

УДК 595.14:591.3

НЕРЕСТ И РАННИЙ ОНТОГЕНЕЗ ЛИТОРАЛЬНОЙ ПОЛИХЕТЫ *Namanereis littoralis* (Grube, 1876) (Nereididae, Namanereidinae)

© 2011 г. Е. Е. Ежова

Институт океанологии им. П.П. Ширшова, Атлантическое отделение,
236000 Калининград, пр. Мира, 1
E-mail: igelinez@gmail.com

Поступила в редакцию 13.09.10
Окончательный вариант получен 28.12.10

В лабораторных условиях впервые исследовано развитие полихеты *Namanereis littoralis* (Grube, 1876). Размножение в условиях Японского моря происходит в июле и приурочено к сезону муссонных ливней. Оплодотворение наружное, нерест без эпитоковых преобразований. Плодовитость низкая, яйцеклетки богаты желтком, развитие непелагическое, лецитотрофное, эмбрионизированное, характеризуется высокой скоростью — 5–8 суток и происходит в слизистых кладках до выхода бентосного ювенила. Температурный и соленостный оптимумы развития составляют 22–27°C и 16–21‰ соответственно, что характеризует вид как субтропический солоноватоводный по происхождению. Отмечены архаичные черты и признаки специализации в раннем онтогенезе *N. littoralis*.

Ключевые слова: *Namanereis littoralis*, нерест, оплодотворение, дробление, гастрюляция, эмбрионизация, соленостный и температурный оптимумы развития.

ВВЕДЕНИЕ

Полихета *Namanereis littoralis* (Grube, 1876) (Nereididae, Namanereidinae) распространена в верхней литорали субтропических и бореальных морей Атлантического и Тихого океанов (Glasby, 1999). Вид *N. littoralis* отмечен как единственная массовая литоральная полихета в заливе Посьета Японского моря (Бужинская, 1971). Интересной особенностью вида является его способность к обитанию в амфибионтных условиях. *N. littoralis* предпочитает верхние горизонты литорали и часто образует значительные скопления в зоне заплеска, фактически вне воды, в насыщенной водяными парами толще штормовых выбросов морских трав.

Приливно-отливная зона морей с резкими колебаниями абиотических факторов, и, прежде всего, солености и температуры — нетипичное местообитание для полихет. Полихеты подсемейства Namanereidinae, напротив, характерные обитатели литоральной и супралиторальной зоны морей, речных берегов в устьевых районах, а также встречаются в некоторых пресных водоемах и в подземных водах (Glasby, 1999) и почти не встречаются в типично морских условиях. Очевидно, успешное освоение биотопов, характеризующихся нестабильностью условий и экстремальными значениями некоторых факторов среды, требует ряда эффективных репродуктивных адаптации.

Вопросы размножения и раннего онтогенетического развития не были прежде изучены в доста-

точной степени ни у одного из 35 представителей подсемейства. Полагают, что для этой группы должен быть свойствен гермафродитизм, однако с определенностью это указывается лишь для 3 видов. Из таксономических работ известно о наличии очень крупных, богатых желтком яиц у восьми видов рода *Namanereis* (Glasby, 1999), в том числе у объекта нашего исследования (Augener, 1933). Наиболее подробное исследование репродуктивных особенностей представлено Джонсоном (Johnson, 1908) для *Namanereis qadraticeps* (как *Lycastis qadraticeps*) и Фойерборном (Feuerborn, 1931) для *Namalycastis ranauensis* (как *Lycastis ranauensis*) и *Namanereis catarractarum* (как *Lycastopsis catarractarum*). Описаны некоторые аспекты гаметогенеза и приведено единственное в научной литературе краткое описание личинки наманереидин — нектохеты *N. ranauensis*.

Подсем. Namanereidinae рассматривается как примитивная группа среди nereid (Gravier, 1902). Его представители характеризуются отсутствием ряда морфологических признаков, используемых обычно в систематике полихет. Недостаточность морфологического критерия для различения видов Namanereidinae, а также запутанная систематика группы делают необходимостью изучение размножения и развития отдельных видов подсемейства. Цель настоящей работы — выявление особенностей размножения и раннего развития *N. littoralis*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа выполнена на особях из дальневосточной популяции *Namanereis littoralis* (Японское море, залив Посъета), с использованием полевых сборов, материалов экспериментов и наблюдений 1984, 1986–1988 и 1992 гг. Раннее развитие изучали в лабораторных условиях на живых объектах. Использовали метод искусственного осеменения. Взрослых животных со зрелыми половыми продуктами отбирали в естественном биотопе – супралиторальных штормовых выбросах морской травы, разделяя их на самцов и самок. Полихет анестезировали с помощью кристаллов сернистого магния и получали от них половые клетки, стадию развития гамет контролировали под микроскопом. Предварительно смешивали гаметы от 2–4 самцов и 2–4 самок, затем производили искусственное осеменение яйцеклеток в иммунологических планшетках с крышками, диаметр лунок 3.5 см.

В каждой лунке, в ежедневно сменяемой воде, содержалось 50–100 развивающихся зародышей. Развитие зародышей изучали в 10 различных соленостях, при двух температурных режимах. Экспериментальные среды готовили, разводя дистиллированной водой естественную морскую воду из открытых частей залива Посъета. Соленость исходной морской воды была в пределах 28–30‰, экспериментальные среды имели последовательно уменьшающуюся соленость: 28–30‰; 25–27‰; 22–24‰; 19–21‰; 16–18‰; 13–15‰; 10–12‰; 7–9‰; 4–6‰; 1–3‰. Часть экспериментальных повторностей выполнена при температуре 20–22°C, другая – при 25–27°C. Все опыты поставлены в четырех-семи повторностях.

Зародышей измеряли, зарисовывали и фотографировали через каждые 2–4 часа, до выхода ювенилов из яйцевых капсул. Микрофотографии эмбриональных стадий выполняли при помощи микроскопа биологического дорожного МБД-1 и фотонасадки МФН-10 в полевых условиях, с живых зародышей. Для уточнения деталей строения зародышей и ювенильных червей делали также постоянные препараты. Объекты фиксировали смесью Кульчицкого, окрашивали борным кармином и заключали в дамар-лак (Ромейс, 1953). Всего в экспериментах прослежено развитие более 1500 эмбрионов.

РЕЗУЛЬТАТЫ

N. littoralis – раздельнополый вид. В строении тела половой диморфизм не выражен: копулятивных органов и других наружных генеративных структур, часто встречающихся у полихет с малыми размерами, нет. Отсутствуют также какие-либо специальные отверстия для вывода гамет. Внешним признаком, позволяющим различить зрелых самцов и самок, является окраска тела червя – мо-

лочно-белая у самцов и желто-оранжевая у самок. Как показал анализ гистологических препаратов и мазков целомической жидкости (всего около 230 экземпляров червей), в целом всегда присутствуют либо мужские, либо женские половые клетки (Ежова, 2007). Соотношение полов в популяции близко к 1 : 1. В трех выборках червей, взятых в разные моменты вегетационного сезона (по 118, 50 и 35 случайно взятых экземпляров) отношение числа самцов к числу самок составило 58 : 60; 26 : 24; 19 : 16 соответственно (0.97; 1.08; 1.19, среднее = 1.08).

Созревание и нерест. В условиях Южного Приморья нерест *N. littoralis* происходит в июле. Со второй декады июня у многих особей в целом находятся гаметы на последних стадиях развития и даже такие, которые визуально определяются как зрелые. Однако опыты по искусственному осеменению яйцеклеток, проведенные в последней декаде июня, показали, что не все яйца способны к оплодотворению. У разных самок оплодотворялось от 8 до 78% яйцеклеток и от 10 до 68% были неспособны к этому. Таким образом, в конце июня–начале июля в среднем не более половины яйцеклеток у самок были зрелыми, а в середине июля в популяции впервые появлялись 7–11 сегментные ювенилы размером 1–3 мм. Вновь отрожденные ювенилы встречались до конца июля и не были отмечены в другие месяцы года, что свидетельствует о синхронизации нереста в популяции.

Нерестовые явления не связаны с эпителией. У наманереиса, в отличие от многих нереидид, структурных модификаций перед нерестом не происходит, гетеронереисная форма не образуется. Ни в естественных условиях, ни в культуральных сосудах не было также отмечено нерестового поведения, известного для других нереид – быстрое плавание в воде, ундулирующие движения самцов. Наблюдения показали, что нерест происходит в обычном для данного вида супралиторальном биотопе, в зоне заплеска, где увлажнение непостоянно. Нерестящиеся черви образуют скопления или клубки, обильно увлажненные слизью, и остаются в медленном “клубящемся движении” многие часы, иногда несколько дней. Слизистые железы пароподий *N. littoralis* вырабатывают в этот период обильный секрет, очевидно, обеспечивающий жизнеспособность половых продуктов и успешное оплодотворение вне водной среды и защищающий животных и их кладки от высыхания. После оплодотворения зародыши развиваются в слизистых капсулах, приклеивающихся к субстрату.

Гаметы. Зрелые яйцеклетки – бледно-желтые, имеют правильную овальную форму, равномерно заполнены крупными желтковыми гранулами без зон свободной цитоплазмы, и окружены плотной наружной оболочкой (рис. 1а). Зрелые ооциты достигают 546 × 260 мкм (средние для 10 экземпляров

N. littoralis), размеры и форма полностью зрелых яйцеклеток *N. littoralis* мало варьируют. По сравнению с размерами тела, яйцеклетки являются гигантскими, в каждом сегменте располагаются два яйца, по одному с каждой стороны тела, реже по 3–4 сегменте. Это одни из самых крупных яйцеклеток, известных у нереидид. Более крупные яйцеклетки — до 600 мкм, найдены лишь у *Neanthes caudata* (Reish, 1957). В воде яйцеклетки сразу оседают на дно, плавучестью не обладают. Морфологическая полярность не проявляется, расположение анимального и вегетативного полюсов можно определить после начала дробления. Сперматозоиды примитивного типа, с округлым ядром и развитым жгутиком.

Оплодотворение. Оплодотворенное яйцо *N. littoralis* отличается от неоплодотворенного наличием перивителлинового пространства, образование которого выглядит как равномерное отхождение оболочки от плазматической мембраны на 10 мкм (рис. 1б). Через некоторое время после оплодотворения поверх этой оболочки образуется еще одна, студенистая, имеющая клейкие свойства, толщиной 10–50 мкм. С ее помощью яйцевая капсула с оплодотворенным яйцом прочно фиксируется на субстрате.

Дробление гомоквадрантное, первые два деления внешне равномерны, бластомеры первого квартета выглядят одинаковыми по размерам и бластомер *D* неотличим от других. При температуре 20°C закладка борозды происходит в течение часа после оплодотворения, но лишь через четыре часа первое деление заканчивается, приводя к образованию двух одинаковых бластомеров (рис. 1в). Четыре бластомера возникают в результате второго деления, происходящего через двухчасовую промежуток после первого (рис. 1г). Первые деления дробления происходят очень медленно из-за перегруженности яйца желтком. Еще через два часа происходит третье, резко неравномерное деление, в результате которого образуется первый квартет микромеров, по размеру клеток и количеству желтка сильно отличающихся от макромеров. Борозда третьего деления происходит в экваториальной плоскости, перпендикулярно бороздам двух предыдущих делений. В результате, в вегетативной области дробящегося зародыша образуются четыре очень крупных макромера, заполненных желтком, а в анимальной — квартет мелких, почти совершенно лишенных желтка, микромеров. Борозды дробления не захватывают наружную яйцевую оболочку, зародыш весь период эмбрионального развития находится в прозрачной, плотной, не меняющей свою форму оболочке. В дальнейшем микромеры быстро делятся, а крупные, наполненные желтком макромеры даже во время гастрюляции могут оставаться не разделившимися. Макромеры остаются в просвете кишечника даже по окончании эмбрионального раз-

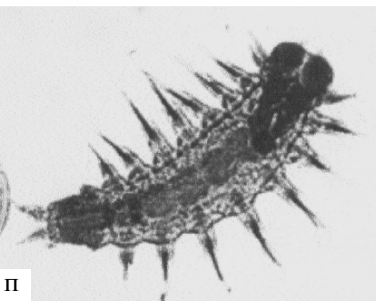
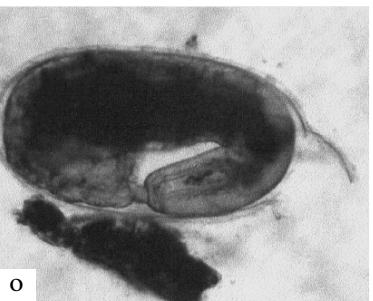
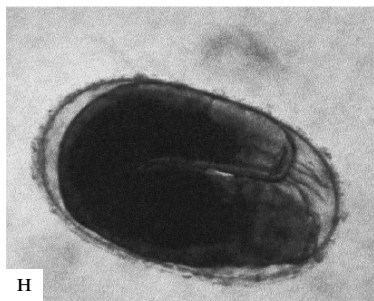
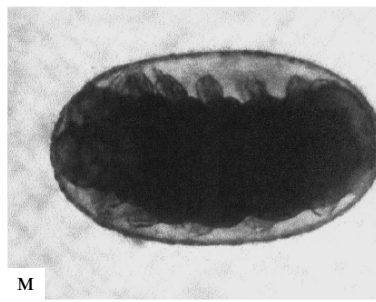
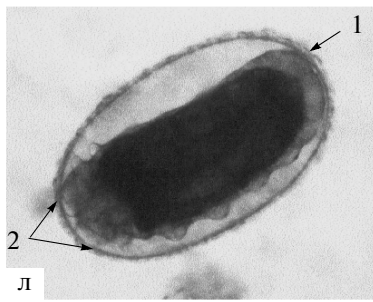
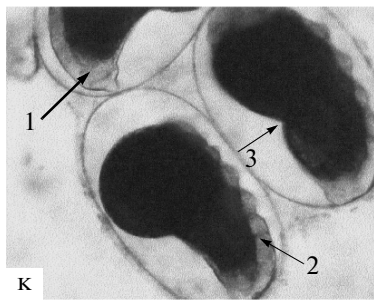
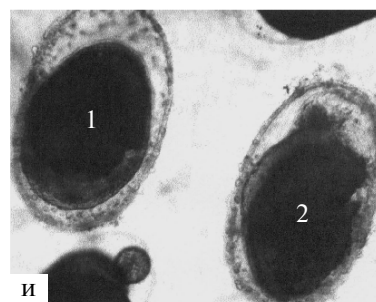
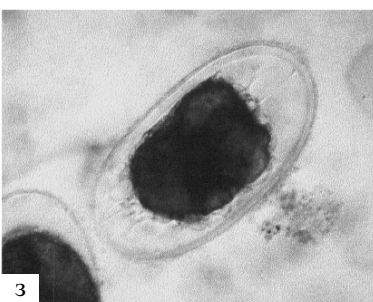
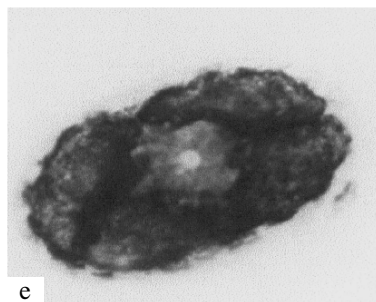
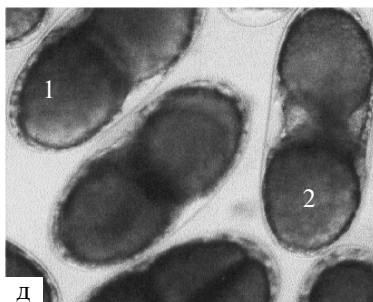
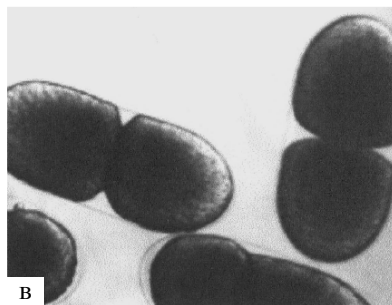
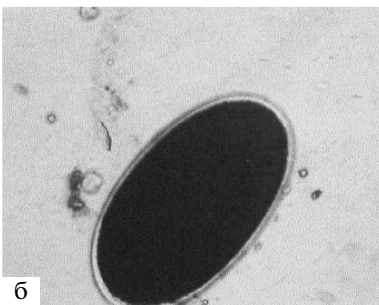
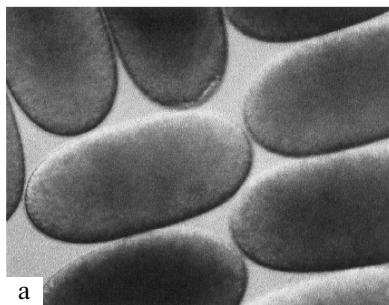
вития, но нельзя с уверенностью утверждать, произошли ли дальнейшие деления этих клеток. В результате дробления через 22–25 часов после оплодотворения образуется стерробластула без внутренней полости, с резко отличающимися по размерам макро- и микромерами (рис. 1д).

Гастрюляция. Без сколько-нибудь заметного перерыва после дробления начинается процесс гастрюляции. Быстро делящиеся мелкие микромеры обрастают крупные макромеры. Края обрастания сближаются и остается незамкнутым небольшое, четко оформленное, круглое отверстие (рис. 1е). Через некоторое время можно видеть, что края отверстия утолщаются. Вероятно, это свидетельствует об усиленном размножении клеток в этом районе и их иммиграции внутрь. В таком случае, описанное отверстие является бластопором, а гастрюляция смешанной, эпиболическо-иммиграционной.

Начало обрастания макромеров микромерами происходит на 25–27 часах развития, а оформленный бластопор появляется через 29–32 часа после оплодотворения. Круглый бластопор в дальнейшем смыкается, имеется стадия щелевидного бластопора, которая мало характерна для полихет.

Дальнейшие стадии развития, которые у полихет, как правило, пелагические, у *N. littoralis* являются эмбрионизированными и не выходят из яйцевых оболочек. На поверхности яйцевой капсулы становится видна толстая студенистая оболочка, обладающая сильными адгезивными свойствами. Зародыш прочно приклеивается к субстрату примерно на 33–51 часу развития. Под покровом толстой студенистой оболочки яйцевой капсулы зародыш развивается до формирования ювенильной особи. Во всех повторностях опыта капсула становилась отчетливо видимой после завершения гастрюляции и плотно приклеивала эмбрионы к субстрату, склеивая в единый конгломерат лежащие рядом зародыши.

На 47–51 часах развития в капсуле можно видеть позднюю гастрюлу — овального зародыша с неровной поверхностью. Эктодермальные клетки по всей поверхности личинки образуют многочисленные небольшие выступы, усеченные короткими и толстыми прозрачными палочковидными образованиями, отходящими от поверхности эктодермальных клеток в направлении оболочки яйца (рис. 1ж). Эта стадия быстро переходит в следующую — зародыш становится более компактным, а прозрачные палочковидные структуры удлиняются и становятся неодинаковыми в различных участках тела эмбриона (рис. 1з). По последовательности стадий эта эмбрионизированная личинка соответствует трохофорной личинке других полихет и напоминает ее по плану строения. Особенности эмбрионизированной трохофоры нама-нереиса являются неподвижные ресничные обра-



зования и ее собственная неподвижность внутри яйцевой капсулы. Такое явление слияния ресничных поясов отмечено у различных гидробионтов, и как указывает В.А. Догель (1923), коррелирует с общим высоким содержанием клейких и слизистых веществ у конкретных видов.

На 60–80 часах развития (3–4 сутки после оплодотворения) трохофора сменяется зародышем округлой формы без каких-либо образований на наружной поверхности. Тонкий слой эктодермы эмбриона светлее внутренних структур, по-прежнему богатых желтковыми гранулами. В клетках эктодермы появляются многочисленные светлые вакуоли. Капсула заполнена жидкостью (рис. 1 и (1)).

Органогенез. Довольно быстро на заднем, а затем и на переднем концах тела начинаются процессы образования различных структур и органов. Вначале формируются две анальные папиллы с циррусами. Затем, в виде валика светлой эктодермальной ткани, тянущегося посередине дорсальной стороны личинки, становится видна закладка дефинитивного тела. Дифференцировка головных структур начинается с образования вакуолизованного разрастания эктодермальной ткани на его переднем конце (рис. 1 и (2)). Первыми из головных придатков появляются шарообразные пальпы.

На 5–6 сутки зародыш приобретает мышечную активность и совершает частые сокращения тела, которое из-за большого количества желтка напоминает личинок рыб, с телом, распластанным по поверхности желточного мешка (рис. 1к). Начинается процесс эктомезодермальной сегментации: при сокращении явно видно, что по крайней мере в наружных слоях тела образовалось подразделение на голову, четыре параподиальных сегмента и пигидиальный сегмент. Несколько позднее можно заметить зачатки двух пар перистомиальных усиков, параподиальные бугорки в количестве четырех пар (рис. 1л) и два красных глаза бобовидной формы. Позже глаза становятся черными и подразделяются на два глазка каждый. В возрасте 6 суток личинки обычно имеют сформированные подвижные челюсти, шесть пар параподий с ацикулами и пучками щетинок двух видов. Вначале ацикулы и щетинки есть лишь на первых двух парах параподии. Замечательная особенность эмбриона на этой стадии — отчетливо двуветвистые параподии, каждая параподия имеет 2 разде-

ленных щетинковых узла с собственной ацикулой (рис. 1м).

Черви непрерывно движутся внутри оболочки, пытаясь прорвать ее. Вылупление происходит всегда одинаково — капсула вскрывается крышечкой на узком конце (рис. 1н, 1о) и животное выходит наружу, сразу же приступая к активному питанию органическим детритом и водорослями. Хитиновые челюсти выглядят вполне сформированными и способны прогрызать слоевища зеленых водорослей, параподии одноветвисты. Ювенильные черви практически не отличаются от взрослых строением тела. Размер их — около одного миллиметра. Таким образом, развитие завершается в очень сжатые сроки. За период от 6 до 8 суток, в зависимости от соленостных и температурных условий, в жизненном цикле *N. littoralis* проходят стадии от оплодотворения до вылупления бентосного ювенила (рис. 1п).

Зависимость развития от температуры и солености. *N. littoralis* является широкоэвргалинным видом, толерантным к изменению солености в диапазоне от 0.5 до 73‰ (Комендантов и др., 1989). Однако, соленостный толерантный диапазон изменяется в онтогенезе — гаметы и ранние онтогенетические стадии оказались значительно более стеногалинными, чем взрослые животные.

Активность поступательного движения сперматозоидов зависит от солености среды. В интервале соленостей от 28–30 до 7–9‰ время активности постепенно уменьшается, в водах с меньшей соленостью резко падает, способность к оплодотворению в воде 1–3‰ сохраняется менее 5 минут. Максимальное время движения 8.75 ± 0.8 ч наблюдается при солености 25–27‰. Яйцеклетки изучаемого вида обладают высокой соленостной резистентностью и могут несколько суток сохранять способность к оплодотворению в морской воде. В диапазоне солености 1–9‰ клетки набухают и уже через час большая часть гибнет. Соленость от 28–30 до 10–12‰ не вызывает существенного изменения размеров клеток. Клеточное содержание изотонично морской воде соленостью около 15‰ — размеры яйцеклеток не меняются при помещении в эту среду.

Оплодотворение и развитие оказалось возможным при солености от 28–30‰ до 7–9‰, однако доля зародышей, успешно завершивших развитие,

Рис. 1. Стадии развития *Namanereis littoralis* (Grube, 1976): а — неоплодотворенная зрелая яйцеклетка; б — оплодотворенная яйцеклетка; в — стадия двух blastomerov; г — стадия четырех blastomerov; д — бластула (1), видны светлые мелкие микромеры, покрывающие макромеры; начало гастрюляции (2); е — гастрюла с blastoporom и просвечивающей полостью архентерона; ж — поздняя гастрюла; з — эмбрионизированная трохофора; и — стадия “округлого зародыша” (1), закладка дефинитивного тела и начало дифференцировки головных структур (2); к — дифференцировка органов и тканей — закладка пигидиальных цирри (1), параподии (2), проявление мышечной активности (3); л — закладки перистомиальных цирри (1) и пальп (2); м — стадия 4-х щетинконосных сегментов, видна двуветвистость параподии; н — сформированный ювенил в яйцевой капсуле; о — вскрытие яйцевой капсулы; п — 7-сегментный ювенильный червь (постоянный препарат, уксуснокислый кармин).

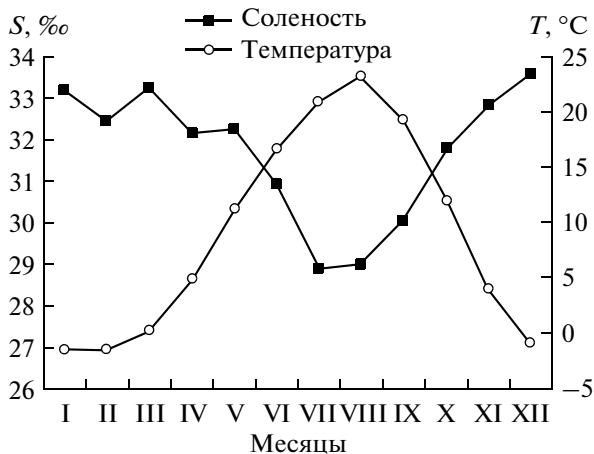


Рис. 2. Среднемесячная температура и соленость поверхностных вод залива Посыета по данным ГМС "Посыет", 1970–1990 гг. (по: Григорьева и др., 2002).

и его скорость заметно отличались в разных экспериментальных средах. Раньше всего каждая из отмеченных стадий наступала в средах с соленостью 19–21‰ и 16–18‰, а процент выхода ювенилов был близок к 100. Соленость ниже 7‰ является критичной для мужских и женских гамет и, соответственно, для процесса оплодотворения. Подобно многим другим морским эвригалинным видам, *N. littoralis* может во взрослом состоянии жить в солоноватой и почти пресной воде, но успешное прохождение ранних онтогенетических стадий требует солености выше 7‰. Для личиночного развития *N. littoralis* оптимален диапазон солености 16–21‰. Поскольку большую часть года в заливе Посыет преобладает соленость 33–32‰ (Григорьева и др., 2002), нерест и развитие личинок должны быть приурочены к периодам распреснения вод.

Скорость эмбриогенеза *N. littoralis* существенно зависит от температуры. Высокие температуры (25–27°C) заметно увеличивают его скорость. При температуре воды 20–22°C завершение первого деления происходит через 4–4.5 часа после оплодотворения, требуя несколько большего времени, 5 часов, в соленостях, меньших 9‰ и больших 28‰. При температуре 25–27°C первое деление ускоряется примерно вдвое во всех соленостях. В оптимальных соленостях процесс гаст-руляции при температуре 25–27°C начинается на 7 часов раньше, на стадии ранней гастролы разрыв составляет 13 часов. Зародыши, развивавшиеся при температуре 25–27°C, выходят из яйцевых капсул и начинают вести активный образ жизни на 1–1.5 суток раньше.

При обоих температурных режимах процент вышедших из капсул ювенильных особей зависит от солености экспериментальной среды. Наименьшее количество зародышей, успешно завершивших развитие, наблюдалось в соленостях ниже

7–9 и выше 28–30‰, причем при температуре 25–27°C развитие большей части эмбрионов прекращалось на 3–5 сутки после оплодотворения. Лишь единичные зародыши завершали развитие. В остальных экспериментальных средах развитие протекало нормально и выход ювенилов был массовым. Интервал солености, в котором скорость клеточных делений наибольшая для обоих температурных режимов – от 16–18 до 22–24‰. Полученные результаты хорошо согласуются с известным правилом линейной зависимости скорости индивидуального развития от температуры в пределах толерантного диапазона. При температурах, близких к граничным, показатели эффективности развития особи снижаются (Винберг, 1968). Поэтому, обнаруженное нами угнетение развития при температуре 25–27°C в крайних соленостях позволяет считать 27°C верхней границей температурного оптимума раннего развития *N. littoralis*.

Выяснение в эксперименте значений температуры и солености, оптимальных для процесса развития, позволило определить сроки размножения *N. littoralis* в естественных условиях. Наиболее благоприятным для размножения исследуемого вида должен быть период, когда поверхностные воды распреснены до 18–20‰ и прогреты до 20°C и выше. Такие условия в прибрежной мелководной зоне залива Посыета складываются обычно в июле–августе, во время муссонных ливней, когда соленость поверхностных вод может падать до 12–18‰ (Вышкварцев, 1984; Григорьева и др., 2002), а водные массы уже значительно прогреты. Температура в верхних горизонтах литорали и зоне заплеска, где обитает наманереис, в этот период быстро достигает 25–27°C.

Полевые наблюдения подтвердили предположение о совпадении времени нереста с указанными выше условиями. Появление молоди в возрасте 1–2 дней в 1984, 1987 и 1988 гг. отмечалось примерно в середине июля и совпадало с годовым максимумом температуры и минимумом солености (рис. 2).

ОБСУЖДЕНИЕ

В литературе рассмотрены отдельные аспекты репродуктивной биологии лишь для 3 видов подсемейства Namanereidinae – *Namanereis quadraticeps* (Johnson, 1908), *Namalycastis ranauensis* и *Namanereis catarractarum* (Feuerborn, 1931). Все три названных вида описаны как гермафродиты. Исходя из обитания наманереидин в биотопах с меняющейся соленостью, вплоть до пресной воды, Джонсон и Фойерборн полагают это редкое для полихет свойство характерным для подсемейства. *N. ranauensis* имеет многочисленные мелкие яйца – 160–180 шт. в сегменте, и высокую общую плодовитость – до 18–20 тысяч яиц. Предполагается, что мужские га-

меты могут развиваться в тех же сегментах тела, что и женские, либо в других сегментах. Описанная личинка *N. ranauensis* — планктонная нектохета, типичная для нерейдид.

У обоих видов наманереисов мужские клетки развиваются в тех же сегментах, что и женские, отмечены необычно крупные (до 430 × 380 мкм), богатые желтком яйца, размещающиеся по одному или несколько в сегменте и плодовитость, не превышающая нескольких десятков яиц на самку. Эти же черты, за исключением гермафродитизма, свойственны и для *N. littoralis*. Объект нашего исследования во все сезоны года и во всех возрастных группах имеет в целоме гаметоциты только одного пола.

Поскольку созревание гамет у особей *N. littoralis* в популяции происходит почти одновременно и нерест в условиях Японского моря отмечается однажды в году, процессы созревания и вступления в нерестовый кризис должны быть синхронизированы. Известно, что нерест может быть отделен от момента достижения полной зрелости некоторым временным промежутком. У некоторых дальневосточных двустворчатых моллюсков, он составляет 1–2 недели (Дзюба, 1971). Нерест инициируется и синхронизируется в популяции факторами внешней среды. Значительную роль для реализации нереста играет температура. У некоторых видов (*Crassostrea virginica*) нерест может быть индуцирован резким подъемом температуры выше 20°C, у других (*Chlamis farreri nipponensis*) этому способствует серия снижений и повышений температуры (Дзюба, 1971).

Однако у некоторых дальневосточных моллюсков (гребешок, мидия) колебания температуры в широких пределах и даже за пределами оптимума, не вызывают нереста зрелых особей. Очевидно, температура не единственный сигнал к нересту. У двустворок тропических морей, где изменчивость температуры воды мала, нерест провоцируется снижением солености в прибрежной зоне во время ливней. По мнению Мотавкина и Вараксина (1983), синхронный нерест в популяции провоцируется комплексом внешних сигналов, при котором создаются возможности для дружного оплодотворения и успешного образования зародышей.

Дозревание половых клеток *N. littoralis*, достижение животными преднерестовой стадии и вступление в нерест происходит одновременно, примерно в середине июля. Это совпадает с существенным изменением условий в литорали в связи с началом летних муссонных дождей и летним прогревом воды (Григорьева и др., 2002). Именно повышение температуры и снижение солености, по нашему мнению, может быть факторами, запускающими механизмы синхронизации созревания половых клеток и наступления нереста.

С этой гипотезой согласуются данные разных авторов. Во второй половине июля в Южном Приморье начинается нерест многих морских беспозвоночных, особенно — видов субтропического происхождения. Так, брюхоногий моллюск *Alaba vladivostokensis* (тихоокеанский, приазиатский, низкобореальный вид субтропического происхождения) в заливе Восток Японского моря, размножается в самое теплое время года (июль) при температуре воды 19–23°C. Слизистые кладки этого моллюска на водорослях и морских травах находили со второй декады июля до конца августа, личинок наблюдали в планктоне с середины июля до середины сентября (Куликова и др., 2000). Размножение брюхоногих моллюсков *Lottia versicolor* и *Nipponacmea moskalevi*, обитающих на скалистой литорали в заливе Восток наблюдали в начале июля при температуре 17–19°C (Колбин, 2002). У теплолюбивого двустворчатого моллюска корбикулы японской, встречающегося в устьевых районах рек в заливе Петра Великого нерест отмечали с конца июля по конец августа, при прогреве воды до 24°C (Пикалова, Калинина, 2002), причем, как и *N. littoralis*, моллюски находятся в преднерестовой стадии с конца июня до середины июля.

Известно, что температура воды, оптимальная для полового размножения, — генетически закрепленный видовой признак (Голиков, Скарлато, 1972), связанный с условиями, в которых происходило формирование вида. Для *Nereis japonica*, имеющего сходное с изучаемым видом географическое распространение, температурный оптимум раннего развития значительно более низкий — 15°C (Izuka, 1908), чем у наманереиса. Вероятно, довольно высокий температурный оптимум развития *N. littoralis* подтверждает его субтропическое происхождение.

Данные по соленостным оптимумам развития разных онтогенетических стадий наманереиса хорошо согласуются с аналогичными данными для нереидиды *Hediste atoka*, но отличны от таковых для *Hediste japonica* и *Hediste diadroma*. Все три вида являются сестринскими и обитают в том же географическом районе и в сходных соленостных условиях, в литоральной зоне многих японских эстуариев. Яйцеклетки *H. japonica* и *H. diadroma* изотоничны среде с соленостью 27.5–30‰, что вдвое выше чем у *N. littoralis*, зато ооплазма *H. atoka* изотонична 15‰, практически совпадая со значением, полученным для *N. littoralis*. Соленостный оптимум раннего развития очень близок у *H. japonica* и *H. diadroma* — 10–34‰ и 10–30‰ соответственно, но значительно отличается у третьего вида, 9–21‰ (Tosuji, Sato, 2006). Наиболее благоприятный соленостный диапазон для развития *N. littoralis* — 16–21‰. Столь существенное различие в показателях соленостной устойчивости гамет и зародышей у близкородственных видов и почти полное совпадение этих характеристик у видов из разных

подсемейств, при том, что все названные полихеты обитают в сходных экологических и климатических условиях, не позволяет легко объяснить наблюдаемые факты общностью происхождения или связать их с биологией каждого вида. Мы полагаем, что близкие значения тоничности ооплазмы *N. littoralis* и *H. atoka* могут быть связаны со сходством биохимических и физико-химических свойств их яйцеклеток: у обоих видов крупные полилецитальные яйцеклетки, заполнены желтковыми гранулами так, что не остается зон свободной цитоплазмы.

Описанное эмбриональное развитие *N. littoralis* существенно отличается от типичного для nereид, как от развития с планктонной, так и с бентосной личинкой. Есть некоторое сходство с развитием *Neanthes caudata* (Reish, 1957), однако в онтогенезе этой nereидиды все же присутствует свободная личиночная стадия. В жизненном цикле *N. littoralis* свободноподвижная стадия с провизорными органами и не вполне сформированная, отсутствует в цикле развития. Развитие характеризуется высокой степенью эмбрионизации и может быть названо прямым: все фазы после оплодотворения происходят внутри плотной яйцевой капсулы, прикрепляющейся к субстрату, из яйцевой капсулы выходит сформированный ювенил.

Морфология и последовательность стадий развития *N. littoralis* характеризуется как архаичными признаками, так и чертами вторичного упрощения и специализации. Достаточно редким явлением для полихет является гомоквадрантное дробление. Так же, как и отмеченное у *N. littoralis* образование щелевидного бластопора с последующим смыканием краев посередине и образованием дефинитивного рта и ануса на его концах, оно характерно для личинок наиболее примитивных трохофорных животных. Названные признаки более свойственны низшим многоклеточным, чем полихетам, и, несомненно, свидетельствуют о древности группы, к которой принадлежит изучаемый вид.

В то же время, двуветвистость параподии у 6-субточного эмбриона *N. littoralis* является рекапитуляцией. Аналогичную информацию приводит Фойерборн (1931) для *Namalycastis ranauensis*: каждая параподия личинки намаликастиса имеет 2 разделенных щетинковых узла с собственной ацикулой. Поэтому одноветвистость параподии и отсутствие нотоподиальных щетинковых узлов во взрослом состоянии у представителей подсемейства является вторичным упрощением. Черты вторичного упрощения организации и модификации жизненного цикла в филогенезе не позволяют согласиться с взглядами Гравье (Gravier, 1902) о том, что наманерейдины близки к форме от которой произошли nereиды, и, скорее, подкрепляют точку зрения Фойерборна (Feuerborn 1931): Nama-

nereidinae произошли от nereидного предка путем редукций и утрат.

Выпадение из цикла развития подвижной расселительной стадии, а также образование клейких слизистых капсул, фиксирующих на субстрате и защищающих зародыш от осмотического стресса, по нашему мнению, являются чертами специализации к обитанию в изменчивых условиях верхней литорали и носят адаптивный характер. Приспособления данного вида к условиям нестабильного амфибионтного биотопа обеспечивается комплексом адаптации, среди которых важнейшими являются репродуктивные:

– защита ранних онтогенетических стадий от неблагоприятных воздействий путем перехода к лецитотрофному непелагическому прямому развитию в слизистых кладках, характеризующемуся высокой скоростью;

– синхронизация нереста в популяции и приуроченность его к наиболее благоприятным соленостным и температурным условиям.

ВЫВОДЫ:

1. *N. littoralis* – раздельнополый вид.
2. Нерест в популяции синхронизирован факторами среды и происходит без эпитокии, в том же биотопе, где обитает вид.
3. Развитие лецитотрофное, непелагическое, полностью эмбрионизировано, характеризуется высокой скоростью.
4. Для размножения и развития *N. littoralis* оптимален диапазон солености 16–21‰ и температура 20–27°C. Повышение температуры в пределах этого диапазона ускоряет процесс развития.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бужинская Г.Н. Новые и интересные виды многощетинковых червей (Polychaeta) залива Посьета (Японское море). Исслед. фауны морей. 1971. Т. 5 (13). С. 78–124.
- Винберг В.В. Зависимость скорости развития от температуры // Методы определения продукции водных животных: Метод, рук. и материалы. Минск: Высшая школа, 1968. С. 59–71.
- Вышкварцев Д.И. Физико-географическая и гидрохимическая характеристика мелководных бухт залива Посьета // Гидробиологические исследования заливов и бухт Приморья. Владивосток. 1984. С. 4–11.
- Голиков А.Н., Скарлато О.А. Об определении оптимальных температур обитания морских пойкилотермных животных путем анализа температурных условий на краях их ареалов // Докл. АН СССР. 1972. Т. 203. № 5. С. 1190–1192.
- Григорьева Н.И., Кучерявенко А.В., Федосеев В.Я. Гидрометеорологическая характеристика залива Посьета как района культивирования гидро-

- бионтов // Вопросы рыболовства. 2002. Т. 3. № 4 (12). С. 578–604.
- Дзюба С.М. Гаметогенез у некоторых морских двустворчатых моллюсков // Моллюски. Пути, методы и итоги их изучения. Л.: Наука, 1971. С. 51–52.
- Догель В.А. Курс сравнительной анатомии беспозвоночных. Кожные покровы и скелет. М., Петроград: гос. изд-во. Вып. 1. 178 с.
- Ежова Е.Е. Жизненный цикл и морфофизиологические адаптации *Namanereis littoralis* (Grube, 1872) (Polychaeta, Nereididae) в заливе Посыета Японского моря // Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. С.-Петербург, 2007. 24 с.
- Колбин К.Г. Размножение и развитие *Lottia versicolor* и *Nipponacmea moskalevi* (Gastropoda, Lottidae) // Тез. докл. V Региональн. конф. по актуальным проблемам экологии, морской биологии и биотехнологии. Владивосток: изд-во ДВГУ, 2002. С. 61–62.
- Комендантов А.Ю., Аладин Н.В., Ежова Е.Е. Зависимость осморегуляторных способностей *Lycastopsis augeneri* (Polychaeta, Nereidae) от факторов среды // Зоол. журн. 1989. Т. 68. С. 137–14.
- Куликова В.А., Омеляненко В.А., Айздайчер Н.А. Размножение и личиночное развитие брюхоногого моллюска *Alaba vladivostokensis* в заливе Восток Японского моря // Биология моря. 2000. Т. 26. № 5. С. 348–350.
- Мотавкин П.А., Вараксин А.А. Гистофизиология нервной системы и регуляция размножения двустворчатых моллюсков. М.: Наука, 1983. 208 с.
- Пикалова О.П., Калинина Г.Г. Гаметогенез и плодовитость у корбикулы японской в заливе Петра Великого // Тез. докл. V Региональн. конф. по актуальным проблемам экологии, морской биологии и биотехнологии. Владивосток: изд-во ДВГУ, 2002. С. 81–82.
- Ромейс С.Б. Микроскопическая техника. М.: Иностранная литература, 1953. 720 с.
- Augener H. Süßwasser Polychaeten von Bonaire und Curaçao. Zoologische Ergebnisse einer Reise nach Bonaire, Curaçao und Aruba im Jahre 1930 // Zoologische Jahrbücher (Systematik). 1933. V. 64. P. 351–356.
- Feuerborn H.J. Eine Rhizocephale und Zwei Polyhaeten aus dem Süsswasser von Java und Sumatra // Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie. 1931. Bd. 5. T. 2. S. 618–660.
- Glasby C.J. Cladistic biogeography. Part 2: The Namanereidinae (Polychaeta: Nereididae) // Records of the Australian Museum, Supplement. 1999. V. 25. P. 131–144.
- Glasby C.J. Taxonomy and phylogeny. Part 1: The Namanereidinae (Polychaeta: Nereididae) // Records of the Australian Museum, Supplement. 1999. V. 25. P. 1–129.
- Gravier C. Contribution à l'étude des Annelides Polychètes de la Mer Rouge. Nouv. Arch. Mus. Paris, 1902. Ser. 4, 3: 147–268.
- Izuka A. On the breeding habit and development of *Nereis japonica* n.sp. // Annot. Zool. Jap. 1908. V. 6. P. 295–30.
- Johnson H.P. Lycastis quadriceps, an hermaphroditic Nereid with gigantic ova // Biol. Bull. Woods Hole. 1908. V. 14. P. 371–386.
- Reish D.J. The life history of the polychaetous annelid *Neanthes caudata* (delle Chiaje), including a summary of development in the family Nereidae // Pacific Science. 1957. № 11. P. 216–228.
- Tosuji H., Sato M. Salinity favorable for the early development and gamete compatibility in the two sympatric estuarine species of the genus *Hediste* (Polychaeta: Nereididae) in the Ariake Sea, Japan // Marine Biology. 2006. V. 148. P. 529–539.

Spawning and Early Ontogenesis of the Littoral Polychaete *Namanereis littoralis* (Grube, 1876) (Nereididae, Namanereidinae)

E. E. Ezhova

Atlantic Division, Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences, pr. Mira 1, Kaliningrad, 236000 Russia

e-mail: igelinez@gmail.com

Abstract—For the first time, under laboratory conditions, development of the polychaete *Namanereis littoralis* (Grube, 1876) is investigated. Under conditions of the Sea of Japan, its reproduction occurs in July and is confined to the season of monsoon rains. Fertilization is external. Spawning manifests no epitocous transformations. Fecundity is low, ovicells are rich in yolk, and development is nonpelagic, lecithotrophic, embryonized, characterized by a high rate—5–8 days—and occurs in mucous clutches up to hatching of benthic juveniles. Temperature and salinity optima of development are 22–27°C and 16–21‰, respectively, characterizing the species as subtropical brackish-water by its origin. Archaic and specialized traits are noted in the early ontogenesis of *N. littoralis*.

Keywords: *Namanereis littoralis*, spawning, fertilization, cleavage, gastrulation, embryonization, salinity and temperature optima of development