могут раскручиваться, налегать друг на друга, приподниматься над субстратом. Продольные гребни отсутствуют или представлены в количестве 1-3. Какие-либо перфорации или вдавления на поверхности трубки отсутствуют. Известны единичные находки левозакрученных особей (Knight-Jones et al., 1979). Первичный оперкулюм

плоский, с длинным узким когтем, полностью спаян с первой сформировавшейся выводковой камерой. Соответственно, самая первая выводковая камера также имеет коготь, расположенный на её боковой стенке, обращённой наружу жаберного пучка. Последующие выводковые камеры когтя не имеют. Выводковая камера конусовидная (чашевидная), с прозрачными не кальцинированными боковыми стенками. Дистальная часть вывод-

ковой камеры кальцинирована, плоская или слабо выпуклая, реже вогнутая или выпуклая с центральной депрессией. Прижизненная окраска тела сильно варьирует от ярко-оранжевой до почти бесцветной, так что Найт-Джонсы даже выделяют по этому признаку две формы (Knight-Jones et al., 1975; Knight-Jones, Knight-Jones, 1977). Воротничок простирается до конца торакальных сегментов, края его спаяны по всей длине. Воротничковые щетинки простые, со слабо зазубренным лезвием. Зазубренность немного более отчетливо выражена на выпуклой стороне тела. Иногда в базальной части лезвия может иметься едва заметная выемка. Имеются сопровождающие капиллярные волосовидные щетинки. В пучке 3-й пары как серповидные, так и простые волосовидные щетинки. Два ряда торакальных uncini с обеих сторон тела. Торакальные uncini с заостренным передним краем и несколькими (около 5) продольными рядами зубчиков. АЩС около 12. Геникулирующие абдоминальные нотохеты с зазубренным лезвием, резко сужающимся только в терминальной части, и небольшой пяткой. Длина их лезвия несколько превышает длину лезвия самых крупных воротничковых щетинок. Абдоминальные uncini мелкие, с ровным передним краем и многочисленными продольными рядами мелких зубчиков. Наиболее крупные торусы расположены в передней части абдомена.

Распространение. Скандинавский мелководный вид. В Северном Ледовитом океане известен только из



Норвежского моря по сообщению Bergan (1953 б). Материал мною не просматривался, но описание и иллюстрации позволяют подтвердить идентификацию. Широко распространенный в обоих полушариях вид. Известен от южных оконечностей Австралии, Африки, Южной Америки до побережья Норвегии в Северной Атлантике, а также поб. Ванкувера (США) и юга Приморского края (Россия) в Северной Пацифике (подробнее см. Knight-Jones et al., 1975; 1979; Knight-Jones, Knight-Jones, Knight-Jones, 1977; Ржавский, 1991 б).

Экология и биология. Поселяется на мелководье на различных водорослях, зостере, раковинах моллюсков, домиках балянусов. В бореальных водах образует смешанные поселения со Spirorbis tridentatus, Pileolaria militaris, Neodexiospira pseudocorrugata, N. brasiliensis, а в остальных областях ареала и со многими другими видами.

Примечания. Синонимия этого вида довольно общирна и весьма запутана, значительное число видов оказалось конспецифичными *J. pagenstecheri*. Эта проблема подробно обсуждается Knight-Jones et al. (1975) и мною (Ржавский, 1991 б).

По строению выводковой камеры J. pagenstecheri похож на другого представителя подсемейства — Leodora knightjonesi, однако последний отличается свободными краями воротничка, некоторыми другими признаками и не встречается в Арктике.

Материал. В моём распоряжении материал из бассейна Северного Ледовитого

океана отсутствовал, приводится по литературным данным.

# Pileolariinae Knight-Jones, 1978

Типовой род: Pileolaria Claparede, 1868.

Эмбрионы вынашиваются внутри выводковой камеры, сформированной впячиванием оперкулюма, выводковая камера может использоваться многократно. Имеется два типа оперкулюма — первичный, в виде дистальной пластинки с когтем, и вторичный, со сформированной выводковой камерой разного строения. Личинки с единственной белой абдоминальной прикрепительной железой. Торакальные uncini длинные, узкие, с ровным передним краем и 1-3 продольными рядами зубчиков. Абдоминальные uncini распределены равномерно по обеим сторонам тела. Наиболее крупные торусы могут располагаться как в передней, так и в задней половине абдомена. Геникулирующие абдоминальные нотохеты обычно с пяткой. Длина их лезвия, как правило, немного меньше длины лезвия воротничковых щетинок и к терминальному концу оно сужается постепенно. Сопровождающие абдоминальные капиллярные крючковидные нотохеты, как правило, появляются с первых же сегментов абдомена.

Подсемейство включает в себя 7 родов, представители трех из них встречаются в Северном Ледовитом океане.

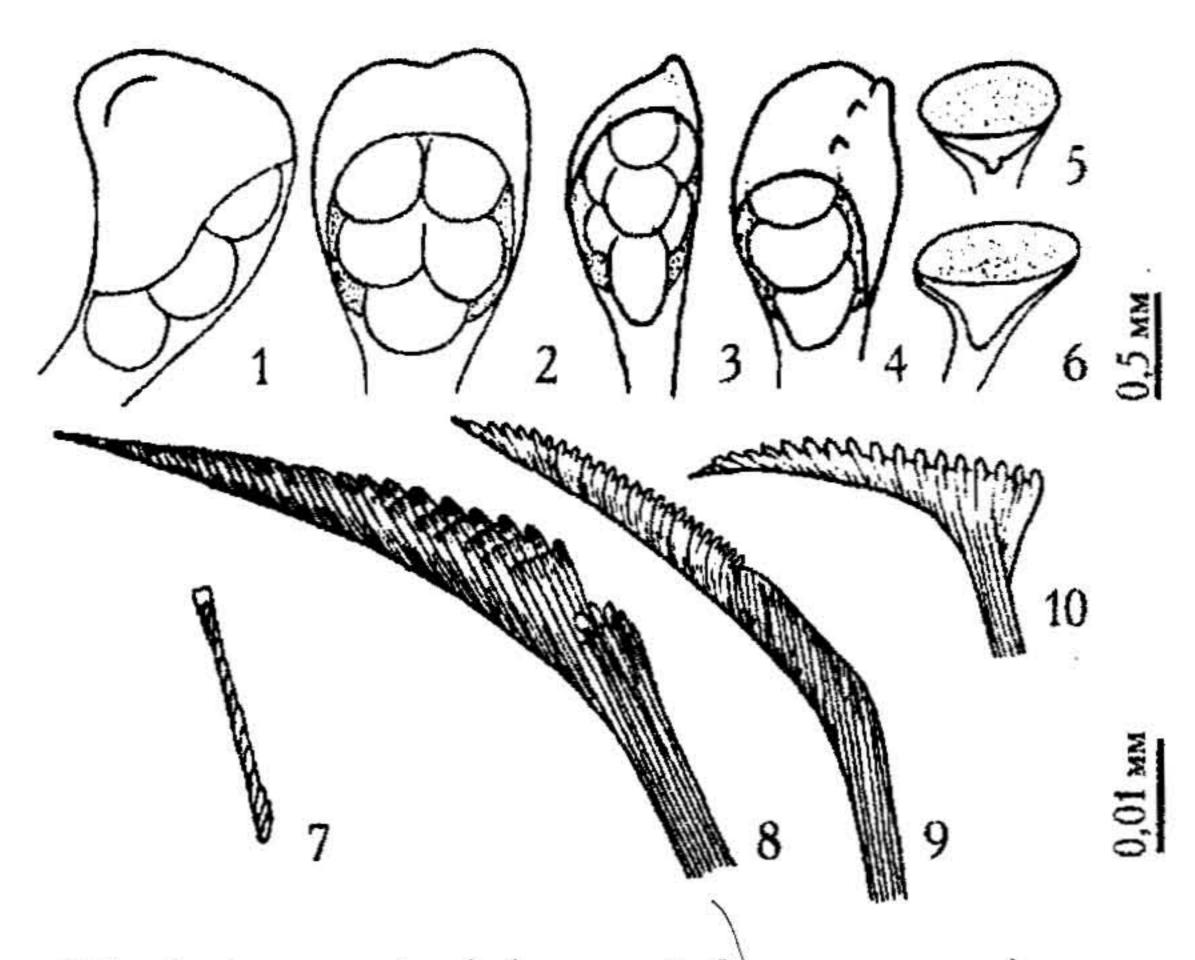
#### Pileolaria Claparede, 1868

Типовой вид: Pileolaria militaris Claparede, 1868.

Коготь первичной дистальной пластинки, как правило, небольшой и слегка субцентральный (но не периферический). Первичная дистальная пластинка с когтем отделяется от выводковой камеры после ее формирования. Выводковая камера в виде глубокого впячивания, полностью закрывающего эмбрионы и снабжённого норой, способной открываться и закрываться. Дистальная часть выводковой камеры кальцинирована в разной степени, в области поры и проксимально кальцинации не бывает. Оперкулюм расположен между 1-м и 2-м жаными лучами так, что не кальцинированная часть, несущая пору, расположена внутри кроны. Трубки левовиные. Края воротничка свободные. Воротничковые щетинки с отчетливым крыловидным придатком, ным лезвием и поперечными рядами зубчиков. В третьем пучке торакальных нотохет имеются серповистинки. 3 ТЩС.

роде около 20 видов, в водах Северного Ледовитого океана представлен, по-видимому, одним видом.

## Pileolaria ex gr. berkeleyana Rioja, 1942.



Ріleolaria ex gr. berkeleyana: 1, 2 — типичная форма выводковой камеры с раздвоенной дистальной частью, сбоку и спереди; 3, 4 — изменчивость выводковой камеры, форма с боковым гребнем (цельным и состоящим из бугорков) спереди; 5, 6 — изменчивость первичного оперкулюма; 7 — торакальная uncinus; 8 — воротничковая щетинка; 9 — серповидная щетинка; 10 — абдоминальная геникулирующая щетинка (по Knight-Jines et al., 1979)

Spirorbis moerchi: Levinsen, 1883, s. 205 pl. II, fig 8 a, g, pl. III, fig. 1. Spirorbis (Pileolaria) berkeleyana: Rioja, 1942: 144-147, fig. 53-67. Laeospira rosepigmentata: Uchida, 1971 б: 212-218, fig. 9 A-F, 10 A-S. Pileolaria rosepigmentata: Knight-Jones et al., 1975: 146, fig. 2 m-u; Knight-Jones, Knight-Jones, Knight-Jones, 1977: 483, fig. 10 A-I (синонимия); Ржавский, 1989: 55, рис. 2 А (синонимия); 1994: 103. Pileolaria (Pileolaria) rosepigmentata: Knight-Jones et al., 1979: 439-440.

Pileolaria (Pileolaria) rosepigmentata: Knight-Jones et al., 1979: 439-440, fig. 5 E (a-d) (синонимия)

Pileolaria (Pileolaria) berkeleyana: Knight-Jones et al., 1979:437, fig. 5 F (a-g).

Pileolaria berkelevana: Thorp et al., 1986: 885-886 (синонимия).

Трубка левозакрученная, планоспиральная, белая, непрозрачная, гладкая или с 1-2 неясными продольными гребнями. Диаметр домика взрослых особей около 2 мм (возможно, до 5-7 мм). Первичный оперкулюм с вогнутой дистальной пластинкой и небольшим штыреобразным, пальцевидным или коническим когтем. Дистальная часть выводковой камеры и боковые ее стенки со стороны противоположной поре кальцинированы. В дистальной части выводковой камеры имеется небольшое вдавление. Часто оно расположено по середине, так что дистальная часть выводковой камеры выглядит как двухлопастная. Однако вдавление может быть смещено сильно вправо (при рассмотрении со стороны, обращенной внутрь жаберного пучка), тогда выводковая камера

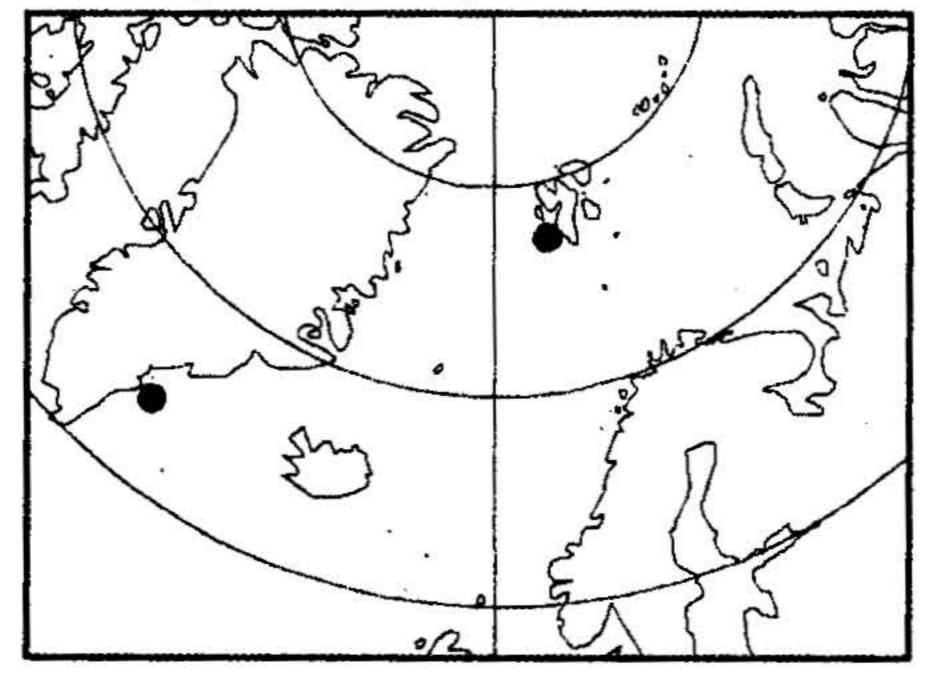
выглядит округлой, с дисто-латеральным бортиком или гребнем. Иногда гребень не цельный, а состоит как бы из отдельных бугорков. Воротничок со свободными краями, простирается до конца торакса, слабо асимметричный. Прижизненная окраска оранжевато-коричневая. В задней части торакса на спинной стороне обычно имеется крупное пигментное пятно (сгуstalline patch) тёмно-розового цвета, как правило, сохраняющее свою окраску после фиксации. Воротничковые щетинки с отчетливым крыловидным придатком и поперечными рядами зубчиков. Лезвие их на выпуклой стороне тела зазубрено более грубо, чем на вогнутой, а длина лезвия примерно в 1,5 раза больше; поперечные ряды зубчиков на вогнутой стороне тела менее отчётливые. Имеются сопровождающие капиллярные волосовидные щетинки. Нотохеты ТЩС-3 представлены как простыми волосовидными, так и серповидными щетинками. На обеих сторонах тела по 2 ряда торакальных ипсіпі типичного строения. АЩС около 15. Абдоминальные нотохеты (1, реже 2 в пучке) геникулирующие, с грубо зазубренным лезвием и выраженной пяткой. Лезвие самых крупных абдоминальных нотохет примерно такой же длины, как лезвия самых крупных воротничковых щетинок с выпуклой стороны тела. На всех сегментах обычно имеются 1-2 сопровождающие крючковидные капиллярные щетинки. Наиболее крупные абдоминальные торусы лежат в передней или средней части абдомена.

Примечания. В настоящую группу я помещаю все сообщения о нахождении P. berkeleyana, P. rosepigmentata и частично P. moerchi. Сейчас мною проводится ревизия этой (скорее всего сборной) группы, представляющей, возможно, смесь двух или более видов. Однако, если подтвердится их конспецифичность, то приоритетным наименованием будет P. moerchi.

Взрослые особи легко отличаются от большинства представителей рода строением выводковой камеры. Практически такую же выводковую камеру имеет Simplaria potswaldi, однако, у представителей этого рода отсутствуют серповидные щетинки.

Хотя говорить о видовой принадлежности ювенильных экземпляров для большинства *Pileolaria* можно лишь с относительной долей уверенности, именно для комплекса «berkeleyana» различия в морфологии ювенильного оперкулюма возможно будут иметь рещающее значение.

Что касается *P. moerchi*, то это наименование регулярно встречалось в ряде работ. Однако Knight-Jones, просмотрев сохранившиеся материалы, установила, что в большинстве своем они не соответствуют типовому экземпляру Levinsen (1883) и описала по ним новый вид *Simplaria potswaldi* Knight-Jones, 1978, отличающийся в первую очередь отсутствием серновидных щетинок (Knight-Jones, 1978). Тем не менее и описание и переописание *Pileolaria moerchi* sensu Levinsen, 1883 весьма не полные и ясно лишь следующее: 1) имеются серповидные щетинки, 2) воротничковые щетинки типичного для *Pileolaria* строения, 3) выводковая камера сходна по строению с таковой у *P. berkeleyana и S. potswaldi*. В последних работах Найт-Джонс пишет, что *P. berkeleyana* "почти несомненно, отличается от *P. moerchi*, который гораздо крупнее" (цит. по Thorp et al., 1986) и что это единственный и редко встречающийся вид рода *Pileolaria*, обитающий в водах Арктики (Knight-Jones et al., 1991). На мой взгляд, одной разницы в размерах недостаточно для подтверждения валидности вида, тем более что, аномально крупные размеры особей отмечены мною в высоких широтах и для некоторых других видов (например, *Protoleodora uschakovi, Bushiella quadrangularis*).



Распространение. Приатлантическая шельфовая группа. Распространение практически всесветное, встречается в обоих полушариях и во всех океанах. В Северном Ледовитом океане обнаружен мною у побережья Шпицбергена. Также известен у границ Арктики с побережья Гренландии как *Р. moerchi* (см. Knight-Jones et al., 1979; 1991). По мнению ряда исследователей (Thorp et al., 1986; Zibrowius, Bianchi, 1981) *Р. berkeleyana s. str.* проник в воды северо-восточной Атлантики и образовал обширные поселения в Средиземном море и на юге Великобритании лишь в последние десятилетия.

Экология и биология. По моим данным черви встречаются на глубинах от 0 до 258 м, в литературе конкретные данные часто отсутствуют. Поселяются на камнях, ракуше, раковинах живых моллюсков, трубках Serpulidae, кораллиновых водорослях, саргассах. В умеренных водах совместно с Paradexiospira vitrea, Bushiella quadrangularis, B. similis и некоторыми другими видами. В моем материале P. ex gr. berkeleyana всегда встречался в единичных экземплярах среди массовых поселений других видов, однако в ряде регионов известны и его массовые поселения. Наблюдения в аквариуме (Thorp, 1991) показали, что P. berkeleyana размножается круглый год, однако при зимних температурах развитие эмбрионов длится несколько месяцев, а при летних протекает быстрее, чем за две недели.

Единственный пока «вид», для которого отмечена смена выводковых камер у одной и той же особи (Thorp, 1989).

Материал. 3 пробы (4 экз.) из коллекции КИЭП.

## Bushiella Knight-Jones 1973

Типовой вид Spirorbis evolutus Bush, 1905.

Коготь первичной дистальной пластинки периферический, уплощенный. Первичная дистальная пластинка после формирования выводковой камеры остается прикрепленной к ее боковой стенке с помощью когтя со стороны, противоположной жаберному пучку или полностью соединяется с выводковой камерой. Выводковая камера в виде глубокого впячивания, полностью закрывающего эмбрионы и снабжённого порой, способной открываться и закрываться. Выводковая камера кальцинирована дистально и в разной степени в области прикрепления когтя; проксимально и в области поры кальцинации не бывает. Оперкулюм расположен между 1-м и 2-м жаберными лучами на левой стороне тела так, что не кальцинированная часть, несущая пору, расположена внутри кроны. Трубки левозакрученные. Края воротничка свободные. Воротничковые щетинки с крыловидным придатком или без него, поперечные ряды зубчиков на лезвии обычно отсутствуют. Серповидные щетинки имеются. З ТЩС.

В состав рода входит около 17 видов, относящихся к двум подродам. Все они обитают только в северном полушарии.

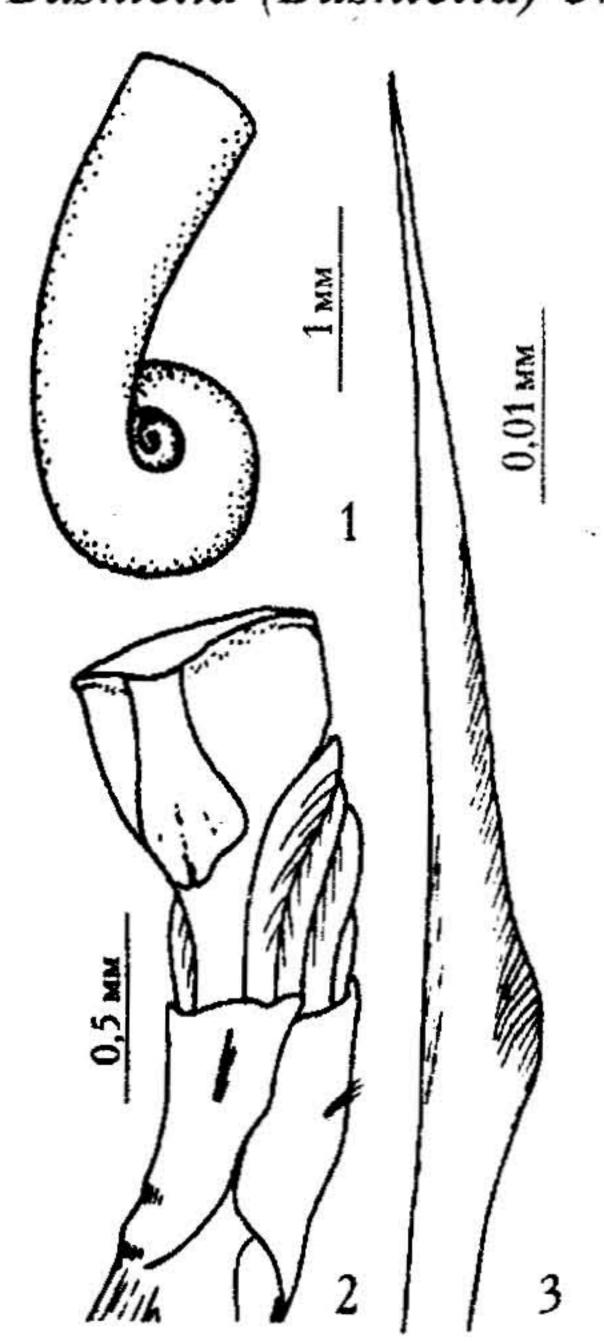
## Bushiella (Bushiella) Knight-Jones, 1973

Типовой вид: Spirorbis evolutus Bush, 1905.

Воротничковые щетинки простые. В базальной части лезвия воротничковых щетинок часто может иметься выемка, иногда довольно отчетливая и с зубчиками, однако крыловидный придаток, отделенный гладким пространством от лезвия щетинки, никогда не формируется.

В состав подрода входит около 8 видов, 2 из них встречаются в Северном Ледовитом океане.

## Bushiella (Bushiella) evoluta (Bush, 1905)



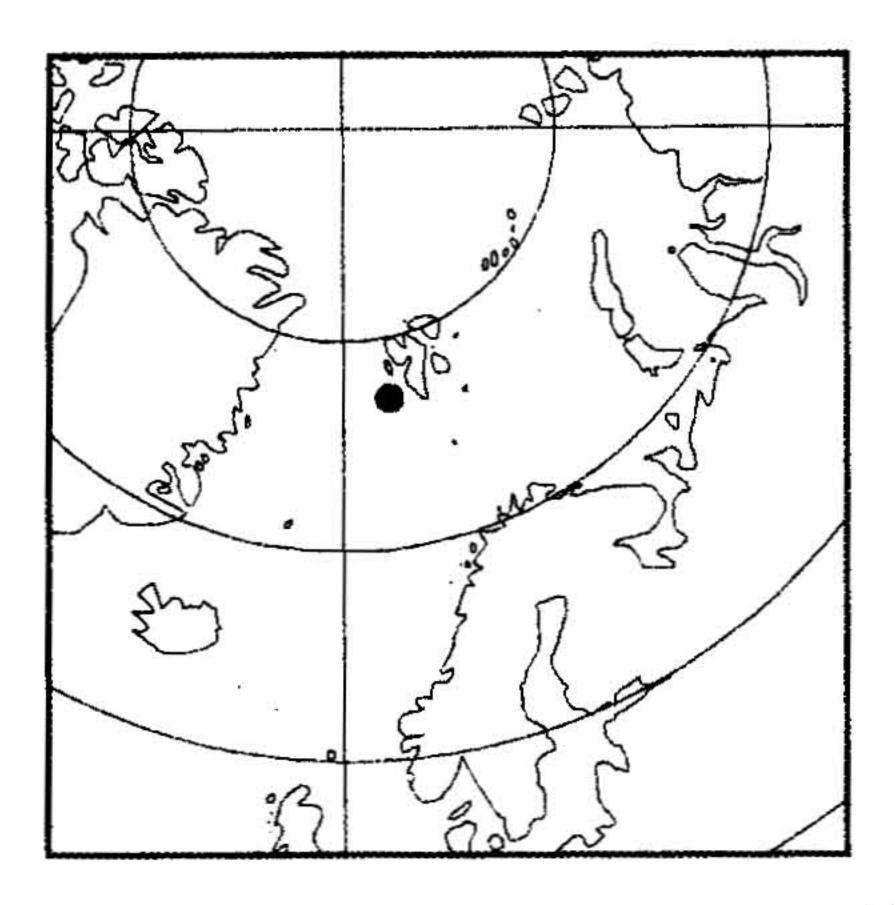
**Bushiella evoluta:** 1 — трубка; 2 — оперкулюм; 3 — воротничковая щетинка (2, 3 — по Knight-Jones, 1984)

Spirorbis evolutus Bush, 1905: 251, pl. XLII, fig. 20-22.

Bushiella evoluta – Knight-Jones, 1984: 112-114, fig. 1 A-G; Knight-Jones et al., 1991: 193, fig. 3.

Bushiella (Bushiella) evoluta – Ржавский, 1991 a, c 7; 1994: 103.

Трубка белая, непрозрачная, левозакрученная. Начальные обороты планоспиральные, последний распрямлен, стелется вдоль субстрата. Продольных гребней нет. Ювенильные особи только с первичным оперкулюмом не известны. Первичный оперкулюм полностью сливается с выводковой камерой после ее формирования. Выводковая камера кальцинирована лишь в дистальной части, кальцинации стенки в области когтя нет. Стенки выводковой камеры мягкие, прозрачные. Дистальная часть выводковой камеры плоская. Коготь в длину больше, чем в ширину, каплевидно-ромбовидной формы (слегка расширяется в дистальной части, образуя небольшие крыловидные выросты). По середине терминальной части когтя имеется небольшая выемка. Воротничок со свободными краями, простирается до конца торакса, слабо асимметричный. Прижизненная окраска не известна. Воротничковые щетинки простые, гладкие или слабо зазубренные. В базальной части лезвия часто имеется небольшая выемка, но выраженный крыловидный придаток не образуется. Есть сопровождающие капиллярные волосовидные щетинки. На 3-м сегменте имеются как волосовидные, так и серповидные щетинки с довольно широкими зубцами по сравнению с другими представителями рода. На обеих сторонах тела по 2 ряда торакальных uncini. Торакальные uncini типичного строения. АЩС до 15. Абдоминальные нотохеты (1, реже 2 в пучке) геникулирующие, с грубо зазубренным лезвием и слабо выраженной пяткой. Лезвие самых крупных абдоминальных нотохет примерно такой же длины, как лезвия самых крупных воротничковых щетинок с выпуклой стороны тела. На большинстве сегментов имеется 1 сопровождающая капиллярная крючковидная щетинка. Наиболее крупные абдоминальные торусы лежат в передней части абдомена. Абдоминальные uncini распределены



симметрично. Они мелкие, с ровным передним краем и многочисленными продольными рядами мелких зубчиков.

Распространение. Приатлантический шельфовый вид. В Северном Ледовитом океане обнаружен мною у побережья Западного Шпицбергена. Известен также с побережья Ньюфаундленда и тихоокеанского побережья Камчатки.

Экология и биология. Животные отмечены на глубинах от 5 до 170 м. Все найденные мною экземпляры поселялись на внутренней стороне раковин Gastropoda, заселенных раками-отшельниками совместно с Circeis armoricana, Bushiella quadrangularis, B. similis и некоторыми другими видами. Особи с эмбрионами в выводковой камере отмечены в сентябре-ноябре. Небольшое число находок B. evoluta связано, скорее всего, со спецификой заселяемого им субстрата, что дела-

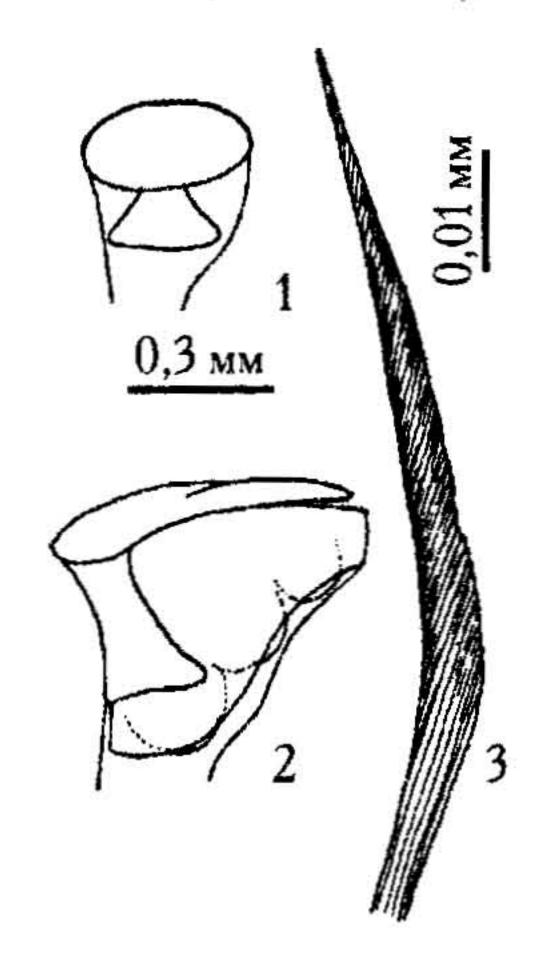
ет этот вид труднодоступным для обнаружения, если материал не собирается специально.

Примечания. Этот вид хорошо отличается от остальных представителей рода распрямленными последними оборотами трубки, строением когтя и отсутствием кальцинации на боковых стенках выводковой камеры.

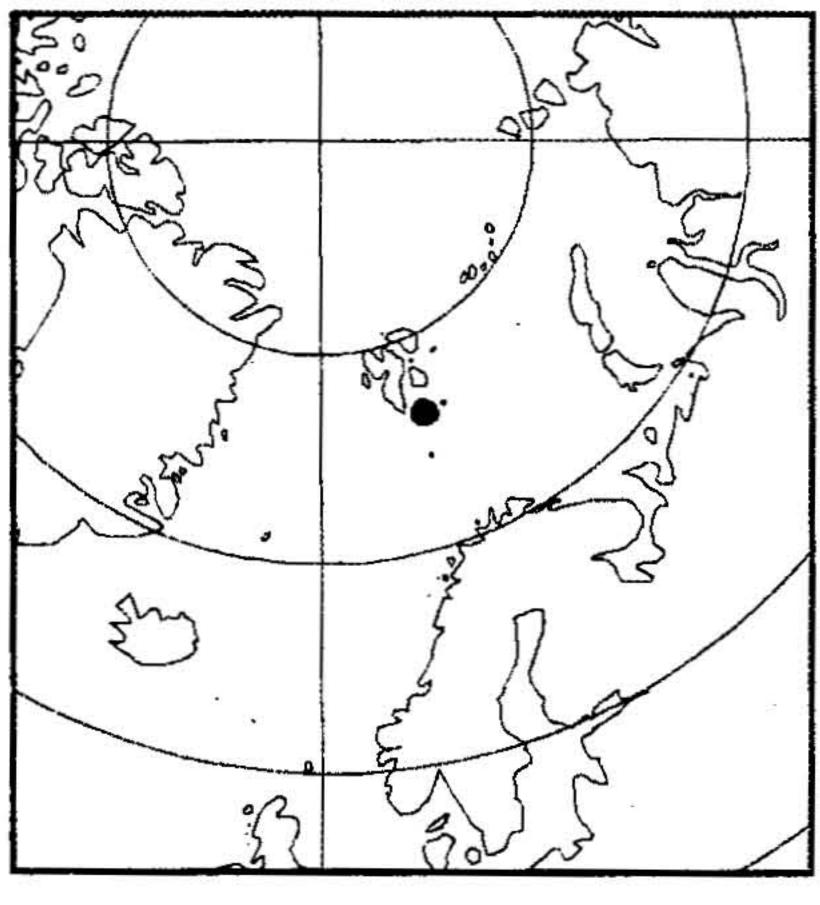
Из видов, встречающихся в Полярном бассейне, похожую по строению трубку с раскрученным последним оборотом имеет Spirorbis cuneatus, но он хорошо отличается по многим другим морфологическим признакам и экологии.

Материал. 7 проб (25 экз.) из коллекции КИЭП.

#### Bushiella (Bushiella) verruca (Moerch, 1863)



Bushiella verruca: 1 – первичный оперкулюм; 2 – зрелый оперкулюм сбоку; 3 – воротничковая щетинка (по Knight-Jones et al., 1979)



Spirorbis verruca Moerch, 1863: 431.

Sinistrella verruca – Knight-Jones et al., 1979: 446, fig. 6 С (а-е) (синонимия).

Bushiella verruca – Knight-Jones, 1984: 113. Ржавский, 1989: 56, рис. 2 3.

Bushiella (Bushiella) verruca - Ржавский, 1994: 103.

Serpula glomerata - Fabricius, 1780: 381-382 (non Linne, 1767).

Трубка белая, непрозрачная, левозакрученная, планоспиральная. Имеется один четкий продольный серединный гребень, так что в поперечном сечении трубка выглядит треугольной. Обнаруженные мною взрослые экземпляры не превышали 1,5 мм в диаметре, однако, по данным Knight-Jones et al. (1979) диаметр домика может достигать 2,5 мм. Дистальная пластинка первичного оперкулюма плоская, несет небольшой периферический веерообразный коготь (постепенно расширяющийся в дистальном направлении). После формирования выводковой камеры дистальная пластинка полностью соединяется с ней. Дистальная часть выводковой камеры плоская или слабо выпуклая, кальцинированная. Боковые стенки выводковой камеры кальцинированы в области когтя. Коготь сохраняет свою форму и мало увеличивается в размерах. Дистальный край его ровный или слабо фестончатый. Воротничок со свободными краями, простирается до конца торакса, слабо асимметричный. Прижизненная окраска не известна. Воротничковые щетинки со слабо зазубренным лезвием, простые. В базальной части лезвия имеется небольшая выемка, но выраженный крыловидный придаток не образуется. Есть сопровождающие капиллярные волосовидные щетинки. На 3-м сегменте к нотохетам такого типа добавляются серповидные щетинки. На обеих сторонах тела по 2 ряда торакальных uncini. Торакальные uncini типичного строения. АЩС до 15. Абдоминальные нотохеты (1, реже 2 в пучке) геникулирующие, с грубо зазубренным лезвием и слабо выраженной пяткой. Лезвие самых крупных абдоминальных нотохет примерно такой же длины, как лезвия самых крупных воротничковых щетинок с выпуклой стороны тела. Наиболее крупные абдоминальные торусы лежат в передней части абдомена. Абдоминальные uncini распределены симметрично. Они мелкие, с ровным передним краем и многочисленными продольными рядами мелких зубчиков.

Распространение. Аркто-тихоокеанский шельфовый вид. В Северном Ледовитом океане отмечен мною у побережья Шпицбергена, а также известен по первоописанию и сообщению Bush (1905) с побережья Гренландии (на карте не отмечен из-за отсутсвия привязки). В Северной Пацифике имеются единичные находки в Беринговом море, у тихоокеанского побережья Камчатки и Курильских островов, у берегов Японии и на тихоокеанском побережье Америки возле о. Ванкувер и в районе Каное-бэй.

Экология и биология. Встречаются на глубинах от 14 до 445 м. Субстрат в основном не известен, некоторые особи были прикреплены к гальке и ракуше. Как правило, встречается в единичных экземплярах среди Paradexiospira violacea, P. vitrea, P. cancellata, Bushiella quadrangularis, Circeis armoricana и других видов.

Примечания. Многие исследователи считали "verruca" младшим синонимом "validus", Однако было показано (Bush, 1905; Knight-Jones et al., 1979), что эти два вида очень хорошо отличаются друг от друга строением когтя, выводковой камеры, размерами. Материал из дальневосточных морей, описываемый отечественными исследователями как "validus" Knight-Jones et al. (1979) также предположительно относили к "verruca", однако проведенная мною ревизия показала, что весь он в действительности относится к Protoleodora uschakovi (Ржавский, 1989, 1992 б). Собственно же Bushiella (Bushiella) valida известен только из северной Атлантики.

С другой стороны, большая часть немногочисленных опубликованных данных о нахождении *B. verruca* не поддаются интерпретации, а все достоверные сообщения основаны на нескольких экземплярах не очень хорошей сохранности (включая голотип). *B. verruca* практически идентичен по форме когтя и оперкулюма *Bushiella (Jugaria) similis* (см. ниже), отмечаемые отличия (трубки *B. (J.) similis* почти всегда гладкие, без продольных гребней, а если и имеется зачаточный серединный гребень, трубка в поперечном сечении все равно остается округлой; на спинной стороне торакса *B. (J.) similis* часто видна интенсивная тёмно-бордовая пигментация) не обязательны. Фактически различить эти виды возможно только по строению воротничковых щетинок (у *B. (J.) similis* они с отчетливым крыловидным придатком, на основании чего вид и относится к другому подроду). Однако возможно, что указание на отсутствие щетинок с крыловидным придатком у *В. verruca* есть следствие артефакта (в том числе и у исследованных мною особей). Поэтому не исключено, что *В. verruca* и *В.(J.) similis* в действительности могут быть конспецифичны, но до проведения специального исследования лучше рассматривать их как самостоятельные виды.

Имеются устоявшиеся заблуждения об авторстве и дате опубликования вида. Традиционно считается, что он был описан Fabricius (1780). Однако в его работе отсутствует такое наименование. Впервые же имя Spirorbis verruca было опубликовано Moerch (1863) для материала, цитируемого Fabricius (1780) как Serpula glomerata. При этом Moerch использовал название, предложенное для этого материала позднее самим Fabricius в неопубликованных рукописях, и указал автором Fabricius.

Материал. 1 проба (6 экз.) из коллекции ЗИН.

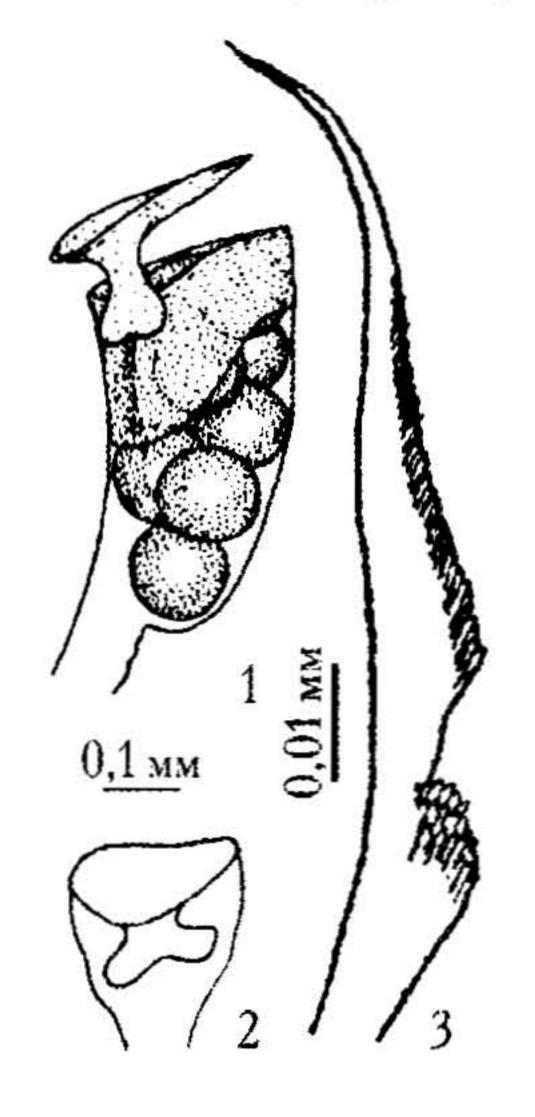
## Bushiella (Jugaria) Knight-Jones, 1978

Типовой вид: Spirorbis quadrangularis Stimpson, 1854.

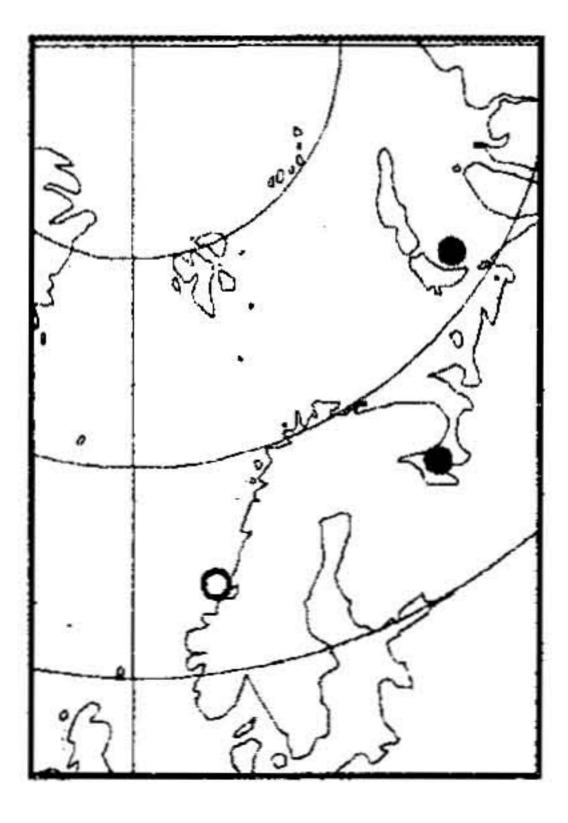
Воротничковые щетинки с крыловидным придатком.

В состав подрода входит около 9 видов, 4 из которых отмечены в Северном Ледовитом океане.

## Bushiella (Jugaria) granulata (Linne, 1767).



Bushiella granulata: 1 — зрелая выводковая камера с эмбрионами; 2 — первичный оперкулюм; 3 — щетинка (1, 2 — по Knight-Jones, 1977)



Serpula granulata Linne, 1767: 1266.

Spirorbis granulatus — Зенкевич, 1925: 5.

Pileolaria granulata — Knight-Jones, Knight-Jones, 1977: 484-485, fig. 11 A-J, (синонимия).

Jugaria granulata — Knight-Jones et al., 1991, с. 193, fig. 3.

Bushiella (Jugaria) granulata — Ржавский, 1991 a:10; 1994: 104; Яковис, 1997: 52-53, рис. 12 а-в.

Трубка белая, непрозрачная, левозакрученная, планоспиральная, гладкая или с 1 продольным гребнем, сдвинутым к центру спирали. Диаметр домика взрослых особей до 2 мм. Первичный оперкулюм со слегка вогнутой дистальной пластинкой. Коготь небольшой, его дистальный край с выемкой по середине (двухлопастной), реже прямой или округлый. После формирования выводковой камеры первичный оперкулюм прикрепляется к выводковой камере только с помощью когтя, так что между дистальной пластинкой первичного оперкулюма и дистальной частью выводковой камеры имеется пространство. Иногда оно очень мало и пластинка первичного оперкулюма вплотную прилегает к выводковой камере, однако не сливается с ней. Форма и размеры когтя после формирования выводковой камеры практически не меняются. Дистальная кальцинированная часть выводковой камеры ровная или слегка вогнутая, имеется кальцинированная область боковой стенки в районе прикрепления когтя. В длину выводковая камера немного больше или примерно такая же, как в ширину. Воротничок со свободными краями, простирается до конца торакса, слабо асимметричный. Туловище и жабры живых червей обычно почти бесцветные, но торакс иногда желтоватый. Через стенки эпителия просвечивает жёлго-коричневый желудок. Воротничковые щетинки с плоским крыловидным придатком и слабо зазубренным лезвием, без поперечных рядов зубчиков. Имеются сопровождающие волосовидные щетинки. В нотоподиях ТЩС-3 кроме простых волосовидных щетинок имеются серповидные щетинки. Их дистальная зазубренная часть очень длинная по сравнению с другими представителями рода, занимает большую часть лезвия. Два ряда торакальных uncini с обеих сторон тела. Торакальные uncini с ровным передним краем и обычно двумя продольными рядами зубчиков. Длина самых крупных торакальных uncini, расположенных дорзально, меньше длины лезвия воротничковых щетинок. АЩС около 15. Одна абдоминальная нотохета (на передних сегментах иногда 2) в пучке. Они геникулирующие, со слабо выраженной пяткой и грубо зазубренным лезвием. Имеется 1 сопровождающая капиллярная крючковидная щетинка, как правило, на всех сегментах. Наиболее круппые абдоминальные торусы лежат в средней или задней части абдомена. Абдоминальные uncini распределены симметрично. Они мелкие, с ровным передним краем и многочисленными продольными рядами мелких зубчиков.

Распространение. Приатлантический шельфовый вид (?). В Северном Ледовитом океане единичные особи отмечены мною в Белом и Карском морях. Несмотря на то, что вид упоминается во многих фаунистических работах, вопрос об его распространении остается открытым в виду частых ошибочных определений. По мнению Knight-Jones, Knight-Jones (1977) и Knight-Jones et al. (1991) к несомненным находкам можно отнести лишь

некоторые сборы с побережья Норвегии, Ирландии, Великобритании и Франции (в районе Роскова). Мною вид отмечен в Балтийском (в районе Киля) и Северном морях. Безусловно, отсутствует в Пацифике.

Экология и биология. Животные встречены на глубинах от 0 до 90 м. Поселяются на водорослях (Fucus, Laminaria), камнях, раковинах. Встречаются совместно со Spirorbis spirorbis, Circeis armoricana, Bushiella quadrangularis.

Примечания. Проблема взаимоотношения видов "granulatus" и "tridentatus" подробно обсуждалась рядом авторов (Bergan, 1953 б; Gee, 1964; Knight-Jones, Knight-Jones, 1977) и наименование Линнея было оставлено за материалом, вынашивающим эмбрионы в выводковой камере, а не в трубке.

Как показали Knight-Jones, Knight-Jones (1977) и Knight-Jones et al. (1979) большая часть материала, определенного зарубежными полихетологами как "granulatus" в действительности относится к В. quadrangularis. Что касается данных отечественных исследователей, то
ревизия сохранившихся коллекций выявила, что лишь животные из нескольких проб (Зенкевич, 1925 и некоторые неопубликованные данные) действительно относятся к этому виду. Большая же часть материала принадлежит к В. quadrangularis, а некоторая также к В. kofiadii,
В. similis, Protoleodora uschakovi. Материал, описываемый Зацепиным (1948) как "granulatus" не сохранился. Возможно, он представлен
несколькими видами, однако рисунки соответствуют В. quadrangularis.

Хотя B. quadrangularis очень часто неверно определяли как "granulatus", эти виды очень хорошо отличаются многими признаками.

В действительности же B. granulata можно спутать с B. similis, особенно ювенильные особи или взрослые в тех случаях, когда первичный оперкулюм у B. granulata вплотную прилегает к выводковой камере. В сомнительных случаях надёжным критерием могут служить различия в морфологии воротничковых и серповидных щетинок, а также в распределении абдоминальных uncini.

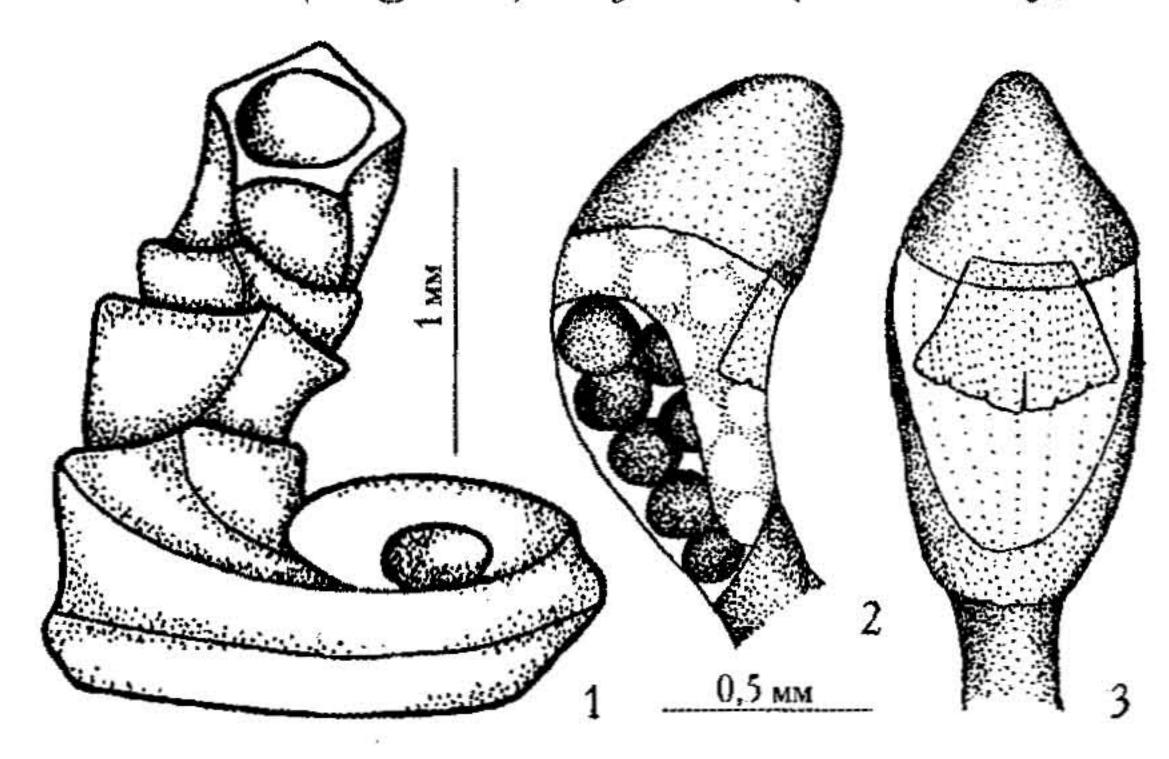
По способу прикрепления первичного оперкулюма к выводковой камере *B. granulata* сходен с *B. valida*. Однако первый относится к подроду с простыми волосовидными щетинками, хорошо отличается морфологией когтя и другими признаками. *B. acuticostalis* имеет воротничковые щетинки с крыловидным придатком и биизкий по форме коготь, однако различия в морфологии когтя всё-таки отчётливые – у *B. acuticostalis* боковые лопасти более вытянутые, часто заострённые, дистальный край более-менее ровный с маленьким острым выростом посередине (Ржавский, 1991 а). Помимо этого у *B. acuticostalis* трубка несёт три (реже 2-4) продольных гребня, часто высоких и острых. Эти виды не отмечены для Арктического бассейна, но возможность их нахождения не исключена.

Кроме того, после сдачи рукописи в печать мне был передан общирный материал из Норвежского моря, по которому, по-видимому, будет описан новый вид рода Bushiella, имеющий аналогичный способ прикрепления первичного оперкулюма к выводковой камере.

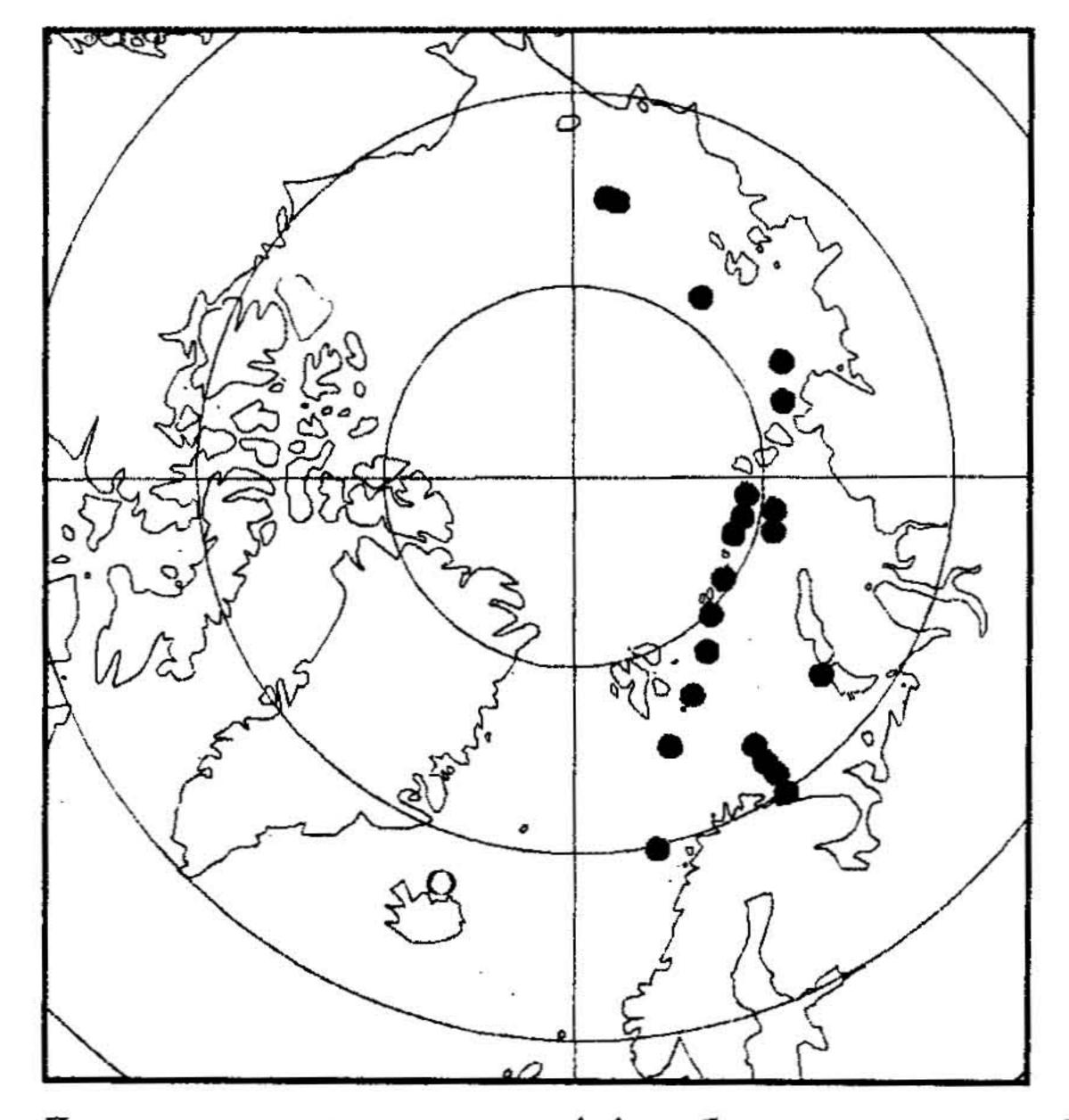
По мнению Knight-Jones (1978) и Knight-Jones et al. (1991) на B. granulata очень похож вид B. stimpsoni, который отличается в первую очередь более крупными размерами. Однако в действительности B. stimpsoni sensu stricto, скорее всего, идентичен B. similis, а материал Knight-Jones – B. acuticostalis (см. замечания к B. similis).

Материал. 4 пробы (около 50 экз.) из коллекций ЗИН и ЗММУ.

#### Bushiella (Jugaria) kofiadii (Rzhavsky, 1988).



Bushiella kofiadii: 1 – трубка; 2, 3 – оперкулюм сбоку и спереди



Jugaria kofiadii Ржавский, 1988: 933-935, рис. A-M; Knight-Jones et al., 1991: 193, fig. 3.

Bushiella (Jugaria) kofiadii - Ржавский, 1994: 104.

Spirorbis granulatus — Пергамент, 1945: 131 (partim); Анненкова in Горбунов, 1946: 39 (partim); Анненкова, 1932: 190; Хлебович 1964: 179 (partim?); Хлебович in Колтун, 1964: 56, 59, 60 (partim, non 62, 76, 78?) (non Linne, 1767).

Трубка белая, непрозрачная, левозакрученная, планоспиральная, однако последние обороты часто раскручены и приподняты над субстратом. Часто они состоят как бы из члеников, вставленных один в другой. Обычно имеется три отчётливо выраженных гребня, придающих трубке в поперечном сечении пятигранную форму. Диаметр домика до 2,5 мм. Первичный оперкулюм выпуклый, реже плоский, с довольно крупным трапециевидным когтем. Он полностью сливается с выводковой камерой после ее формирования. Дистальная часть выводковой камеры кальцинированная, сильно выпуклая. Иногда она бывает слабо выпуклая, но никогда плоская. Кальцинация боковой стенки в области когтя развита хорошо. Коготь крупный, трапециевидный, равномерно расширяющийся в дистальном направлении. Дистальный край когтя прямой или слегка угловатый, гладкий или слабо фестончатый, часто с очень небольшой выемкой по середине. Воротничок со свободными краями, простирается до конца торакса, слабо асимметричный. Прижизненная окраска неизвестна. У фиксированных особей туловище и жабры почти бесцветные, через стенки эпителия просвечивает коричневатый желудок. Воротничковые щетинки с плоским крыловидным придатком и слабо зазубренным лезвием, без поперечных рядов зубчиков. Имеются сопровождающие волосовидные щетинки. В нотоподиях 3-го сегмента кроме простых волосовидных щетинок имеются серповидные щетинки с зубчиками обычного размера.

Два ряда торакальных uncini с обеих сторон тела. Торакальные uncini с ровным передним краем, с 1-2 продольными рядами зубчиков. Длина самых крупных торакальных uncini, расположенных дорсально, меньше длины лезвия воротничковых щетинок. АЩС до 30. Одна абдоминальная нотохета (на передних сегментах иногда 2)

в пучке. Они геникулирующие, с выраженной пяткой и грубо зазубренным лезвием. Имеется 1 сопровождающая капиллярная крючковидная щетинка, как правило, на всех сегментах. Наиболее крупные абдоминальные торусы лежат в передней части абдомена. Абдоминальные uncini распределены симметрично. Они мелкие, с ровным передним краем и многочисленными продольными рядами мелких зубчиков.

Распространение. Панарктический шельфовый вид. По моим данным отмечен в Северном Ледовитом океане в Баренцевом, Карском морях, море Лаптевых, Восточно-Сибирское море и центральном секторе Арктики. По данным Найт-Джонс (персональное сообщение) обычен у северного побережья Исландии. Вне Северного Ледовитого океана недавно обнаружен мною только в Северной Атлантике у побережья Ньюфаундленда и Лабрадора (Канада).

Экология и биология. Черви встречены на глубинах от 58 до 550 м, чаще глубже 250 м. Обычно поселяются на гравийных трубках полихет рода *Nothria*, что ни разу не отмечалось для *B. quadrangularis*, а также на Bryozoa и Bivalvia. Ни разу не обнаружены на водорослях. Могут образовывать совместные поселения с *B. similis*.

Примечания. На рисунке торакальной uncini, сопровождающем описание вида (Ржавский, 1988), зубчики неверно изображены в обратном направлении.

Часть исследованного материала была определена ранее отечественными исследователями (Анненкова, Пергамент, Хлебович) в основном как "granulatus". Несколько экземпляров были определены Вагиным как "violaceus", а один Анненковой как "spirillum". Ранее (Ржавский, 1988) я ошибочно счёл все эти данные неопубликованными, однако впоследствии выяснилось, что большая часть их была обнародована в приведенных в синонимии работах.

Вид наиболее близок к В. quadrangularis по строению оперкулюма, но хорошо отличается строением когтя и трубки, имеются также некоторые характерные отличия в экологии.

Материал. 34 пробы (около 150 экз.) из коллекций ЗИН, ЗММУ и КИЭП.

#### Bushiella (Jugaria) quadrangularis (Stimpson, 1854)

Spirorbis quadrangularis Stimpson, 1854: 29; Bush, 1905: 2416 pl. XXXII, fig. 37, pl. XL, fig. 10-12, 23, 26, 30, pl. XLII, fig. 23-29, pl. XLIII, fig. 14-15.

Pileolaria (Jugaria) quadrangularis - Knight-Jones et al., 1979: 443, fig. 6 A (a-d) (синонимия).

Jugaria quadriangularis [sic!] — Ржавский, 1989: 56, рис. 2 Б, 3 А (синонимия).

Bushiella (Jugaria) quadriangularis [sic!] - Ржавский, 1994: 104; Яковис, 1997: 49-51, рис. 10 а-ж.

Spirorbis carinatus: Levinsen, 1883: 206-207, tab. III, fig. 8 (non Montagu, 1803).

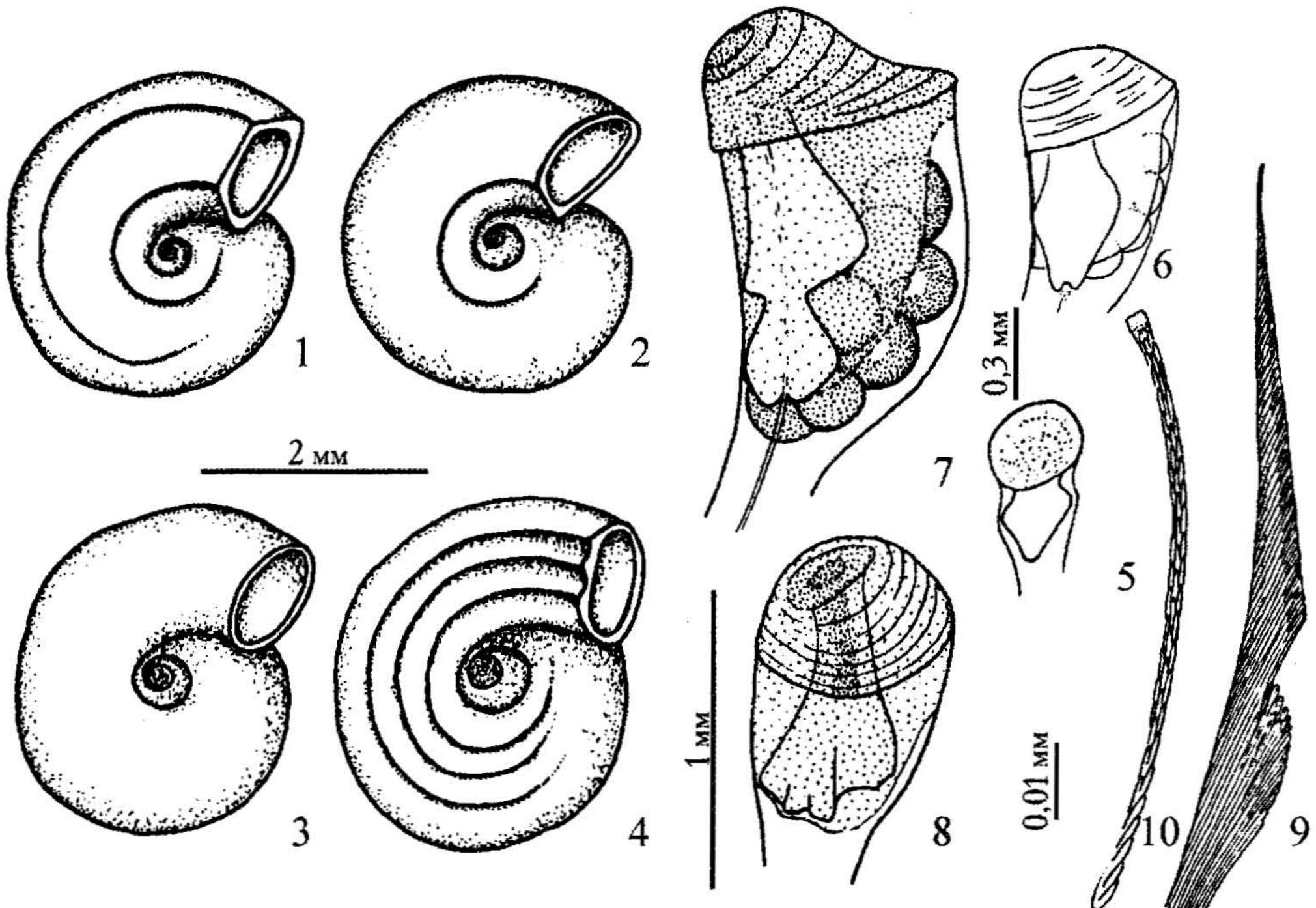
? Spirorbis affinis: Levinsen, 1883: 207, tab. III, fig. 7.

? Spirorbis lineatus: Bush, 1905: 242, pl. XXXIX, fig. 29.

Spirorbis granulatus — Зацепин, 1948: 166, табл. XXXIX, 19, 20 (partim?) (non Linne, 1767).

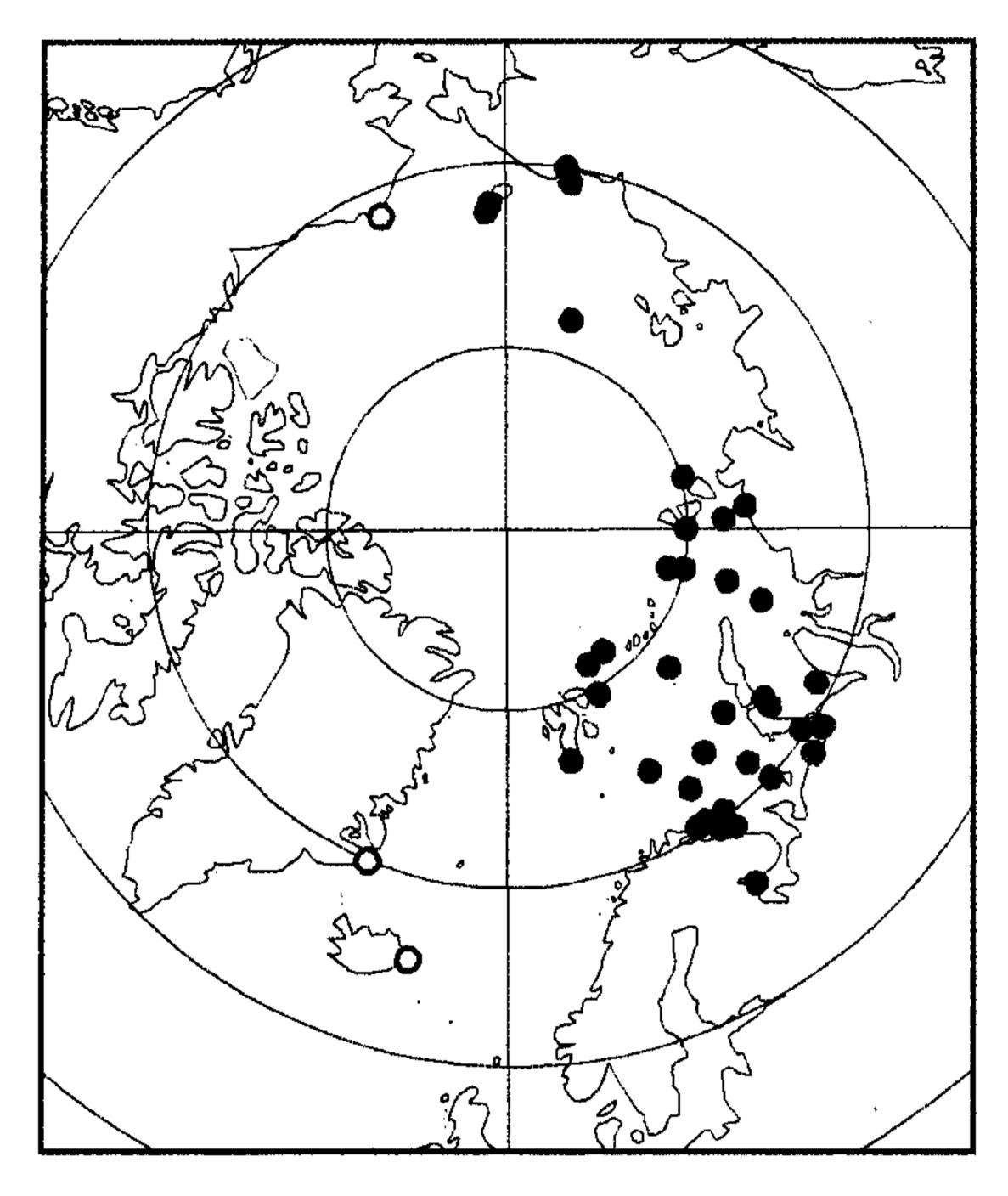
Spirorbis (Laeospira) granulatus - Pettibone, 1954: 343-344 (non Linne, 1767).

Laeospira pacifica: Uchida, 1971 a: 646-649, fig. 7 A-I, 8 A-P.



Bushiella quadrangularis: 1 — типичная трубка с двумя гребнями; 2 — с одним внутренним гребнем, как у В. granulata; 3 — без гребней, как у В. similis; 4 — с тремя гребнями; 5 — первичный оперкулюм с типичной формой когтя; 6 — зрелая выводковая камера, форма когтя типичная; 7, 8 — изменчивость когтя; 9 — воротничковая щетинка; 10 — крупная тора-кальная uncinus (по Knight-Jones et al., 1979)

Трубка белая, непрозрачная, левозакрученная, обычно планоспиральная. При поселении на "тонком" (нитевидном) субстрате обороты трубки приподнимаются над субстратом. В наиболее типичных случаях трубка имеет два продольных гребня, один из которых сдвинут к центру спирали, а другой — к периферии, что придает трубке в поперечном сечении четырехгранную форму. Однако часто гребни слабо выражены или отсутствуют. Нередко имеется только один внутренний гребень или их может быть три. Диаметр домика взрослых осо-



бей до 2,5 мм. Первичный оперкулюм выпуклый, реже плоский, с небольшим ромбовидным когтем. Он полностью сливается с выводковой камерой после ее формирования. Дистальная часть выводковой части кальцинированная, сильно выпуклая. Иногда она бывает слабо выпуклая, но никогда - плоская. Кальцинация боковой стенки в области когтя развита хорошо. Коготь крупный, неправильно-ромбовидной формы, очень изменчивый по очертаниям и пропорциям, но чаще удлинённо-ромбовидный. Довольно часто встречаются экземпляры с перетяжкой в дистальной части когтя или с выемкой на одной из сторон ромба. Воротничок со свободными краями, простирается до конца торакса, слабо асимметричный. Туловище и жабры почти бесцветные, через стенки эпителия просвечивает коричневатый желудок. Воротничковые щетинки с плоским крыловидным придатком и слабо зазубренным лезвием, без поперечных рядов зубчиков. Имеются сопровождающие волосовидные щетинки. В нотоподиях ТЩС-3 кроме простых волосовидных щетинок имеются серповидные щетинки с зубчиками обычното размера. Два ряда торакальных uncini с обеих сторон

тела. Торакальные uncini с ровным передним краем, несут до трёх продольных рядов зубчиков. Самые крупные торакальные uncini, расположенные дорсально, длиннее лезвия воротничковых щетинок. АЩС до 20. Абдоминальных нотохет до трёх в пучке (обычно 1), они геникулирующие, с выраженной пяткой и отчётливо зазубренным лезвием. Имеется 1 сопровождающая капиллярная крючковидная щетинка, но часто лишь в задней части абдомена. Наиболее крупные абдоминальные торусы лежат в передней части абдомена. Абдоминальные uncini распределены симметрично. Они мелкие, с ровным передним краем и многочисленными продольными рядами мелких зубчиков.

Распространение. Аркто-атланто-тихоокеанский шельфовый вид. В Северном Ледовитом океане отмечен мною в Гренландском, Баренцевом, Белом, Карском морях, море Лаптевых, Восточно-Сибирском и Чукотском море и центральном секторе Арктики. Известен по литературным данным у м. Барроу, Аляска, у побережья Гренландии и Исландии (Knight-Jones et al., 1979ж 1991). В Северной Пацифике спускается до юга Приморского Края (Россия) и Акапулько (Мексика). В Северной Атлантике известен с побережья Норвегии, Гренландии, Исландии, Великобритании, Ньюфаундленда (Канада) и Новой Англии (США).

Экология и биология. Один из наиболее обычных видов северного полушария. Встречен на глубинах от 0 до 280 м, чаще 5-100 м. Заселяет разнообразные субстраты – камни, ракушу, многие водоросли, раковины живых моллюсков, гидроиды, Bryozoa, Decapoda, домики балянусов, трубки Serpulidae и пр. Встречается совместно с Paradexiospira vitrea, P. cancellata, Circeis armoricana, B. similis и некоторыми другими видами.

Примечания. Большая часть сохранившегося и просмотренного мною материала из дальневосточных морей, определенного ранее отечественными исследователями как "granulatus" относится к настоящему виду (Ржавский, 1989). То же самое показали Knight-Jones et al. (1979) для большинства "granulatus", определенных зарубежными полихетчиками.

Материал, описанный Зацепиным (1948) под названием "granulatus" не сохранился, возможно, он был представлен несколькими видами, однако приводимые рисунки соответствуют B. quadrangularis.

Knight-Jones et al. (1979) заочно предполагают, что Spirorbis affinis Levinsen, 1883 и Spirorbis lineatus Bush, 1905 (типовые экземпляры которых не сохранились) возможно, конспецифичны B. quadrangularis. По-моему это не исключено, но скорее эти наименования следует считать nomen dubium.

В части работ Ржавского и Яковиса (см. синонимию) непредумышленно использовано неверное написание видового названия. Наличие двух продольных раздвинутых гребней является довольно характерным признаком вида и хорошо отличает его от остальных спирорбид Арктики. Однако в случае отсутствия гребней трубка неотличима от трубки *В. similis* и многих других спирорбид, в случае развития одного внутреннего гребня — от *В. granulata*, а трёх — от молоди северотихоокеанского вида *Bushiella abnormis* (см. Rzhavsky, 1993). Однако *В. quadrangularis* хорошо отличается от этих видов формой когтя, выводковой камеры и необычайно длинными торакальными uncini.

Из всех известных видов подрода Jugaria только B.(J.) kofiadii имеет в норме такую же сильно выпуклую дистальную часть выводковой камеры и крупный коготь, однако он иной формы. B. kofiadii хорошо отличается также строением трубки и некоторыми мелкими признаками.

Материал. 114 проб (более 600 экз.) из коллекций ЗИН, ЗММУ, ММБИ, КИЭП.

### Bushiella (Jugaria) similis (Bush, 1905).

```
Spirorbis similis Bush, 1905: 242, pl. XXXIX, fig. 16, 31, pl. XL, fig. 9, 17, 18, pl. XLIII, fig. 27, 31.

Pileolaria (Jugaria) similis — Knight-Jones et al., 1979: 445, fig. 6 B (a-d).

Jugaria similis: Ржавский, 1989 — 56, рис. 2 В (синонимия); Knight-Jones et al., 1991: 193, fig. 3.

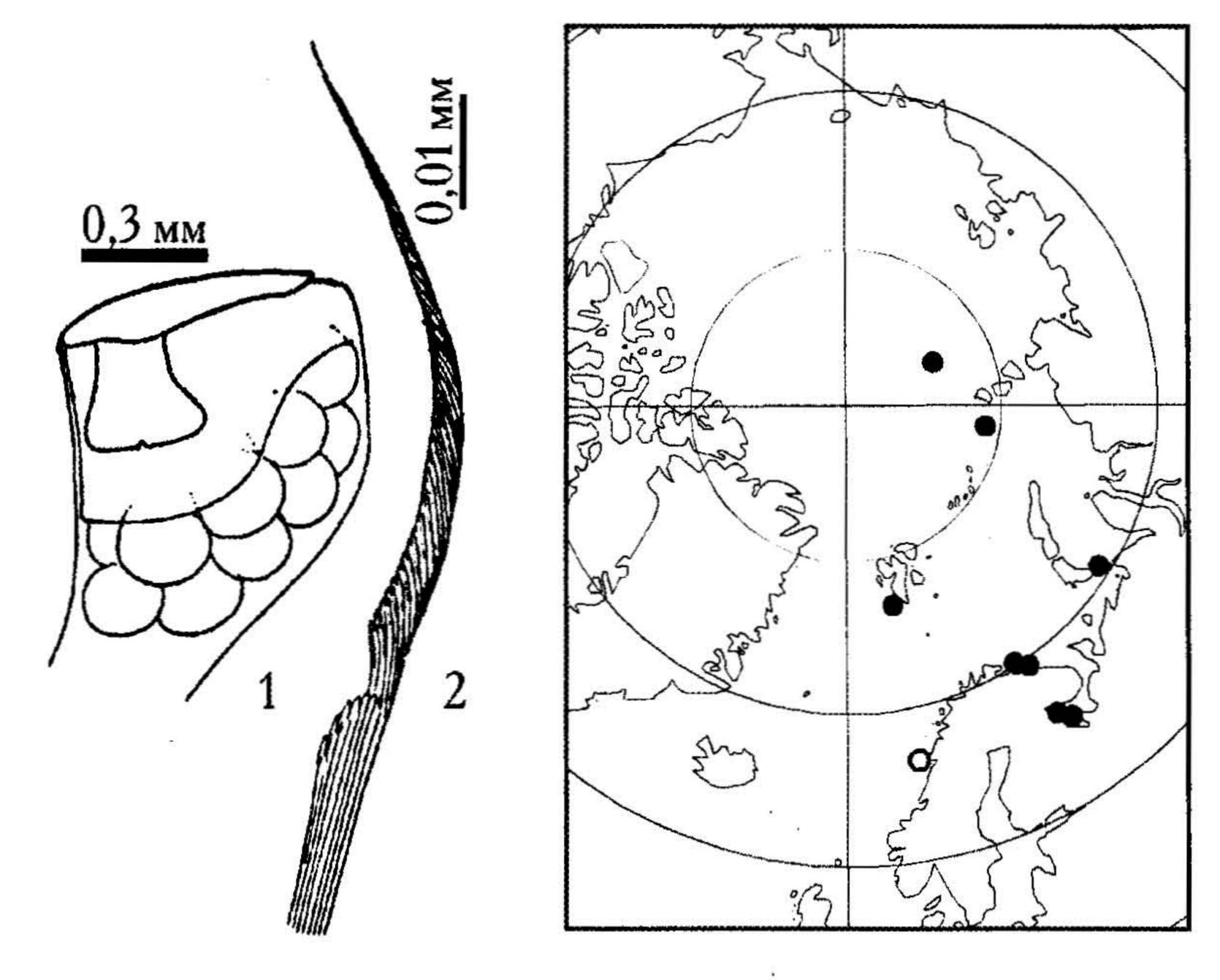
Bushiella (Jugaria) similis — Ржавский, 1991 a: 10; 1994: 104; Rzhavsky, 1993: 94-95; Яковис, 1997: 51-52, рис. 11 a-б.

Spirorbis nautiloides — Stimpson, 185: 29; Verrill, 1874: 45-46, pl. IV, fig. 4 (non Lamarck, 1818)

Spirorbis stimpson; Verrill, 1881: 181-182; Bush, 1905: 250, pl. XXXIII, fig. 28, pl. XII, fig. 20, pl. XIIII, fig. 20, pl. XIIII, fig. 20, pl. XIIII, fig. 20, pl. XIIII, fig. 20, pl. XIIII.
```

? Spirorbis stimpsoni: Verrill, 1881: 181-182; Bush, 1905: 250, pl. XXXIX, fig. 38, pl. XL, fig. 29, pl. XLIII, fig. 20, 21, 22 (non Knight-Jones 1978; Knight-Jones et al., 1991).

Трубка белая, непрозрачная, планоспиральная, левозакрученная, почти всегда без продольных гребней, круглая в поперечном сечении. Иногда может нести 1 продольный серединный гребень, но он не меняет форму сечения трубки. Диаметр домика взрослых особей до 2 мм. Первичный оперкулюм плоский, с небольшим



Bushiella similis: 1 — зредая выводковая камера; 2 — воротничковая щетинка (по Knight-Jones et al., 1979)

когтем, резко расширяющимся в дистальной части. Посередине дистального края когтя часто имеется небольшая выемка. Первичный оперкулюм полностью сливается с выводковой камерой после её формирования. Дистальная часть выводковой камеры кальцинированная, плоская или слабо выпуклая. Форма и размеры когтя после формирования выводковой камеры практически не меняются. Кальцинация боковой стенки в области когтя развита хорошо. Воротничок со свободными краями, простирается до конца торакса, слабо асимметричный. Туловище и жабры не пигментированы, через стенки эпителия просвечивает коричневатый желудок. На спинной стороне в задней части торакса час-

то имеются два пигментных тёмно-малиновых пятна (crystalline patch), не отмеченных для остальных представителей рода, но характерных для многих видов *Pileolaria*. Воротничковые щетинки с очень слабо зазубренным лезвием, без поперечных рядов зубчиков. В отличие от других видов подрода зубчики крыловидного придатка лишь чуть-чуть крупнее зубчиков лезвия. Имеются сопровождающие волосовидные щетинки. В нотоподиях ТЩС-3 кроме простых волосовидных щетинок имеются серповидные щетинки с зубчиками обычного размера. Два ряда торакальных uncini с обеих сторон тела. Торакальные uncini с ровным передним краем, обычно с двумя продольными рядами зубчиков. Самые крупные торакальные uncini, расположенные дорсально, гораздо короче лезвия воротничковых щетинок. АЩС около 15. Абдоминальные нотоподии содержат до трёх геникулирующих зазубренных нотохет с выраженной пяткой и 1-2 капиллярных крючковидных щетинки (на передних сегментах иногда могут отсутствовать). Наиболее крупные абдоминальные торусы лежат в передней части абдомена. Абдоминальные uncini распределены симметрично. Они мелкие, с ровным передним краем и многочисленными продольными рядами мелких зубчиков.

Распространение. Аркто-атланто-тихоокеанский шельфовый вид. В Северном Ледовитом океане отмечен мною в Гренландском, Белом, Баренцевом, Карском морях и центральной части Арктики. Вероятно, у побережья Норвегии (Bergan, 1953 б, как "granulatus"). Известен в Северной Пацифике у азиатского побережья от Командорских островов и залива Шелихова до юга Приморского Края, а у американского в районе Аляски и Сан-Франциско. В Северной Атлантике — у побережья о. Ньюфаундленд (Канада) и Великобритании.

Экология и биология. Черви встречены на глубинах от 0 до 636 м. Поселяются на камнях, ракуше, раковинах живых моллюсков, трубках Serpulidae и других спирорбид, мшанках, Zostera. На водорослях пока не отмечен. В Арктике образует совместные поселения с Paradexiospira violacea, P. vitrea, Bushiella quadrangularis, B. kofiadii и некоторыми другими видами.

Примечания. В. similis очень похож по форме когтя на В. verruca, однако последний относится к подроду с простыми воротничковыми щетинками. Тем не менее, эти виды все равно легко спутать, если воротничковые щетинки В. similis при рассматривании в микроскоп не будут лежать строго латерально, так как зубчики крыловидного придатка у него очень маленькие и при повернутом положении это выплядит как выемка в базальной части лезвия. Наличие пигментных пятен на тораксе, по-видимому, также может служить диагностическим признаком В. similis, но они встречаются не у всех экземпляров и, возможно, выцветают при фиксации (см. замечания к В. verruca).

Легко также спутать по строению когтя ювенильные особи *B. similis* и *B. granulata* (взрослые, со сформировавшейся выводковой камерой, легко отличаются по способу прикрепления первичного оперкулюма). В сомнительных случаях наиболее надежным признаком будет, по-видимому, распределение абдоминальных uncini — у *B. granulata* наиболее крупные торусы расположены в задней половине абдомена, а у *B. similis* — в передней.

Судя по неполному описанию и рисункам Verrill (1881), а также Bush (1905), на *B. similis* очень похож ранее описанный *B. stimpsoni* (Verrill, 1881), рассматриваемый Knight-Jones (1978) и Knight-Jones et al. (1991) как валидный вид. Ими было приведено дополнительное весьма краткое описание этого вида по нескольким экземплярам с побережья Ньюфаундленда, однако типовой материал при этом не просматривался. Hartman (1944), сводя безо всякого основания «*stimpsoni*» в синонимию к «*Spirorbis borealis*», сообщила, что типовой материал хранится в Peabody Museum (США). Однако в действительности под указанными номерами оказался материал также из района Ньюфаундленда, но определённый Верриллом уже после выхода его статьи. Мною были изучены эти экземпляры и они оказались идентичны экземплярам *B. similis*. Однако, поскольку типовые экземпляры не сохранились и видовое название «*stimpsoni*» мало распространено, я не считаю возможным признать эти виды конспецифичными и установить в качестве старшего синонима «*Spirorbis stimpsoni*». Что касается особей, изученных Knight-Jones (1978) и Knight-Jones et al. (1991), то они также просмотрены мною. Оказалось, что эти экземпляры сильно отличаются от определённых Verrill и выглядят как «гигантские» особи (диаметр домика более 5 мм) *Bushiella (Jugaria) acuticostalis* Rzhavsky, 1991 (Ржавский, 1991 а). Интересно, что явление «гигантизма» отмечено мною и для особей других видов, собранных в районе **Ньюфа**ундленда. Однако малое количество материала и не очень хорошая сохранность не позволяют мне в настоящий момент достоверно **вдентифицировать** его как *B. acuticostalis*, известный до сих пор только из северо-западной Пацифики.

Материал. 32 пробы (около 100 экз.) из коллекций ЗИН, ЗММУ, КИЭП.

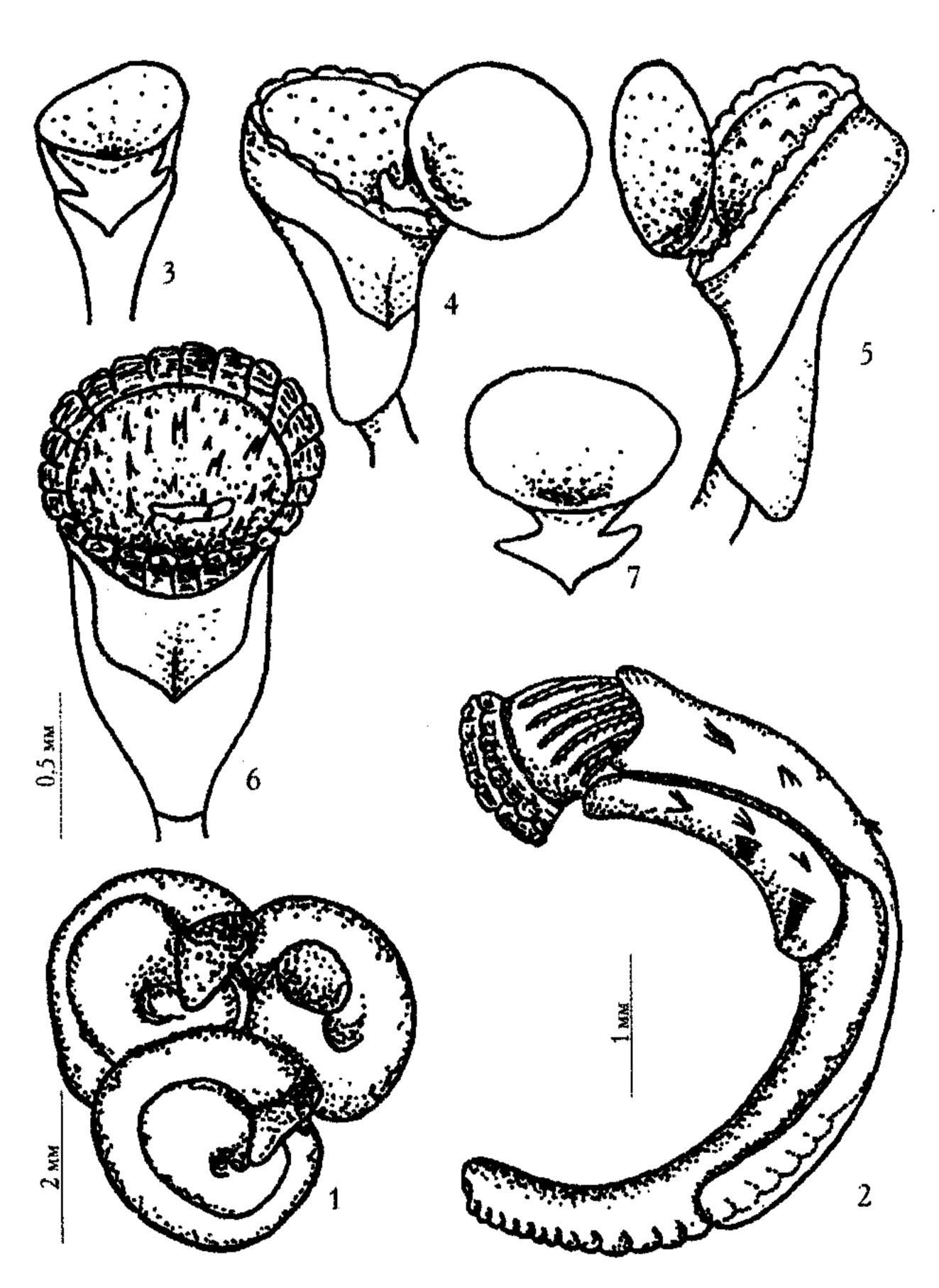
## Protoleodora Pillai, 1970

Типовой вид: Spirorbis asperatus Bush, 1905.

Коготь первичной дистальной пластинки крупный, периферический. Первичная дистальная пластинка прикрепляется к выводковой камере лишь кончиком своего когтя к дистальной ее части и поэтому легко отделяется. Выводковая камера в виде глубокого впячивания, полностью закрывающего эмбрионы и снабжённого порой. Дистальная часть выводковой камеры вогнутая, кальцинированная, имеется также кальцинация боковой стенки камеры со стороны, противоположной жаберной кроне. Оперкулюм расположен снаружи жаберного пучка. У выводковой камеры со стороны, обращенной к жабрам, имеется тонкостенное выпячивание (сумка, карман) заходящее в фекальную бороздку торакса и предназначенное для увеличения объема камеры. Трубки левозакрученные. Воротничок обычно асимметричный, с выпуклой стороны тела покрывает всю бесщетинковую зону и даже абдоминальные сегменты. Края воротничка свободные. Воротничковые щетинки простые, без поперечных рядов зубчиков. Серповидные щетинки имеются. 3 ТЩС.

В настоящее время описано четыре вида этого рода, два из них заходят в воды Арктики.

## Protoleodora gracilis Rzhavsky 1992



Protoleodora gracilis: 1 — конгломерат трубок; 2 — общий вид сбоку; 3 — первичный оперкулюм ювенили спереди; 4 — формирующаяся выводковая камера на начальных этапах; 5 — то же, на более познем этапе; 6 — зрелая выводковая камера без эмбрионов и без прикрепленного первичного оперкулюма; 7 — первичный оперкулюм, отделившийся от выводковой камеры

Protoleodora gracilis Ржавский, 1992 б, с 6-10, рис. А-Т (синонимия).

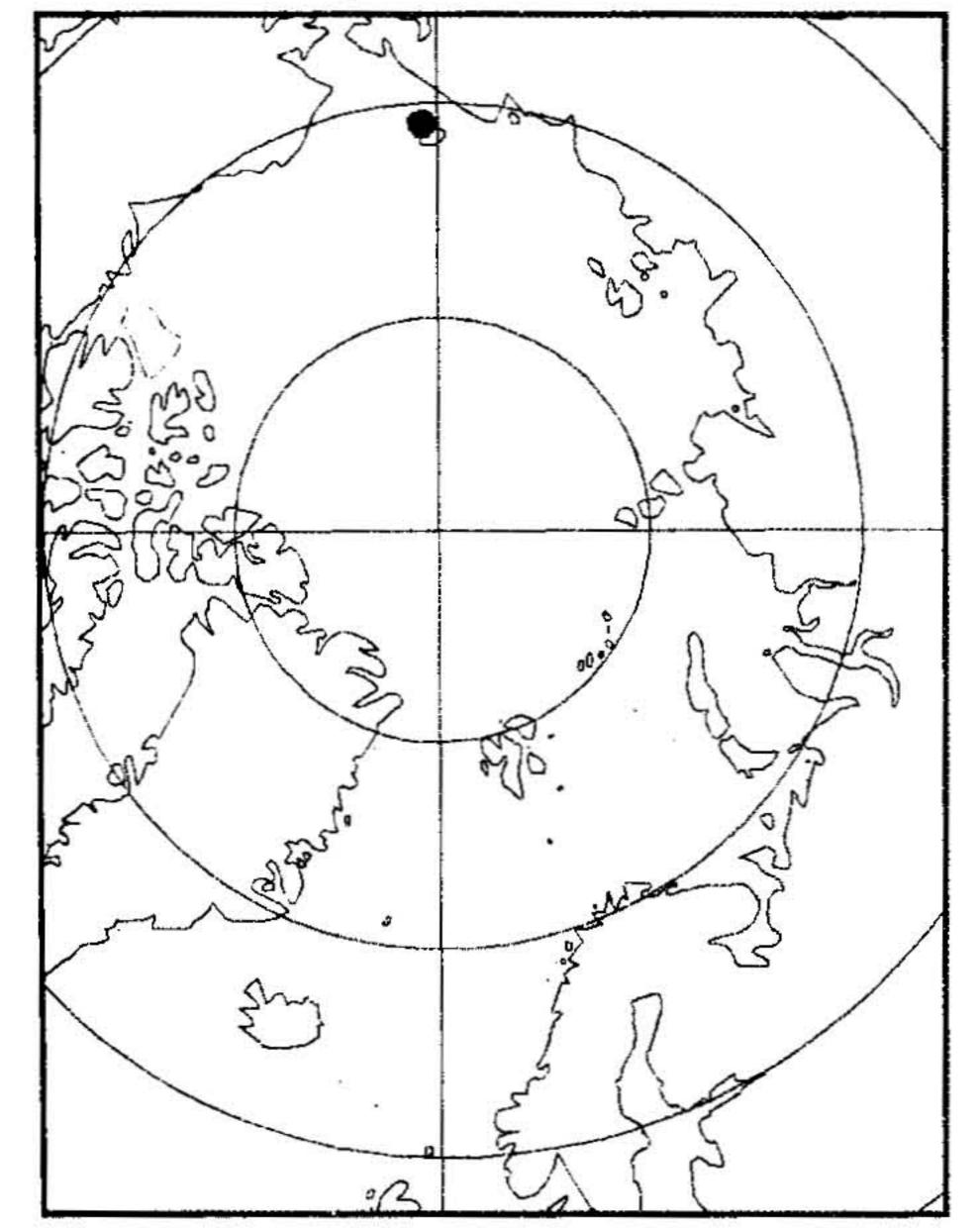
Spirorbis validus – Анненкова, 1952: 135 (partim) (non Verrill, 1874).

Трубка белая, непрозрачная, левозакрученная, с одним неясным продольным гребнем, реже гладкая. Ювенильные особи и одиночные трубки взрослых особей планоспиральные, однако, обычно они образуют сростки, вследствие чего форма трубок в различной степени деформируется, обороты раскручиваются, налегают друг на друга, приподнимаются над субстратом. Диаметр домика взрослых особей обычно составляет 4-5 мм, но у отдельных экземпляров достигает 7-8 мм. Первичный оперкулюм имеет слабо вогнутую дистальную пластинку и субцентральный коготь треугольных очертаний. После формирования выводковой камеры первичный оперкулюм прикрепляется к выводковой камере, но очень слабо, поэтому, как правило, легко отделяется, оставляя на дистальной её части след от прикрепления. Как и у остальных представителей рода, выводковая камера имеет тонкостенный карман, предназначенный для увеличения объёма выводковой камеры. Однако у всех просмотренных мною экземпляров он был весьма небольшой, иногда даже зачаточный. Скорее всего, это не является характерной особенностью вида, а связано с тем, что в материале, несмотря на значительное количество особей, не было ни одного червя, содержащего эмбрионы в выводковой камере. Кальцинированная зона боковой стенки выводковой камеры со стороны, обращённой наружу, напоминает по форме поле гербового щита, реже треугольная. Длина и ширина её примерно оди-

наковы, а по середине часто имеется слабо выраженный киль. Дистальная часть выводковой камеры первоначально гладкая, окружённая по периметру небольшими плотными бугорками. По мере развития на дистальной части появляются низкие шипы, а бугорки, расположенные по периметру, увеличиваются в размерах, утончаются и образуют невысокую цельную оборку с волнистым краем. У полностью сформировавшейся выводковой камеры дистальная часть более вогнутая и несёт многочисленные шипы разных размеров. Шипы одиночные или раздвоенные, реже растроенные у основания. По периметру выводковую камеру окружает изящная корона, состоящая из 2-3 десятков тонких лепестков, длина которых слегка превышает ширину или равна ей. Иногда корона бывает цельная. Лепестки короны очень тонкие, легко рвутся и у плохо сохранившихся экземпляров представлены, как правило, обрывками. Воротничок со свободными краями, резко асимметричный. С вогнутой стороны тела его край достигает лишь 3-го торакального сегмента, а с выпуклой простирается далеко назад, прикрывая фекальную бороздку вплоть до АЩС-7...8. Прижизненная окраска неизвестна. Воротничковые щетинки простые, без поперечных рядов зубчиков. Каких-либо выемок в базальной части лезвия у экземпляров,

просмотренных на микроскопических пренаратах, не обнаружено. Воротничковые щетинки с выпуклой стороны тела с гладким лезвием, почти не отличаются от нотохет ТЩС-2. С вогнутой стороны тела они немного более длинные и более изогнутые, со слабо зазубренным лезвием. Нотохеты 2-го торакального сегмента простые, волосовидные, с гладким узким лезвием. Среди нотохет ТЩС-3 имеются и серновидные щетинки. Торакальных uncini 2 ряда с обеих сторон тела. Они с ровным передним краем и 1-2 продольными рядами зубчиков. Размеры торакальных uncini сильно уменьшаются в вентральном направлении, и если самые крупные из них, расположенные дорсально, могут быть лишь немного короче лезвия воротничковых щетинок, то самые мелкие короче абдоминальных uncini. АЩС до 30. Абдоминальных геникулирующих нотохет 3 (2 на последних сегментах) в пучке, они с отчётливо зазубренным лезвием и выраженной пяткой. Длина их лезвия не превышает длины лезвия воротничковых щетинок. Все абдоминальные сегменты снабжены также одной капиллярной крючковидной щетинкой. Наиболее крупные абдоминальные торусы лежат в передней части абдомена. Абдоминальные uncini распределены симметрично. Они мелкие, с ровным передним краем и многочисленными продольными рядами мелких зубчиков.

Распространение. Притихоокеанский вид. В Северном Ледовитом океане встречается в Чукотском море.



Кроме того, известен у азиатского побережья Северной Пацифики от Берингова пролива до Южных Курильских островов.

Экология и биология. Животные встречены на глубине 0-10 м на камнях, раковинах Gastropoda с раками-отшельниками, трубках серпулид Crucigera zygophora. Образуют совместные поселения совместно с Paradexiospira violacea, P. vitrea, Bushiella quadrangularis.

Примечания. Некоторые экземпляры из дальневосточных морей, первоначально определённые мною (Ржавский, 1989) как *P. uschakovi* или *P. asperata* в действительности относятся к этому виду (Ржавский, 1992 б).

Зрелые хорошо сохранившиеся особи *P. gracilis* хорошо отличаются от остальных *Protoleodora* строением выводковой камеры, имеющей иглы на дистальной поверхности и окружающую её корону из лепестков. Дистальная поверхность выводковой камеры с иглами имеется также у *P. aperata*, а наличие короны сближает *P. gracilis* с *P. coronata*, но эти два вида не обнаружены в арктическом бассейне. Необходимо отметить, что изредка известковая дистальная пластинка, несущая иглы, может отщепляться. В таких случаях дистальная часть выводковой камеры становится гладкой, как у *P. uschakovi*, но мягкой.

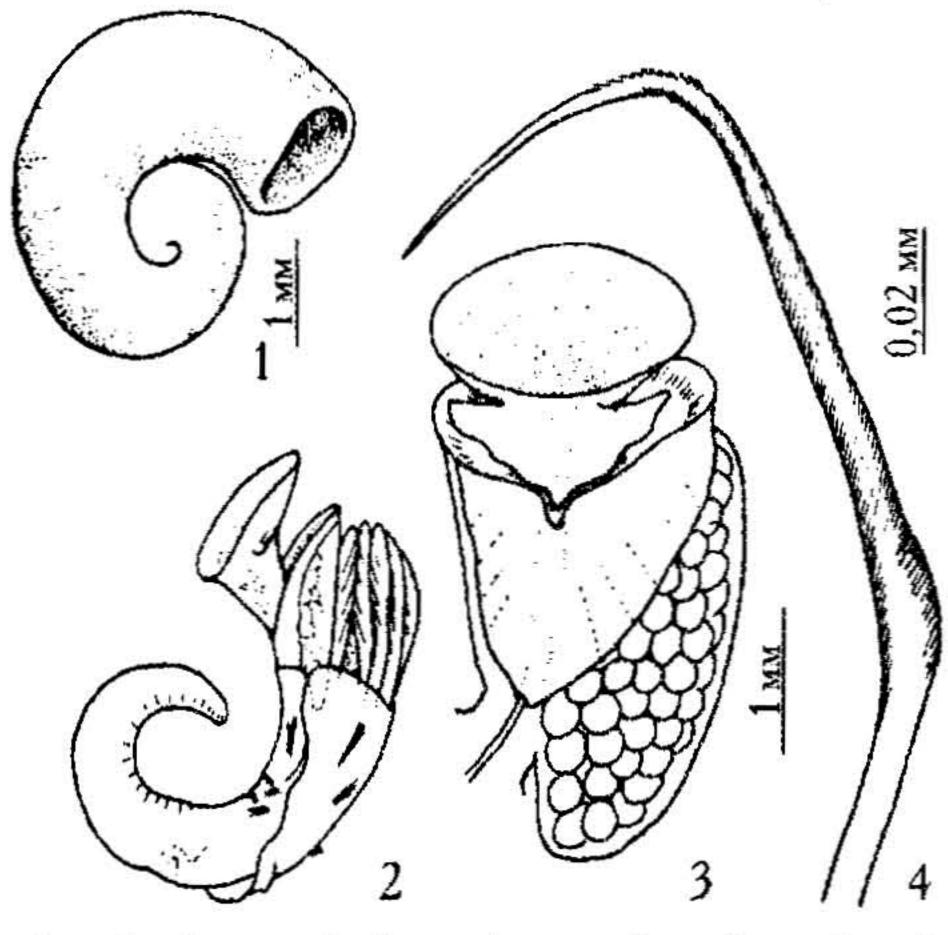
Значительные трудности возникают при определении особей с не до конца сформированной выводковой камерой, так как дистальная её часть у *P. gracilis* и *P. uschakovi* (а также *P. asperata*) совершенно гладкая, без игл или выростов, а корона у *P. gracilis* ещё не сформировалась, хотя последний вид и возможно идентифицировать по начинающей закладываться короне.

В сомнительных случаях можно обратить внимание на следующие признаки. Так, по-видимому, *P. gracilis* отличается от остальных видов рода большим числом абдоминальных геникулирующих щетинок в каждом пучке (3-2 против 1-2). Однако я не могу пока оценить, насколько этот признак постоянен, а, кроме того, он не удобен при массовом определении материала. У *P. uschakovi* в отличие от остальных видов воротничок с выпуклой стороны тела лишь достигает абдоминальных сегментов, но не прикрывает их вплоть до 7-8. Однако этот вырост воротничка у *P. gracilis* может быть оборван, поэтому данный признак применим лишь для хорошо сохранившихся экземпляров. Что касается экологических различий, то *P. uschakovi*, по-видимому, никогда не селится на камнях, хотя *P. gracilis* кроме камней может оккупировать те же субстраты, что и *P. uschakovi*.

Ювенильные же особи, имеющие только первичный оперкулюм, практически неотличимы. Определяя их видовую принадлежность, я руководствуюсь в основном тем, что они сопровождают взрослые особи того или иного вида.

Материал. 1 проба (3 экз.) из коллекции ЗИН.

#### Protoleodora uschakovi Knight-Jones, 1984.

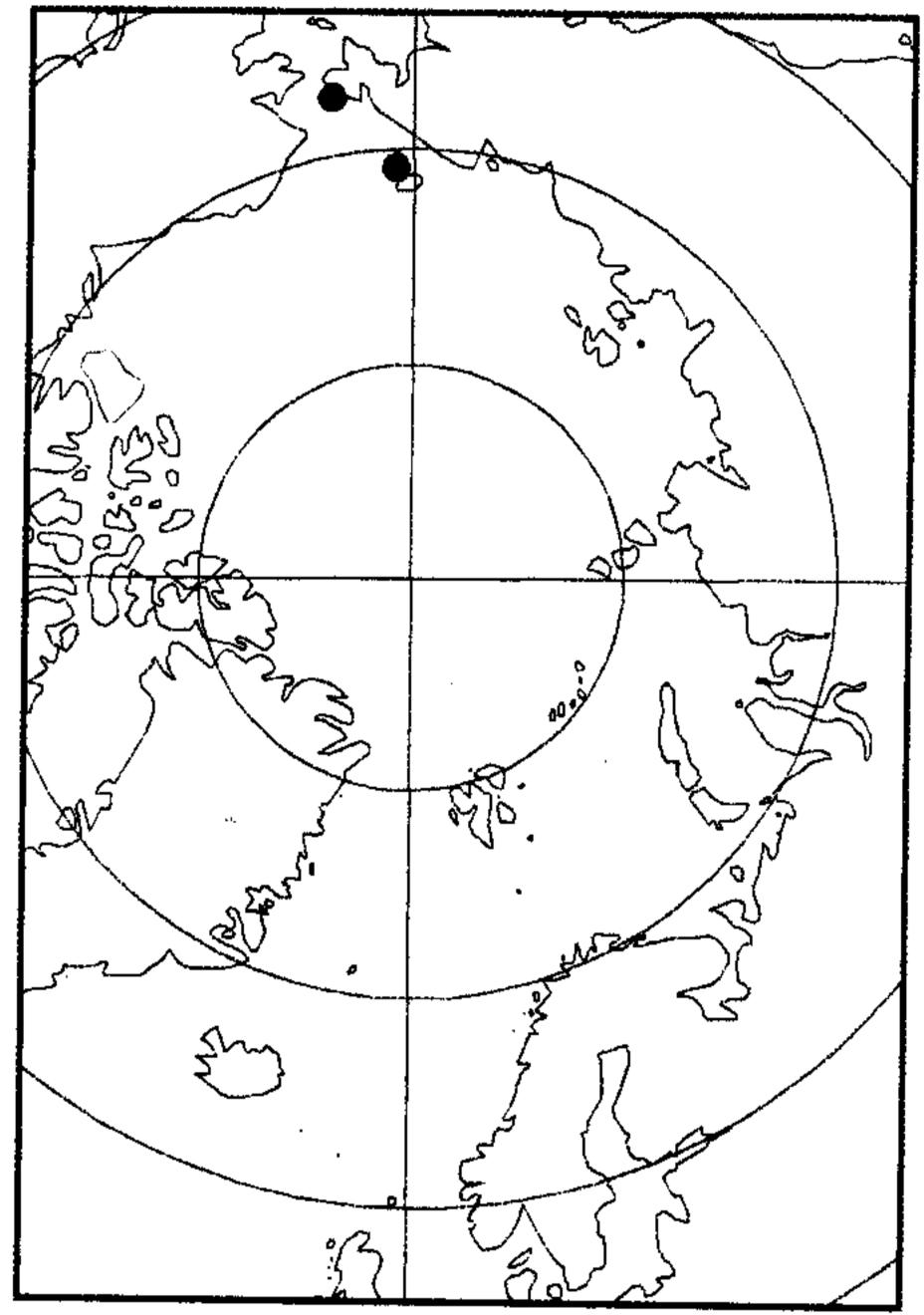


Protoleodora uschakovi: 1 — трубка; 2 — общий вид; 3 — зрелая выводковая камера с прикреплённым первичным оперкулюмом; 4 — воротничковая щетинка с выпуклой стороны тела

Protoleodora uschakovi Knight-Jones, 1984: 115-118, fig. 3 A-N; Ржавский, 1989: 57 (partim) (синонимия); 1992 б: 10-11 (синонимия); 1994: 102. Spirorbis validus — Анненкова, 1952: 135 (partim) (non Verrill, 1874).

Трубка левозакрученная, белая, непрозрачная, планоспиральная, без продольных ребер. Диаметр домика взрослых особей обычно около 5 мм. Первичный оперкулюм со скошенной слегка вогнутой дистальной пластинкой. После формирования выводковой камеры первичный оперкулюм прикрепляется к ее дистальной части лишь кончиком когтя и легко отделяется при слабом механическом воздействии. След в месте прикрепления отсутствует. Коготь первичного оперкулюма субцентральный, треугольной формы, в высоту примерно такой же, как в ширину. Обычно он гладкий, но иногда может быть покрыт иглами и иметь зазубренные края. Дистальная часть выводковой камеры вогнутая, кальцинированная, гладкая или же с кольцом из небольших нальцевидных выростов разного размера по периметру. Кальцинированная зона боковой стенки выводковой камеры треугольной формы, вытянутая (в длину больше, чем в ширину), по середине имеет в разной степени выраженный киль, но

обычно не очень явный. Корона из лепестков вокруг дистальной части отсутствует. Воротничок со свободными краями, резко асимметричный. С вогнутой стороны тела его край достигает лишь ТЩС-3, а с выпуклой покрывает всю бесщетинковую зону и доходит до начала абдоминальных щетинковых сегментов, но не заходит на них. Воротничковые щетинки простые, со слабо зазубренным лезвием и часто небольшой выемкой в базальной части, на выпуклой стороне тела более крупные. Имеются сопровождающие капиллярные волосовидные щетинки. Среди нотохет ТЩС-3 имеются серповидные щетинки. Торакальных uncini 2 ряда с обеих сторон тела. Они с ровным передним краем и 1-2 продольными рядами зубчиков. Размеры торакальных uncini сильно уменьшаются в вентральном направлении, и если самые крупные из них, расположенные дорсально, могут быть лишь немного короче лезвия воротничковых щетинок, то самые мелкие короче абдоминальных uncini. АЩС около 20. Абдоминальная геникулирующая нотохета в брюшных пучках, как правило, одна, с отчётливо зазубренным лезвием и слабо выраженной пяткой, на последних сегментах может и отсутствовать. Длина их лезвия не превышает длины лезвия воротничковых щетинок. Все абдоминальные сегменты снабжены также одной капиллярной крючковидной щетинкой. Наиболее крупные абдоминальные торусы лежат в передней части абдомена. Абдоминальные uncini распределены симметрично. Они мелкие, с ровным передним краем и многочисленными продольными рядами мелких зубчиков.



Распространение. Притихоокеанский вид. В Северном Ледовитом океане известен только из Чукотского моря. В Северной Пацифике отмечен вдоль азиатского побережья от Берингова пролива до юга Приморского края. До сих пор род Protoleodora считался северотихоокеанским, заходящим в Арктику, но недавно P. uschakovi обнаружен мною в Северной Атлантике в районе Ньюфаундленда (Канада).

Экология и биология. По сообщению Knight-Jones (1984) животные поселяются исключительно на раковинах живых Gastropoda. По моим данным они поселяются также на раковинах Bivalvia, раковинах Gastropoda, заселенных отшельниками, карапаксах крабов и крабоидов. Достоверные находки с камней не известны. Все подобные более ранние указания являются ошибочными. Животные встречаются на глубинах от 0 до 320 м, чаще более 50 м. Образуют смещанные поселения с Circeis armoricana, Bushiella quadrangularis и некоторыми другими спирорбидами.

Примечания. При описании вида Knight-Jones (1984) указывает, что дистальная часть сформировавшейся выводковой камеры, гладкая в центральной части, имеет кольцо из разноразмерных пальцевидных выростов по периметру. Однако из многочисленных просмотренных мною особей только несколько экземпляров имели подобное кольцо. У остальных дистальная часть зрелой выводковой камеры была абсолютно гладкой, в том числе и у паратипов.

"Spirorbis validus", неоднократно отмечавшийся в дальневосточных морях России, а также в Чукотском море, в действительности является исключительно североатлантическим видом и все подобные указания являются ошибочными. Ревизия сохранившихся коллекций показала, что все эти спирорбиды относятся к настоящему виду или к Protoleodora gracilis, а не к Bushiella verruca, как заочно полагали Knight-Jones et al. (1979).

Зрелые особи этого вида хорошо отличаются от остальных видов *Protoleodora* гладкой поверхностью дистальной части выводковой камеры и отсутствием вокруг нее короны. Возможны трудности при определении ювенильных особей рода *Protoleodora*, которые с трудом можно отличить друг от друга (см. замечания к *P. gracilis*).

Материал. 3 пробы (12 экз.) из коллекции ЗИН.

# Spirorbinae Chamberlin, 1919

Типовой род: Spirorbis Daudin, 1800.

Нить эмбрионов прикрепляется ко внутренней стороне трубки в задней ее части с помощью филамента. Личинки с единственной абдоминальной прикрепительной железой. Торакальные uncini узкие, с 3 – 4 (5-6 у самых маленьких) продольными рядами мелких зубчиков и ровным передним краем. Абдоминальные uncini распределены равномерно по обеим сторонам тела. Наиболее крупные торусы расположены обычно в передней половине абдомена. Геникулирующие абдоминальные нотохеты обычно с пяткой, их лезвие не крупнее лезвия самых больших воротничковых щетинок и сужается к терминальному концу постепенно. Абдоминальные капиллярные крючковидные нотохеты появляются обычно на последних сегментах.

Подсемейство представлено единственным родом Spirorbis.

# Spirorbis Daudin, 1800

Типовой вид: Serpula spirorbis L., 1758.

Трубки лево- и правозакрученные. Края воротничка свободные или спаянные. Воротничковые щетинки с крыловидным придатком, поперечные ряды зубчиков на лезвии имеются или отсутствуют. В третьем пучке торакальных нотохет имеются серповидные щетинки. З ТЩС.

Род представлен двумя подродами, один из которых (Velorbis) монотипный. Он описан недавно с побережья Мадейры (Knight-Jones, Knight-Jones, 1995) и в водах Арктики не известен.

## Spirorbis (Spirorbis) Daudin, 1800

Типовой вид: Serpula spirorbis L., 1758.

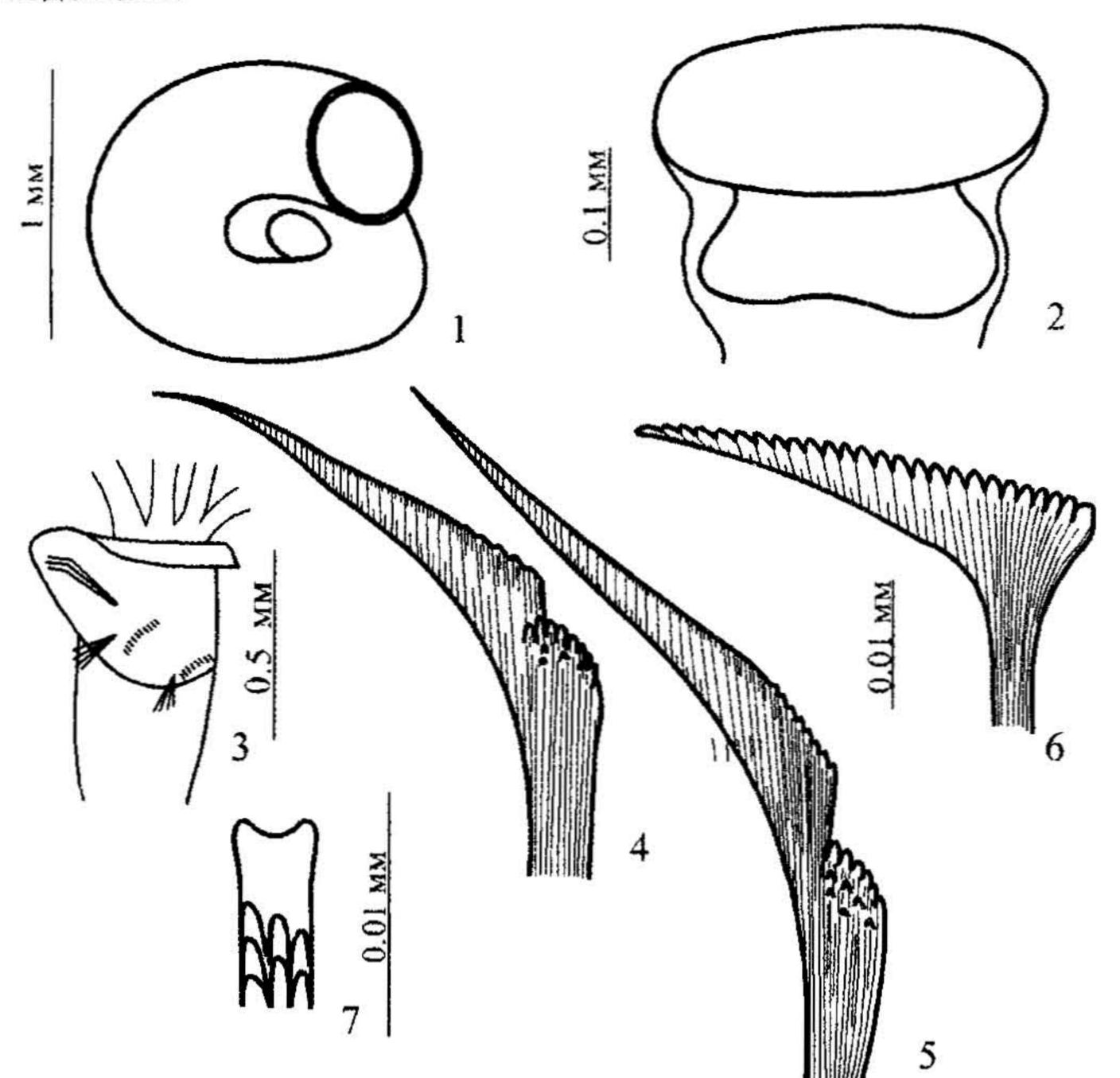
Края воротничка свободные.

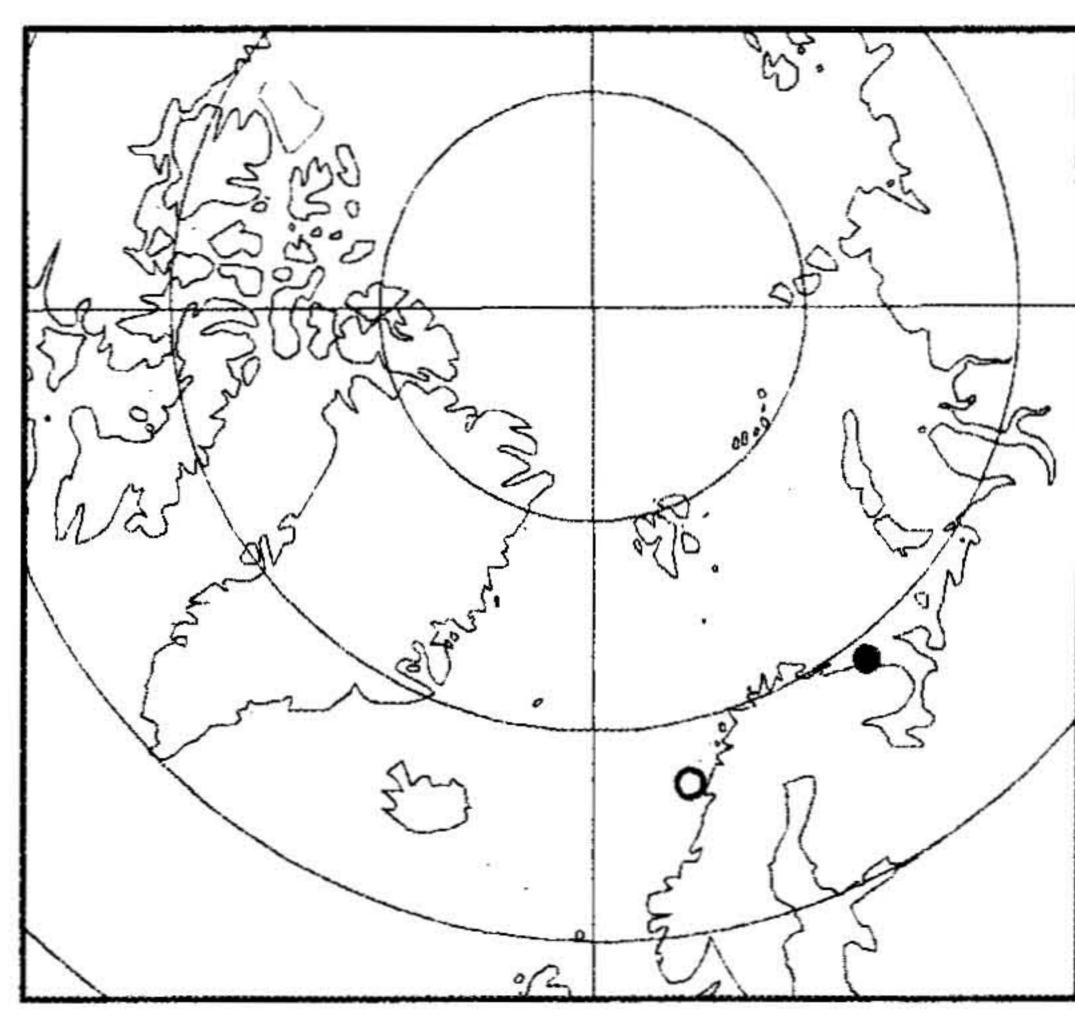
Подрод насчитывает 14 видов, 5 из которых представлены в Северном Ледовитом океане.

#### Spirorbis (Spirorbis) corallinae de Silva, Knight-Jones, 1962.

Spirorbis corallinae Silva, Knight-Jones, 1962: 602; Gee, 1964: 415-416; Toner, 1966:325-326; Harris, 1968: 598; Ryland, Nelson-Smith, 1975: 253; Knight-Jones, Knight-Jones, 1977: 461-463, fig. 3 A-K; Knight-Jones et al., 1991: 190, Fig. 1; Ржавский, 1992 a: 10-11; 1994: 103. Spirorbis (Laeospira) inornatus f. scandens: L'Hardy, Quievreux, 1962: 2175, fig. 5, 10. Spirorbis (Laeospira) corallinae f. scandens: L'Hardy, Quievreux, 1964: 295, fig. 2.

Трубка левозакрученная, гладкая, обороты ее, как правило, налегают друг на друга. Максимальный диаметр домика 1,5 мм. Трубка белого цвета, однако, оранжевая окраска тела может слабо просвечивать через внутренние слегка полупрозрачные обороты, придавая им розоватый оттенок. Дистальная пластинка оперкулюма обычно плоская, но у молоди часто бывает слегка вогнутая, а у взрослых – выпуклая. Коготь крупный. Как правило, он имеет выемку по дистальному краю и выглядит как двухлопастной, однако у взрослых особей эта выемка может уменьшаться, в результате чего коготь приобретает более-менее лопаточковидную форму. Воротничок со свободными краями, простирается до конца торакса, лишь слегка асимметричный, без латеральной губы с выпуклой стороны тела. Торакс и абдомен живых особей оранжевого цвета, через эпителий просвечивает коричневый желудок. Пигмент в крови не наблюдается, так что жабры почти бесцветные. Воротничковые щетинки с хорошо развитым крыловидным придатком, несущим отчетливые мелкие зубцы. Лезвие слегка зазубренное, без поперечных рядов зубчиков. У щетинок с вогнутой стороны тела расстояние между лезвием и крыловидным придатком меньше, чем у щетинок с выпуклой сторопы. По сравнению с S. spirorbis незвие щетинок шире, а крыловидный придаток более обтекаемой формы. Среди нотохет ТЩС-1 имеются также и капиллярные волосовидные щетинки. Нотохеты ТЩС-3 представлены как простыми волосовидными, так и серповидными щетинками. Зазубренность серповидных щетинок более тонкая по сравнению с S. spirorbis. На обеих сторонах тела по 2 ряда торакальных uncini. Торакальные uncini с ровным передним краем, однако, он имеет вдавление во фронтальной плоскости uncini, несущей зубчики, так что часто может выглядеть как раздвоенный. АЩС до 25. Абдоминальные нотохеты (1, реже 2 в пучке) геникулирующие, с отчетливо зазубренным лезвием и выраженной пяткой. Лезвие самых крупных абдоминальных нотохет короче лезвия самых крупных воротничковых щетинок. Наиболее крупные абдоминальные торусы содержат до 20 uncini и лежат в передней половине абдомена.





Spirorbis corallinae: 1 – трубка, 2 – оперкулюм, вид спереди, 3 – воротничок без латеральной губы, 4, 5 – воротничковые щетинки с вогнутой и выпуклой стороны тела, 6 – абдоминальная геникулирующая нотохета, 7 – передний край торакальной uncini (по Knight-Jones, 1977)

Распространение. Скандинавский мелководный вид. В Северном Ледовитом океане лишь единичные находки – у Норвегии в Норвежском море (Knight-Jones et al., 1991) и в Баренцевом море. Обычен в северо-восточной Атлантике у побережья Ирландии, Великобритании, Франции (до юга Бретани).

Экология и биология. Черви поселяются почти исключительно на красной известковой водоросли Corallina officinalis, однако в районах, подверженных сильному абразивному действию песка и не пригодных для обитания S. inornatus, могут колонизировать талломы водорослей рода Chondrus (Knight-Jones, Knight-Jones, 1977). Обитают на мелководье или в литоральных лужах.

У побережья Великобритании начинают размножаться в мае, а заканчивают в августе, раньше, чем другие виды рода. Синхронность в размножении не обнаружена (de Silva, 1967). Пелагическая стадия в развитии ли-

чинок, как правило, отсутствует (Gee, 1963). В лабораторных условиях личинки оседали исключительно на кораллину (de Silva, 1962).

Примечания. Вид наиболее сходен со Spirorbis inornatus и первоначально рассматривался в качестве его разновидности (см. синонимию). Основные морфологические различия заключаются в более мелких размерах S. corallinae, налегании оборотов трубки друг на друга, отсутствии ярко выраженной губы у воротничка и некоторых незначительных отличиях в строении оперкулюма и воротничковых щетинок. Кроме того, виды обычно хорошо различаются по заселяемому ими субстрату.

Материал. 1 проба (около 50 экз.) из коллекции ЗИН. Изученный материал собран в 1959 г. Кусакиным и Щербаковым и определён ранее Хлебовичем как S. borealis, однако в работе Кусакина (1963), где опубликованы данные этой экспедиции, настоящий материал не отражён.

### Spirorbis (Spirorbis) inornatus L'Hardy, Quievreux, 1962.

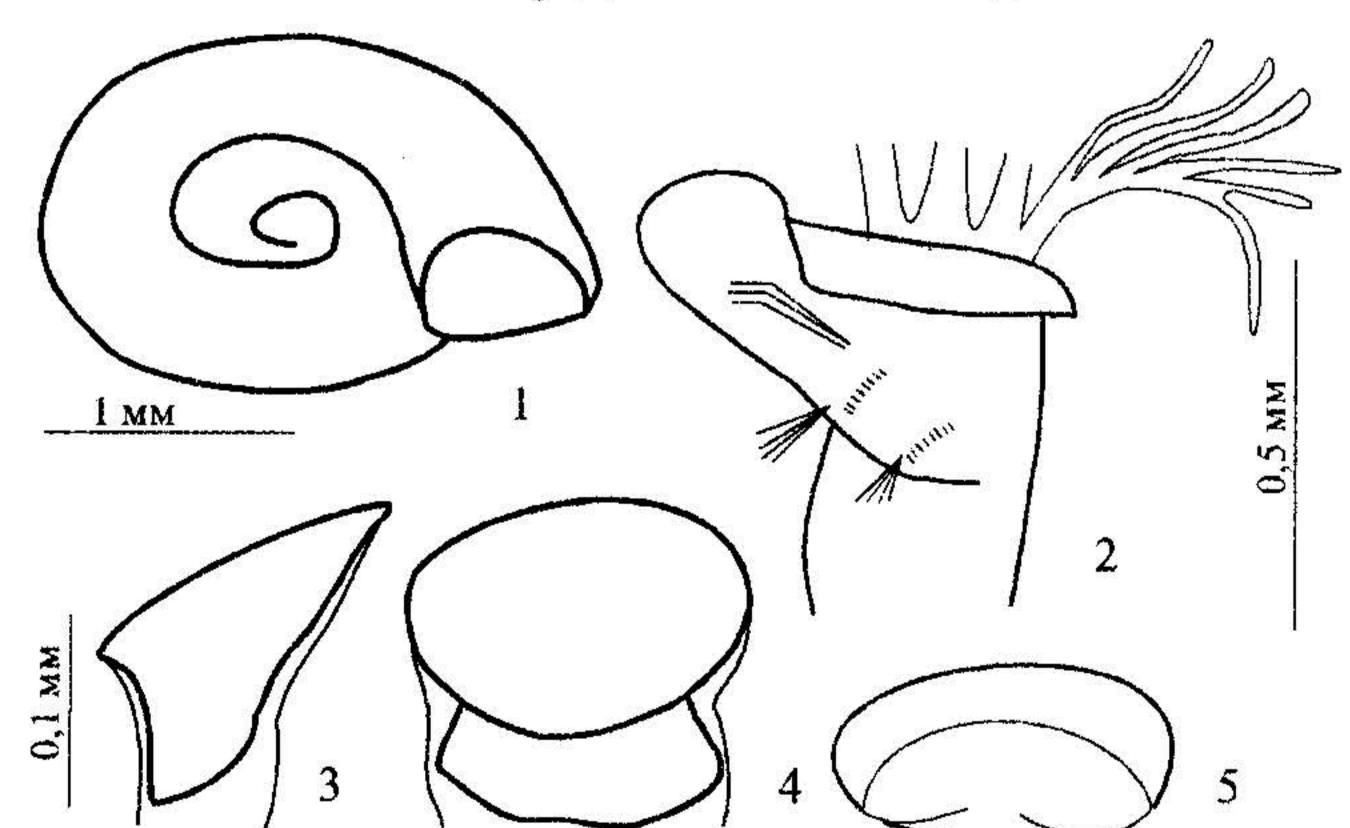
Spirorbis (Laeospira) inornatus f. procumbens L'Hardy, Quievreux, 1962: 2175, fig. 5, 10.

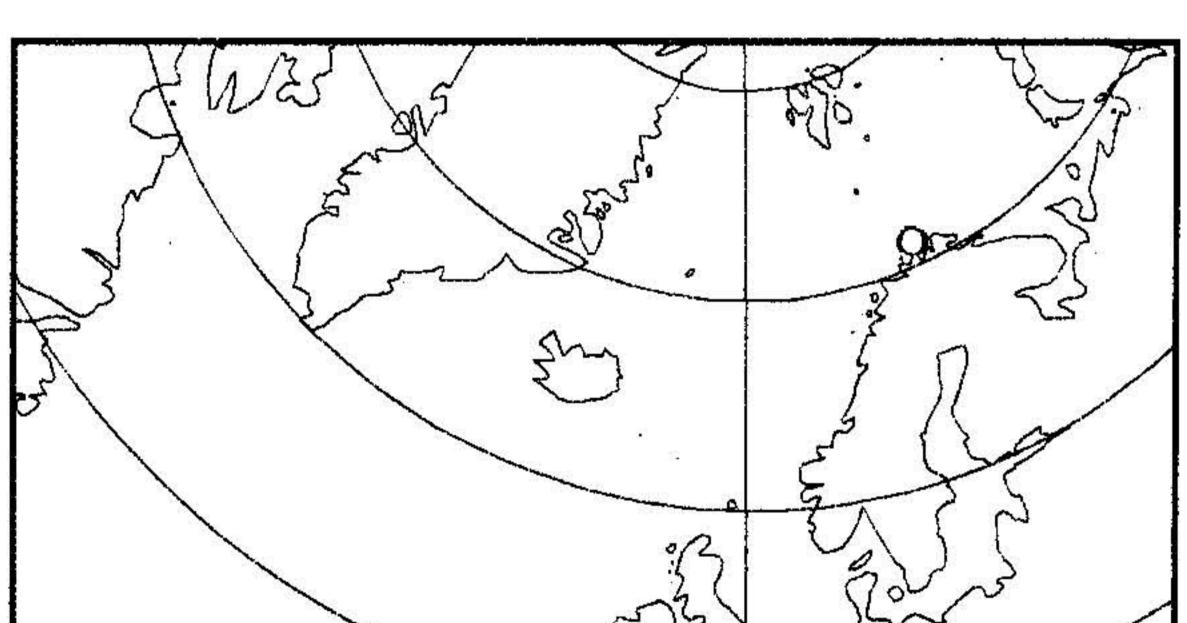
Spirorbis (Laeospira) corallinae f. reptans: L'Hardy, Quievreux, 1964: 292, fig. 3.

Spirorbis (Laeospira) inornatus: L'Hardy, Quievreux, 1964: 292, fig. 1, 4-6.

Spirorbis inornatus - Gee, 1964: 416; Knight-Jones, Knight-Jones, 1977: 463-464, fig. 3 L-T; Knight-Jones et al., 1991: 190, Fig. 1.

Трубка гладкая, белая, слегка фарфоровидная, левозакрученная, обычно планоспиральная. Иногда имеется периферийный бордюр как у S. spirorbis. Диаметр домика до 3 мм. Дистальная пластинка оперкулюма обычно плоская или вогнутая. Коготь крупный, у молодых особей, как и у S. corallinae двухлопастной. У взрослых же утолщенный, с изогнутой фронтальной поверхностью, при рассмотрении снизу напоминает лошадиное копыто. Воротничок со свободными краями, простирается до конца торакса, сильно асимметричный – его край с выпуклой стороны тела образует большую латеральную губу, как и у S. spirorbis. Тело живых особей окрашено в основном в оранжевый цвет, края воротничка обычно не пигментированы, через эпителий просвечивает тёмно-коричневый желудок. Пигментация крови не наблюдается, и жаберный пучок выглядит почти бесцветным. Воротничковые щетинки с обтекаемым крыловидным придатком. Лезвие щетинок ещё более широкое по отношению к длине, чем у S. corallinae и S. rupestris и более изогнуто по сравнению с другими видами рода, отмеченными в арктическом бассейне. Воротничковые щетинки с выпуклой стороны тела с грубо зазубренным лезвием и иногда с зачаточными поперечными рядами зубчиков в базальной части. Воротничковые щетинки с вогнутой стороны тела примерно в два раза короче, с очень тонко зазубренным лезвием. Зубчики крыловидного придатка щетинок выпуклой стороны тела также гораздо крупнее. Расстояние между лезвием и крыловидным придатком с обеих сторон тела более или менее одинаковое. Среди нотохет ТЩС-1 имеются также и капиллярные волосовидные щетинки. Нотохеты ТЩС-3 представлены как простыми волосовидными, так и серповидными щетинками. На обеих сторонах тела по 2 ряда торакальных uncini. Торакальные uncini типичного строения, с ровным передним краем. АЩС до 25. Абдоминальные нотохеты (1, реже 2 в пучке) геникулирующие, с отчетливо зазубренным лезвием и выраженной пяткой. Лезвие самых крупных абдоминальных нотохет короче лезвия самых крупных воротничковых щетинок. Наиболее крупные абдоминальные торусы содержат до 20 uncini и лежат в передней половине абдомена.





Spirorbis inornatus: 1 — трубка,2 — торакс и воротничок с латеральной губой; 3...5 — оперкулюм, вид сбоку, спереди и снизу (по Knight-Jones, Knight-Jones, 1977)

Распространение. Скандинавский мелководный вид. В Северном Ледовитом океане известен у побережья Норветии (Knight-Jones et al., 1991). Отмечен из северо-восточной Атлантики у побережья Ирландии, Велико-британии и Франции (Бретань).

Экология и биология. По данным Knight-Jones, Knight-Jones (1977) вид поселяется в узком диапазоне глубин — от нижней границы отлива до 2 м в районах, не подверженных песчаной абразии. Оккупирует различные водоросли: Laminaria, Saccorhiza, Furcellaria, Gigartina и др. Часто поселяется на красных водорослях рода Chondrus, которые иногда могут заселяться и особями S. corallinae. Ни разу не отмечен на Corallina officinalis. Имеются сведения о поведении при выборе личинками субстрата для оседании (Knight-Jones E.W. et al., 1975, Al-Ogily, 1985).

Примечание. Сравнительные морфологические отличия от весьма похожего S. corallinae приводятся в описаниях обоих видов. Кроме того, их обычно легко различить по заселяемому субстрату.

Материал. В моём распоряжении материал из бассейна Северного Ледовитого океана отсутствовал, описание дается по литературным данным.

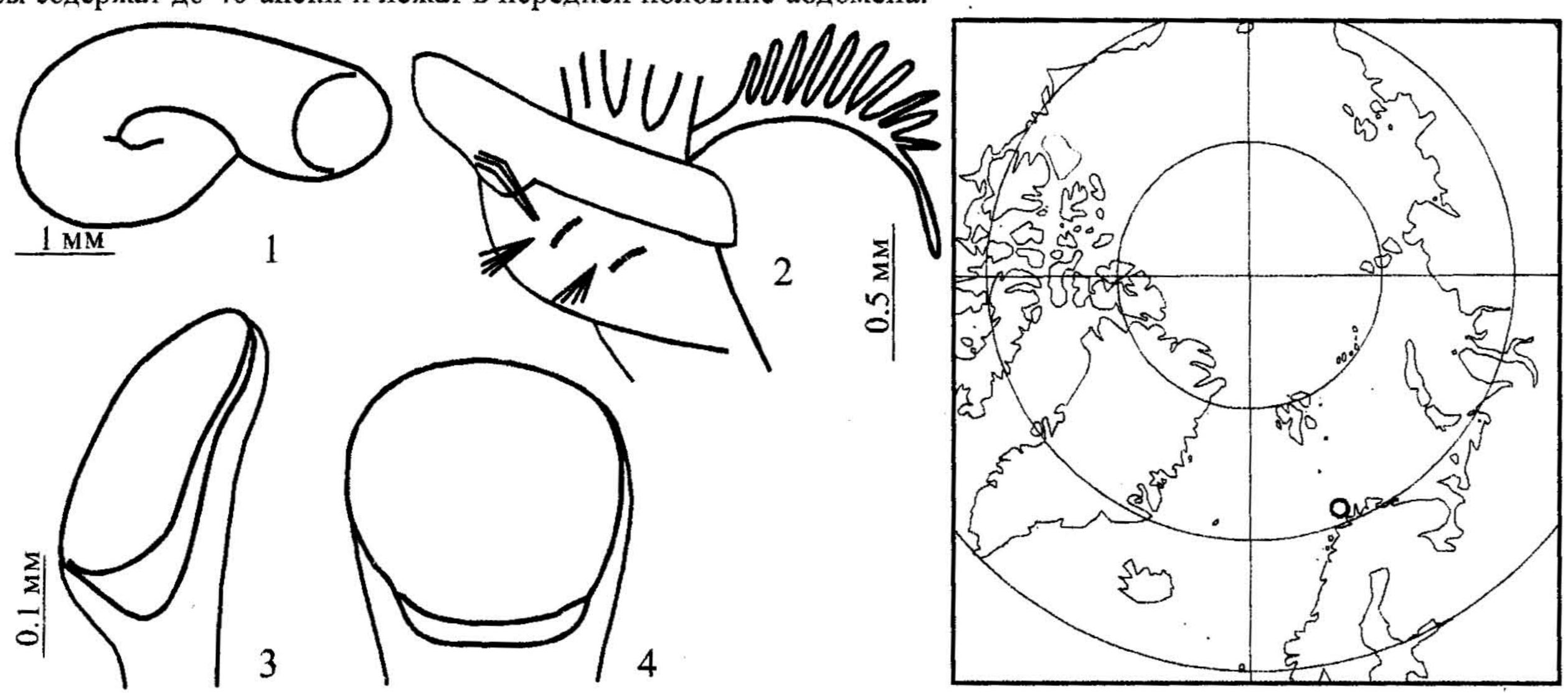
#### Spirorbis (Spirorbis) rupestris Gee, Knight-Jones, 1962.

Spirorbis rupestris Gee, Knight-Jones, 1962: 642-643, fig. 1 A-G; Gee, 1964: 416-417; Toner, 1966: 325-326; Harris, 1968: 601; Knight-Jones, Knight-Jones, 1977: 460-461, fig. 2 K-P, (синонимия); Knight-Jones et al., 1991: 190, Fig. 1.

Spirorbis (Laeospira) rupestris — L'Hardy, Quievreux 1964: 292.

Spirorbis (Laeospira) umbilicatus: L'Hardy, Quievreux, 1962: 2174-2175, fig. 3, 8.

Трубка белая, непрозрачная, гладкая, левозакрученная. Последний оборот распрямлен и не закручен в спираль, стелется вдоль субстрата. Периферийный бордюр отсутствует. Диаметр домика до 4,5 мм. Зачастую особи этого вида полностью обрастают корковой известковой водорослью Phymatholithon polymorphum, так что трубка не видна и открытым остается только устье. Как и у S. spirorbis, коготь слабо выражен, в виде узкой каймы, лежащей на периферии дистальной пластинки в области ножки оперкулюма, однако дистальная пластинка оперкулюма слегка вогнутая. Воротничок со свободными краями, простирается до конца торакса, лишь слегка асимметричный, без латеральной губы с выпуклой стороны тела. Окраска тела у живых особей ярко-красная, красно-оранжевая. Воротничковые щетинки с отчетливо выраженным крыловидным придатком и слегка зазубренным лезвием, без поперечных рядов зубчиков. По сравнению с S. spirorbis лезвие более широкое, а крыловидный придаток более обтекаемой формы. У щетинок с вогнутой стороны тела расстояние между лезвием и крыловидным придатком меньше, чем у щетинок с выпуклой стороны. Среди нотохет ТЩС-1 имеются также и капиллярные волосовидные щетинки. Нотохеты ТЩС-3 представлены как простыми волосовидными, так и серповидными щетинками. На обеих сторонах тела по 2 ряда торакальных uncini. Торакальные uncini типичного строения, с ровным передним краем. АЩС около 25. Абдоминальные нотохеты (обычно 2 в пучке) геникулирующие, с отчетливо зазубренным лезвием и выраженной пяткой. Лезвие самых крупных абдоминальных нотохет короче лезвия самых крупных воротничковых щетинок. Наиболее крупные абдоминальные торусы содержат до 40 uncini и лежат в передней половине абдомена.



Spirorbis rupestris: 1 – трубка; 2 – торакс и край воротничка без латеральной губы; 3, 4 – оперкулюм сбоку и спереди (по Knight-Jones, Knight-Jones, 1977)

Распространение. Скандинавский мелководный вид. В Северном Ледовитом океане встречен у побережья Норвегии (Knight-Jones et al., 1991). Известен из северо-восточной Атлантики у побережья Ирландии, Велико-британии, Франции (до юга Бретани).

Экология и биология. По данным Knight-Jones, Knight-Jones (1977) животные поселяются на хорошо освещенных камнях и скалах в нижней и средней литорали в местах со слабой седиментацией. Чувствительны к песчаной абразии и отсутствуют в районах, где пески поднимаются высоко. Относительно устойчивы к пониженной солёности. Как уже отмечалось, тесно ассоциированы с корковой известковой водорослью *Phymatholithon polymorphum*.

По данным Gee (1967) у побережья Великобритании размножается с марта по октябрь, синхронность в размножении отсутствует. Личинки обычно не имеют пелагической стадии (Gee, 1963), а экстракт из водорослей стимулирует их оседание, но не обязателен (Gee, 1965).

Примечания. Особей этого вида долго не отличали от S. spirorbis (= borealis). Возможно, что часть материала из северо-восточной Атлантического сектора Арктики, собранного с камней и отнесённого ранее к S. spirorbis, в действительности относится к этому виду (см. замечания к S. spirorbis)

По мнению Knight-Jones, Knight-Jones (1977) Serpula corrugata Montagu, 1803 (non Spirorbis corrugatus (Montagu) sensu Caullery, Mesnil, 1879 и др.) скорее всего то же самое, что S. rupestris, однако материал не сохранился, а описание крайне неполное, чтобы утверждать это наверняка.

Материал. В моём распоряжении материал из бассейна Северного Ледовитого океана отсутствовал, приводится только по литературным данным.

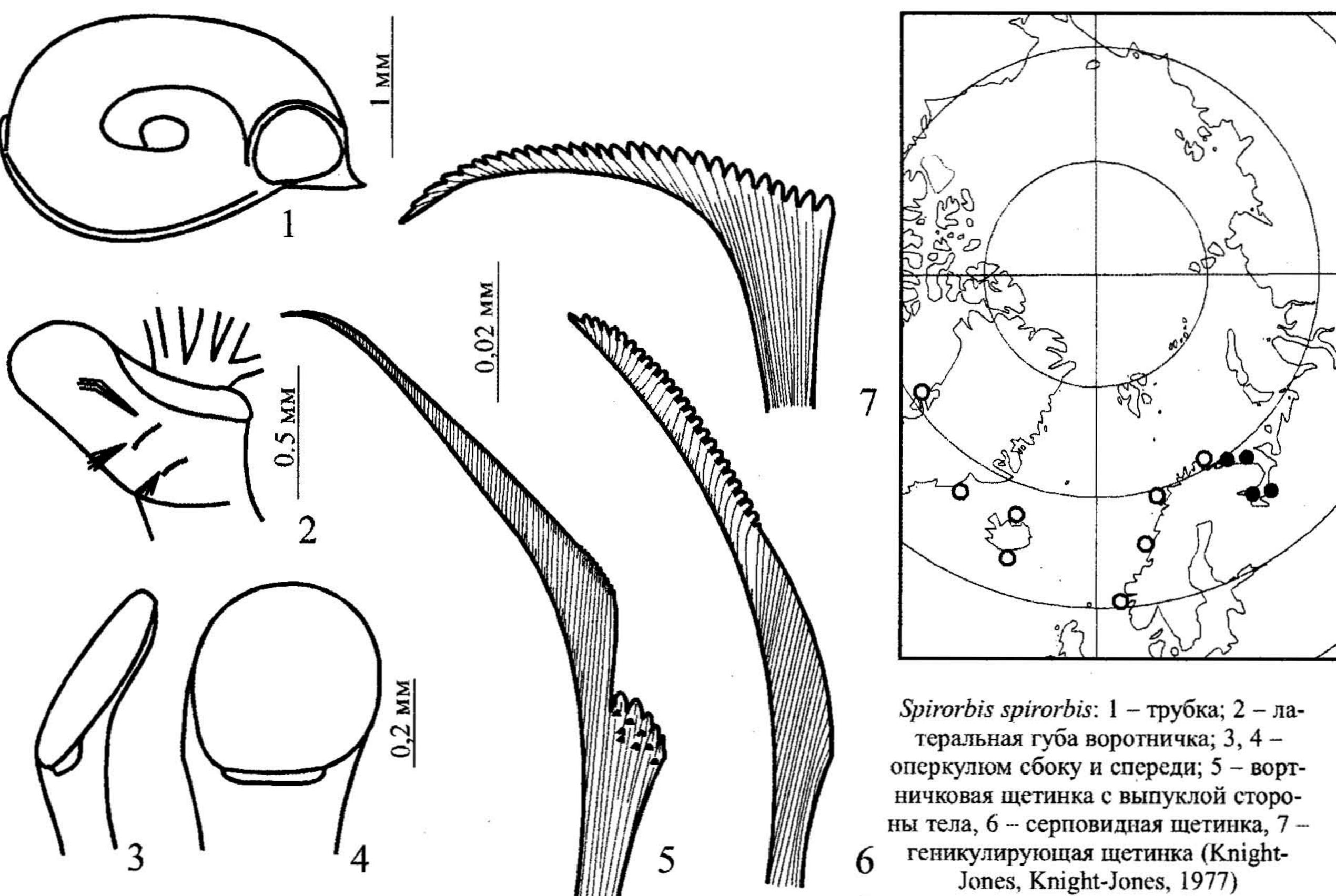
#### Spirorbis (Spirorbis) spirorbis (Linne, 1758).

Serpula spirorbis Linne, 1758: 786; 1767: 1264.

Spirorbis borealis: Daudin, 1800: 38; Ушаков, 1925: 65 (partim?); Ушаков, 1939: 84; 1948, с. 28; Гурьянова, 1924: 154 (partim?); 1925: 36 (partim?); 1929: 63; Гурьянова и др., 1928: 112, 115, 116, 133, 136, 139 (non c. 117, 138); 1930 a: 58, 61, 80, 89 (non c. 74); 1930 б, Табл. 1, ф. 14; Кузнецов, Матвеева, 1948: 245 (partim); Русанова, 1949: 38; Полянский, 1950, 389-392; 1951: 751-754; Bergan, 1953 б: 33-35, fig. 1 а, с, d (non var. tridentatus, fig 1 b, e, f) (partim?); Сластников, 1957: 423 (partim?); Петровская, 1960: 30, 44,45; 1963, с. 20. Spirorbis nautiloides: Lamark, 1818: 359 et al.; Иверсен, 1870: 97 (partim).

Spirorbis spirorbis — Заценин, 1948: 166, Таб. XXXIX, 18; Стрельцов в: Кузнецова, Зевина, 1967: 22; Knight-Jones, Knight-Jones, 1977: 457-460, Fig. 2 A — J (синонимия); Knight-Jones et al., 1991: 190, Fig. 1.; Александров, 1981: 90, табл. XIII, рис. 5; Цетлин, 1985: 43; Голиков et al., 1985: 40, 58 (поп 42, 60); Ржавский, 1992 a, с. 10 (синонимия); 1994: 103; Яковис, 1997, 47-48, рис. 8 а-д.

Трубка белая, непрозрачная, гладкая, планоспиральная, левозакрученная. Часто имеется периферийный бордюр, увеличивающий площадь соприкосновения трубки с субстратом. Диаметр домика взрослых особей 3 мм, реже до 4 мм. Дистальная пластинка оперкулюма плоская или с небольшим углублением, расположенном чуть выше когтя. Коготь слабо выражен, в виде узкой каймы, лежащей на периферии дистальной пластинки в области ножки оперкулюма. Воротничок со свободными краями, простирается до конца торакса, сильно асимметричный – его край с выпуклой стороны тела образует большую латеральную губу. У живых экземпляров тело зеленовато-коричневого цвета, иногда оранжеватое на тораксе и абдомене. Кровь зелёная и хорошо просматривается в спинном и жаберных сосудах. Окраска желудка варьирует от оливково-коричневой до красноватокоричневой. Воротничковые щетинки с хорошо развитым крыловидным придатком, несущим зубцы крупных и средних размеров. Лезвие слегка зазубренное, без поперечных рядов зубчиков. У щетинок с вогнутой стороны тела расстояние между лезвием и крыловидным придатком меньше, чем у щетинок с выпуклой стороны. Среди нотохет ТЩС-1 имеются также и капиллярные волосовидные щетинки. Нотохеты ТЩС-3 представлены как простыми волосовидными, так и серповидными щетинками. На обеих сторонах тела по 2 ряда торакальных uncini. Торакальные uncini типичного строения, с ровным передним краем. АЩС около 25. Абдоминальные нотохеты (1, реже 2 в пучке) геникулирующие, с отчетливо зазубренным лезвием. Пятка отсутствует или очень слабо выражена. Лезвие самых крупных абдоминальных нотохет короче лезвия самых крупных воротничковых щетинок. Наиболее крупные абдоминальные торусы содержат около 20 uncini и лежат в передней половине абдомена.



Примечания. Хотя наименование S. spirorbis является приоритетным, оно долгое время использовалось как младший синоним более позднего названия S. borealis. Традиционно конспецифичными данному виду считались Spirorbis nautiloides Sars, 1851, Spirorbis linnei Malm, 1874 и некоторые другие (см. McIntosh, 1923; Bergan, 1953 б), однако вернее большинство из них считать nomen dubium.

Кроме того, до начала 60-х годов S. spirorbis рассматривался как полиморфный вид, пока ряд авторов одновременно и независимо друг от друга не разделили его на несколько валидных видов (L'Hardy, Quievreux, 1962; de Silva, Knight-Jones, 1962; Gee, Knight-Jones, 1962). В окончательном варианте было установлено 6 видов (Knight-Jones, Knight-Jones, 1977). Из них только Spirorbis cuneatus Gee, 1964 не встречается в Северном Ледовитом океане.

Поскольку S. spirorbis один из наиболее давно известных и часто цитируемых видов, встаёт вопрос, какие сообщения авторов следует считать достоверными, поскольку зачастую материал не сохранился и не может быть ревизован. Существенную помощь в этом может оказать то, что некоторые виды рода Spirorbis легко отличаются по заселяемому ими субстрату. Так, S. spirorbis в северной части Атлантики и ее арктическом секторе настолько характерен для литоральных поселений фукусов, что все подобные указания можно считать достоверными, и я включаю их в синонимию не смотря на отсутствие сохранившихся материалов и описаний в тексте. В то же время сведения тех

же и других авторов о нахождении S. spirorbis (=S. borealis, S. nautiloides) на камнях явно ошибочны, а в случаях, когда авторы в качестве субстрата указывают другие водоросли или не указывают субстрат вообще, трудно делать какие-либо предположения (Голиков et al., 1985; Аверинцев, Сикорский, 1989; см. также Ржавский, 1992 а). Несомненно, ошибочны указания на нахождение этого вида в южном полушарии и в Пацифике (например, Hartman, 1966, 1969).

По морфологии S. spirorbis наиболее близок к Spirorbis rupestris - оба вида имеют коготь в виде узкой каймы и трубку без продольных гребней. Однако их легко различить по окраске тела, форме последнего оборота трубки и заселяемым субстратам. Ото всех видов рода S. spirorbis отличается также отсутствием пятки у абдоминальных нотохет.

Распространение. Скандинавский мелководный вид. В Северном Ледовитом океане отмечен мною в Баренцевом и Белом морях. По литературным данным (Bergan, 1953 б; Knight-Jones, Knight-Jones, 1977; Knight-Jones et al., 1991) встречается у побережья Норвегии, Исландии и Гренландии. В Северной Атлантике спускается на юг до побережья Бретани (Франция) и Новой Шотландии (Канада).

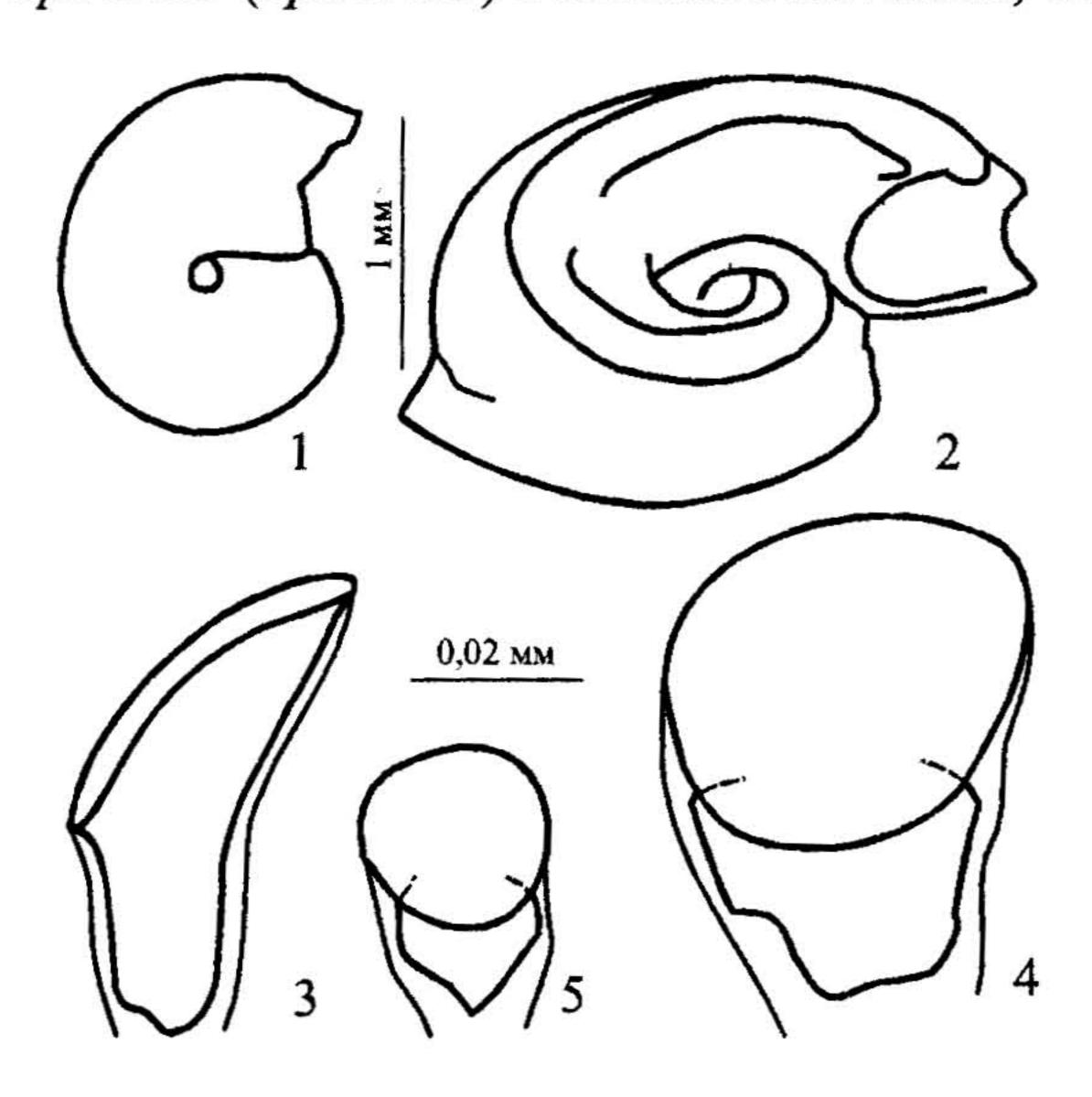
Экология и биология. Образует массовые поселения в нижней и средней литорали на различных видах Fucus. Иногда встречается на водорослях родов Laminaria, Ascophyllum, Sacchorhiza, Himanthalia.

Биология этого вида наиболее изучена среди спирорбид, однако, сведения зачастую весьма противоречивы. Размножается S. spirorbis с мая по ноябрь. Ряд авторов (Garbarini, 1933; 1936; Knight-Jones, 1951; de Silva, 1967; Gee, 1967) установили у него синхронность в размножении. По их мнению, эмбрионы этого вида имеют 14-дневный срок развития, а синхронность в размножении скоррелирована с лунными приливными циклами. Дэли (Daly, 1978 a) для популяции S. spirorbis из Нортумберленда также отмечает синхронность размножения, усиливающуюся к концу сезона. Однако по его наблюдениям срок развития эмбрионов составляет 20 – 23 дня, что не позволяет обнаружить связи с фазами Луны. Берган (Bergan, 1953 a) в популяции из Ослофьорд вообще не обнаружил синхронности в размножении, хотя особи, находящиеся на одном талломе фукуса, нерестились синхронно. К размножению приступают только перезимовавшие особи, достигнув размера домика 1,5 мм в диаметре (Daly, 1978 б). Плодовитость сильно варьирует и не зависит от размеров животных, к концу сезона несколько снижается (Daly, 1978 a). Для S. spirorbis показана факультативная способность к самооплодотворению, однако эмбрионы вынашиваются в этом случае дольше и менее жизнеспособны (Gee, Williams, 1963).

Темпы роста изучены Силвой (de Silva, 1967). Показано, что в естественных условиях скорость роста зимой значительно ниже, чем летом, а летний рост в лабораторных условиях несколько ниже, чем в естественных. Имеются данные по поведению личинок при оседании (Knight-Jones, 1951; 1953; Knight-Jones et. al., 1971) и их таксисах (Gee, 1963; Doyle, 1974). Полянским (1950 а; 1951 б) изучалась стойкость этого вида по отношению к температуре и другим абиотическим факторам.

Материал. 17 проб (около 1000 экз.) из коллекций ЗИН, ММБИ и КИЭП.

#### Spirorbis (Spirorbis) tridentatus Levinsen, 1883



Spirorbis tridentatus: 1, 2 – трубка ювенили и взрослого; 3, 4 – оперкулюм взрослого, вид сбоку и спереди, 5 - оперкулюм ювенили, вид спереди (по Knight-Jones, Knight-Jones, 1977)

Spirorbis granulatus var. tridentatus Levinsen, 1883, 209-210, Tab. 3, fig. 9, 10 (non B.(J.) granulata (L., 1767)).

Spirorbis (Laeospira) borealis var. tridentatus - Bergan, 1953 6: 33-35, Fig. 1 b, e, f.

Spirorbis (Laeospira) tridentatus - L'Hardy, Quievreux, 1962: 2173, fig. 1, 6; 1964: 292; Gee, Knight-Jones, 1962: 650-651.

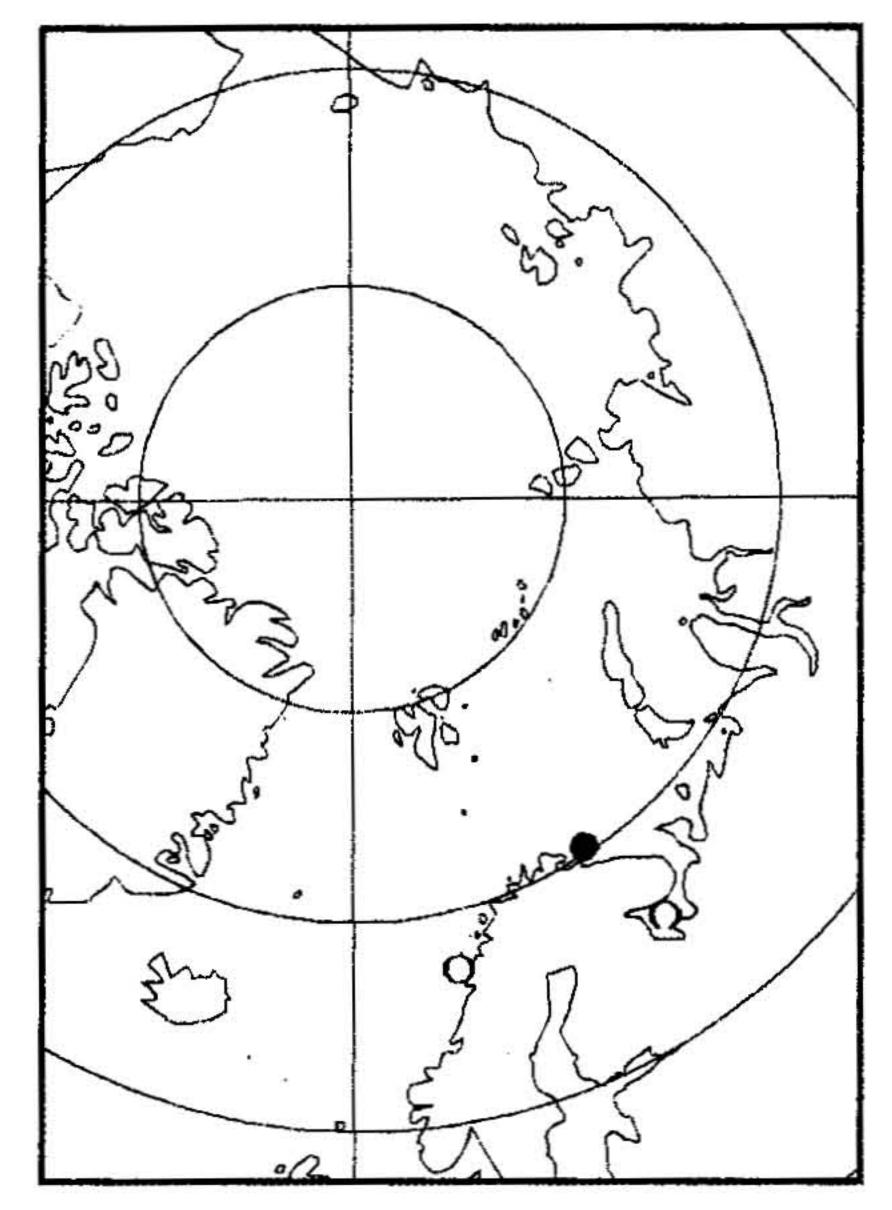
Spirorbis tridentatus -- Gee, 1964: 417; Toner, 1967: 325-326; Knight-Jones, Knight-Jones, 1977: 464-466, fig. 4 A-K, (синонимия); Александров, 1981: 89, Табл. XIII, рис. 3; Ржавский, 1992 а (синонимия): 11; 1994: 103; Яковис, 1997, 48-49, рис. 9 а-е.

Spirorbis glossoeides: Harris, 1968: 593-595, 598, fig. 1 A-O (partim). Spirorbis inaequalis: Harris, 1968: 595-598, fig. 2 A-P.

Трубка белая, непрозрачная, планоспиральная, левозакрученная. Известен случай нахождения правозакрученной трубки (Knight-Jones, Knight-Jones, 1977). У взрослых, как правило, имеются три мощных продольных гребня, которые выступают за край устья, образуя три зубца. Трубки же молодых (а иногда и взрослых особей) гладкие. Последний оборот резко расширяется по направлению к устью и прикрывает собой предыдущие обороты. Диаметр домика до 3-3,5 мм. Дистальная пластинка оперкулюма слегка вогнута. Коготь массивный, неправильно-зубовидной формы, терминальный его конец округлый, реже заостренный

(обычно у молоди). Воротничок со свободными края-

ми, простирается до конца торакса, лишь слегка асимметричный, без латеральной губы с выпуклой стороны тела. Тело живых особей бесцветное, с просвечивающей желтой или светло-оранжевой глоткой. Торакс и передняя часть абдомена также иногда бледно-оранжевые. Пигментация крови отсутствует и жаберный пучок также почти бесцветный. Воротничковые щетинки на выпуклой стороне тела с хорошо выраженным крыловидным придатком и слегка зазубренным лезвием, на вогнутой стороне тела крыловидный придаток выражен слабо или почти отсутствует. Поперечных рядов зубчиков нет. Среди нотохет ТЩС-1 имеются также и капиллярные волосовидные щетинки. Нотохеты ТЩС-3 представлены как простыми волосовидными, так и серповидными щетинками. На обеих сторонах тела по 2 ряда торакальных uncini. Торакальные uncini типичного строения, с ровным передним краем. Однако он имеет глубокое вдавление во фронтальной плоскости uncini, несущей зубчики, так что обычно выглядит как раздвоенный. АЩС около 25. Абдоминальные нотохеты (1, реже 2 в пучке) геникулирующие, с отчетливо зазубренным лезвием и выраженной пяткой. Лезвие самых крупных абдоминальных нотохет примерно такой же длины, как лезвия самых крупных воротничковых щетинок с выпуклой стороны тела. Наиболее крупные абдоминальные торусы содержат до 30 uncini и лежат в передней половине абдомена.



Распространение. Скандинавский мелководоный вид. В Северном Ледовитом океане по моим данным встречается в Баренцевом море. Александров (1981) сообщает о нахождении его в Белом море, а Вегдап (1953 б) в Норвежском море (побережье Норвегии). В Северной Атлантике известен с побережья Швеции, Ирландии, Великобритании, Франции (Бретань) и северо-западной Испании.

Экология и биология. Поселяется на нижней стороне камней и в расселинах в диапазоне глубин от 0 до 30 м, известны единичные находки ювенильных особей на водорослях. Устойчив к абразивному действию песка.

De Silva (1967) изучены темпы роста *S. tridentatus* в лабораторных условиях. Личинки этого вида в 80% случаев имеют непродолжительную пелагическую стадию, фотонегативны, геопозитивны и редко оседают на водоросли (Gee, 1963; de Silva, 1958).

В Северной Атлантике образует смешанные поселения с Janua pagenstecheri и некоторыми другими видами.

Примечания. На ранних этапах изучения спирорбид (Linne, 1767; Montagu, 1803; Caullery, Mesnil, 1897; McIntosh, 1923 и др.) имела место путаница в номенклатуре в связи с тем, что некоторые исследователи рассматривали "tridentatus" как вариетет

"Spirorbis granulatus". В последствии название закрепилось за настоящим видом. Подробно этот вопрос обсуждается в ряде работ (Bergan, 1953 a; Gee, 1964; Knight-Jones, Knight-Jones, 1977).

S. tridentatus обычно хорошо отличали от S. spirorbis (=S. borealis) sensu stricto и остальных близких видов, хотя часто рассматривали как вариетет S. spirorbis

S. tridentatus хорошо отличается от остальных видов рода характерным строением трубки взрослых особей, строением когтя, воротничковых щетинок и рядом других признаков, а также экологией.

Материал. 1 проба (около 100 экз.) из коллекции ЗИН.

# Литература

Аверинцев В.Г., 1977. Многощетинковые черви шельфа Земли Франца Иосифа и фауна сопредельных акваторий — Иссл. фауны морей. 14 (22): 140-184.

**Аверинцев** В.Г., 1977. О систематическом положении, экологии и распространении *Lagisca extenuata* (Grube, 1840), *L. rarispina* (Sars, 1860) и *L. propinqua* Malmgren, 1867 (Polychaeta, Polynoidae) – Иссл. фауны морей. **14** (**22**): 185-193.

Аверинцев В.Г., 1989. Сезонная динамика полихет высокоарктических прибрежных экосистем Земли Франца-Иосифа (Errantia) – ММБИ КФ АН СССР, Аппатиты: 1-79.

Аверинцев В.Г., 1990. Фауна многощетинковых червей (Polychaeta) моря Лаптевых. – Иссл. фауны морей. 37(45): 147-188. Азовский А.И. и др., 1998. Структура населения переходных зон в условиях сложных средовых градиентов (на примере макробентоса эстуария реки Черной, Кандалакшский залив Белого моря) – Океанология, 38(3): 412-420.

Анненкова H.II., 1924. Neues uber die Verbreitung einiger Arten der Polychaeten – Докл. Рос. Акад. наук: 38-40.

**Анненкова** Н.П., 1925. Neus uber die Verbeitung einiger Arten der Polychaeten nebst Beschreibung neuer Arten – Докл. Рос. Акад. наук, янв.-март: 26-28.

Анненкова Н.П., 1926. Zur Anatonie einer kiemenlosen Terebelliden-Art (Terebella hesslei mihi) – Zool. Anz., 68, 131-136.

Анненкова Н.П., 1929. Beitrage zur Kenntnis der Polychaeten-Fauna der USSR. 1. Fam. Pectinariidae Quatrefages (Amphictenidae Malmgren) und Ampharetidae Malmgren –Ежег. Зоол. Музея, 30: 477-502.

**Анненкова** H.П., 1931. Zur Polychaetenfauna von Franz-Joseph Land (*Melinnexis* gen. nov. arctica sp. nov.) – Zool. Anz. **95**: 269-272.

Анненкова Н.П., 1932. К фауне Polychaeta Земли Франца Иосифа. - Тр. Аркт. инст. 2: 153-194.

Анненкова Н.П., 1934. Kurze Uebersicht der Polychaeten der Litoral-Zone der Bering insel (Kommandor Insels) nebst Btschreibung neuer arten – Zool. Anz., 106 (12): 322-331.

Анненкова Н.П., 1935. Несколько слов о *Dysponetus pygmaeus* Levinsen и об Euzonus arcticus Grube (Annelida, Polychaeta) – ДАН, III (VIII), # 5(65): 233-236.

Анненкова Н.П., 1937. Фауна Polychaeta северной части Японского моря – Иссл. морей СССР, 23: 139-216.

Анненкова Н.П., 1938. Полихеты северной части Японского моря и их фациальное и вертикальное распределение – Тр. гидробиол. эксп. ЗИН АН СССР 1934 г. на Японское море – М.,Л.: изд-во АН СССР, 1: 81-230.

Аниенкова Н.П., 1946. Новые виды многощетинковых червей (Polychaeta) из Северного Ледовитого океана — Тр. друйф. экспед. Главсевморпути на ледокольном параходе «Г.Седов» 1937-1940 г.г., 3, Биология, М-Л: 185-188.

Анненкова Н.П., 1952а. Многощетинковые черви (Polychaeta) Чукотского моря и Берингова пролива. – Крайний северовосток СССР, 2, Л., изд. АН СССР: 112-137.

Анненкова Н.П., 1952б. Новые виды многощетинковых червей (Polychaeta) - Тр.ЗИН, 12: 148-154.

Атлас океанов. Северный Ледовитый океан, 1980 - Мин. Обороны СССР. Военно-морской флот: 1-184.

Бобрецкий Н. 1871. К фауне Черного моря. – Записки Киевского общества естествоиспытателей 1: 1-26, 188-274.

Броцкая В. А., Зенкевич Л. А., 1939. Количественный учет донной фауны Баренцева моря – Тр. ВНИРО, 4: 5-126.